

УДК 581.5

Кристьян ЦОБЕЛЬ

ИЗУЧЕНИЕ РАЗГРАНИЧИТЕЛЬНОЙ СПОСОБНОСТИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СТРУКТУРЫ ЭПИФИТНОГО ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА

Введение

Для определения и описания структуры растительных сообществ выработан ряд формальных показателей. Среди них наибольшей популярностью пользуются индексы видового разнообразия. Экологическое значение характеристик видового разнообразия, подчеркивающее разные аспекты общей сложности растительных сообществ, тщательно изучено многими авторами (Pielou, 1975; Whittaker, 1977; Уиттеккер, 1980 и др.). Индексы видового разнообразия неоднократно и успешно использовались при описании структурных изменений в ходе сукцессии сообществ (Odum, 1975), в том числе и антропогенных изменений структуры лишайникового покрова (Hoffman, 1971; Seaward, 1976; Nash, 1972; Case, 1980; Martin, 1981 и др.). Эти показатели являются обобщающими и довольно хорошо интерпретируемыми характеристиками состояния лишайниковых сообществ, но они не позволяют учитывать разную антропотолерантность отдельных видов лишайников, что можно считать серьезным недостатком при применении их в лишайноиндикационных исследованиях.

Для учета различной чувствительности видов лишайников к загрязнению при определении состояния лишайниковых сообществ предложен (DeSloover, LeBlanc, 1968; LeBlanc, DeSloover, 1970) и широко применяется (Granger, 1972; Stringer, Stringer, 1967; Horntvedt, 1975; Westman, 1982; Мартин, Энсаар, 1983 и др.) индекс атмосферной чистоты (index of atmospheric purity) *IAP*:

$$IAP = \sum_{i=1}^n Q_i \cdot f_i / 10,$$

где Q_i — экологический индекс, равный среднему числу видов, соседних с видом i , на всей изучаемой территории; f_i — обилие вида i в описании. Показано, что Q довольно хорошо коррелирует с реальной чувствительностью видов к загрязнителям (Herben, Liška, 1984).

Исследования разных авторов (LeBlanc, 1971; Steubing, 1977; Каурри, Миккопеп, 1980) позволяют надеяться, что эффективность лишайноиндикационных методов существенно не пострадает, если вместо всех видов учесть только группу самых распространенных. В настоящей работе использованы данные 19 основных видов эпифитных лишайниковых синузид горных лесов Хамар-Дабана.

Для более точного определения *IAP* на конкретной пробной площадке следует использовать среднее значение, вычисленное по нескольким случайно выбранным пробным площадкам (в настоящей работе 8—15). При этом возникает вопрос, как определить значение Q для видов? В данной работе использованы четыре варианта, в которых среднее число сопровождающих видов рассчитывалось с учетом:

- 1) всех видов на всех площадках данной пробной площади ($Q1$);
- 2) только специально выбранных (19) видов на всех площадках данной пробной площади ($Q2$);
- 3) всех видов только на одной пробной площадке ($Q3$);
- 4) только специально выбранных (19) видов на данной пробной площадке ($Q4$).

Сравнение четырех вариантов показывает, что определение $Q1$ и $Q3$ более трудоемко, чем $Q2$ и $Q4$. В случае $Q3$ и $Q4$ под сопровождающими видами понимаются растущие на одном и том же дереве, $Q1$ и $Q2$ — растущие на деревьях в пределах одной пробной площади.

Нормированные значения Q ($-1 \leq Q \leq 1$) для 19 изученных видов приведены в табл. 1. Так как один вид — *Parmelia caperata* — сильно отличается от других очень малым значением Q , было решено не использовать $Q_{P. caperata}$ при определении нижней границы диапазона нормированных Q . У некоторых видов (*Parmeliopsis ambigua*, *Platismatia glauca*) значения разных вариантов Q сильно отличаются, что позволяет ожидать определенную разницу в значениях $IAP1 \dots IAP4$.

Таблица 1
Table 1

Действительные и нормированные ($-1 \leq Q \leq 1$) значения экологических индексов $Q1 \dots Q4$ рассчитаны на основе четырех разных способов для 19 видов лишайников
Real and normed values ($-1 \leq Q \leq 1$) of the four forms of ecological indices $Q1 \dots Q4$, evaluated for 19 lichen species

