

УДК 574.587+578.087(282.247.431.2)+595.7(476)

## МЕТОДЫ МНОГОМЕРНОГО АНАЛИЗА ДАННЫХ В СИНЭКОЛОГИИ НАСЕКОМЫХ

Г. Г. СУШКО<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup>Витебский государственный университет имени П. М. Машерова,  
пр. Московский, 33, 210015, г. Витебск, Беларусь

Анализ публикаций по экологии насекомых за последние пять лет, доступных в международной базе данных PubMed Central, свидетельствует, что 65,6 % из них содержат методы ординации. Это подчеркивает актуальность их использования в современных исследованиях. Данные методы позволяют выделить группы с общими свойствами, выявить градиенты и тренды в многомерных данных, продемонстрировать зависимости между переменными и определить, какие из них являются наиболее влиятельными. В представленной статье дан краткий обзор методов ординации, чаще всего используемых в экологических исследованиях насекомых, а также определены ограничения к их применению.

**Ключевые слова:** многомерный анализ; ординация; энтомология; экология сообществ.

## METHODS OF MULTIVARIATE DATA ANALYSIS IN INSECTS SYNECOLOGY

G. G. SUSHKO<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Vitebsk State University named after P. M. Masherova,  
33 Maskoŭski Avenue, Vičebsk 210015, Belarus

Analysis of publications on insect ecology over the past five years, available in the international database PubMed Central, showed that 65,6 % of them contain ordination methods. This emphasizes their relevance at the present stage. These methods allow to select groups with common properties, identify gradients and trends in multivariate data, demonstrate the relationships among variables and determine which of them are the most influential. This article provides a brief overview of the methods of ordination, most often used in environmental studies of insects and identifies restrictions on their use.

**Key words:** Multivariate analysis; ordination; entomology; community ecology.

### Введение

Методы многомерного (мультивариантного) анализа, в частности ординации, применяются в случае, когда нужно найти закономерности отношений между многими переменными одновременно [1]. В экологических исследованиях насекомых таковыми могут быть обилия видов в сообществе, между которыми существуют определенные взаимосвязи, а также факторы среды, характеризующие местообитания. Методы ординации позволяют выделить группы с общими свойствами в анализируемых выборках, выявить градиенты и тренды в многомерных данных, продемонстрировать зависимости между переменными и определить, какие из них являются наиболее влиятельными, а также исследовать переменные на взаимные корреляции (мультиколлинеарность).

---

#### Образец цитирования:

Сушко Г. Г. Методы многомерного анализа данных в синэкологии насекомых. *Журнал Белорусского государственного университета. Экология.* 2020;1:38–45.

#### For citation:

Sushko GG. Methods of multivariate data analysis in insects synecology. *Journal of the Belarusian State University. Ecology.* 2020;1:38–45. Russian.

---

#### Автор:

*Геннадий Геннадьевич Сушко* – кандидат биологических наук, доцент; заведующий кафедрой экологии и охраны природы биологического факультета.

#### Author:

*Gennadi G. Sushko*, PhD (biology), docent; head of the department of ecology and nature conservation, faculty of biology. [gennadis@rambler.ru](mailto:gennadis@rambler.ru)

Перечисленные особенности сообществ можно отобразить на 2-мерном (биplot) или 3-мерном (триplot) графике, которые обуславливают их основные черты.

Методы ординации начали активно использоваться в биологии во второй половине прошлого века [2]. В наше время, для которого характерно развитие компьютерной техники, они находят все более широкое распространение, особенно в синэкологических исследованиях. Не обошли стороной данные методы и энтомологию. Однако уже трудно провести грань между отраслями знаний. Так, насекомые являются подходящими объектами исследований в самых различных областях, например, при оценке состояния окружающей среды, биоиндикации, молекулярной генетики, теории эволюции, климатологии и т. д. [3].

