

УДК 595.7(476.5)

Биоразнообразие комплексов полужесткокрылых насекомых (Insecta: Heteroptera) в консорциях, черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

О.И. ХОХЛОВА, А.О. ЛУКАШУК

Рассматриваются вопросы биоразнообразия полужесткокрылых насекомых в консорциях *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *V. uliginosum*. Установлено 46 видов 10 семейств. Наибольшим видовым богатством отличались консорции *V. uliginosum*, наименьшим – *V. myrtillus*. Самое высокое альфа-разнообразие и выравненность видов по относительному обилию было в консорции *V. vitis-idaea*. Наиболее высокие различия видового состава клопов выявлены между консорциями *V. vitis-idaea* и *V. uliginosum*. Отдельные виды характеризовались высокой приуроченностью к определенному типу консорции.

Ключевые слова: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *V. uliginosum*, Белорусское Поозерье, полужесткокрылые, биоразнообразие.

The biodiversity of true bugs in consortia *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* and *V. uliginosum* are considered. In total, 46 species of 10 families were determined. The highest species richness in *V. uliginosum* consortium was observed, the lowest – in *V. myrtillus* consortium. The highest alpha-diversity and evenness of species were in the *V. vitis-idaea* consortium. The highest differences in the species composition of true bugs were found between the consortia *V. vitis-idaea* and *V. uliginosum*. Some species were characterized by a high association with a certain type of consortium.

Keywords: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, Belarusian Lake District, true bugs, biodiversity.

Введение. Черника обыкновенная, голубика топяная и брусника обыкновенная широко распространены в климатических условиях Белорусского Поозерья и играют заметную роль в формировании почвенного покрова лесов [1]. Образованный ими кустарничковый ярус формирует специфический микроклимат и предоставляет экологические ниши для целого ряда консументов. По всей видимости, с *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *V. uliginosum* связан специфический комплекс насекомых, имеющих трофические и топические и другие взаимоотношения с ними [2]. К специфическим морфологическим и биохимическим особенностям этих растений можно отнести наличие многолетних жестких побегов, толстую кутикулу, восковой налет и высокое содержание дубильных веществ [3], что затрудняет их потребление фитофагами.

Одними из основных консументов в лесных экосистемах являются полужесткокрылые насекомые. Однако, до настоящего времени целенаправленные исследования их видового состава и экологии в консорциях растений семейства Вересковые в лесных экосистемах не проводились как в Белорусском Поозерье, так и в Республике Беларусь в целом. Имеющиеся немногие литературные данные фрагментарны [4] и касаются преимущественно экологии полужесткокрылых насекомых, ассоциированных с вересковыми кустарничками верховых болот [5]–[10]. В связи с этим цель данной работы – изучить таксономический состав и биоразнообразие комплексов полужесткокрылых насекомых в консорциях, черники обыкновенной, брусники обыкновенной и голубики топяной в Белорусском Поозерье.

Материал и методы исследований. Материалом данной публикации послужили сборы авторов, выполненные в 4 административных районах Витебской области (Витебский, Сенненский, Лепельский, Миорский). Исследования проводились с конца апреля до начала ноября в 2017–2018 гг. с интервалом 10–14 дней, с использованием метода энтомологического кошения сачком с диаметром обруча 30 см. За единицу учета было принято 50 взмахов в пятикратной повторности. Данные количественных учетов (учетная плотность, выраженная числом экземпляров на 50 взмахов сачка) всех выборочных совокупностей одного типа консорции были объединены для вычисления средней величины и ее стандартной ошибки.

Сбор материала осуществлялся на следующих стационарах: 1) Сосняки черничные (консорции черники); окр. д. Придвинье (Витебский р-н, координаты 55°10'N 29°56' E); окр. д. Щитовка (Сенненский р-н, координаты 54°52'N 30°22'E); окр. д. Боровка (Лепельский р-н, координаты 54°57'N 28°48'E); окр. д. Волковщина (Миорский р-н, координаты 55°34'N 27°26' E); 2) Сосняки брусничные (консорции брусники); окр. д. Придвинье (Витебский р-н, координаты 55°10'N 29°27' E); окр. д. Щитовка (Сенненский р-н, координаты 54°52'N 30°27' E); окр. д. Боровка (Лепельский р-н, координаты 54°58'N 28°53'E); окр. д. Волковщина (Миорский р-н, координаты 55°33'N 27°25' E); 3) Верховые болота (консорции голубики); окр. д. Придвинье (Витебский р-н, координаты 55°10'N 29°57' E); окр. д. Каменполье (Миорский р-н, координаты 55°37'N 27°32' E); окр. д. Мартиновцы (Миорский р-н, координаты 55°38'N 27°34' E).