Вид лишайника	Q1		Q2		Q3		Q4	
	действ.	норм.	действ.	норм.	действ.	норм.	действ.	норм.
<i>Bryoria sp.</i>	19,36	-0,23	12,12	-0,12	9,80	0,31	7,29	0,25
<i>Cetraria chlorophylla</i>	20,94	0,39	13,26	0,66	10,55	0,72	7,89	0,66
<i>C. laureri</i>	20,00	0,03	12,55	0,17	10,02	0,43	7,41	0,33
<i>C. pinastri</i>	18,46	-0,58	11,57	-0,50	9,07	-0,09	6,72	-0,15
<i>Cetrelia olivetorum</i>	20,65	0,28	12,90	0,41	10,96	0,94	8,06	0,78
<i>Evernia mesomorpha</i>	18,70	-0,49	11,79	-0,35	8,89	-0,18	6,71	-0,16
<i>Hypogymnia bitteri</i>	18,67	-0,50	11,71	-0,40	8,73	-0,27	6,67	-0,18
<i>H. physodes</i>	17,40	-1,00	10,84	-1,00	7,40	-1,00	5,48	-1,00
<i>H. vittata</i>	21,14	0,47	13,19	0,61	11,06	1,00	8,22	0,89
<i>Mycoblastus sanguinarius</i>	19,50	-0,17	12,68	0,26	10,22	0,54	7,66	0,51
<i>Parmelia caperata</i>	17,25	-1,06	9,75	-1,74	6,79	-1,33	5,00	-1,33
<i>P. olivacea</i>	18,86	-0,43	11,82	-0,33	9,18	-0,03	6,78	-0,04
<i>P. saxatilis</i>	18,73	-0,48	11,51	-0,54	8,58	-0,35	6,18	-0,52
<i>P. sulcata</i>	17,52	-0,95	10,89	-0,96	8,08	-0,63	5,96	-0,67
<i>Parmeliopsis aluerites</i>	19,61	-0,13	12,18	-0,08	9,18	-0,03	6,91	-0,01
<i>P. ambigua</i>	19,47	-0,18	12,82	0,36	10,82	0,87	8,38	1,00
<i>P. hyperopta</i>	19,75	-0,08	12,67	0,26	10,33	0,60	7,86	0,64
<i>Platismatia glauca</i>	22,48	1,00	13,76	1,00	9,39	0,08	6,95	0,01
<i>Usnea sp.</i>	19,14	-0,31	11,99	-0,21	9,47	0,13	7,01	0,06

Чтобы избежать отрицательных значений IAP (из-за отрицательных значений нормированных Q), в настоящей работе использована измененная формула индекса

$$IAP = 4 \sum_{i=1}^n (Q+2) \cdot f_i$$

Из большого числа формул видового разнообразия нами выбраны две наиболее широко применяемые и обладающие рядом преимуществ перед

остальными (Routledge, 1979) — монотонное видоизменение индекса Шеннона ($N1$) и обратная величина индекса Симпсона ($N2$)

$$N1 = \exp\left(-\sum_{i=1}^n \frac{f_i}{F} \ln \frac{f_i}{F}\right); \quad N2 = 1 / \sum_{i=1}^n (f_i/F)^2,$$

где f_i — обилие вида i на пробной площадке; F — суммарное обилие лишайников на пробной площадке.

Целью данной работы является оценка и сравнение свойств выше-названных показателей в условиях среднегорья при атмосферном загрязнении. Поэтому наше внимание сосредоточено не на описании экологической обстановки изучаемой территории, а направлено скорее на оценку способности различных показателей дифференцировать пробные площади вдоль известных экологических градиентов. При этом их роль в определении структуры лишайникового покрова не доказана, а только предполагается, поскольку имеются данные о синхронном изменении значений фактов и показателей.

Материал и методика

Материал для этой работы собран в среднегорных лесах хребта Хамар-Дабан (Прибайкалье) в окрестностях Байкальского целлюлозно-бумажного комбината в 1979—1984 гг. В экспедиционных работах и в описании эпипокрова лишайников участвовали Х. Трасс, С. Калачян, Р. Леволл, А. Пярн, Т. Рандлане, А. Роосма и К. Цобель.

В работе используются данные 80 пробных площадей, расположенных на расстоянии 1—70 км от источника загрязнения на абсолютных высотах 470—1450 м. На каждой пробной площади проанализировано в среднем 10 пробных площадок (20×60 см) на стволах хвойных *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, *Picea obovata*. Пробные площадки с экспозицией наиболее богатого лишайникового покрова расположены на высоте 1.5 м, на стволах, диаметр которых на высоте груди составляет 15 см и больше. На площадках регистрировали проективное покрытие эпифитных видов лишайников. В настоящей работе используются данные о покрытии 19 более распространенных видов, которые легко определить в полевых условиях. Так как виды двух родов — *Usnea* и *Bruoria* — важные компоненты эпифитных синузий хвойных лесов, но точное определение их в полевых условиях затруднено, то наличие и покрытие этих лишайников регистрировали на уровне родов. При камеральной обработке материалов выяснилось, что наиболее распространенными видами в регионе наших исследований были *Bruoria furcellata*, *B. fuscenscens*, *B. nadvornikiana*, *B. trichodes*, *Usnea longissima*, *U. subfloridana*. Учтены 19 видов: *Bruoria* sp., *Cetraria chlorophulla*, *C. laureri*, *C. pinastri*, *Cetrelia olivetorum*, *Evernia mesomorpha*, *Hunogymnia bitteri*, *H. physodes*, *H. vittata*, *Mucoblastus sanguinarius*, *Parmelia caperata*, *P. olivacea*, *P. saxatilis*, *P. sulcata*, *Parmeliopsis aleurites*, *P. ambigua*, *P. hyperopta*, *Plastimatia glauca*, *Usnea* sp.