Современное состояние вычислительной техники позволило обрабатывать огромные массивы данных, поэтому методы многомерного анализа получили широкое развитие. Существенной проблемой является ограниченность русскоязычной литературы по современным методам анализа данных, которые появляются, уточняются и дополняются чуть ли не каждый год. Одной из первых книг на русском языке, в которой рассмотрены в большом объеме методы многомерного анализа на примере данных геоботанических исследований, стал перевод монографии Р. Г. Джонгмана с соавторами «Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов» (1999) [2]. Многие методы анализа данных в экологии на примере водных беспозвоночных животных продемонстрированы в монографиях В. К. Шитикова с соавторами «Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения» (2005) [4], «Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели» (2012) [5], «Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R» (2013) [6]. Подробный обзор методов ординации дан в публикациях А. Б. Новаковского (2008) [7], В. К. Шитикова и Т. Д. Зинченко (2019) [1].

Изучая зарубежную современную литературу по энтомологии, не трудно заметить, что авторы используют широкий спектр методов многомерного анализа. В то же время достаточно сложно сориентироваться в целесообразности того или иного метода в конкретном случае, и у исследователя зачастую возникают проблемы выбора.

Цель исследования – систематизация основных методик многомерного анализа данных, приемлемых в синэкологии насекомых, а также определение возможностей и ограничений к применению наиболее распространенных методов ординации.

### Материалы и методы исследования

Материалом для работы послужил анализ литературы, размещенной в открытом доступе в одной из крупнейших международных баз данных PubMed Central (PMC), которая содержит публикации по биологии, медицине и наукам о живой природе [8]. Для анализа использованы такие показатели, как методы ординации, кластерного анализа, выбор пакета статистической обработки данных. Всего проанализировано 350 работ по экологии наземных насекомых различных таксонов, отобранных по соответствующим ключевым словам в названии и аннотации, опубликованных за последние 5 лет.

Рассмотрены возможности и ограничения к применению наиболее часто используемых методов многомерного анализа данных на основании современных литературных источников, в том числе пособий по работе в статистической среде R и руководства к применению ее отдельных пакетов [9–15].

### Результаты исследования и их обсуждение

Среди проанализированных публикаций, включающих результаты энтомологических и экологических исследований с использованием насекомых, 65,6 % содержат методы ординации и кластеризации. В числе применяемых в настоящее время наиболее распространенными оказались методы непрямой ординации: неметрическое многомерное шкалирование – nMDS (42,6 %). Достаточно часто используется анализ главных компонент – PCA (13,1 %), реже анализ соответствий с удаленным трендом – DCA (4,9 %) и анализ главных координат – PCoA (3,3 %). Доля методов прямой ординации (CCA и RDA) оказалась ниже и составила в совокупности 36 % (по 18 % на каждый метод соответственно). Следует отметить, что такие популярные в русскоязычных публикациях методы, как кластерный анализ (5,02 %) и дискриминантный анализ (1 %), не имеют столь широкого распространения в исследованных публикациях [3].

Проверку того, значимо ли отличаются группы объектов (например, данные обилия видов в нескольких местообитаниях), осуществляли с помощью мультивариантных тестов, основанных на статистических гипотезах. Такие методики выявлены в 29,2 % публикаций. Чаще всего применяются такие непараметрические методы, как многофакторный дисперсионный анализ PERMANOVA (53,5 %) и анализ сходства ANOSIM (28,5 %) [3].

Для выполнения различных методов анализа данных были использованы как стандартные пакеты статистического анализа (STATISTICA, SPSS, PAST), так и специализированные, которые разработаны для выполнения ординации (PC-Ord, CANOCO). Однако в основном анализ выполнялся в R (62,5 %). Стати-

стическая среда R в настоящее время предоставляет наиболее широкие возможности для обработки таких данных: пакеты *vegan*, *BiodiversityR* и многие иные позволяют анализировать биологические данные. Другие, в том числе и наиболее популярные до недавнего времени пакеты анализа, применяются не так часто: *PRIMER* (12,5 %), *CANOCO* (9,3 %), *SPSS* (7,3 %), *STATISTICA* и *PAST* (по 6,2%), *SAS* (3,1 %), *PC-ORD* (2 %) [3].

Следует подчеркнуть, что ординация – это совокупность методов многомерного анализа, позволяющая проводить упорядочение видов, факторов среды, типов биотопов и других экологических переменных путем их оптимального проецирования в пространство малой размерности. Термин введен Дж. Гудллом, и происходит от нем. «*ordnung*» (порядок) [1; 5; 14].