Перед выполнением статистического анализа данные были проверены на соответствие закону нормального распределения с использованием теста Шапиро-Уилка. Для оценки различий между выборками использовался дисперсионный анализ (ANOVA) и апостериорный тест Тьюки или, в случае несоответствия закону нормального распределения, непараметрический критерий Краскела-Уолиса (H) и апостериорный тест Дана. Для выявленного (S_{observed}) и прогнозируемого возможного ($S_{\text{estimated}}$) числа видов были применены непараметрические эstimаторы Chao 2 и Bootstrap. Данные алгоритмы экстраполяции видового богатства позволяют проводить оценку ожидаемого числа видов на основе сравнительно небольшого числа выборок [11].

Для оценки альфа-разнообразия комплексов применены индекс информационного разнообразия Шеннона-Уивера (H') и индекс выравненности Пиелу (J'). Бета-разнообразие комплексов полужесткокрылых исследовано с помощью непараметрического теста ANOSIM (analysis of similarity) и неметрического многомерного шкалирования (non-metric multidimensional scaling, NMDS) на основе индекса Брея-Кертиса. Кроме того, для выявления видов, которые вносят наибольший вклад в гетерогенность комплексов, выполнен SIMPER (similarity of percentage) анализ [12].

Приуроченность видов к определенному типу консорций была проанализирована с помощью анализа главных компонент (Principal component analysis, PCA). На ординационной диаграмме названия видов приводятся в сокращенном виде (три первых буквы названия рода и три первых буквы названия вида). Виды, выявленные в количестве менее пяти экземпляров, исключены из анализа. Предварительно было выполнено преобразование данных ($\log_{10}(n + 1)$), так как многие виды имели нулевые значения, т. е. отсутствовали в сборах в отдельных консорциях.

Для анализа структуры доминирования использовалась шкала Г. Энгельманна (1978), где E – эудоминант (> 40,0 %), D – доминант (12,5–39,9 %), SD – субдоминант (4,0–12,4 %), R – рецедент (1,3–3,9 %), SR – субрецедент (< 1,3 %) [13]. Анализы выполнены в статистическом пакете PAST 3.21.

Результаты и их обсуждение. В результате исследования установлено 46 видов представителей отряда полужесткокрылых, входящих в состав 39 родов, 10 семейств.

Выявлены значимые различия видового богатства (ANOVA, $F = 49.82$, $p = 0,0001$) комплексов полужесткокрылых анализируемых консорций. При этом наибольшее среднее число видов выявлено в консорциях голубики топяной, наименьшее – в консорциях черники обыкновенной (рисунок 1).

Выполненные расчеты прогнозируемого числа видов на основе непараметрических эstimаторов и их стандартных отклонений продемонстрировали относительно высокое соответствие наблюдаемого видового богатства к максимально возможному, что указывает на достаточные выборочные усилия при отборе проб (таблица 1). В частности эstimатор Chao 2 продемонстрировал соотношение 87,54–96,55 % числа выявленных видов к максимально возможному. По результатам Bootstrap соотношение было ниже несколько ниже (62,96–90,32 %).