Определение доверительных пределов точечных оценок используемых индексов

Изучая разграничительную способность любого показателя возникает вопрос о доверительных пределах точечных оценок показателя. Путем определения интервальных оценок получается первичная информация о гомогенности выборки, а также сведения о (не)достатке числа повторных измерений.

Традиционный подход к определению интервальных оценок основывается на предположении о нормальном или каком-то другом известном распределении значений изучаемого показателя. В то же время давно признается факт, что особенно при различных интегральных показателях и при невыполненном требовании гомогенности условий на изучаемом участке, распределение выборки не описывается удовлетворительно ни одним из известных распределений. Не редки случаи, когда эмпирическое распределение является сильно несимметричным или даже немодальным.

Именно при таких случаях полезно использовать метод бутстрэп (bootstrap; Efron, 1979), где не требуется выполнения ограничительных предположений о распределении показателя A . Данный метод оперирует тем же действительным распределением, которое заключается в существующей выборке.

Пусть $\{X_1, \dots, X_n\}$ — случайная выборка X^* объема n^{**} от совокупности *** с неизвестным вероятностным распределением P_{-1} . Обозначим эмпирическое распределение выборки X через P_0 и истинное, но нам неизвестное значение показателя A^{****} через A (P_{-1}). Распределение A (P_{-1}) можно аппроксимировать, используя распределения \bar{A} (P_0) (\bar{A} есть оценка A) и \bar{A} (P_1), где P_1 — бутстрэп-распределение, т. е. распределение случайных выборок объема n из P_0 . Бутстрэп-выборка получается следующим образом: из нашей выборки X случайно выбираются n раз элементы X_i ($i=1, \dots, n$), при этом каждый X_i может попасть в бутстрэп-выборку повторно (число повторений может быть от 0 до n). Эту процедуру независимо повторяют m раз (в настоящей работе всегда $m=1000$), по каждой бутстрэп-выборке вычисляется значение \bar{A}_j ($j=1, \dots, m$) для получения распределения \bar{A} (P_1). Идея метода состоит в том, что отношение между истинным значением A (P_{-1}) и A (P_0) можно аппроксимировать отношением между A (P_0) и A (P_1). В данной работе бутстрэп-методика использовалась для построения доверительных пределов на уровне значимости 0,1, для \bar{A} (P_0) (для точечной оценки индекса) с помощью 5 и 95 перцентилей распределения \bar{A} (P_1).

Такая процедура была проведена для всех 80 пробных площадей с использованием всех шести изучаемых индексов.

Критерий разграничительной способности показателей структуры сообщества

Следующим этапом работы были поиски возможностей оценки и сравнения разграничительной способности используемых индексов. Выбор конкретного способа сравнения был определен желанием использовать полученные бутстрэп-методом доверительные пределы оценок показателей для изучаемых пробных площадей. Критерий такого рода должен зависеть не от широты интервала, где располагаются значения изучаемых индексов, и от их абсолютных величин, а только от степени перекрывания интервальных оценок индексов. Таким требованиям соответствует критерий

$$L = \frac{\sum_{i=2}^n (A'_i - A'_{i-1}) + \sum_{i=2}^n (A''_i - A''_{i-1})}{2(n-1)\bar{l}},$$

* — здесь: пробные площадки на одной пробной площади.

** — в настоящей работе $8 \leq n \leq 15$.

*** — здесь: все возможные пробные площадки на пробной площади.

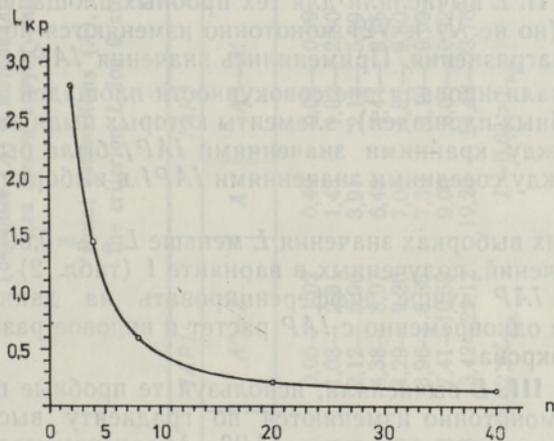
**** — здесь: истинное значение $IAP1, \dots, IAP4, N1$ и $N2$.