Методы ординации делят на неограниченные (*Unconstrained*) и ограниченные (*Constrained*). Первая группа из них не ограничена конкретными переменными и в нашем случае показывает изменение видового состава, обилие видов, биомассы, морфологических показателей и т. д. вдоль некоторой абстрактной оси (градиента), которая отражает максимальную изменчивость в структуре данных. Тогда как прямая ординация отображает изменение исследуемых переменных вдоль градиентов среды, выбранных исследователем (температура, уровень влажности, рельеф, сезон, уровень загрязнения и т. д.) [1; 10; 11]. В последнем случае анализ ограничивается только факторами среды, выбранными (измеренными) исследователем, которые, по его мнению, можно считать наиболее важными. По этому принципу также выделяют методы прямой (*Direct gradient analyses*) и непрямой (*Indirect gradient analyses*) ординации. Непрямой градиентный анализ имеет преимущества перед прямым, поскольку видовой состав и его количественные показатели достаточно легко идентифицируются. Однако условия среды охарактеризовать достаточно сложно вследствие того, что существует много факторов и еще больше способов их оценки. Следовательно, виды могут быть более информативными индикаторами окружающей среды [11; 14].

Основные методы непрямой ординации, используемые в энтомологических исследованиях, – анализ главных компонент (*PCA*, *principal component analysis*), анализ соответствий (*CA*, *correspondence analysis*), анализ соответствия с удаленным трендом (*DCA*, *detrended correspondence analysis*), анализ главных координат (*PCoA*) или метод метрического многомерного шкалирования, неметрическое многомерное шкалирование (*NMDS*, *nonmetric multidimensional scaling*), основаны на анализе одной матрицы данных (в большинстве случаев – матрица видов и их обилий в различных биотопах).

Среди выявленных, наиболее распространенных методов прямой ординации – канонический анализ соответствий (*CCA*, *canonical correspondence analysis*), анализ избыточности (*RDA*, *redundancy analysis*). Они отличаются от предыдущих использованием двух матриц данных (матрица видов и матрица, включающая измеренные переменные среды). Как правило, методы ограниченной ординации применяются после неограниченного ординационного анализа, при попытке связать видовой состав местообитаний с переменными среды на графике ординации.

Анализ диаграмм различных методов ординации во многом сходен. Длина вектора переменной на графике отражает его вклад в ординацию. Таким образом, переменные, описываемые более длинными векторами, считаются наиболее важными (информативными) по сравнению с теми, которые характеризуются короткими стрелками. Угол между двумя стрелками (или между стрелкой и осью координат) указывает на величину корреляции между двумя переменными (или между переменной и осью координат). Острый угол характеризует высокую положительную корреляцию (если угол  $0^\circ$  – корреляция равна 1). Прямой угол свидетельствует об отсутствии корреляции (рис. 1), тогда как тупой угол – об отрицательной (при  $180^\circ$  корреляция равна  $-1$ ) [11].

Анализ главных компонент (*PCA*) является одним из самых старых методов ординации. Процедура *PCA* заключается в построении новых синтетических переменных – главных компонент (*principal components*) или осей на графике ординации (*PC 1*, *PC 2*, *PC 3*, *PC 4* и т. д.), которые являются линейными комбинациями исходных переменных (например, видов, местообитаний или факторов среды). Метод позволяет сгруппировать объекты на ординационной диаграмме, что дает возможность увидеть тренды в распределении данных (обилие видов, концентрации химических элементов и т. д.) и сделать предположения о вызывающих их факторах [14]. Например, можно проанализировать приуроченность видов к определенным биотопам (рис. 2). Дистанция между объектами измеряется расстоянием Евклида [14].

Несмотря на частое использование в биологии, этот метод не идеален для анализа данных о численности видов насекомых из-за ряда ограничений. Во-первых, он работает корректно, если переменные имеют нормальное или близкое к нему распределение, что встречается достаточно редко в комплексах насекомых, приуроченных к определенным местообитаниям.

Во-вторых, переменные должны быть связаны между собой линейными отношениями (либо распределение обилия видов или других переменных, характеризующихся монотонностью, без ярко выраженных пиков) [1]. Это также не частое явление, поэтому требуется преобразование данных (трансформация Хеллингера или логарифмирование), которое в ряде случаев может исправить ситуацию [15].