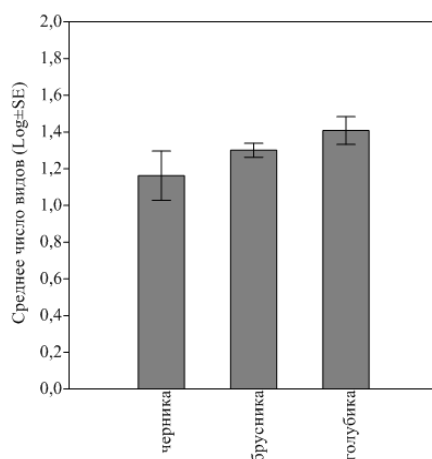


Рисунок 1 – Среднее число видов полужесткокрылых (Insecta: Heteroptera) в консорциях, черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Таблица 1 – Показатели видового богатства, учетной плотности и разнообразия комплексов полужесткокрылых (Insecta: Heteroptera) в консорциях, черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Показатель	Консорции		
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>
Число видов (S)	17	21	28
Chao 2	19	24	29
Стандартное отклонение Chao 2	2,55	2,08	2,75
Соотношение (%) наблюдаемого числа видов к максимально возможному по Chao 2	89,47	87,54	96,55
Bootstrap	21	26	31
Стандартное отклонение Bootstrap	2,51	2,08	2,71
Соотношение (%) наблюдаемого числа видов к максимально возможному по Bootstrap	62,96	80,76	90,32
Учетная плотность (экз./50 взмахов сачка)	58,34	59,67	80,67
Стандартная ошибка учетной плотности	3,48	2,07	4,82
Индекс Шеннона (H')	2,185	2,551	2,517
Стандартная ошибка H'	0,07	0,04	0,04
Индекс Пиелу (J')	0,626	0,643	0,488
Стандартная ошибка J'	0,05	0,02	0,02

Наиболее высокая средняя учетная плотность полужесткокрылых выявлена в консорции голубики (ANOVA, $F = 12,06$, $p = 0,0007$), наименьшая – в консорции брусники обыкновенной (таблица 1, рисунок 2). При этом различия среднего числа экземпляров в выборочных совокупностях брусники и черники оказались статистически незначимыми по результатам апостериорных сравнений ($p = 0,45$).

Максимальным альфа-разнообразием по показателю индекса Шеннона ($H' = 2,551$) характеризовались комплексы полужесткокрылых насекомых консорции *Vaccinium vitis-idaea*, наименьшим ($H' = 2,185$) – консорции *Vaccinium myrtillus*. Достаточно высокое разнообразие клопов в консорции брусники обыкновенной сопровождалось и большей выравненностью ($J' = 0,643$). Хотя в целом выравненность комплексов полужесткокрылых низкая (таблица 1).

В консорции *Vaccinium myrtillus* доминантами были *Stictopleurus crassicornis* (25,86%), *Nabis rugosus* (17,24%) и *N. Fesus* (13,37%). Среди полужесткокрылых насекомых консорции *Vaccinium vitis-idaea* доминантами были *Kleidocerys resedae* (24,02%) и *Aelia acuminata* (14,53%), в консорции *Vaccinium uliginosum* – *Stephanitis oberti* (24,29%) и *Lygus pratensis* (17,35%) (таблица 2).

