

**МОДЕЛИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ПЛОТНОСТИ
ВИДОВ МАКРОЗООБЕНТОСА ПО ГРАДИЕНТУ МИНЕРАЛИЗАЦИИ
НА ПРИМЕРЕ МАЛЫХ РЕК ПРИЭЛЬТОНЬЯ**

Т.Д. Зинченко, В.К. Шитиков, Л.В. Головатюк

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, ул. Комзина, 10,
Тольятти, 445003, Россия. E-mail: tdz@mail333.com*

Обсуждаются результаты статистического анализа данных многолетней (2006-2013 гг.) гидробиологической съемки донных сообществ при исследовании 7 малых рек бассейна оз. Эльтон в условиях повышенной минерализацией. С использованием методов многомерной ординации выполнено проецирование центров распределения популяционной плотности 43 видов макрозообентоса в пространстве двух главных координат и показана их упорядоченность относительно ведущих факторов среды. С использованием канонического анализа соответствий (ССА) и процедуры построения иерархических деревьев классификации с многомерным откликом (MRT) установлено, что из 16 регистрируемых показателей водной среды наибольшее влияние на количественный состав донных сообществ оказывают общая минерализация, pH, содержание в воде растворенного кислорода и аммонийного азота. Выделены статистически значимые виды-индикаторы экологических факторов условий окружающей среды.

Выполнен градиентный анализ распределения различных показателей популяционной плотности (численность, встречаемость, доминирование) для 17 основных видов по шкале солености воды. Расчеты проводились с использованием пяти возможных форм регрессионных моделей, рекомендуемых при проведении экологических исследований: модели логистической (сигмоидальной) регрессии, гауссовой модели отклика, обобщенных линейной (GLM) и аддитивной (GLM) моделей и модели Хаусмана-Олфа-Фреско (HOF). Осуществлена классификация видов бентоса по форме кривой отклика, местоположению экологического оптимума минерализации и ширине интервала толерантности.

**MODELS ABUNDANCE DISTRIBUTION OF MACROZOOBENTHOS
COMMUNITIES SPECIES ALONG THE MINERALIZATION GRADIENT
ON THE EXAMPLE OF THE SALINE RIVERS OF THE LAKE ELTON**

T.D. Zinchenko, V.K. Shitikov, L.V. Golovatyuk

*Institute of Ecology of the Volga River Basin, RAS, 10 Komzina Str., Togliatti, 445003, Russia.
E-mail: tdz@mail333.com*

Results of the statistical analysis given long-term (2006-2013) hydrobiological sampling of ground communities on 7 small saline rivers of the Lake Elton basin are discussed. With use of methods multidimensional ordination projections of centres value of abundance distribution of 43 species of macrozoobenthos in two coordinates are constructed and their orderliness concerning leading factors of environment is shown. With use of the canonical correspondence analysis (CCA) and procedures of construction of hierarchical trees of classification with the multidimensional response (MRT) it is established, that from 16 registered factors of the water environment the greatest influence on quantitative structure of ground communities render the general min-

eralization, pH and the maintenance in water of the dissolved oxygen and ammonium nitrogen. Species-indicators which statistically significantly can be considered as ecological indexes of conditions of environment are allocated.

It is executed gradient analysis of distribution of various populational indices (abundance, occurrence, domination level) for 17 principal species along a scale of level of a mineralization of water. Calculations were spent on the basis of five possible forms regression models recommended at carrying out of ecological researches: logistical (sigmoid function) regression model, Gaussian response model, generalized linear (GLM) both additive (GLM) models and Huisman-Olff-Fresco model (HOF). Classification of species of ground organisms by the form of a curve of the response, a site of an ecological optimum and width of an interval of tolerance is carried out.

ВВЕДЕНИЕ

Поиск закономерностей структурной изменчивости сообществ гидробионтов под влиянием параметров окружающей среды является одной из основных задач экологии и гидробиологии. При этом под *экологическими факторами* понимается любая внешняя или внутренняя движущая сила, модифицирующая показатели жизнедеятельности экосистемы (Фёдоров, Гильманов, 1980). Количественная оценка реакции на эти возмущения со стороны отдельных видов живых организмов и всего сообщества в целом осуществляется путем моделирования *функций отклика* экосистемы.

Количественное обобщение комплекса непосредственно измеряемых и латентных факторов, которые однонаправленно варьируют в экологическом пространстве, принято называть *градиентом* внешней среды. Методические основы ординации местообитаний по вектору градиента были заложены в работах по градиентному анализу (Whittaker, 1967, 1973; Розенберг, 1984). Прямой одномерный градиентный анализ ставил своей задачей моделирование распределения популяционной плотности P отдельных видов по шкале изучаемого фактора среды. В настоящее время принято выделять (Guisan, Thuiller, 2005) два основных направления развития таких исследований, использующих эмпирические данные:

- построение кривых отклика (species response curves – Austin, 2007), отражающих статистическую зависимость $P = f(x)$, где x – произвольный экологический фактор;
- моделирование распределения встречаемости анализируемого вида в пространственных координатах (spatial prediction of species distributions – Elith, Leathwick, 2009), выполняемое обычно в рамках конкретных геоинформационных систем.

Полученные в рамках прямого градиентного анализа “популяционные пики, соответствующие отдельным видам из их совокупности, разнесены по шкале фактора и формируют плавный континуум сообщества вдоль экологического градиента” (Уиттекер 1967, р. 220). Некоторые исследователи видят в этом игнорирование межвидовых взаимодействий, т.е. “разрушение здания сообществ Клементса и его замену на альтернативу Глисона” (Wiens, 1989). Поэтому целью многомерного градиентного анализа является оценка совокупного отклика экосистемы путем нахождения осей максимального варьирования структуры сообществ. Для этого применяются различные непрямые методы ординации (Jongman et al., 1987, Шитиков и др., 2012), использующие информацию только о видовом составе изучаемых местообитаний. Развитием этих методов являются канонические алгоритмы прямой многомерной ординации (P. Legendre, L. Legendre, 1998), которые основаны на статистических моделях корреляционной связи главных осей максимальной изменчивости сообществ с осями экологических факторов.

В зависимости от природы воздействий, выделяют три основные группы экологических факторов (Austin, 2002):

- факторы, оказывающие прямое физиологическое воздействие на каждую конкретную особь и развитие всей популяции в целом (температура, минерализация, pH и др.);

- косвенные факторы, которые статистически тесно связаны с прямыми факторами, но непосредственного воздействия на биоту не оказывают (широта, уклон, глубина водотока, расстояние от устья и т. д.);
- ресурсы жизнедеятельности, прямо или опосредованно потребляемые организмами и лимитирующие их численность (органическое вещество, биогенные элементы и др.).

Применительно к изучению популяционной структуры речных донных сообществ наиболее важными факторами традиционно считаются температурный режим воды, pH и такие гидрогеоморфологические особенности водотоков, как ширина, глубина, скорость течения, турбулентность перемешивания и др. (Vannote et al., 1980; Townsend, 1996). В то же время, остается недостаточно исследованной роль основных гидрохимических параметров, ведущими из которых являются общая минерализация и ионный состав вод (Piscart et al., 2005; Зинченко, Головатюк, 2013).

Цель настоящей статьи – проанализировать с использованием различных методов многомерной ординации распределение встречаемости донных организмов в координатах ведущих экологических факторов на примере проб бентоса, взятых в малых реках Приэльтонья с разным уровнем минерализации. Для отдельных видов макрозообентоса – выполнить прямой градиентный анализ и на этой основе оценить оптимальные значения уровня минерализации воды и диапазонов толерантности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Приэльтонье – природно-территориальный комплекс, расположенный на юго-востоке Европейской части России в пределах северной части Прикаспийской низменности. Гидрографическая сеть водосборного бассейна оз. Эльтон (49° 13' N 46° 40' E) представлена малыми реками, солеными озерами, лиманами, временными водотоками и родниками. В озеро впадает 7 рек: Хара, Ланцуг, Чернавка, Солянка, Большая Сморогда, Малая Сморогда, Карантинка (рис. 1) протяженностью от 5,2 до 46,4 км.