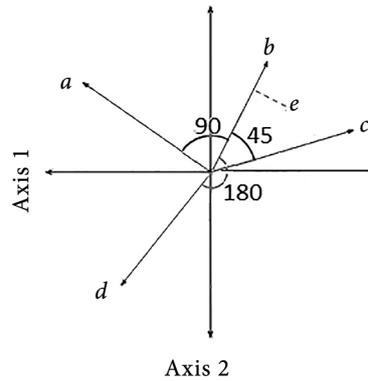


Рис. 1. Пример ординационной диаграммы; e – точка, соответствующая виду, a – d – вектора соответствующие переменным среды

Fig. 1. An example of ordination diagram; d – the point corresponding to the species, a – d – the vectors corresponding to the environment variables

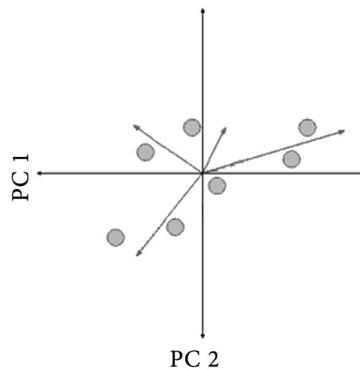


Рис. 2. Пример ординационной диаграммы анализа главных компонент. Стрелки – биотопы, точки – виды

Fig. 2. An example of the ordination diagram of the principal components analysis. Arrows are biotopes, points are species

В-третьих, анализ главных компонент работает корректно при коротких градиентах в структуре данных, то есть когда одни и те же виды в основном идентифицируются повсюду в районе исследования, и выборки различаются по их обилиям. Если ваши данные получены, например, в широком спектре местообитаний и уже априори наблюдаются значительные вариации видового состава и обилия, PCA следует применять с осторожностью. Проверить наличие градиента и его длину можно с помощью другого метода ординации – анализа соответствий, о котором речь пойдет ниже.

Следует отметить, что применение PCA к данным со многими нулями (когда многие виды присутствуют только в отдельных местообитаниях) может привести к некорректным выводам. В данном случае может улучшить ситуацию также преобразование Хеллингера или логарифмирование ( $\log(x+1)$ ) [14; 15]. Напомним, что прибавление 1 необходимо вследствие того, что  $\log 1 = 0$ , а в данных многие виды в выборках могут быть представлены одним экземпляром. Альтернативой логарифмированию является трансформация извлечением корня 4-й степени, которая предпочтительнее классического  $\log(x+1)$  в тех случаях, когда добавление константы (1) может повлиять на небольшие значения [14].

PCA выполняется с использованием двух подходов: на основе дисперсионно-ковариационной матрицы, либо на матрице корреляции. Первый подход применяется, когда таблица данных включает наблюдения в одних и тех же единицах измерения или одинаковые типы данных (например, число особей разных видов). Второй подход используется, если переменные измеряются в разных единицах или в разных масштабах (например, разные параметры окружающей среды) [10; 14].

*Анализ соответствий (CA).* Цель анализа соответствий состоит в том, чтобы наилучшим способом обобщить соответствие между строками и столбцами матрицы данных. Таким образом, чем ближе точки, представляющие две строки в таблице данных, тем больше они соответствуют друг другу, а близость между точками, представляющими данные в строках и столбцах, указывает на связь между ними [11]. В нашем случае это позволяет показать связи между видами насекомых и биотопами. Расстояние между объектами вычисляется с использованием меры дистанции хи-квадрат, а не расстояния Евклида, как в PCA.

Этот метод имеет преимущество, поскольку хи-квадрат является лучшим экологическим расстоянием, чем евклидово и не чувствителен к двойным нулям в таблице данных, которые анализ главных компонент может принять за сходства [13; 14].

Кроме того, анализ соответствий изначально был ориентирован на анализ объектов с унимодальным распределением, что в большей мере отражает распределение обилия видов (в большинстве экологических исследований данные не соответствуют линейному распределению и имеют пик, отражающий экологический оптимум) [14].

