

МОДЕЛИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ И ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РУССКОГО ОСЕТРА *ACIPENSER GUELDESTAEDTII* BRANDT ET RATZEBURG (1833) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ КАСПИЙСКОГО МОРЯ НА ОСНОВЕ ДАННЫХ МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА (1992–2011) В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

©2024 Рубан Г.И.^{a,*}, Коноплёва И.В.^b, Осипов Ф.А.^a, Дергунова Н.Н.^a,
Чжан Х.^c, Петросян В.Г.^a

^a Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия

^b Волжско-Каспийский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Астрахань, 414056, Россия

^c Факультет Экологии и Институт гидробиологии, Университет Цзинань, Гуанчжоу, 510632, Китай
e-mail: *georgii-ruban@mail.ru

Поступила в редакцию 13.01.2024. После доработки 12.02.2024. Принята к публикации 19.02.2024

Представлены модели экологических ниш (ENM) и пространственного распределения (SDM) русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg (1833), а также зообентоса – основных компонентов питания вида (Annelida, Mollusca и Crustacea) в северной части Каспийского моря на основе данных многолетнего мониторинга (1992–2011) и растровых слоёв морской среды. Построенные модели ENM с помощью PCA в рамках двух концепций COUE и ECOUE позволили проверить гипотезу консерватизма экологических ниш русского осетра во времени. Показано, что если в рамках концепции COUE гипотеза консерватизма ниш выполнялась для одного периода мониторинга, то в рамках расширенной концепции ECOUE эта гипотеза выполняется для всех периодов мониторинга. Построенные модели SDM показали, что трофические взаимоотношения русского осетра и азово-черноморских вселенцев из разных таксономических групп (Annelida, Mollusca и Crustacea) в северной части Каспийского моря довольно точно отображаются в их пространственном распределении. Высокие значения биомассы моллюсков, ракообразных и кольчатых червей, как основного компонента в питании русского осетра в западной части Северного Каспия, создают благоприятные условия для нагула русского осетра в летний период. Установлено, что в восточной и приглубой частях Северного Каспия основными компонентами питания являются моллюски и ракообразные.

Ключевые слова: русский осётр, *Hediste diversicolor*, *Abra ovata*, Annelida, Mollusca, Crustacea, ENM, экологическая ниша, SDM, распределение, многолетние изменения.

DOI:10.35885/1996-1499-17-1-87-117

Введение

Русский осётр (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg, 1833) – ценнейшая промысловая рыба. По образу жизни *A. gueldenstaedtii* относится к проходным видам рыб и большую часть жизни проводит в морской среде, заходя в водотоки пресноводных водоёмов только для нереста [Берг, 1949; Ходоревская и др., 2007; Сафаралиев и др., 2013]. В течение жизни осётр совершает различные миграции и перемещения внутри ареала. Одним из необходимых периодов жизненного цикла *A. gueldenstaedtii* являются сезонные нагульные миграции в Каспийском, Чёрном

и Азовском морях, под воздействием которых происходит формирование его численности и запасов [Ходоревская и др., 2007]. Характер распределения и плотность его концентраций во многом зависят от абиотических факторов морской среды и обеспеченности кормовыми ресурсами. В Волго-Каспийском бассейне русский осётр всегда обеспечивал большую часть общего улова. Рекордный улов был достигнут в 1903 г. и составил 39.2 тыс. т [Коробочкина, 1964]. Уловы осетра в середине 1930-х гг. были на уровне 9.3 тыс. т. В последующие десятилетия 1940–1960-х гг. уловы сократились до 2.26 тыс. т [Легеза, Маилян, 1973]. Существу-