Питание рек осуществляется за счет подземных вод и атмосферных осадков. В низовьях рек Хара, Чернавка, Большая и Малая Сморогда и глубоких балках выходят родники с железистыми, известковыми или горько-солеными водами. Биотопы рек представлены в основном мощными черными илами с примесью растительных остатков, песка и глины. Степень зарастаемости макрофитами в различных участках составляет 10-70 %. На естественный гидрохимический фон водотоков накладывается антропогенное воздействие: выпас скота, зарегулирование стока, рекреационная деятельность.

Начиная с 2006 г., в Приэльтонье с целью оценки биоразнообразия водных сообществ в условиях градиента уровня минерализации проводятся комплексные эколого-гидробиологические исследования. Наиболее репрезентативный экспедиционный материал представлен в отношении структурных показателей сообществ донных организмов. Сборы бентоса осуществляли на 23 постоянных станциях в прибрежье и медиали малых рек штанговым дночерпателем Экмана-Берджи (площадь захвата 25 м², 8 подъемов на станции) и гидробиологическим скребком (длина ножа 20 см, протягивание скребка – 1 м). Руководствовались стандартными гидробиологическими методами (Зинченко, Головатюк, 2009; Зинченко и др., 2010а, б). Всего собрано и обработано 190 проб. В ходе камеральной обработки материала обнаружен 91 вид и таксон макрозообентоса.

Для последующего статистического анализа были использованы образцы грунта ($n = 107$), взятые гидробиологическим скребком в августе на 25 станциях. Из общего видового списка этих проб были исключены таксоны донных организмов с малой численностью или встречающихся только в 1–2 биотопах, после чего из оставшихся $s = 43$ видов макрозообентоса формировались матрицы популяционной плотности Y (107×43). При построении статистических моделей использовались следующие трансформируемые варианты показателей обилия каждого i -го вида макрозообентоса из s в j -й пробе из n :

- численность экземпляров вида N_{ij} (экз./м²) и логарифм численности $\ln(N_{ij} + 1)$;

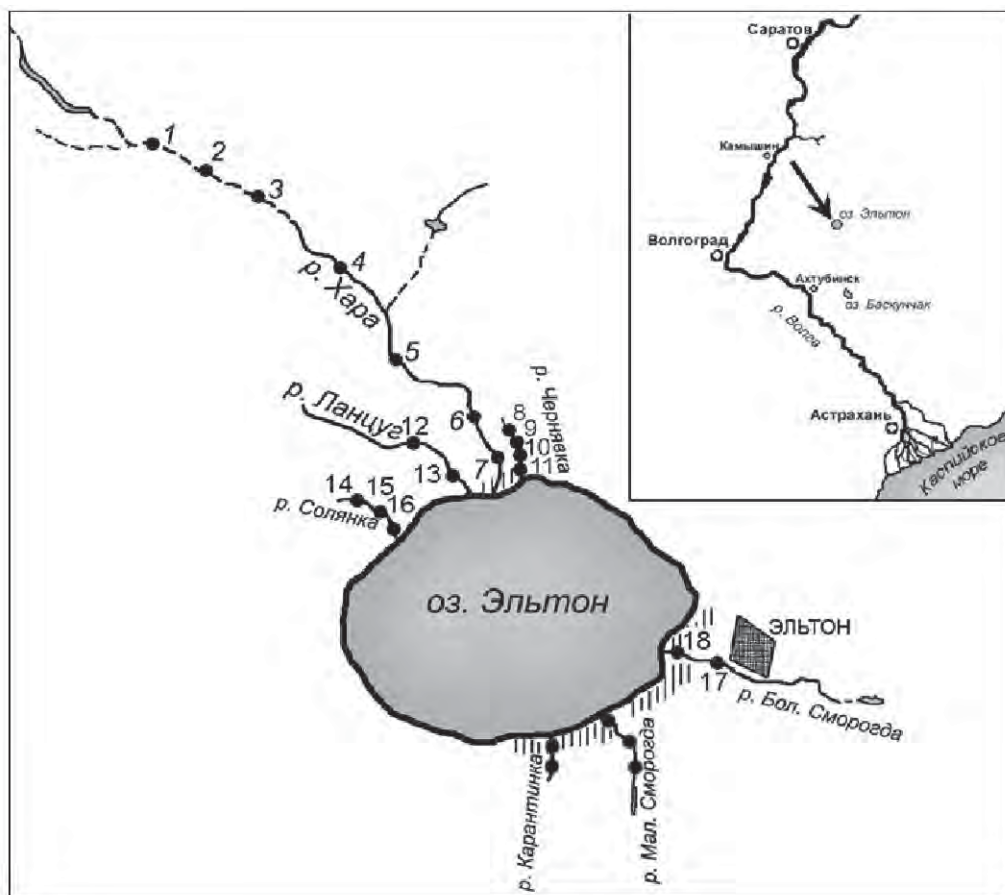


Рис. 1. Карта-схема района исследований с указанием станций отбора проб.

- встречаемость вида в пробах $V_{ij} = 1$, если $N_{ij} > 0$, и 0 в противном случае;
- относительная доля численности вида в пробе $w_{ij} = (N_{ij} / \sum_{i=1}^S N_{ij})^{0.5}$ с применением преобразования Хеллингера (Rao, 1995).

На основе данных гидрохимического мониторинга, проводимого параллельно с взятием гидробиологических проб, формировалась матрица экологических факторов $X(107 \times 16)$, включающая $m = 16$ показателей водной среды: pH, температуру воды у дна, минерализацию, содержание кислорода и биогенных элементов, ионов различных металлов и др. Некоторые пропуски наблюдений были заполнены с использованием анализа корреляционных зависимостей. Матрица факторов среды перед проведением расчетов многомерными методами подвергалась центрированию и масштабированию относительно оценки стандартного отклонения.

Статистический анализ данных гидробиологического мониторинга проводился в два этапа: а) ранжирование множества факторов окружающей среды по степени их влияния на численный состав донных сообществ с использованием многомерных методов ординации, и б) построение различных моделей распределения популяционной плотности отдельных видов макрозообентоса по градиенту солености.

Многомерный анализ матриц наблюдений $Y-X$ проводился с использованием двух основных концепций статистической обработки данных: а) ординации донных сообществ на основе методов снижения размерности исходного пространства переменных;

б) иерархической кластеризации наблюдений путем построения деревьев регрессии с многомерным откликом.

В первом случае оценка многомерного отклика экосистемы осуществлялась в результате оптимального проецирования матрицы Y , составленной из численностей s видов по данным гидробиологической съемки, на плоскость с координатными осями PC_1-PC_2 . Новые оси проводились в направлении главных осей эллипсоида рассеяния многомерного «облака» точек, что обеспечило минимально возможные искажения взаимной упорядоченности видов при их отображении на двухмерной диаграмме. В качестве конкретных реализаций алгоритмов снижения размерности были приняты: для ординации видов – метод главных координат (PCoA), а для ординации местообитаний – неметрическое многомерное шкалирование (NMS). Расчет матрицы расстояний D между каждой парой проб в s -мерном пространстве видов осуществлялся с использованием меры Брея–Кёртиса, которая была выбрана с учетом максимума коэффициента корреляции между двумя матрицами дистанций, построенных на основе матриц Y и X .