В то же время СА обладает рядом недостатков. Если первая полученная ось (СА 1) отражает влияние одного самого важного фактора среды, то вторая и последующие оси часто являются искаженными версиями первой оси. Этот метод также сильно преувеличивает влияние редких видов. Кроме того, иногда возникает математический артефакт – «эффект арки», обусловленный квадратичными связями между осями, при котором точки отдельных видов выстраиваются на графике в дугу (рис. 4) [1]. Если данные недостатки прослеживаются в ходе выполнения анализа, то лучше использовать альтернативный метод ординации.

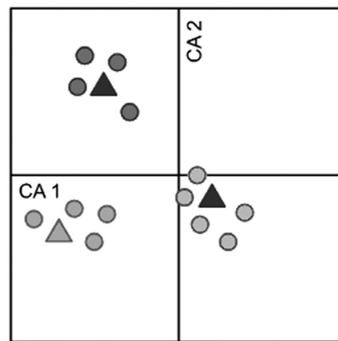


Рис. 3. Пример ординационной диаграммы анализа соответствий. Треугольники – биотопы, точки – виды  
Fig. 3. An example of ordination diagram of the correspondence analysis. Triangles are biotopes, points are species

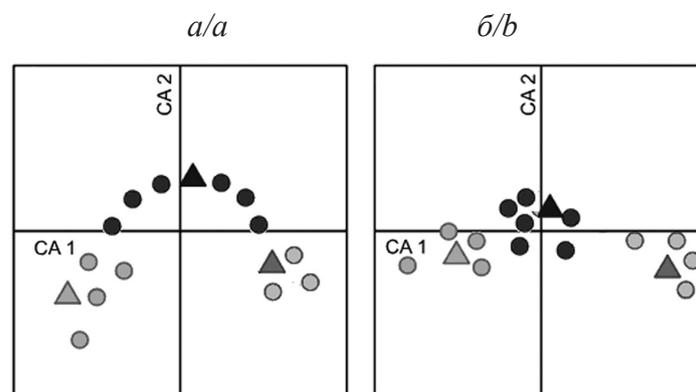


Рис. 4. Пример ординационной диаграммы анализа соответствий с эффектом арки (а) и с удаленным трендом (б). Треугольники – биотопы, точки – виды

Fig. 4. An example of ordination diagram of the correspondence analysis with the arch effect (a) detrended (b). Triangles are biotopes, points are species

*Анализ соответствия с удаленным трендом (DCA).* Для устранения эффекта арки в СА используется математическая процедура detrending (рис. 5). Данный подход, с одной стороны, улучшает качество анализа соответствий, но с другой – вместе с удалением эффекта арки разрушаются и реально существующие тренды данных, что приводит к потере информации, имеющей экологическую значимость [10; 13]. Несмотря на достоинства DCA и его широкое использование в прошлом, многие специалисты в настоящее время относятся к этому методу ординации с осторожностью [14]. Таким образом, DCA может помочь исследователю определить длину экологических градиентов при анализе обилия видов в различных местообитаниях.

*Анализ главных координат (PCoA), или метрическое многомерное масштабирование (Metric multidimensional scaling, MDS)* – это метод ординации, аналогичный PCA. Его преимущество перед PCA в том, что может быть использована любая экологическая дистанция, а не только евклидово расстояние. В экологии чаще всего применяют расстояние Брея–Кертиса. PCoA позволяет получить лучшие результаты при

рассмотрении трендов распределения видов в местообитаниях с широким диапазоном факторов среды, когда выборки в значительной мере различаются по видовому составу. Кроме того, PCoA может обрабатывать матрицы, включающие как количественные, так и ранговые и другие качественные переменные [11; 13; 14].

*Неметрическое многомерное шкалирование (nMDS).* Как и PCoA, метод позволяет исследователю выбирать дистанцию самостоятельно, в зависимости от имеющихся данных (рис. 5). Наиболее часто используется мера расстояния Брея–Кертиса. При этом nMDS ранжирует расстояния между объектами, использует эти ранги, чтобы отобразить их нелинейно на упрощенное двумерное пространство и продемонстрировать их ранговые различия, а не сохранить исходные расстояния. Используя nMDS, можно выявить сходства и различия между объектами. Метод применяется для выявления различий видового состава ассамблей насекомых, наличия связей между видами и группирует выборки по сходству в ординационном пространстве [11; 13; 14]. Главным преимуществом nMDS является то, что от исходных данных не требуется соответствия закону нормального распределения [12; 13]. Неметрическое многомерное шкалирование является гибким методом, так как позволяет использовать широкий спектр различных мер сходства между выборками. Вследствие этого он в настоящее время является наиболее популярным как в энтомологических, так и в синэкологических исследованиях в целом.