где A'_i — верхний доверительный предел оценки индекса \bar{A}_i на пробной площади i ($i=1, \dots, n$); A''_i — нижний доверительный предел оценки индекса \bar{A}_i на пробной площади i ; \bar{l} — среднее всех l_i , $l_i = A'_i - A''_i$.

Видно, что критерий не учитывает значение \bar{A}_i , но необходимо, чтобы значения \bar{A}_i принадлежали к последовательности $\bar{A}_1 < \bar{A}_2 < \dots < \bar{A}_n$. Условием, ограничивающим применение L , оказывается то, что сравнивать разные L можно при равных значениях n в выборках. $L=0$, если $A'_1 = A'_2 = \dots = A'_n$ и $A''_1 = A''_2 = \dots = A''_n$; $L=1$, если при всех i $A'_i = A''_{i+1}$.

Свойства критерия L были изучены более подробно с помощью статистического моделирования. Чтобы изучить поведение L при отсутствии реальной разграничительной способности показателя, была составлена программа на ЭВМ, где для n случайно выбранных значений \bar{A}_i ($0 \leq \bar{A}_i \leq 1$), которые принадлежат к последовательности $A_1 < A_2 < \dots < A_n$, были выбраны случайные «доверительные» пределы A'_i и A''_i так, что A'_i случайно выбирается из отрезка $A_i \leq A'_i \leq 1$ и A''_i из отрезка $0 \leq A''_i \leq A_i$. После этого вычисляли значение L на основе полученных A'_i, A''_i и l_i . Подобная процедура была повторена 1000 раз, чтобы получить информацию о распределении L при данном n и при отсутствии реальной разграничительной способности. Верхний 95 перцентиль полученного распределения L в дальнейшем служил в качестве критического значения L для данного n и $p < 0,05$ (если $L > L_{кр.}$, то разграничительная способность показателя считается доказанной на $p < 0,05$). Результаты были получены для $n=2, L_{кр.2}=2,80$; $n=4, L_{кр.4}=1,43$; $n=8, L_{кр.8}=0,60$; $n=20, L_{кр.20}=0,20$; и $n=40, L_{кр.40}=0,14$.

Критические значения для других n были найдены на графике, составленном исходя от вышеуказанных значений $L_{кр.}$ (рисунок).



Критические значения $L - L_{кр. n}$ ($p < 0,05$). n — число элементов в анализируемой выборке.

Critical values of the criterion $L - L_{cr. n}$ ($p < 0,05$). n — number of elements in a sample.

Применение критерия L для оценки разграничительной способности индексов

Существуют два возможных подхода к применению критерия L . Первый состоит в том, что наличие каких-то конкретных градиентов в природе не учитывается. Предполагается, что изменения изучаемого показателя точно соответствуют изменениям сообществ вдоль неизвестного градиента среды. При другом подходе учитываются только те значения показателя, которые монотонно увеличиваются или уменьшаются вдоль известного нам градиента. В данной работе использован второй подход. Выбор пробных участков для расчета L сделан в четырех вариантах, которые далее рассматриваются отдельно.

Вариант I. L вычисляли для тех пробных площадей, для которых значения всех шести используемых индексов монотонно изменяются по градиенту загрязнения (т.е. по мере увеличения расстояния от источника загрязнения). Наибольшее количество пробных площадей, которое удалось выбрать по такому принципу, оказалось равным восьми (табл. 2).

Значение L при всех IAP оказалось выше критического. Для разных способов расчета IAP оно мало отличалось, что дает возможность считать все способы равными по разграничительной способности.

Значения L при $N1$ и $N2$ ниже критического. Это значит, что определенно доказать разграничительную способность индексов видового разнообразия не удалось. Однако можно предполагать более хорошую разграничительную способность $N1$ в сравнении с $N2$.

Аналогичный (вариант I, но используя только $IAP2$ вместо всех IAP) анализ был проведен с четырьмя выборками пробных площадей, каждый из которых включал две или три площади из одной речной долины хребта Хамар-Дабан (реки текут в направлении источника загрязнения). Результаты приведены в табл. 3. Оказалось, что разграничительную способность $IAP2$ можно считать доказанной только в долине р. Бабха. Все другие значения L ниже критического. В трех случаях снова видно преимущество IAP перед $N1$. Только в долине р. Большой Осиновки $L_{N1} > L_{IAP2}$.

Вариант II. L вычисляли для тех пробных площадей, на которых значения IAP (но не $N1$ и $N2$) монотонно изменяются по мере удаления от источника загрязнения. Применялись значения $IAP1$.

Здесь анализировали две совокупности площадей (обе состоящие из восьми пробных площадей), элементы которых были выбраны так, чтобы разница между крайними значениями $IAP1$ была бы максимальной, а разница между соседними значениями $IAP1$ в выборке — возможно одинаковой.