Далее с использованием канонического анализа соответствий (CCA) строились множественные модели регрессионной зависимости между обеими координатными осями ординации сообщества видов и столбцами матрицы X . Ранжирование факторов окружающей среды по степени их влияния на численный состав донных сообществ осуществлялось по величине коэффициентов корреляции, статистическая значимость которых проверялась на основе рандомизационного теста (Шитиков, Розенберг, 2013).

Деревья многомерной классификации и регрессии MRT (Multivariate Regression Trees – De'Ath, 2002) формировались в ходе рекурсивной процедуры разделения на кластеры строк двухмерной таблицы Y видов, выполняемой под управлением набора независимых переменных X , составляющих факторы окружающей среды. «Листьями» полученного дерева явились группы местообитаний, укомплектованные таким образом, чтобы минимизировать различия между точками в многомерном пространстве в пределах каждой совокупности.

На первом шаге процедуры рассматривались все варианты разбиения исходной выборки на две части при разных опорных значениях факторов среды и выбиралась такая их комбинация, которая в наибольшей мере обеспечивала экологическую однородность формируемых групп. На втором шаге находились оптимальные граничные значения фактора, обеспечивающие разбиение на три группы, и далее этот процесс повторялся до достижения минимума критерия внутригрупповых различий при кросс-проверке (Шитиков, Розенберг, 2013).

По результатам кластеризации для каждого j -го вида из s были рассчитаны индикаторные индексы d_{jk} , которые равны произведению относительной частоты и относительной средней популяционной плотности этого вида для проб из k -й группы (De Cáceres, Legendre, 2009). Индекс индикаторной значимости $IndVal_j = \max[d_{jk}]$ принимает максимальное значение (равное 100%), если экземпляры вида j встречаются во всех пробах только одной k -й группы. Тем самым значение индекса $IndVal$ указывает, может ли анализируемый вид считаться экологическим индикатором различных типов сообществ, условий окружающей среды или произошедших экологических изменений. Для проверки предположения о случайном характере встречаемости вида в той группе местообитаний, где он является индикатором, проводился рандомизационный тест.

Модели распределения популяционной плотности. Для анализа характера распределения показателей встречаемости y_i каждого i -го вида по шкале произвольного фактора среды x из матрицы X использовались различные формы статистических моделей, рекомендуемые при проведении экологических исследований (ter Braak, Looman, 1986; Oksanen, Minchin, 2002; Coudun, Gegout, 2006; Peppler-Lisbach, Kleyer, 2009; Jansen, Oksanen, 2013).

1. Логистическая модель нелинейной регрессии основана на сигмоидальной функции $y = \theta_1 / \{1 + e^{-(\theta_2 + \theta_3 x)}\}$, зависящей от трех параметров $\theta = (\theta_1, \theta_2, \theta_3)$ и отображаемой на графике симметричной S-образной кривой. Эта модель основана на предположении, что скорость изменения отклика dy/dx имеет нелинейный характер и достигает своего максимума в точке перегиба сигмоиды. Параметр θ_1 определяет расстояние между верхней и нижней асимптотами, а константы θ_2 и θ_3 регулируют соответственно наклон и изгиб моделируемой кривой.

Рутерфорд и Киффорд (Rutherford, Kefford, 2005) использовали логистическую модель для оценки чувствительности водных беспозвоночных к уровню минерализации воды на примере лотических экосистем Австралии. По их методике область варьирования фактора солености разбивается на последовательность подинтервалов, а в качестве значений отклика y подсчитывается доля P_k проб из k -го диапазона x , в которых встретился анализируемый вид. После оценки параметров θ регрессионной модели выделяются критические точки пределов экологической толерантности для рассматриваемого вида, т.е. расчетные величины солености при $y = \pi\theta_1$. Здесь минерализация в точках $\pi = 0.05$ и $\pi = 0.95$ соответствует минимальной и максимальной статистическим границам встречаемости, а при $\pi = 0.5$ – пороговой величине солености, за которой наступает резкое снижение популяционной устойчивости.

2. Гауссова модель зависимости популяционной плотности y от величины воздействующего фактора x , имеет форму симметричной колоколообразной кривой с тремя интерпретируемыми параметрами: $y = he^{-(x-\mu)^2/2\sigma^2}$, где μ – оценка среднего, определяющая экологический оптимум вида на оси x , которому соответствует максимум обилия h ; σ – стандартное отклонение на шкале градиента относительно этого оптимума. Величина $\pm 2\sigma$ соответствует ширине экологической ниши, т.е. в данном случае – диапазону толерантности. Эта закономерность изменения отклика традиционно используется в рамках градиентного анализа и теоретически основана на представлениях о лимитирующем ресурсе и законе толерантности Шелфорда.

3. В результате сложного воздействия коррелированного комплекса экологических факторов, форма зависимости $y = f(X)$ часто имеет ярко выраженный асимметричный или полимодальный характер. Поэтому традиционная симметричная гауссова модель обычно используется только как образец для сравнения с другими типами моделей аппроксимации отклика самыми разнообразными кривыми.

Обобщенные линейные модели $y = g^{-1}(\sum_{i=1}^n a_i x_i)$ (GLM – Generalized Linear Model, McCullagh, Nelder, 1989) являются более общей формой моделей регрессии, где дополнительно задается некоторая функция связи $g(y^{-1})$, конкретный выбор которой зависит обычно от природы случайного распределения отклика y и его остатков. Тем самым GLM существенно расширяют диапазон приложений линейного моделирования, рассматривая широкий класс альтернативных распределений в случае неустойчивых дисперсий или нарушений предположений об их нормальности.

При использовании выборочных значений переменных y , измеренных в непрерывных шкалах, чаще всего предполагается гауссов закон их распределения и функция связи $g(y) = y$ никаких преобразований не осуществляет. В этом случае GLM сводится к обычной линейной регрессии $y = \sum_{i=1}^n a_i x_i$.

При использовании в качестве отклика бинарной переменной V , связанной только с фактом наличия/отсутствия, функция связи задается в виде логита или логарифма отношения шансов «встретить/не встретить особь данного вида»: $g(V) = \log\left(\frac{V}{1-V}\right)$.

Соответствующая ей обобщенная логит-линейная модель $g(V) = \sum_{i=1}^m a_i x_i$ предполагает биномиальный закон распределения отклика и характеризуется кривой S-образной формы. Параметры модели можно интерпретировать следующим образом: при из-

менении значения предиктора x_i на единицу, значение логарифма отношения шансов зависимой переменной изменится на величину соответствующего коэффициента a_i . Показана (ter Braak, Looman, 1986) математическая идентичность гауссовой модели отклика и GLM в форме полинома 2-го порядка при логарифмической функции связи

$$g(y) = a_0 + a_1x + a_2x^2 \Leftrightarrow y = h \exp [-(x - \mu)^2/2\sigma^2],$$

что дает возможность оценить экологический оптимум и диапазон толерантности для гауссовой модели по простым формулам $\mu = -a_1/2a_2$; $\sigma = (-1/2a_2)^{0.5}$. Использование иных функций регрессии в форме полиномов 3-го и более порядков будет подчеркивать отличия асимметрических отклонений кривой отклика от гауссианы.

Обобщенные аддитивные модели $y = \sum_{i=1}^n a_i q_i(x_i)$ (GAM – Generalized Additive Model, Wood, 2006) основаны на применении произвольных функций $q_i(x_i)$ нелинейного преобразования независимых факторов. В нашем случае GAM ограничивались выражением $g(y) = \Omega(x, k)$, где $g(y)$ – функция связи, учитывающая биномиальный закон распределения отклика, Ω – специально подбираемая сглаживающая функция, основанная на сплайнах, k – фиксированные ($k = 3, 4$ и 5) значения степени свободы, определяющие базис настройки сглаживающего выражения для Ω .