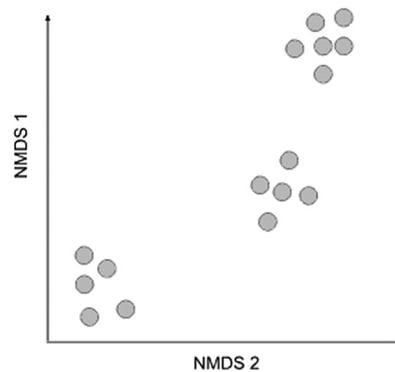


Рис. 5. Пример ординационной диаграммы неметрического многомерного шкалирования. Точками обозначены виды

Fig. 5. An example of ordination diagram of non-metric multidimensional scaling. Dots are indicating species

Показательные результаты nMDS дает в совокупности с тестами ADONIS, ANOSIM, а также PERMANOVA, которые используются для выявления значимых различий между более чем двумя выборками, сгруппированными предварительно на ординационной диаграмме [9; 14]. На этом анализ может не ограничиться. Для выяснения, какие конкретно виды вносят наибольший вклад в различия между выборками, полученными в различных биотопах, можно применить процедуры IndVal (Indicator Value) или SIMPER (Similarity of Percentage).

*Анализ избыточности (RDA).* Применяется для определения того, какие факторы окружающей среды наиболее значимы для объяснения различий в составе сообществ. Этот метод представляет собой сочетание ординации (PCA) и множественного регрессионного анализа, в котором главные оси (компоненты) ограничены линейными комбинациями переменных среды, как и в анализе главных компонент. Для анализа необходимы две таблицы: одна с данными учетов изучаемых видов (зависимые переменные) и другая, включающая показатели измеренных экологических факторов (независимые переменные) [11; 14]. Анализ избыточности работает корректнее, если переменные имеют распределение близкое к нормальному и связаны между собой линейными отношениями. Таким образом, рекомендуется их преобразование перед анализом (трансформация Хеллингера или логарифмирование), что придаст одинаковый вес всем переменным [11; 14]. RDA может быть представлен графически как биplot, так и триplot, на котором выборки отображаются в виде точек, виды и переменные окружающей среды – в виде стрелок, точек или других символов. Если виды представить в виде стрелок, исходящих из начала координат, то косинус угла между стрелкой вида и стрелкой фактора среды приблизительно равен коэффициенту корреляции между ними [11; 14].

*Канонический анализ соответствий (CCA).* Используется как и RDA, когда требуется рассмотреть влияние на распределение обилий видов комплекса факторов среды, которые могут быть зависимыми друг от друга. CCA объединяет CA и регрессионный анализ. CCA основан на расстоянии хи-квадрат (рис. 6). Как обсуждалось ранее, это расстояние не является лучшей экологической мерой дистанции, однако оно лучше, чем евклидово, применяемое в PCA и, соответственно, в RDA. В остальном метод похож на RDA, за

исключением того, что ССА основан на унимодальных отношениях вида и окружающей среды, тогда как RDA основан на линейных моделях. Канонический анализ соответствий чувствителен к редким видам. Удаление их из таблицы данных помогает уменьшить проблему [10; 11; 14].