При обеих выборках значения L меньше $L_{кр. 8} = 0,60$ (табл. 4) и также меньше значений, полученных в варианте I (табл. 2). Это указывает на способность IAP лучше дифференцировать на данном градиенте те участки, где одновременно с IAP растет и видовое разнообразие лишайникового покрова.

Вариант III. L вычисляли, используя те пробные площади, где значения IAP монотонно изменяются по градиенту высоты над уровнем моря. Использовали значения $IAP2$. Анализируемая здесь выборка состоит из шести пробных площадей, которые расположены в т.н. фоновых условиях — в долине р. Переемной (Байкальский государственный заповедник) (табл. 5). Видно, что разграничительная способность $IAP2$ по градиенту абсолютной высоты довольно хорошая ($L > L_{кр.}$), при этом значения $IAP2$ с высотой уменьшаются. Если учесть, что градиент загрязнения при малых выборках совпадал с градиентом высоты (высо-

Таблица 2
Table 2

Точечные (A) и интервальные ($A''-A'$) оценки и результаты применения критерия L для шести структурных индексов. Пробные площади выбраны по варианту I
 $L_{кр. 8} = 0,60$ ($p < 0,05$)

Point estimations (A), interval estimations ($A''-A'$), and results of evaluating the criterion L for 6 structure indices. Sample plots have been chosen according to variant I. $L_{cr. 8} = 0.60$ ($p < 0.05$)

Дистанция от источника загрязнения, км	IAP1		IAP2		IAP3		IAP4		N1		N2	
	A	$A''-A'$	A	$A''-A'$	A	$A''-A'$	A	$A''-A'$	A	$A''-A'$	A	$A''-A'$
1,0	0,51	0,05—1,02	0,49	0,05—0,99	0,60	0,06—1,47	0,57	0,06—1,48	1,55	0,63—2,69	1,49	0,56—2,63
5,1	1,43	1,03—2,81	1,43	1,02—2,80	1,67	1,08—2,92	1,61	1,06—2,89	1,94	1,40—2,57	1,72	1,20—2,21
6,3	3,78	2,12—5,90	3,91	2,13—5,99	4,22	2,28—6,39	4,15	2,20—6,46	2,99	2,27—3,72	2,43	1,76—3,22
8,0	6,31	4,38—8,07	6,48	4,44—8,55	6,90	5,00—8,90	6,68	4,69—8,75	3,31	2,89—3,95	2,72	2,34—3,28
9,0	6,50	4,29—9,20	7,05	4,87—9,80	8,12	5,61—10,95	8,03	5,56—10,87	4,27	3,37—5,17	3,45	2,61—4,22
9,2	6,67	3,96—8,85	7,39	4,19—9,99	8,77	5,04—11,81	8,77	5,00—11,92	5,14	4,23—5,94	4,16	3,30—4,93
10,1	8,62	7,41—10,59	9,09	8,05—10,92	10,81	9,42—12,99	10,65	9,32—12,89	5,47	4,76—6,39	4,31	3,61—4,85
Фоновый	17,93	13,42—22,12	19,23	14,48—23,76	21,96	16,67—27,04	21,52	16,47—26,42	5,84	4,95—6,72	4,35	3,45—5,33
		$L = 0,62 > L_{кр.}$		$L = 0,63 > L_{кр.}$		$L = 0,64 > L_{кр.}$		$L = 0,63 > L_{кр.}$		$L = 0,37 < L_{кр.}$		$L = 0,26 < L_{кр.}$

Таблица 3

Table 3

Точечные (\bar{A}) и интервальные ($A''-A'$) оценки и результаты применения критерия L для индексов $IAP2$ и NI в разных речных долинах хребта. Пробные площади выбраны по варианту I. $L_{кр. 2}=2,80$, $L_{кр. 3}\approx 1,85$ ($p<0,05$)

Point estimations (\bar{A}), interval estimations ($A''-A'$), and results of evaluating the criterion L for the indices $IAP2$ and NI in four river valleys of Khamar-Daban. Sample plots have been chosen according to variant I. $L_{cr. 2}=2.80$,

$$L_{cr. 3}\approx 1.85 (p<0.05)$$

Река	Дистанция от источника загрязнения, км	$IAP2$		NI	
		\bar{A}	$A''-A'$	\bar{A}	$A''-A'$
Солзан	1,0	0,49	0,05— 0,99	1,55	0,63—2,69
	3,0	5,03	2,51— 7,44	2,86	2,35—3,41
	8,0	6,48	4,44— 8,55	3,31	2,88—3,95
		$L=0,90 < L_{кр.}$		$L=0,63 < L_{кр.}$	
Харлахта	5,1	1,43	1,02— 2,80	1,94	1,40—2,57
	6,3	3,91	2,13— 5,99	2,99	2,27—3,72
	7,7	11,46	3,35—20,94	3,55	3,03—4,11
		$L=0,66 < L_{кр.}$		$L=0,64 < L_{кр.}$	
Бабха	9,2	2,48	0,27— 5,20	3,32	2,47—4,28
	13,2	16,11	14,12—18,15	6,29	5,65—6,96
		$L=2,97 > L_{кр.}$		$L=1,88 < L_{кр.}$	
Большая Осиновка	3,2	6,03	2,07— 9,64	2,72	1,95—3,40
	10,3	16,46	12,59—23,19	5,10	4,60—6,26
		$L=1,33 < L_{кр.}$		$L=1,77 < L_{кр.}$	