Для получения асимптотически (т.е. при $n \rightarrow \infty$) оптимальных значений неизвестных параметров моделей GLM и GAM использовали метод максимального правдоподобия. Структурную идентификацию и селекцию наилучших компонентов моделей основывали на процедуре, осуществляющей поиск минимума информационного критерия (Burnham, Anderson, 2004).

4. Модель Хаусмана-Олфа-Фреско (HOF – Huisman, Olff, Fresco, 1993) может быть в общем виде представлена как $y = M / ([1 + \exp(a + bx)][1 + \exp(c - dx)])$, т. е. отклик y зависит от значения градиента x , максимально возможного значения M и четырех параметров $\{a, b, c, d\}$. Модель может принимать иерархическое множество состояний из пяти возможных форм (I-V):

Формы модели HOF	Список параметров				Кол-во
V – асимметричный унимодальный отклик	a	b	c	d	4
IV – симметричный унимодальный отклик	a	b	c	b	3
III – монотонный рост с «плато»	a	b	c	∞	3
II – монотонный рост	a	b	0	0	2
I – «плато» (отсутствие отклика)	a	0	0	0	1

Самая сложная форма модели HOF – асимметричная кривая V, включающая полный комплект из всех четырех параметров. Из этой модели можно получить более простые модели, например: симметричную кривую IV, если принять $d = b$, или монотонно возрастающую кривую II при $c = 0$ и $d = 0$. Установить, какая из 5 моделей предпочтительней, можно с использованием достаточно сложной автоматической процедуры на основе бутстреп-анализа стандартных отклонений и информационных критериев (Jansen, Oksanen, 2013).

Для всех перечисленных моделей (кроме гауссианы) неясен теоретический метод оценки интервалов толерантности вида на шкале фактора. На практике (Schröder et al., 2005) приняты два эвристических способа нахождения критических точек популяционной изменчивости на оси абсцисс: а) по значениям ординат, составляющим половину от достигнутой величины экологического максимума, и б) по минимальному диапазону значений фактора, ограничивающему 80% площади распределения вероятностей под модельной кривой.

Вся обработка данных была выполнена с использованием свободно распространяемых программных пакетов *vegan*, *mgcv* и *eHOF* статистической среды R, а также скрипта «Species response curves», разработанного Д. Зелены (Zelený) в качестве R-надстройки к программе JUICE (<http://www.sci.muni.cz/botany/zeleny/wiki/juice-r>).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

МНОГОМЕРНАЯ ОРДИНАЦИЯ И ДЕРЕВЬЯ РЕГРЕССИИ

На основе матрицы **Y** численностей 43 видов макрозообентоса по данным гидро-биологических съемок выполнялся расчет матрицы расстояний Брея-Кёртиса **D**(25×25) между каждой парой станций наблюдений. С использованием метода главных координат (РСоА) было выполнено оптимальное проецирование матрицы **D** на плоскость с осями PC_1 – PC_2 . Местоположение отдельных видов представлено на ординационной диаграмме рис. 2 в центрах тяжести распределения их популяционной плотности.

Рассматривались регрессионные зависимости координат построенной ординации от отдельных факторов среды и с использованием линейных аддитивных моделей выполнялось кусочно-линейное сглаживание этих зависимостей. Результаты моделирования показаны на рис. 2 изономами поверхностей распределения содержания кислорода в воде и уровня ее минерализации, что позволяет оценить, какое место занимает каждый вид на градиенте внешних условий.

С использованием канонического анализа соответствия (ССА) была выявлена многомерная связь отклика экосистемы, выраженная латентными переменными PC_1 – PC_2 , с комплексом наблюдаемых факторов среды в составе матрицы **X**. Это позволило уточнить экологический смысл осей главных компонент: одна из осей имеет статистически значимую корреляцию только с содержанием кислорода в воде (коэффициент корреляции Пирсона $r^2 = 0.897$), тогда как другая ось определяется комплексом из 5 гидрохимических показателей (общая минерализация, pH, содержание аммонийного азота, общего фосфора и кальция с r^2 от 0.95 до 0.99). Влияние остальных 10 факторов среды оказалось статистически незначимым.

Поскольку между самими внешними факторами аридного региона Приэльтона существует тесная взаимосвязь и они образуют трудный для идентификации мультиколлинеарный комплекс, то для точного выделения ведущих переменных среды использовали построение иерархических деревьев классификации. В ходе 10 шагов автоматической раз-

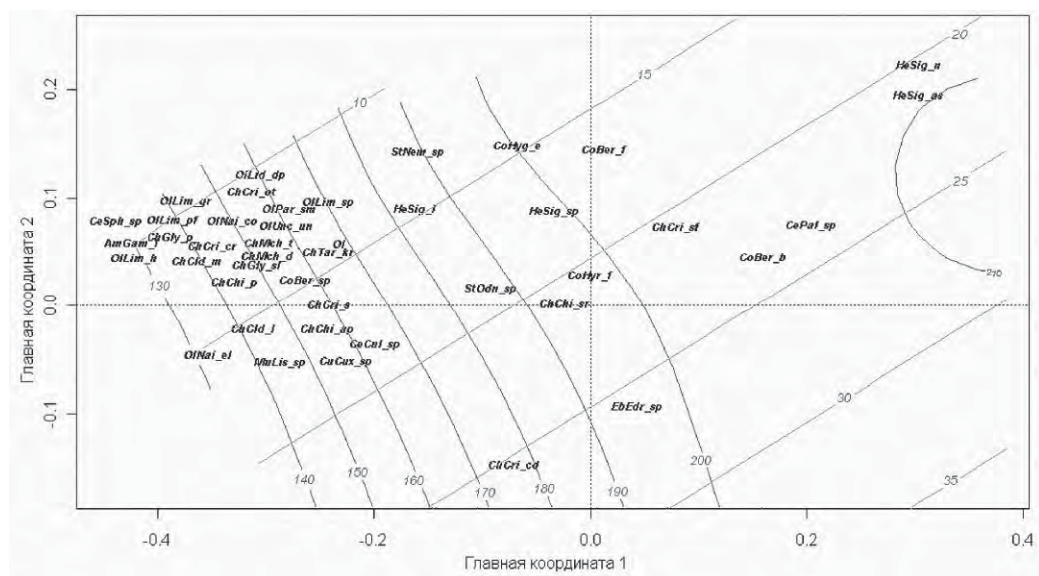


Рис. 2. Ординация видового состава макрозообентоса методом РСоА; темно-серым цветом представлены изономы содержания кислорода (%), серым – общей минерализации (г/л), коды видов по базе данных частично расшифрованы в тексте и в табл. 1-2

деляющей процедуры MRT были сформированы 6 групп гидробиологических проб с максимальной внутренней ценотической однородностью, оцениваемой по сумме евклидовых расстояний численностей видов для объединяемых объектов от центра их группировки:

1. Минерализация ≥ 26 г/л
2. Минерализация от 16.3 до 26 г/л
3. Минерализация от 8.2 до 16.3 и Аммонийный азот от 2.1 до 17 г/л
4. Минерализация от 8.2 до 16.3 и Аммонийный азот < 2.1 г/л
5. Минерализация от 8.2 до 16.3 и Аммонийный азот ≥ 17 г/л
6. Минерализация < 8.2 г/л

Анализ многомерного отклика экосистемы с помощью деревьев MRT позволяет провести интерпретацию результатов, связанную с оценкой, какие виды и их ассоциации инициируют разбиение выборки на узлах дерева и предопределяют состав сформированных групп объектов. На рис. 3 представлены диаграммы усредненных долей численности для двух классов: группы проб 1 с высокой минерализацией свыше 26 г/л по результатам гидробиологической съемки преимущественно в реках Солянка, Чернавка и Малая Саморода, и, по контрасту с ней, группы проб 6, взятых из биотопов с минерализацией менее 8.2 г/л.