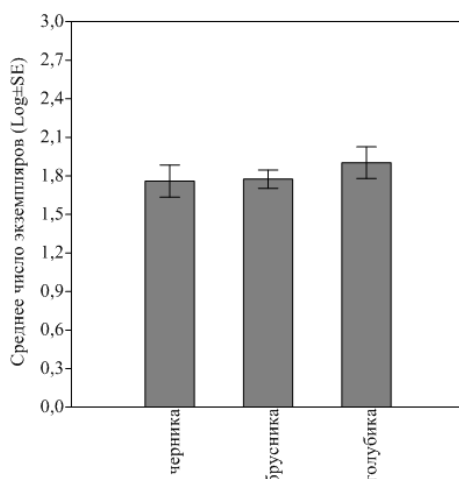


Рисунок 2 – Среднее число экземпляров полужесткокрылых (Insecta: Heteroptera) в консорциях, черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Таблица 2 – Относительное обилие (%) полужесткокрылых (Insecta: Heteroptera) в консорциях, черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Вид	Консорции		
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>
<i>Stephanitis oberti</i> (Kolenati, 1857)	0,00	0,00	24,20
<i>Adelphocoris lineolatus</i> (Goeze, 1778)	0,00	0,50	0,30
<i>Closterotomus biclavatus</i> (Herrich-Schaeffer, 1835)	0,00	0,00	3,70
<i>Lygocoris contaminatus</i> (Fallén, 1807)	0,00	0,00	0,90
<i>Lygus pratensis</i> (Linnaeus, 1758)	1,15	3,30	17,50
<i>L. punctatus</i> (Zetterstedt, 1838)	10,34	8,94	10,09
<i>L. rugulipennis</i> (Poppius, 1911)	6,90	7,26	0,95
<i>Notostira erratica</i> (Linnaeus, 1758)	0,00	1,12	0,00
<i>Stenodema laevigata</i> (Linnaeus, 1758)	0,00	3,91	0,00
<i>Globiceps lavomaculatus</i> (Fabricius, 1794)	0,00	1,12	0,00
<i>G. salicicola</i> (Reuter, 1880)	0,00	0,00	0,95
<i>Orthotylus ericetorum</i> (Fallén, 1807)	0,00	0,00	1,26
<i>Nabis brevis</i> (Scholz, 1847)	0,00	0,00	0,63
<i>N. ericetorum</i> (Scholtz, 1847)	0,00	0,56	1,26
<i>N. ferus</i> (Linnaeus, 1758)	14,37	5,03	5,05
<i>N. pseudoferus</i> (Remane, 1949)	0,00	0,00	0,63
<i>N. rugosus</i> (Linnaeus, 1758)	17,24	6,70	0,00
<i>Coranus aethiops</i> (Jakovlev, 1893)	0,00	0,00	0,32
<i>Kleidocerys resedae</i> (Panzer, 1797)	1,15	24,02	7,26
<i>Cymus grandicolor</i> (Hahn, 1832)	0,00	0,00	0,32
<i>Eremocoris plebejus</i> (Fallén, 1807)	0,00	0,56	0,00
<i>Scolopostethus decoratus</i> (Hahn, 1833)	0,00	1,12	0,95
<i>Macrodema microptera</i> (Curtis, 1836)	0,00	0,00	1,58
<i>Pachybrachius luridus</i> (Hahn, 1826)	0,00	0,56	0,95
<i>Rhyparochromus pini</i> (Linnaeus, 1758)	0,57	0,00	0,00
<i>Stygnocoris sabulosus</i> (Schilling, 1829)	0,00	4,47	0,00
<i>Ligyrocorys sylvestris</i> (Linnaeus, 1758)	0,00	2,23	1,58
<i>Corizus hyoscyami</i> (Linnaeus, 1758)	1,72	0,00	0,00
<i>Rhopalus maculatus</i> (Fieber, 1837)	0,57	0,56	0,00
<i>R. parumpunctatus</i> (Schilling, 1829)	3,45	1,12	0,00
<i>Stictopleurus abutilon</i> (Rossi, 1790)	0,57	0,00	0,00
<i>S. crassicornis</i> (Linnaeus, 1758)	25,86	3,91	6,31
<i>Coreus marginatus</i> (Linnaeus, 1758)	0,57	0,00	0,00
<i>Elasmucha ferrugata</i> (Fabricius, 1787)	0,00	1,68	0,95

Окончание таблицы 2

<i>E.grisea</i> (Linnaeus, 1758)	3,45	1,12	0,63
<i>Pyrhocoris apterus</i> Linnaeus, 1758	2,30	0,00	0,00
<i>Arma custos</i> (Fabricius, 1794)	0,00	0,00	0,95
<i>Picromerus bidens</i> (Linnaeus, 1758)	0,57	1,68	5,99
<i>Rhacognatus punctatus</i> (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	0,95
<i>Aelia acuminata</i> (Linnaeus, 1758)	2,30	14,53	1,26
<i>Carpocoris fuscispinus</i> (Boheman, 1849)	0,00	0,00	0,95
<i>Dolycoris baccarum</i> (Linnaeus, 1758)	4,60	2,23	0,00
<i>Holcostethus vernalis</i> (Wolff, 1804)	1,15	0,00	0,00
<i>Palomena prasina</i> (Linnaeus, 1761)	1,15	1,68	1,26
<i>Eurydema oleracea</i> (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	0,32

Выполненный анализ бета-разнообразия с использованием неметрического многомерного шкалирования (nMDS) показал отчетливые различия видового состава консорции голубики от других, тогда как (stress = 0,02, R^2 для первых двух осей ординации составляет 0,8 и 0,1 соответственно). С другой стороны, ординационная диаграмма демонстрирует сходство комплексов полужесткокрылых брусники и черники (рисунок 3). Различия подтверждают результаты теста one-way ANOSIM как для всех консорций в целом ($R = 0,9$, $p = 0,002$), так и при их по парном сравнении (таблица 3). Кроме того, SIMPER тест также продемонстрировал достоверный уровень различий между комплексами полужесткокрылых и выявил виды, которые способствуют их гетерогенности (таблица 4). Наибольший вклад в различия между комплексами вносят виды, обладающие наиболее высокими средними показателями учетной плотности, такие как *Nabis rugosus*, *Dolycoris baccarum* (в консорции *Vaccinium myrtillus*), *Kleidocerys resedae*, *Aelia acuminata*, *Stygnocoris sabulosus* (в консорциях *V. vitis-idaea*), *Stephanitis oberti*, *Lygus pratensis*, *Picromerus bidens*, *Stictopleurus crassicornis* и *Closterotomus biclavatus* (в консорциях *V. uliginosum*).