ющие данные показывают, что прекращение морского лова в 1962–1965 гг. и регламентация речного рыболовства позволили приостановить снижение его запасов. Оценки показывают, что максимальная численность русского осетра в конце 1960-х гг. составляла 113.2 млн экз. [Легеца, Маилян, 1973]. В этот период наблюдался рост ежегодного вылова осетра в Каспийском бассейне, который к 1964 г. возрос до 7.35 тыс. т. Однако, в результате строительства Волжской ГЭС в 1958 г. его численность и уловы стали постепенно падать. В 1985 г. общая численность нагуливающегося в Каспийском море русского осетра (от годовика и старше) составила 59.1 млн экз., в 1994 г. она снизилась почти в три раза – до 21.2 млн экз. [Власенко и др., 2002а]. Плотины Волжской ГЭС отрезала 80% нерестилищ русского осетра, и естественное размножение его в нижнем течении Волги сохранилось на 20% от всей площади нерестилищ. Имеется тренд уменьшения численности, если численность осетра в 1960-е гг. в среднем составляла 103 млн экз., то в 1970-е – 70.2, 1980-е – 43.8, в 1990-е – 27.3 млн экз. [Власенко, 2001]. В период 1991–2001 гг., в связи с распадом СССР и образованием новых прикаспийских государств, неоднозначной геополитической ситуацией и ростом незаконного вылова на всей акватории Каспийского моря и в реках бассейна, численность и запасы осетра стали снижаться. В частности, в 2001 г. абсолютная численность находилась на уровне 24.4 млн экз. [Власенко, 2002б], а величина вылова осетра по России, согласно статистическим данным, составила 0.256 тыс. т. С 2005 г. вылов осуществляется только для целей воспроизводства и научно-исследовательских работ. Хотя этот вид, в настоящее время, является основным объектом искусственного разведения, результаты его пока не достигли желаемого уровня, и в пополнении запасов и восстановлении численности во всём ареале вида всё ещё решающую роль играют понимание экологической ниши и потенциальных пригодных районов обитания в нативной части ареала.

Анализ распределения осетровых рыб (русский осётр, белуга *Huso huso* L. 1758, севрюга *Acipenser stellatus*, Pallas 1771) в Ка-

спийском море имеет длительную историю, начиная от первых сведений о распределении осетровых в Каспийском море [Книпович, 1921]. Особый интерес для российских исследователей представляет северная часть Каспийского моря из-за оптимальных условий среды, как в отношении кормовых ресурсов, так и благоприятных абиотических факторов морской среды. Существующие публикации и мониторинговые данные показывают, что она в настоящее время продолжает оставаться местом нагула молоди и половозрелых особей осетровых рыб [Молодцова, Полянинова, 2004; Сокольский и др., 2005; Ходоревская и др., 2007; Ruban et al., 2022]. В литературе широко обсуждается наличие большого количества чужеродных видов различных таксономических групп в Каспийском море, которые формируют значительную часть кормовых ресурсов для осетровых рыб [Малиновская, Зинченко, 2010; Сафаралиев и др., 2013, 2019; Ruban et al., 2022]. Роль чужеродных ракообразных, моллюсков, кольчатых червей в питании севрюги в северной части Каспийского моря в летний период ранее была показана в специальных исследованиях [Сафаралиев и др., 2013, 2019; Ruban et al., 2022]. Были разработаны модели экологических ниш севрюги в северной части Каспийского моря на основе данных многолетнего мониторинга (1992–2006 гг.) в летний период [Ruban et al., 2022]. В этой работе приведены оценки влияния абиотических и биотических факторов на формирование экологических ниш севрюги в восточном и западном районах северной части Каспийского моря и ординационные диаграммы пространственного распределения севрюги в разные годы мониторинга в плоскости двух главных компонент (РСА). Показано, что ведущими факторами для построения моделей экологических ниш являются солёность воды и плотность скоплений ракообразных. Выделение ракообразных в качестве важнейшей предикторной переменной в значительной степени связано с высокой частотой их встречаемости на учётных участках мониторинга и относительно большей среднегодовой биомассой по сравнению с другими альтернативными видами кормовых ресурсов (*Abra ovata* (Philippi,

1893.) и *Hediste diversicolor* Muller, 1776). Однако в этой работе не были представлены модели пространственного распределения кормовых ресурсов. Важно отметить, что, тем не менее, предложенный методический подход, может быть использован для определения роли предпочитаемых кормовых ресурсов русского осетра (кольчатые черви – Annelida, ракообразные – Crustacea и моллюски – Mollusca), распределение и экологические предпочтения которых плохо изучены и/или сведения о них имеют фрагментарный характер. В целом, оценка роли чужеродных видов в питании и пространственном распределении русского осетра отсутствует.