По результатам проведенного статистического анализа (рис. 2,3) можно выделить следующие группы видов, характерные для биотопов с различными комплексами определяющих гидрохимических условий:

- в условиях высокой минерализации более 20 г/л доминирующими являются такие виды как *Palpomyia* sp. (CePal_sp.), *Cricotopus salinophilus* (ChCri_sf), *Chironomus salinarius* (ChChi_sr), *Ephydra* sp. (EbEdr_sp.), *Berosus bispina* (CoBer_b);
- при средней минерализации и высоком содержании кислорода более 180% развиваются виды: *Sigara assimilis* (HeSig.as); *Sigara nigrolineata* (HeSig_n), *Nemotelus* sp. (StNem.sp), *Berosus fulvus* (CoBer_f), *Hygrotus flaviventris* (CoHyr_f);
- при средней минерализации и высоком содержании аммонийного азота более 17 мг/л – виды: *Tanytarsus kharaensis* (ChTar.kr), *Chironomus aprilius* (ChChi.ap), *Microchironomus deribae* (ChMch.d.), *Culicoides* sp. (CeCul.sp), *Glyptotendipes salinus* (ChGly.sl);
- в условиях низкого содержания растворенного кислорода – виды: *Lispe* sp. (MuLis_sp), *Limnodrilus grandisetosus* (OLim_gr) и *Limnodrilus hoffmeisteri* (OLim_h), *Sphaeromias* sp. (CeSph_sp), *Gammarus lacustris* (AmGam_l), *Cladopelma gr. lateralis* (ChCld_l).

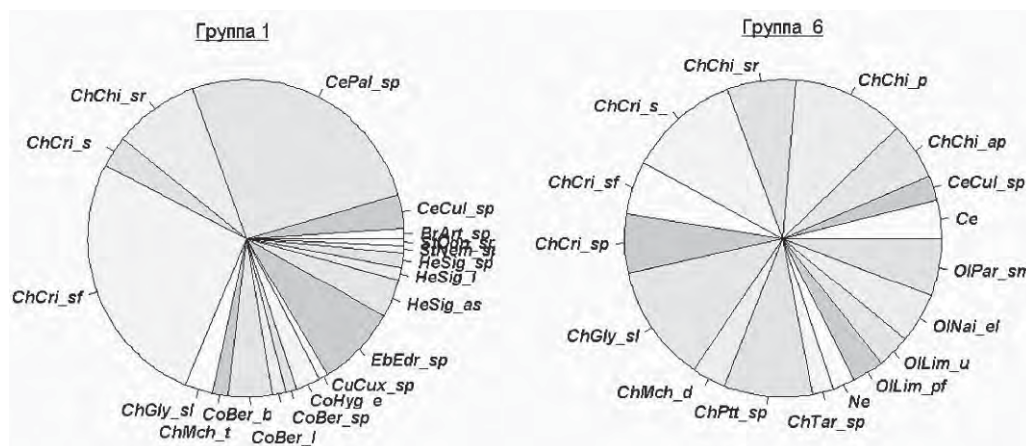


Рис. 3. Доля численности (в логарифмах) отдельных видов макрозообентоса в группах проб с высокой (1) и низкой (6) минерализацией.

Таблица 1

Некоторые виды макрозообентоса со статистически значимым индикаторным индексом *IndVal*

Вид	Код	Индекс <i>IndVal</i> , %	Группа с $\max[d_{jk}]$	<i>p</i> -значение
<i>Chironomus plumosus</i>	ChChi_p.	73	6	0.001
<i>Palpomyia</i> sp.	CePal.sp	51	1	0.003
<i>Tanytarsus kharaensis</i>	ChTar.kr	56	5	0.003
<i>Cricotopus (Isocladius) ornatus</i>	ChCri.ot	53	4	0.004
<i>Microchironomus deribae</i>	ChMch.d.	57	5	0.005
<i>Paratanytarsus</i> sp.	ChPtt.sp	50	6	0.006
<i>Chironomus salinarius</i>	ChChi.sr	34	2	0.041
<i>Paranais simplex</i>	OIPar.sm	29	6	0.049

При проверке справедливости нулевой гипотезы H_0 о случайности распределения видов по группам в ходе расчета индексов *IndVal* индикаторных значимостей выполнялся пермутационный тест многократного перемешивания видов между группами. Статистически значимой оказалась индикаторная ценность 12 видов из 43, ряд из которых представлен в табл. 1.

МОДЕЛИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ПЛОТНОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ.

Использование сигмоидальной функции для моделирования зависимости встречаемости P (%) вида в пробах от уровня минерализации S (г/л) в отношении разных таксонов макрозообентоса приводило к получению кривых как нисходящей, так и восходящей формы, которая определялась знаком коэффициента θ_3 . Характерные примеры рассчитанных регрессионных моделей представлены на рис. 4. Убывающая логистическая функция для вида *Tanytarsus kharaensis* (1)

$$P = 39.3 / \{1 + \exp(0.88S - 18)\}$$

имеет отчетливо выраженное пороговое значение солёности $S_{0.5} = \theta_2 = 18$ г/л и достаточно узкий диапазон толерантности, охватывающий как зону максимальной встречаемости от $S_{0.95} = 15.3$ г/л, так и фазу «угнетения» до $S_{0.05} = 20.7$ г/л (Rutherford, Kefford, 2005).

По результатам гидробиологических съемок наблюдалось повышение встречаемости *Sigara* sp. при увеличении солёности, которое описывалось восходящей логистической функцией $P = 55.3 / \{1 + \exp(-2.76S - 16.6)\}$ – кривая 2 на рис 4. Максимум встречаемости отмечен верхним критическим значением $S_{0.95} = 24.8$ г/л, что, укладывается в диапазон обитания различных видов этого рода в соленых реках Приэльтона (7.5-30.8 г/л) и в других мезогалинных и полигалинных реках различных регионов и вполне соответствует общепринятым представлениям об экологии представителей этого рода (Barahona et al., 2005; Velasco et al., 2006).

Необходимо отметить, что оценки коэффициента θ_3 модели для *Sigara* sp. и многих других видов оказались статистически незначимыми ($p_3 = 0.15$, тогда как для θ_1 и θ_2 $p < 0.01$, что определяется малым числом точек при выбранном способе представления данных. Кроме того, статистически оптимальное деление шкалы S на поддиапазоны, необходимое для подсчета встречаемости P , требует большого экспериментального материала и однородной выборочной нагрузки по всей области градиента минерализации.

В полном объеме данные гидробиологического мониторинга используются в обобщенных линейных моделях, отражающих зависимость реальной численности экземпляров вида N (или логарифма численности) от минерализации S . В этом случае GLM сводится к функции обычной полиномиальной регрессии, которая для *Palpomyia* sp. была ограни-

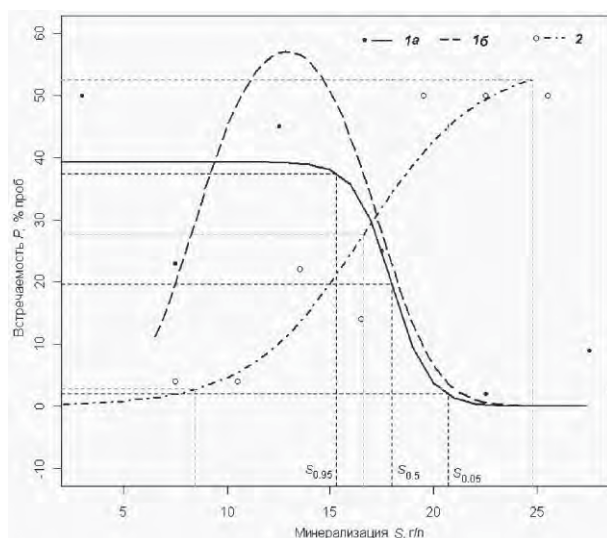


Рис. 4. Кривые функции логистической регрессии при моделировании встречаемости *Tanytarsus kharaensis* (1a) и *Sigara* sp. (2) в водотоках с разной минерализацией; для сравнения показана полиномиальная кривая обобщенной линейной модели GLM (1б)

чена многочленом 3-й степени $\ln(N) = 1.69 + 16.5S - 6S^2 - 10.8S^3$ и на рис. 5 представлена кривой традиционно колоколообразной формы.