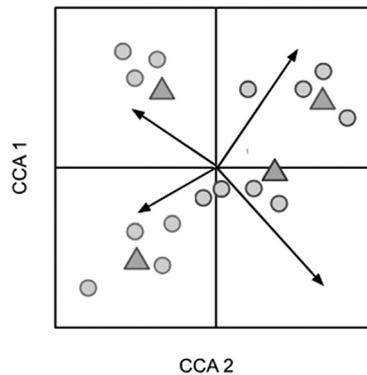


Рис. 6. Пример ординационной диаграммы канонического анализа соответствий.  
Треугольники – биотопы, точки – виды, стрелки – факторы среды

Fig. 6. An example of ordination diagram of the canonical correspondence analysis.  
Triangles are biotopes, points are species, arrows are environmental factors

*Анализ избыточности на основе матрицы расстояний (db-RDA).* Анализ можно выполнить и с использованием матрицы, основанной на различных расстояниях, в отличие от RDA. Исследователь может сам выбрать наиболее подходящее из них, соответствующее набору анализируемых данных. В основе метода лежит использование PCoA, а не PCA, как в обычном анализе избыточности. Интерпретация db-RDA во многом сходна с RDA [11].

Следует обратить внимание на то, что методы ограниченной ординации, как следует из названия данной группы, ограничены только теми переменными среды, которые использует исследователь. Но это не означает, что нет других факторов, которые могут оказаться более влиятельными. Поскольку данные виды ординации сочетаются с регрессионным анализом, очень полезным может оказаться анализ остатков регрессии, которые представлены в таблицах анализа.

На этом число методов многомерного анализа не ограничивается. В настоящее время разработаны новые методики, которые находят применение в экологии, основанные на симметричном анализе двух и более матриц данных, что позволяет выполнять на более высоком уровне обширные пространственно-временные исследования [11]. В данном обзоре мы рассмотрели лишь наиболее часто используемые методы многомерного анализа данных, применяемые в энтомологических исследованиях.

## Заключение

Итак, следует отметить, что несмотря на разнообразие подходов, нет простых правил выбора лучшего метода ординации. Однако если набор данных имеет ярко выраженный тренд, то это будет показано всеми методами, которые уместно применить в данном случае. Но есть несколько правил, которых желательно придерживаться. Необходим правильный выбор меры экологического расстояния, которая в наибольшей степени должна соответствовать реальным трендам набора данных. Хорошей практикой является повторение анализа с несколькими типами расстояния и выяснение того, приводят ли все эти анализы к одному и тому же выводу. Если разные методы приводят к разным выводам, то в данных нет четкой структуры, или одна из переменных является чрезмерно «влиятельной» вследствие очень высоких значений и подавляет другие. В последнем случае может помочь преобразование (логарифмирование) переменных [1; 11].

Если данные (число особей видов в различных типах местообитаний или их учетная плотность) отчетливо отражают градиент экологических условий местообитаний, формируя ряд последовательных группировок на диаграмме ординации, наиболее подходит анализ соответствий (CA) или канонический анализ соответствий (CCA). Можно применить анализ главных компонент (PCA) или многомерное шкалирование nMDS, если тренды в выборках прослеживаются не отчетливо или затруднительно разделить их на несколько групп. Последний метод является более универсальным, поскольку для PCA необходимы линейные отношения между переменными, либо их монотонное распределение, а также соответствие закону нормального распределения. Не следует применять PCA, если матрицы данных содержат много нулевых значений. В случае, если редкие наблюдения ничего не вносят в общую картину (виды, представленные в массиве данных менее, чем 5 особями во всех выборках), они могут быть удалены.

## Библиографические ссылки

1. Шитиков ВК. Многомерный статистический анализ экологических сообществ (обзор). *Теоретическая и прикладная экология*. 2019;1:5–11. DOI:10.25750/1995-4301-2019-1-005-011.
2. Джонгман РГ, тер Браак СДФ, ван Тонгерен ОФР. *Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов* [перевод с английского]. Москва: Российская академия сельскохозяйственных наук; 1999.
3. Сушко ГГ. Использование методов анализа данных в энтомологических исследованиях. В: *Сборник статей III Международной научно-практической конференции памяти В. А. Цинкевича*. Минск: Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам; 2019. с. 381–383.
4. Шитиков ВК, Розенберг ГС, Зинченко ТД. *Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения*. Москва: Наука; 2005.
5. Шитиков ВК, Зинченко ТД, Розенберг ГС. *Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели*. Тольятти: Кассандра; 2012.
6. Шитиков ВК, Розенберг ГС. *Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R*. Тольятти: Кассандра; 2013.
7. Новаковский АБ. Методы ординации в современной геоботанике. *Вестник Института биологии Коми НЦУрО РАН*. 2008;132(10):2–8.
8. PubMed Central (PMC) [Internet]. [Cited 2019 August 10]. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/>
9. Anderson MJ, Walsh DC. Permanova, Anosim, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing? *Ecological monographs*. 2013;83(4):557–574.
10. Borcard D, Gillet F, Legendre P. *Numerical Ecology with R*. Wien: Springer Nature; 2018.
11. Herve M. Aide-mémoire de statistique appliquée à la biologie. In: *Construire son étude et analyser les résultats à l'aide du logiciel R*. Version finale; 2016. 203 p.
12. McCune B, Grace JB. *Analysis of ecological communities*. Glenden Beach: MjMSoftware Design; 2002.
13. Oksanen J. *Multivariate Analysis in Ecology. Lecture Notes*. Finland: University of Oulu; 2004.
14. Ramette A. Multivariate analyses in microbial ecology. *FEMS. Microbiological Ecology*. 2007;62(2):142–160.
15. Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods of Ecology and Evolution*. 2010;1:3–14.