За последние два десятилетия значительно вырос интерес к прогнозированию распределения видов с помощью современных методов экологического моделирования. Моделирование пространственного распределения видов (SDM) стало важным инструментом в экологии, эволюции, биогеографии и сохранении биоразнообразия. Создаваемые SDM могут расширить наши знания и предоставить информацию для анализа и сохранения морских экосистем. Принимая во внимание большой интерес к SDM и их широкое применение в наземных экосистемах, очень мало исследований было проведено для создания SDM морских видов. Это отставание в значительной степени было связано с поздним появлением наборов данных для морской среды. Хотя доступных данных о морской среде в различных источниках существует достаточно много, однако есть только два удобных для пользователей глобальных набора данных с высоким разрешением, предназначенных для создания SDM – MarSpec (Ocean climate layers for marine spatial ecology) [Sbrocco, Barber, 2013] и BioORACLE (global environmental dataset for marine species distribution modelling) [Assis et al., 2018; Bosch et al., 2018]. Важно отметить, что глобальные базы данных MarSpec и BioORACLE были разработаны без учёта Каспийского моря, поскольку оно рассматривалось как крупнейшее замкнутое озеро в мире. Однако позже были разработаны специальные слои (Caspian Sea environmental variables) для Каспийского моря [Lattuada et al., 2020].

Этот набор данных включал растровые слои максимальных, минимальных, средних значений и диапазонов изменений трёх наиболее важных переменных среды: температуры, солёности и содержания хлорофилла на поверхности моря. Кроме этих растров также нами были созданы оригинальные геофизические слои по батиметрии (глубины, уклона и шероховатости морского дна), расстояния до берега и скорости течения на поверхности. В данной работе впервые использованы специальные слои для Каспийского моря и общая интегрированная глобальная база данных, включающих акватории всех морей и океанов [Sbrocco, Barber, 2013; Assis et al., 2018]. Эффективность созданной глобальной базы данных была показана на примере создания SDM для самых опасных инвазионных видов ракообразных из списка ТОП 100 России: *Acartia tonsa* Dana, 1849, *Amphibalanus improvisus* Darwin 1854, *Cercopagis pengoi* Ostroumov, 1891, *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939, *Monocorophium acherusicum* Costa, 1853, *Oithona davisae* Ferrari & Orsi, 1984, *Paralithodes camtschaticus* Tilesius, 1815, *Platorchestia platensis* Krøyer, 1845, *Pontogammarus robustoides* Sars, 1894, *Rhithropanopeus harrisi* Wicksten 2012 [Петросян и др., 2022].

В этом исследовании мы использовали метод максимальной энтропии (MaxEnt), чтобы предсказать потенциальные ареалы *A. gueldenstaedtii*. Мы предположили, что SDM будут иметь возможность прогнозировать потенциальное распределение вида с использованием данных о присутствии кормовых ресурсов с гарантированной точностью, и набором важнейших предикторных переменных морской среды с разрешением (2.5 arc minute, примерно 4.5 км).

Цель работы – выявление биотических и абиотических факторов, определяющих экологическую нишу и пространственное распределение русского осетра; построение моделей экологической ниши и пространственного распределения русского осетра в северной части Каспийского моря на основе данных многолетнего мониторинга и пространственного распределения кормовых ресурсов – азово-черноморских вселенцев из разных таксономических групп Annelida, Crustacea и Mollusca.

Материалы и методы

Для проведения анализа и построения двух типов моделей ENM и SDM был использован комплексный подход, состоящий из 6 этапов: 1) подготовка набора векторных данных точек находок (ТН) и растровых данных предикторных переменных; 2) пространственное разреживание ТН и предикторных переменных; 3) оценка изменения реализованных экологических ниш (ENM) русского осетра во времени на основе данных мониторинга; 4) определение оптимальных параметров моделей MaxEnt по информационному критерию AIC; 5) построение моделей пространственного распределения (SDM) русского осетра и кормовых ресурсов с учётом абиотических факторов среды; 6) построение моделей пространственного распределения русского осетра с учётом абиотических и биотических факторов.

1. Подготовка наборов векторных данных точек находок и растровых данных предикторных переменных

Набор векторных данных точек находок. Для создания векторной базы данных точек находок (ТН) в среде ArcGIS Desktop 10.8.1 кроме собственных полевых данных также использовались и литературные данные. В целом, в набор данных ТН были включены записи местонахождений трёх типов. Первый тип объединяет записи, которые были представлены географическими координатами ТН в наших полевых исследованиях. Полевой набор включал мониторинговые данные из северной части Каспийского моря, полученные сотрудниками Волжско-Каспийского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («КаспНИРХ») во время летних траловых съёмов в 1992, 1994, 2002, 2003, 2006, 2011 гг. Распределение участков мониторинга в 1992–2011 гг. в северной части Каспийского моря (участки отмечены красными точками) приведено на рисунке 1. Абиотические факторы среды (температура и солёность воды) определялись с использованием проб придонного слоя воды, полученных как во время тралений, так и на местах постановки сетей. В процессе дальнейшего анализа все данные мониторинга были представлены в виде обобщённой та-