Статистическая значимость регрессии в целом проверялась по отношению Фишера ($F = 65.2$, $p \approx 0$), а отдельных коэффициентов модели GLM – по t -критерию ($p < 0.0001$). Сходной по своим характеристикам оказалась аддитивная модель (GAM) с 4 степенями свободы на основе кубического сглаживающего сплайна (рис. 5).

Экологический оптимум солености воды, соответствующий максимуму популяционной плотности *Palpomyia* sp., прогнозируемому по GLM, составляет $S_{\text{опт}} = 31$ г/л, а диапазон толерантности вида, ограниченный пределами области, составляющей 80% площади под кривой отклика (рис. 5), находится в интервале от 22.2 до 37.6 г/л. Оптимум минерализации $S_{\text{опт}} = 29.2$ г/л, рассчитанный по модели GAM, несколько смещен в сторону меньших значений.

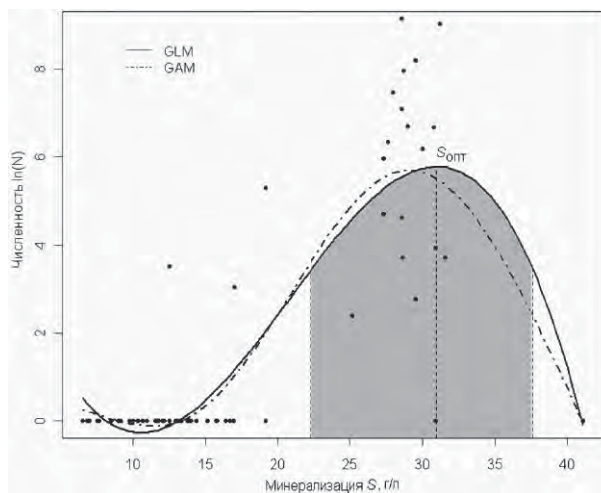


Рис. 5. Функции распределения численности *Palpomyia* sp. по градиенту солености с использованием обобщенных линейной (GLM) и аддитивной (GAM) моделей; серым цветом окрашена область толерантности, соответствующая 80% площади под модельной кривой.

При использовании бинарной переменной отклика V , отражающей наличие (1) или отсутствие (0) вида в пробе, модели GLM и GAM строились, исходя из предположения о биномиальном характере распределения. Полученные функции логистической регрессии прогнозировали изменение вероятности встретить анализируемый вид при различных значениях шкалы минерализации.

Рассматривались четыре версии моделей, включающие кроме GLM и GAM дополнительно гауссову модель (GAUS) и модель Хаусмана-Олфа-Фреско (HOF). В очевидных случаях все модели приводили практически к идентичным результатам (см. кривые отклика для *Chironomus aprilius*, представленные на рис. 6а), одна-

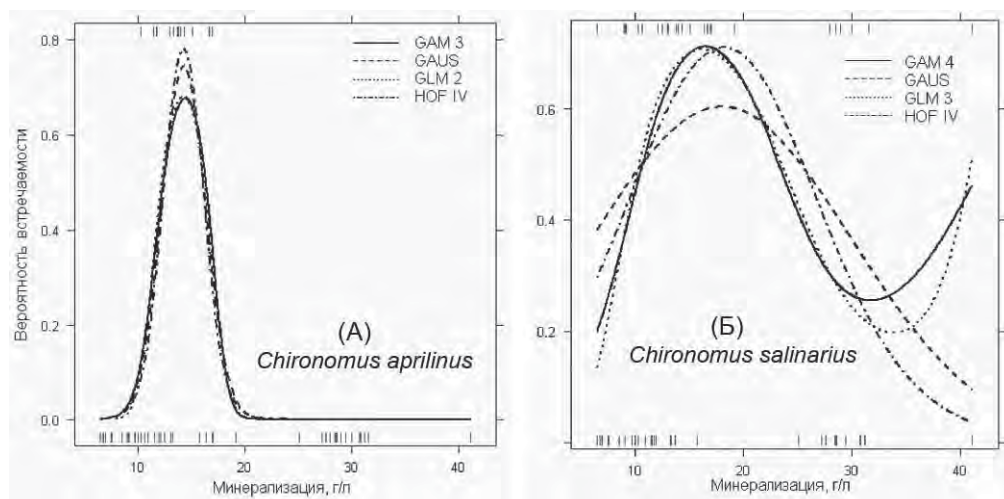


Рис. 6. Сравнение четырех логит-моделей распределения вероятности встречаемости двух видов на градиенте солености

ко в сложных ситуациях модели GLM и GAM стремились увеличить число степеней свободы и могли прийти к переусложненной полимодальной функции с несколькими «горбами» модельных кривых для *Chironomus salinarius* на рис. 6б, подтверждающих полигалинность вида.

Модели HOF в силу своей «шумозащищенности» обычно осуществляют поиск простых унимодальных зависимостей, которые позволяют найти глобальный оптимум вида на градиенте. Тем не менее, в последних версиях модели HOF (Jansen, Oksanen, 2013) были добавлены типы подмоделей, позволяющие получить кусочно-линейную или бимодальную формы распределения с двумя максимумами, что позволяет выполнить реалистичную аппроксимацию данных в сложных случаях. Например, на рис. 7 отчетливо видна монотонная убывающая зависимости численности *Ephydra* sp. в диапазоне минерализации

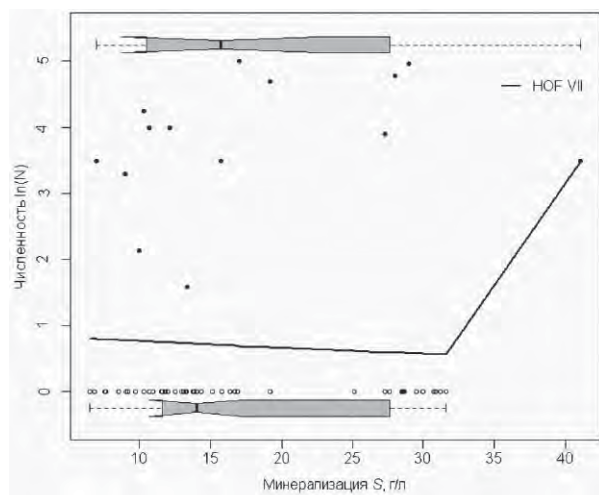


Рис. 7. Тренд изменчивости численности *Ephydra* sp. на шкале минерализации, оцененный на основе модели Хаусмана-Олфа-Фреско

до 32 г/л. Однако обнаружение этого вида численностью 50 экз./м² в двух пробах из реки М. Саморода в августе 2009 г. при минерализации 41 г/л предопределили «излом» и участок возрастающего тренда в диапазоне от 32 до 41 г/л.