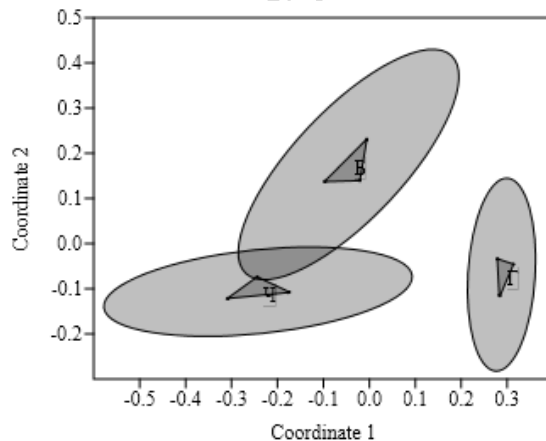


Рисунок 3 – Ординационная nMDS-диаграмма комплексов полужесткокрылых (Insecta: Heteroptera) в консорциях, черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Таблица 3 – Результаты анализа сходства видового состава комплексов полужесткокрылых (Insecta: Heteroptera) на основе по парных сравнений с использованием теста one-way ANOSIM в консорциях, черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Консорции	P-уровень		
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>
<i>Vaccinium myrtillus</i>		0,028	0,020
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0,028		0,025
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0,020	0,025	

Таблица 4 – Результаты анализа различий видового состава комплексов полужесткокрылых (Insecta: Heteroptera) на основе SIMPER-теста в консорциях, черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Вид	Средний уровень различия	Вклад в %	Кумулятивный вклад, в %	Среднее число экземпляров в консорции <i>Vaccinium myrtillus</i>	Среднее число экземпляров в консорции <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Среднее число экземпляров в консорции <i>Vaccinium uliginosum</i>
<i>Stephanitis oberti</i>	5,48	12,28	12,28	0	0	1,44
<i>Kleidocerys resedae</i>	4,16	9,31	21,58	0,18	1,2	0,88
<i>Lygus pratensis</i>	4,14	9,26	30,84	0,18	0,45	1,24
<i>Nabis rugosus</i>	3,98	8,92	39,76	1	0,66	0
<i>Picromerus bidens</i>	2,86	6,40	46,16	0,12	0,30	0,85
<i>Stictopleurus crassicornis</i>	2,65	5,94	52,10	1,16	0,50	0,87
<i>Aelia acuminata</i>	2,63	5,88	57,98	0,37	0,99	0,37
<i>Closterotomus biclavatus</i>	2,58	5,77	63,76	0	0	0,67
<i>Dolycoris baccarum</i>	2,17	4,85	68,61	0,55	0,37	0
<i>Stygnocoris sabulosus</i>	2,07	4,63	73,24	0	0,52	0

Анализ главных компонент (PCA) позволил выявить виды в наибольшей степени приуроченные к консорциям определенного типа. Следует отметить, что дисперсия первых двух осей ординации (главных компонент) составляет 77,70 % и 21,32 % соответственно. В частности, наибольшую связь с черникой обыкновенной продемонстрировали *Nabis rugosus*, *Dolycoris baccarum*, *Elasmuchagrisea*, с брусникой обыкновенной – *Kleidocerys resedae*, *Aelia acuminata*, *Stygnocoris sabulosus*, с голубикой топяной – наиболее выражена связь у *Stephanitis oberti* и *Closterotomus biclavatus* (рисунок 4).