блицы, состоящей из 134 записей за все годы исследований и включающей площадь и географические координаты участков, год взятия проб, плотность скоплений русского осетра. Выявление и выбор абиотических факторов, определяющих реализованные экологические ниши русского осетра, были проведены на основе данных, указывающих присутствие или отсутствие вида. Плотность скоплений вида на участках преобразовывали в бинарный формат, то есть при численности выловленных рыб больше 0 ей присваивалось значение «1», и значение «0» присваивалось в противном случае. Для данных, полученных из литературного источника [Ходоревская и др., 2007], был использован фильтр для точности представления не менее 5 км ТН. Все записи, которые имели точность привязки более 5 км и сомнительные названия вида были исключены. Второй тип характеризуется тем, что в литературе (монографиях, статьях) ТН были приведены только на картах без указания координат местонахождения русского осетра. Для этого типа данных географические координаты были определены после георегистрации и привязки этих карт к базовым векторным картам акватории морей с выбором не менее 30 опорных точек в среде Arc GIS Desktop 10.8.1. Базовые карты были получены из открытого ресурса Natural Earth Vector [2023]. Для третьего типа данных из публикаций отобрали только те точки находок, которые позволяли определять точные географические координаты с помощью GoogleEarth с точностью до 5 км. В целом после объединения трёх типов записей и исключения дублирующих записей о местонахождениях особей были получены окончательные наборы ТН.

В процессе дальнейшего анализа все данные мониторинга были представлены в виде обобщённой таблицы, содержащей 498 записей за все годы мониторинга и включающей площадь и географические координаты участков, даты взятия проб, плотность скопления русского осетра (экз./10 000м³); биомассу (г/м²) кормовых ресурсов – кольчатых червей (Annelida), моллюсков (Mollusca) и ракообразных (Crustacea), а также придонную температуру (°C), солёность воды (‰),



Рис. 1. Распределение участков мониторинга в 1992–2011 гг. в северной части Каспийского моря (участки отмечены красными точками). Пунктирной линией указана область изучения и построения моделей SDM и ENM.

глубину отбора проб (м) и прозрачность на каждом участке. Некоторые чужеродные организмы были определены до видового уровня – *Hediste diversicolor* Muller, 1776; *Abra ovata* (Philippi, 1893); *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841); *Mytilaster lineatus* Gmelin, 1791; *Acartia tonsa*, Dana, 1849; *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854); *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) и др.

Для построения моделей (ENM) реализованных экологических ниш и пространственного распределения (SDM) мы использовали два типа данных.

Переменные среды для построения ENM. В отличие от растровых слоёв, которые использовались для построения SDM, мы также использовали векторные переменные среды, созданные на основе данных мониторинга. Эти данные были представлены в виде таблицы, состоящей из записей за все годы мониторинга. Она включает географические координаты участков, температуру воды (°C), солёность воды (‰), глубину отбора проб (м),

прозрачность воды, присутствие/отсутствие и биомассу кольчатых червей, ракообразных и моллюсков.

Переменные среды для построения SDM. Для создания SDM русского осетра и кормовых ресурсов (Annelida, Crustacea, Mollusca) мы использовали растровые слои предикторных переменных морской среды из глобального набора данных Bio-ORACLE (global environmental dataset for marine species distribution modelling) [Assis et al., 2018; Bosch et al., 2018]. Созданный нами набор переменных включает растровые слои средних годовых значений и диапазонов изменений трёх важных переменных среды: температуры (TempMean и TempRange, °C), солёности (SalinityMean и SalinityRange, ‰) и содержания хлорофилла (ChlorophyllMean и ChlorophyllRange, мг/м³) на поверхности моря; геофизические слои: по батиметрии (глубины морского дна – Bathymetry, м; уклона – Slope, градусы; индекс шероховатости морского дна – Roughness, Восточный/Западный или Северный/Южный аспект (Aspect, градусы), расстояния до берега (DistToShore, км), средняя годовая скорость и диапазон скорости течения на поверхности (VilocityMean и VilosityRange, м/с).