Таблица 4

Table 4

Точечные (\bar{A}) и интервальные ($A''-A'$) оценки и результаты применения критерия L для индекса $IAP1$. Пробные площади выбраны по варианту II. $L_{кр. 8}=0,60$ ($p<0,05$)

Point estimations (\bar{A}), interval estimations ($A''-A'$), and results of evaluating the criterion L for the index $IAP1$. Sample plots have been chosen according to variant II. $L_{cr. 8}=0.60$ ($p<0.05$)

Выборка I			Выборка II		
Дистанция от источника загрязнения, км	\bar{A}	$A''-A'$	Дистанция от источника загрязнения, км	\bar{A}	$A''-A'$
	1,0	0,49		0,05— 0,99	1,0
4,2	2,88	1,57— 3,96	3,0	5,03	2,51— 7,44
4,5	4,91	2,16— 7,87	3,2	6,03	2,07— 9,64
8,0	6,48	4,44— 8,55	5,6	8,46	6,17—10,89
9,2	7,39	4,19— 9,99	5,7	8,61	5,36—12,51
10,0	8,19	5,27—10,64	7,7	11,46	3,35—20,94
15,0	11,45	6,73—16,48	9,5	14,39	10,03—18,77
19,5	12,86	10,61—13,70	10,3	16,46	12,59—23,19
$L=0,37 < L_{кр.}$			$L=0,32 < L_{кр.}$		

Точечные (\bar{A}) и интервальные ($A''-A'$) оценки и результаты применения критерия L для индексов $IAP2$ и $N1$. Пробные площади выбраны по вариантам III и IV.
 $L_{кр. 6} \approx 0,80$, $L_{кр. 3} \approx 1,85$ ($p < 0,05$)

Point estimations (\bar{A}), interval estimations ($A''-A'$), and results of evaluating the criterion L for the indices $IAP2$ and $N1$. Sample plots have been chosen according to variants III and IV. $L_{cr. 6} \approx 0,80$, $L_{cr. 3} \approx 1,85$ ($p < 0,05$)

Высота над уровнем моря, м	$IAP2$ уменьшается с абсолютной высотой		$N1$ увеличивается с абсолютной высотой		$N1$ уменьшается с абсолютной высотой	
	\bar{A}	$A''-A'$	\bar{A}	$A''-A'$	\bar{A}	$A''-A'$
500	25,39	21,64—29,06	—	—	—	—
550	—	—	3,19	2,63—3,91	—	—
600	11,55	11,55—15,35	—	—	—	—
750	9,23	6,42—12,00	4,78	4,03—5,68	—	—
850	—	—	5,94	5,35—6,63	—	—
960	9,09	3,05—10,92	—	—	5,47	4,76—6,39
1250	7,98	6,69—9,00	—	—	5,40	4,61—5,67
1500	6,43	4,28—7,97	—	—	3,30	2,59—3,73
	$L=0,88 > L_{кр.}$		$L=0,97 < L_{кр.}$		$L=1,27 < L_{кр.}$	

та увеличивалась с расстоянием от источника загрязнения), то становятся более ясными причины сравнительно малых значений L (табл. 3).

Составить выборку, где совпадали бы монотонные изменения как IAP , так и видового разнообразия по градиенту абсолютной высоты, не удалось.

Вариант IV. L вычисляли по тем пробным участкам, для которых $N1$ монотонно изменяется по градиенту высоты над уровнем моря.

Здесь проанализированы две выборки трех пробных площадей в долине р. Переемной (фоновые условия). Пробные участки первой выборки расположены на высоте до 850 м. Значение $N1$ для них увеличивается с высотой. Во второй выборке пробные площади находились на высоте более 850 м и $N1$ уменьшалось с высотой (табл. 5). Так как в обоих случаях L ниже $L_{кр. 3} \approx 1,80$, можно сделать вывод, что IAP обладает преимуществом также и в случае анализа вдоль градиента по абсолютной высоте.

Выводы

1. Используемые в настоящей работе четыре варианта индекса атмосферной чистоты (IAP) можно считать равными по разграничительной способности, что позволяет предпочитать более простые варианты экологического индекса — $Q2$ и $Q4$.

2. Разграничительная способность IAP лучше, чем у индексов видового разнообразия $N1$ и $N2$.