## References

1. Shitikov VK, Zinchenko TD. Multivariate statistical analysis of ecological communities (review). *Teoreticheskaja i prikladnaja ekologija* [Theoretical and Applied Ecology]. 2019;1:5–11. DOI: 10.25750/1995-4301-2019-1-005-011. Russian.
2. Jongman RH, ter Braak CJF, van Tongeren OFR. *Data analysis in community and landscape ecology*. Wageningen (The Netherlands): Centre for Agricultural Publishing and Documentation (Pudoc); 1987.  
Russian edition: Jongman RH, ter Braak CJF, van Tongeren OFR. *Data analysis in community and landscape ecology*. Moscow: Rossiyskaja akademija sel'skokhoziaystvennykh nauk; 1999.
3. Sushko GG. *Ispolzovanie metodov analiza dannykh v entomologicheskikh issledovaniyakh* [Use of data analysis methods in entomological research]. In: *Sbornik statey III Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii pamyati V. A. Tsinkevicha*. Minsk: Nauchno-prakticheskij centr Natsionalnyy akademii nauk Belarusi po bioresursam», 2019; p. 381–383. Russian.
4. Shitikov VK, Rozenberg GS, Zinchenko TD. *Kolichestvennaja gidroekologija: metody, kriterii, reshenua* [Quantitative hydroecology: methods, criteria, solutions]. Moscow: Nauka; 2005. Russian.
5. Shitikov VK, Zinchenko TD, Rozenberg GS. *Makroekologija rechnykh soobshchestv: kontseptsii, metody, modeli* [Macroecology of river communities: concepts, methods, models]. Togliatti: Kassandra; 2012. Russian.
6. Shitikov VK, Rozenberg GS. *Rendomizatsia i butstrep: statisticheskij analiz v biologii i ekologii s ispolzovaniem R* [Randomization and bootstrap: a statistical analysis in biology and ecology with R use]. Togliatti: Kassandra; 2014. Russian.
7. Novakovsky AB. *Metody ordinatsii v sovremennoy geobotanike* [Ordination methods in modern geobotany]. *Vestnik Instituta biologii Komi NTSUrO RAN*. 2008;132(10):2–8. Russian.
8. PubMed Central (PMC) [Internet]. [Cited 2019 August 10]. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/>
9. Anderson MJ, Walsh DC. Permanova, Anosi, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing? *Ecological monographs*. 2013;83(4):557–574.
10. Borcard D, Gillet F, Legendre P. *Numerical Ecology with R*. Wien: Springer Nature; 2018.
11. Herve M. Aide-mémoire de statistique appliquée à la biologie. In: *Construire son étude et analyser les résultats à l'aide du logiciel R*. Version finale; 2016. 203 p.
12. McCune B, Grace JB. *Analysis of ecological communities*. Glenden Beach: MjMSoftware Design; 2002.
13. Oksanen J. *Multivariate Analysis in Ecology. Lecture Notes*. Finland: University of Oulu; 2004.
14. Ramette A. Multivariate analyses in microbial ecology. *FEMS. Microbiological Ecology*. 2007;62(2):142–160.
15. Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods of Ecology and Evolution*. 2010;1:3–14.