Вопрос о том, какая из четырех рассматриваемых кривых отклика (см. рис. 6) экологически (или даже статистически) наиболее предпочтительна, является не вполне решенной математической проблемой. В этой связи выбор конкретной модели прогнозирования вероятности встречаемости для 17 видов макрозообентоса, представленных в табл. 2, проводился, исходя из экологической толерантности видов. Модель считалась статисти-

Таблица 2

Экологический оптимум и толерантные интервалы на градиенте солености для некоторых таксонов макрозообентоса из соленых рек Приэльтона, рассчитанные с использованием различных статистических моделей

Таксон	Тип модели*	Оптимум Сопт	Толерантный интервал		$p = \Pr$ ($G^2 > \chi^2$)
			min	max	
Oligochaeta					
<i>Limnodrilus profundicola</i> (OLim_pf)	GAUS	6.55	6.55	8.79	0.029
<i>Paranais simplex</i> (OLPar_sm)	GAM-5	6.55	6.55	17.7	0.187
Crustacea					
<i>Gammarus lacustris</i> (AmGam_l)	GAM-3	6.55	6.55	10.6	0.012
Insecta Heteroptera					
<i>Sigara lateralis</i> (HeSig_l)	GAUS	6.55	6.55	41.1	0.99
<i>Sigara</i> sp. (HeSig_sp)	GAM-5	24.4	19.7	27.5	0.005
Coleoptera					
<i>Berosus bispina</i> (CoBer_b)	GAM-3	41.06	21.3	41.1	0.036
<i>Paracymus aeneus</i> (CoPar_a)	GLM-3	6.55	6.55	11.7	0.245
Diptera Ceratopogonidae					
<i>Culicoides</i> sp. (CeCul_sp)	GAUS	14.42	6.55	24.876	0.042
<i>Palpomyia</i> sp. (CePal_sp)	GAM-4	27.1	19.1	33.505	≈ 0
Chironomidae					
<i>Cricotopus ornatus</i> (ChCri_ot)	GLM-2	11.69	7.27	16.1	0.041
<i>Cricotopus salinophilus</i> (ChCri_sf)	GAM-3	23.81	11.85	36.8	≈ 0
<i>Glyptotendipes salinus</i> (ChGly_sl)	GAUS	6.55	6.55	16.4	0.05
<i>Chironomus aprilinus</i> (ChChi_ap)	GLM-2	14.25	11.59	17.0	≈ 0
<i>Chironomus salinarius</i> (ChChi_sr)	HOF-IV	18.18	7.82	28.5	0.006
<i>Microchironomus deribae</i> (ChMch_d)	GLM-1	6.55	6.55	16.6	0.0006
<i>Tanytarsus kharaensis</i> (ChTar_kr)	GAUS	12.90	8.62	17.2	≈ 0
Ephydriidae					
<i>Ephydra</i> sp. (EbEdr_sp)	HOF-I	23.81	6.55	41.1	0.146

Примечание. * – GAUS – симметричной гауссовой модели отклика; GLM-k – обобщенной линейной модели в форме полинома k-й степени, GAM – обобщенной аддитивной модели с k-степенями свободы, HOF-k – модели Хаусмана–Олфа–Фреско k-го типа; p – достигнутая статистическая значимость моделей.

чески значимой, если вероятность p того, что соотношение G^2 для остатков не превысит величину χ^2 с $(n - k)$ степенями свободы, оказывалась меньше критического значения $\alpha = 0.05$ (McCullagh, Nelder, 1989).

Обсуждение результатов и выводы

Полученные результаты многомерной ординации видовой структуры донных сообществ на станциях наблюдения в целом не противоречат тем выводам о сравнительном

биоразнообразии рек Приэльтонья, которые были опубликованы ранее (Зинченко и др., 2010а, б). С использованием канонического анализа были получены важные корреляционные отношения, позволившие провести ранжирование множества факторов окружающей среды по степени их влияния на количественный состав донных сообществ. Построение деревьев многомерной классификации MRT позволило уточнить список и градации ключевых экологических переменных, а также выявить набор статистически значимых видов-индикаторов.

Более спорно выглядит наш опыт моделирования распределения популяционной плотности отдельных видов по градиенту солености. Следует признать, что современные методики градиентного анализа не дают ответов на три важнейших концептуальных вопроса: а) что такое экологический оптимум и интервал толерантности и по каким формулам их следует рассчитывать? б) какие критерии важны при селекции статистических моделей? и в) каковы требования, предъявляемые к репрезентативности исходных данных?

Предварительно обсудим результаты из таб. 2. Во-первых, у 7 видов из 17 (или 41%), таких как *Limnodrilus profundicola*, *Gammarus lacustris*, *Glyptotendipes salinus*, *Microchironomus deribae* экологический оптимум находится на левой границе шкалы минерализации $S_{\min} = 6.55$ г/л. Для таких видов целесообразно ориентироваться на модели сигмоидального типа (см. рис. 4), поскольку найденный при этом порог $S_{0.5}$ позволит отделить зону экологического благополучия от зоны угнетенного состояния.

Для некоторых видов (*Sigara sp.*, *Cricotopus salinophilus*, *Berosus bispina*) характерна обратная закономерность и их экологический оптимум солености находится в диапазоне от 27 до $S_{\max} = 41.1$ г/л. В этом случае также возможно моделирование распределения популяционной плотности обратной логистической функцией, однако экологическая интерпретация такой модели связана с далеко не всегда верным предположением, что высокая встречаемость вида будет сохраняться и в гипергалинной области (т.е. при превышении изученного нами интервала солености).

В отношении отдельных видов (например, *Berosus bispina* с рассчитанным оптимумом $S_{\text{опт}} = 41.1$ г/л) целесообразно воздержаться от категоричных биологических выводов, поскольку модели распределения их популяционной плотности основаны на недостаточном объеме обрабатываемых данных, и следует отметить лишь феномен высокой адапционной способности этих организмов к условиям повышенной минерализации. В то же время, характер тренда численности *Ephydra sp.* на рис. 7 может объясняться и естественными биологическими особенностями вида: литературные данные (Rutherford, Kefford, 2005) свидетельствуют об эвригалинности представителей семейства Ephydriidae, обитающих в реках с соленостью до 100 г/л.

Распределение популяционной плотности нескольких видов (*Chironomus aprilius*, *Cricotopus ornatus*) по внешнему виду вполне соответствует теоретической колоколообразной гауссовой кривой. Однако в ряде случаев остается неясным, следует ли отдать предпочтение модели Шелфорда-Уиттекера с четко выраженным экологическим оптимумом или принять традиционную для биофизики сигмоидальную модель, основанную на поиске порогового значения внешнего воздействия. Например, на рис. 4 видно, что для *Tanytarsus kharaensis* правая ветвь гауссианы 1б близка к логистической кривой 1а на ее пороговом участке, в то время как в левой области шкалы минерализации их различия становятся весьма велики. Идентично, что для *Tanytarsus kharaensis* правая ветвь гауссианы 1б близка к логистической кривой 1а на ее пороговом участке, в то время как в левой области шкалы минерализации их различия становятся весьма велики.

В наибольшей мере концептуальные отличия обоих подходов проявляется при оценке толерантных интервалов. Со строгих теоретико-вероятностных позиций *толерантный интервал* должен содержать с заданной вероятностью g долю p ($0 < p < 1$) вероятностной меры dF неизвестной функции распределения $F(x)$ независимой случайной величины x . На практике толерантный интервал принято находить как некую область от-

носителем максимума колоколообразной кривой (экологического оптимума). В случае логистической функции, где унимодальный максимум отсутствует, граничные значения интервала предлагается оценивать по модели, задаваясь некоторой долей шкалы наблюдаемых переменных. Этим и объясняются большой сдвиг оценок толерантных интервалов *Tanytarsus kharaensis* на основе принципиально разных логистической регрессии и модели GML (см. комментарии к рис. 4 и табл. 2). Разрешение подобных неопределенностей мы видим в отказе от сомнительных полуэмпирических формул и внедрении современных методов оценки толерантных областей (Krishnamoorthy, Mathew, 2009).