3. Результаты настоящей работы указывают на лучшую разграничительную способность индекса Шеннона ($N1$) по сравнению с индексом Симпсона ($N2$).

Автор благодарен Х. Трассу за общее руководство работой, а также М. Унт за консультации по математическим вопросам и К. Короткову за полезные замечания и советы, сделанные при чтении рукописи.

- Мартин Л., Энсаар А. Лихеноиндикация и математическое моделирование распространения двуокиси серы на территории Таллина. — Изв. АН ЭССР. Бюлл., 1983, 32, № 3, 206—215.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980.
- Case, J. W. The influence of three sour gas processing plants on the ecological distribution of epiphytic lichens in the vicinity of Fox creek and Whitecourt, Alberta, Canada. — Water, Air, Soil Pollut., 1980, 14, 45—68.
- DeSloover, J., LeBlanc, F. Mapping of atmospheric pollution on the basis of lichen sensitivity. — In: Proc. Symp. on Recent Advances in Tropical Ecology. Varanasi, India, 1968, 42—56.
- Efron, B. Bootstrap methods. Another look at the Jackknife. — Ann. Statist., 1979, 7, 1—26.
- Granger, J. Computer mapping as an aid in air-pollution studies. — Sarracenia, 1972, 15, 43—83.
- Herben, T., Liška, J. The use of average number of neighbours for predicting lichen sensitivity: a case study. — Lichenologist, 1984, 16, 289—296.
- Hoffman, G. R. An ecologic study of epiphytic bryophytes and lichens on *Pseudotsuga meuziesii* on the Olympic Peninsula, Washington. II. Diversity of the vegetation. — Bryologist, 1971, 74, 413—427.
- Horntvedt, R. Epiphytic macrolichens on Scotch pine related to air pollution from industry in Odda, Western Norway. — Medd. Nor. Inst. Skogforsk, 1975, 31, 581—608.
- Kauppi, M., Mikkonen, A. Floristic versus single species analysis in the use of epiphytic lichens as indicators of air pollution in a boreal forest region, Northern Finland. — Flora, 1980, 169, 255—281.
- LeBlanc, F., DeSloover, J. Relations between industrialization and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montreal. — Can. J. Bot., 1970, 48, 1485—1496.
- LeBlanc, F. Possibilities and methods for mapping air pollution on the basis of lichen sensitivity. — Mitt. Forstl. VersAnst., 1971, 92, 103—126.
- Martin, J. Lichen indication studies in the Estonian S.S.R. — In: Anthropogenous Changes in the Plant Cover of Estonia. Tartu, 1981, 108—125.
- Nash, T. H. Simplification of the Blue Mountain lichen communities near a zinc factory. — Bryologist, 1972, 75, 315—324.
- Odum, E. P. Diversity as a function of energy flow. — In: Unifying Concepts in Ecology. The Hague, 1975, 11—13.
- Peet, R. K. The measurement of species diversity. — Ann. Rev. Ecol. 1975, 5, 285—307.
- Pielou, E. C. Ecological Diversity. New York, 1975.
- Routledge, R. D. Diversity indices: which ones are admissible. — J. Theor. Bio., 1979, 76, 503—515.
- Seaward, M. R. D. Lichens in air-polluted environments: multivariate analysis of the factors involved. — In: Proc. Kuopio Meeting on Plant Damages Caused by Air Pollution. Kuopio, 1976, 57—63.
- Steubing, L. The value of lichens as indicators of immission load. — In: Vegetation Science and Environmental Protection. Tokyo, 1977, 235—246.
- Stringer, P. W., Stringer, M. H. L. Air pollution and the distribution of the epiphytic lichens and bryophytes in Winnipeg, Manitoba. — Bryologist, 1974, 77, 405—426.
- Westman, L. The Use of Lichens in Monitoring Programmes for Point Sources Emitting Sulphur, Fluorine and Metal. Arlöv, 1982.
- Whittaker, R. H. Evolution of species diversity in land communities. — Evol. Biol., 1977, 10, 1—67.

Тартуский государственный университет

Поступила в редакцию
11/II 1987

Kristjan ZOBEL

EPIFÜÜTSE SAMBLIKUKATTE STRUKTUURINÄITAJATE LAHUTUSVOIME UURIMINE

On uuritud kuue näitaja võimet eraldada samblikukoosluse struktuuri alusel proovi-alasid absoluutse kõrguse ja saastuse (kaugus saastusallikast) ökoloogilistel gradientidel. On võrreldud nelja atmosfääripuhtuse indeksi (*IAP*) varianti, mis erinevad ökoloogilise indeksi *Q* tähenduse poolest, ja kahte liigierisuse indeksit — Shannon-Wieneri indeksi teisendust (*NI*) ja Simpsoni indeksi pöördväärtust (*N2*). Selleks rakendati lahusvõime kriteeriumi (*L*), mis kasutab Efroni (1979) *bootstrap*-meetodil leitud indekse vahemikhinnanguid. Kriteeriumi *L* kriitilised väärtused ($p < 0,05$) eri suurusega valimite jaoks määrati statistilise modelleerimise abil.