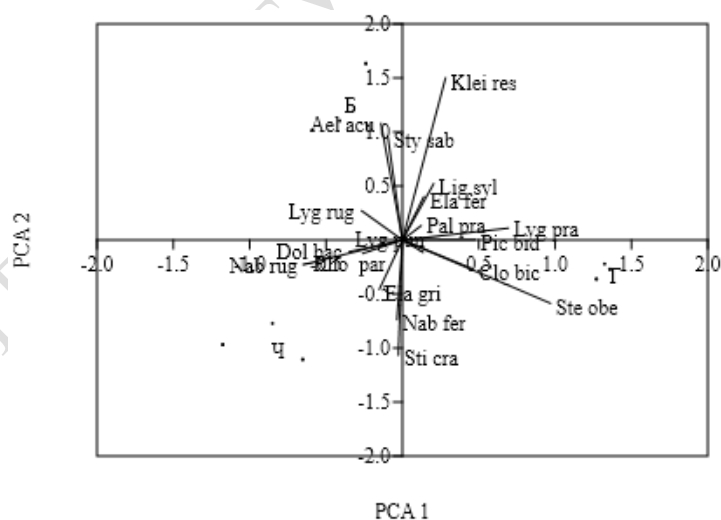


Рисунок 4 – Ординационная PCA-диаграмма комплексов полужесткокрылых (Insecta: Heteroptera) в консорциях, черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Заключение. Впервые в условиях Белорусского Поозерья выявлен таксономический состав комплексов полужесткокрылых насекомых консорций черники обыкновенной, брусники обыкновенной и голубики топяной. Наибольшим видовым богатством клопов отличались консорции голубики топяной, наименьшим – черники обыкновенной.

По показателям относительной численности, выраженной средней учетной плотностью выборочных совокупностей, достоверных различий между комплексами полужесткокрылых

в консорциях черники и брусники не установлено, тогда как число зарегистрированных особей в консорции *Vaccinium myrtillus* было достоверно выше.

Консорции брусники обыкновенной отличались наиболее высокими показателями альфа-разнообразия и выравненности видов по относительному обилию по сравнению с комплексами полужесткокрылых остальных консорций, что связано с преобладанием в них ограниченного числа видов. При этом качественный состав доминирующих видов был различен.

Анализ бета-разнообразия показал отчетливые различия видового состава клопов трех исследуемых консорций, которые были наибольшими между консорциями *Vaccinium vitis-idaea* и *Vaccinium uliginosum*. Такая дифференциация обусловлена отдельными видами, обладающими наиболее высокими средними показателями учетной плотности, большинство из которых характеризуется высокой приуроченностью к определенному типу консорции.

Литература

1. Гельтман, В.С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии / В.С. Гельтман. – Минск : Наука и техника, 1982. – 326 с.
2. Мазинг, В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов / В.В. Мазинг // Труды Московского общества испытателей природы. – М., 1966. – С. 127–177.
3. Денисенков, В.П. Основы болотоведения / В.П. Денисенков – Л. : Изд-во С.-Петербургского университета, 2000. – 224 с.
4. Литвинова, А.Н. Насекомые сосновых лесов / А.Н. Литвинова, Т.П. Панкевич, Р.В. Молчанова. – Минск : Навука і тэхніка, 1985. – 152 с.
5. Сушко, Г.Г. Полужесткокрылые (Insecta, Heteroptera) верховых болот Белорусского Поозерья / Г.Г. Сушко, А.В. Лукашук // Вестник ВГУ. – 2011. – № 2 (62). – С. 54–60.
6. Сушко, Г.Г. Насекомые в консорциях дикорастущих ягодников и других верескоцветных на верховых болотах Белорусского Поозерья / Г.Г. Сушко, В.В. Шкатуло // Вестник ВГУ. – 2013. – № 3 (75). – С. 50–61.
7. Sushko, G. Species Composition and Diversity of the True Bugs (Hemiptera, Heteroptera) of a Raised Bog in Belarus / G. Sushko // Wetlands. – 2016. – Vol. 36, № 6. – P. 1025–1032.
8. Sushko, G. Heteroptera (Insecta: Hemiptera) of the peat bogs of Belarusian Lakeland / G. Sushko // Biologia. – 2016. – Vol. 71, № 6. – P. 688–694.
9. Sushko, G.G. Taxonomic composition and species diversity of insect assemblages in grass-shrub cover of peat bogs in Belarus / G.G. Sushko // Contemporary Problems of Ecology. – 2017. – Vol. 10, № 3. – P. 259–270.
10. Сушко, Г.Г. Современное состояние и эколого-таксономическая структура сообществ насекомых верховых болот Белорусского Поозерья / Г.Г. Сушко. – Минск : Изд-во БГУ, 2017. – 207 с.
11. Gotelli, N.J. Measuring and estimating species richness, species diversity, and biotic similarity from sampling data / N.J. Gotelli, A. Chao // Encyclopedia of Biodiversity / ed S.A. Levin. – 2nd Edition. – New York : Elsevier, 2013. – P. 195–211.
12. Anderson, M.J. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing? / M.J. Anderson, D.C. Walsh // Ecological monographs. – 2013. – № 83 (4). – P. 557–574.
13. Engelmann, H.-D. Zur Dominanz klassifizierung von Boden artropoden / H.-D. Engelmann // Pedobiologia. – 1978. – Bd. 18, Hf. 5/6. – S. 378–380.