Несмотря на то, что минерализация является одним из ведущих экологических параметров водной среды, нельзя не согласиться с мнением большинства исследователей (Розенберг, 1984) о неполной корректности прямого однофакторного градиентного анализа, рассматривающего каждую переменную среды изолированно от остальных. Например, популяционная плотность *Tanytarsus kharaensis* в силу его биологических особенностей (высокая скорость размножения, возможная летняя диапауза и др.) в многолетнем аспекте сильно зависит от большого комплекса самых различных абиотических факторов. Однако, соглашаясь с определенной условностью представленных одномерных зависимостей, мы рассматриваем их как важный начальный этап анализа данных, предваряющий построение более сложных многомерных моделей взаимодействия биоты с окружающей средой.

Наконец, следует оговориться, что, поскольку результаты расчетов были получены на ограниченном экспедиционном и экспериментальном материале, все содержательные выводы мы рассматриваем как имеющие достаточно локальный (региональный) характер. Вероятно, те же виды в условиях обитания в других соленых водотоках и экологических условиях могут иметь иные параметры распределения популяционной плотности. Основная наша цель имеет четко выраженный методический характер – на используемом примере дать целостное описание современных моделей и алгоритмов анализа распределения плотности популяций под воздействием факторов окружающей среды.

Благодарности

Авторы благодарят д-ра Д. Зелены (D. Zelený, Университет Масарика, Брно [Чехия]) за ценные консультации и помощь в подготовке программного обеспечения. Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ 13-04-10119К; № 13-04-00740А.

ЛИТЕРАТУРА

- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. 2009.** Биоразнообразие и структурные характеристики макрозообентоса высокоминерализованных рек бассейна Нижней Волги (Приэльтонье) // X Съезд Гидробиол. общ-ва при РАН. Тезисы докладов. Владивосток. С. 159.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Выхристюк Л.А., Шитиков В.К. 2010а.** Разнообразие и структура сообществ макрозообентоса высокоминерализованной реки Хара (Приэльтонье) // Поволжский экологический журн. № 1. С. 14–30.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. 2010б.** Биоразнообразие и структура сообществ макрозообентоса соленых рек аридной зоны юга России (Приэльтонье) // Аридные экосистемы. Т. 16, № 3 (43). С. 25–33.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. 2013.** Соленосная толерантность донных организмов речных вод (обзор) // Аридные экосистемы. Т. 19, № 3 (56). С. 5–11.
- Розенберг Г.С. 1984.** Модели в фитоценологии. М.: Наука. 240 с.
- Фёдоров В.Д., Гильманов Т.Г. 1980.** Экология. М.: Изд-во Моск. ун-та. 464 с.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. 2012.** Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: СамНЦ РАН, Кассандра, 257 с.

- Шитиков В.К., Розенберг Г.С. 2014.** Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра. 314 с.
- Austin M.P. 2002.** Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling // *Ecol. Model.* V. 157. P. 101–118.
- Austin M.P. 2007.** Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches // *Ecol. Model.* V. 200. P. 1–19.
- Barahona J, Millán A, Velasco J. 2005.** Population dynamics, growth and production of *Sigara selecta* (Fieber, 1848) (Hemiptera, Corixidae) in a Mediterranean hypersaline stream // *Freshwater Biology.* Vol. 50. P. 2101–2113.
- Burnham K.P., Anderson D.R. 2002.** Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. N.Y.: Springer-Verlag. 496 p.
- Coudun C., Gégout J.-C. 2006.** The derivation of species response curves with Gaussian logistic regression is sensitive to sampling intensity and curve characteristics // *Ecol. Model.* V. 199. P. 164–175.
- De Cáceres M, Legendre P. 2009.** Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference // *Ecology.* V. 90, № 12. P. 3566–3574.
- De'Ath G. 2002.** Multivariate regression trees: a new technique for modeling species environment relationships // *Ecology.* V.83. P. 1105–1117.
- Elith J., Leathwick J.R. 2009.** Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* V. 40. P. 677–697.
- Guisan A., Thuiller W. 2005.** Predicting species distribution: offering more than simple habitat models // *Ecology Letters.* V. 8. P. 993–1009.
- Huisman J., Olff H., Fresco L. 1993.** A hierarchical set of models for species response analysis // *Journal of Vegetation Science.* V. 4. P. 37–46.
- Jansen F., Oksanen J. 2013.** How to model species responses along ecological gradients – Huisman-Olff-Fresco models revisited // *Journal of Vegetation Science.* V. 24. P. 1108–1117.
- Jongman R.H., ter Braak C.J., van Tongeren O.F. 1987.** Data Analysis in Community and Landscape Ecology. Wageningen: Pudoc. 299 p. [Пер. с англ.: Джонгман Р.Г., тер Браак С.Дж., ван Тонгерен О.Ф. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: РАСХН. 1999. 306 с.].
- Krishnamoorthy K., Mathew T. 2009.** Statistical Tolerance Regions: Theory, Applications and Computation. Wiley, Hoboken. 512 p.
- Legendre P., Legendre L. 1998.** Numerical Ecology. Amsterdam: Elsevier Sci. BV. 853 p.
- McCullagh P., Nelder J.A. 1989.** Generalized Linear Models. London: Chapman & Hall. 511 p.
- Oksanen J., Minchin P.R. 2002.** Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? // *Ecol. Modelling.* V. 157. P. 119–129.
- Peppler-Lisbach C., Kleyer M. 2009.** Patterns of species richness and turnover along the pH gradient in deciduous forests: testing the continuum hypothesis // *Journal of Vegetation Science.* V. 20. P. 984–995.
- Piscart C., Moreteau J.-C., Beisel J.-N. 2005.** Biodiversity and structure of macroinvertebrate communities along a small permanent salinity gradient (Meurthe River, France) // *Hydrobiologia.* V. 546. P. 1–10.
- Rao C.R. 1995.** A review of canonical coordinates and an alternative to correspondence analysis using Hellinger distance // *Qüestió.* V. 19. P. 23–63.

- Rutherford J.C., Kefford B.J. 2005.** Effects of salinity on stream ecosystems: improving models for macroinvertebrates. CSIRO. Land and Water Technical Report. 22/05.
- Schröder H.K., Andersen H.E., Kiehl K. 2005.** Rejecting the mean: Estimating the response of fen plant species to environmental factors by non-linear quantile regression // *Journal of Vegetation Science*. V. 16. P. 373–382.
- Townsend C.R. 1989.** The patch dynamics concept of stream community ecology // *J. North Amer. Benthological Soc.* V. 8. P. 36–50.
- ter Braak C.J., Looman, C.W. 1986.** Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model // *Vegetatio*. V. 65. P. 3–11.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. 1980.** The river continuum concept // *Canad. J. Fish. Aquatic Sci.* V. 37. P. 130–137.
- Velasco J., Millán A., Hernández J., Gutiérrez C., Abellán P., Sánchez D., Ruiz M. 2006.** Response of biotic communities to salinity changes in a Mediterranean hypersaline stream. Murcia, Spain. *Saline Systems*. 2. <http://www.salinesystems.org/content/2/1/12>.
- Whittaker R.H. 1967.** Gradient analysis of vegetation. // *Biol. Rev.* V. 42. P. 207–264.
- Whittaker R.H. 1973.** Direct gradient analysis: techniques // *Handbook of Vegetation Science*. Part V: Ordination and Classification of Vegetation. The Hague: Dr. W. Junk B.V. Publ. P. 7-31 [рус. перевод: Уиттекер Р. Прямой градиентный анализ: техника // *Антология экологии / Состав. и коммент. Г.С. Розенберга. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. С. 73–97*].
- Wiens J.A. 1989.** The ecology of bird communities. Vol. I: Foundations and patterns. Cambridge: Univ. Press. 539 p
- Wood S.N. 2006.** Generalized Additive Models: An Introduction with R. London: Chapman and Hall/CRC Press. 391 p.