Šeigus, et IAP-] on parem lahutusvõime võrreldes liigierisuse indeksitega, samuti on N1-1 parem lahutusvõime võrreldes N2-ga. Erinevate IAP variantide lahutusvõimes olulisi erinevusi ei leitud, mistõttu tuleb kasutamiseks soovitada ökoloogilise indeksi lihtsaimaid variante Q2 ja Q4.

Kristjan ZOBEL

STUDIES ON THE DIFFERENTIATING ABILITY OF STRUCTURE CHARACTERISTICS OF EPIPHYTIC LICHEN COVER

An attempt has been made to compare the differentiating ability of six characteristics that carry information on different aspects of epiphytic lichen community structure. The term "differentiating ability" has been introduced in order to express the quality of a characteristic to distinguish between the structures of two or more lichen communities that can be arranged by the value of some presumably important ecological factor.

Two diversity indices recommended by R. D. Routledge (1979) — monotonic transformation of the Shannon-Wiener index ($N1$), and reciprocal of the Simpson index ($N2$); and four forms of the index of atmospheric purity — IAP (DeSloover, LeBlanc, 1968; LeBlanc, DeSloover, 1970) — have been compared. The forms of IAP differ by the meaning of the ecological index (Q), i.e. by what has been meant under "the average number of companion species of a species". The four forms of Q have been defined as: the average number of

$Q1$ — all companion species in all sample quadrats (quadrats of 20×60 cm on the trunks of conifers) on a sample plot (ca 25×25 m plot in a coniferous mountainous forest, where 8 to 15 sample quadrats have been studied);

$Q2$ — companion species among the 19 more widely distributed and conspicuous epiphytes in all sample quadrats on a sample plot;

$Q3$ — all companion species in a sample quadrat;

$Q4$ — companion species among the 19 more widely distributed and conspicuous epiphytes in a sample quadrat.

One can see that the estimation of $Q1$ and $Q3$ is more laborious. In the case of $Q1$ and $Q2$, companion species are understood as those on a sample plot of 25×25 m, in the case of $Q3$ and $Q4$ as those in a sample quadrat of 20×60 cm.

The real and normed ($-1 \leq Q \leq 1$) values of $Q1 \dots Q4$ for 19 lichen species that have been used for evaluating IAP1...IAP4, $N1$ and $N2$, are presented in Table 1.

A criterion of differentiating ability (L) has been introduced in this study. The criterion utilizes the $p < 0.1$ confidence limits (A_i' — upper limit, A_i'' — lower limit,

$l_i = A_i' - A_i''$, \bar{l} — average of all l_i , $i = 1, \dots, n$, n — number of sample plots under study) of the estimations of the indices (\bar{A}_i). The confidence limits have been evaluated with the help of the Efron's (1979) bootstrap method. The n elements of the sample (here — sample plots) must be arranged so that $A_1 < A_2 < \dots < A_n$. A computer model has been run to determine the $p < 0.05$ critical values of L for samples of different size (n). The values of $L_{cr, n}$ can be found on Fig. 1. If $L_{sample} > L_{cr, n}$, then the differentiating ability of a characteristic will be proved on $p < 0.05$.

The criterion L has been evaluated for different indices, using different sets of sample plots. Four variants have been considered for building the sets of sample plots: L has been evaluated, using sets of sample plots in which

variant I — the values of all 6 indices (IAP1...IAP4, $N1$, $N2$), increase monotonically with increasing distance from the pollution source. Results can be found in Table 2 (a sample of 8 plots all over the study area, all 6 indices have been analysed) and in Table 3 (four samples of 2 or 3 plots from one of the river valleys, IAP2 and $N1$ have been analysed);

variant II — the values of IAP1...IAP4 increase monotonically with increasing distance from the pollution source. Results can be found in Table 4 (two samples of 8 plots all over the study area, IAP1 has been analysed);

variant III — the values of IAP1...IAP4 decrease monotonically with increasing elevation. Results can be found in Table 5 (a sample of 6 plots from a presumably unpolluted river valley, IAP2 has been analysed);

variant IV — the values of $N1$ and $N2$ increase (lower elevations) on decrease (higher elevations) monotonically with increasing elevation. Results can be found in Table 5 (two samples of 3 plots from the same river valley as in variant III, $N1$ has been analysed).

As a result, better differentiating ability of IAP in comparison with the diversity indices, and better differentiating ability of $N1$ in comparison with $N2$ has to be stated. No significant differences between the differentiating ability of the different forms of IAP can be seen. It means that the more simple forms of the ecological index — $Q2$ and $Q4$ — should be preferred.