2. Пространственное разреживание ТН и предикторных переменных

Для проверки пространственной автокорреляции точек находок использовалась двухшаговая процедура. На первом шаге с помощью специального алгоритма выбора подвыборки, доступного в пакете spThin [Aiello-Lammens et al., 2015], были удалены точки присутствия с расстоянием меньше 5 км. На втором шаге полученные наборы данных проверялись на кластеризацию с использованием индекса Average Nearest Neighbor (ANNI) в среде ArcGis [ESRI, 2017]. Эти процедуры привели к сокращённым наборам данных ТН случайно распределённых в области обучения моделей. Проверка и выбор переменных для включения их в модель производилась также с помощью двухшаговой процедуры. На первом шаге с помощью пакета raster [Hijmans et al., 2020] вырезали фрагменты слоёв для каждой предикторной пере-

менной в отдельности для области обучения моделей, указанной в рис. 1. На втором шаге эти слои с помощью функции corSelect пакета fuzzySim [Barbosa, 2015] использовались для исключения переменных, между которыми парный коэффициент ранговой корреляции Спирмена по абсолютному значению больше 0.7. Для измерения мультиколлинеарности использовали показатель VIF (фактор инфляции вариации) с помощью R-пакета fuzzySim [Barbosa, 2015] при пороговом значении $VIF > 5$, то есть если выполняется это условие, то предикторная переменная считается мультиколлинеарной и исключается из модели [Dormann et al., 2013]. Эффективность применения вышеуказанных процедур пространственного разреживания ТН и предикторных переменных показана в работах [Petrosyan et al., 2019, 2020, 2023a, 2023b].

3. Оценка изменения реализованных экологических ниш вида во времени на основе данных мониторинга

Модели реализованных экологических ниш (ENM) вида для разных периодов мониторинга были построены с использованием общей концепции COUE (унифицированная терминология, принятая для обозначения анализа сдвига центроида, перекрывания, неиспользования и расширения ниш, то есть первые буквы: Centroid shift, Overlap, Unfilling и Expansion niche) [Broennimann et al., 2012; Petitpierre et al., 2012; Petrosyan et al., 2019, 2020]. В последние годы эта концепция широко используется для оценки метрик экологических ниш, которая, по мнению ряда учёных, стала «золотым стандартом» [Liu et al., 2020; Pili et al., 2020; Petrosyan et al., 2023c]. В этой концепции реализованная экологическая ниша вида представляется в пространстве предикторных переменных среды обитания, изображённом на плоскости первых двух осей главных компонент (PCA). В рамках этой концепции, экологически важные характеристики окружающей среды в разные периоды наблюдений в частях морского ареала, где выполнялся мониторинг встречаемости изучаемого вида и оценка условий окружающей среды, локализовали по участкам («квадратам») и привязывали к сетке гео-

графических координат. Данные присутствия вида преобразовывались в плотности с использованием функции ядра для сглаживания распределения плотностей. Плотность популяции русского осетра на участках преобразовывали в бинарный формат, то есть при численности выловленных рыб больше 0 ей присваивалось значение «1», и значение «0» присваивалось в противном случае. В результате этого, построенные модели, определяющие реализованную экологическую нишу во времени и в пространстве, не зависели от нестационарных флуктуаций скоплений рыб и их численности в разные годы на разных участках мониторинга, а также возможных технических ошибок оценки плотности. Бинарные данные присутствия/отсутствия были преобразованы в плотности с использованием специальных сглаживающих ядерных (kernel) функций [Broennimann et al., 2012; Petitpierre et al., 2012; Cola et al., 2017].

Для оценки изменения реализованных ниш во времени проводили их попарный анализ в начальный момент (1992 г.) с последующими годами (1994, 2002, 2003, 2006, 2011) мониторинга в отдельности. Оценку перекрытия ниш вида в разные периоды мониторинга в COUE проводили с использованием индекса Шонера (Schoener's) [Warren et al., 2008; Broennimann et al., 2012]. Этот индекс отражает меру перекрывания ниш в экологическом пространстве и колеблется между 0 (отсутствие перекрытия) и 1 (полное перекрытие). Тест на сходство ниш в рамках концепции COUE реализован с помощью R-пакета EcoSpat [Cola et al., 2017], который определяет: является ли реализованная ниша в определённый период, более похожей на занимаемую нишу в другой момент времени по сравнению со случайным распределением.

Оценка реализованной экологической ниши русского осетра в рамках концепции COUE. Оценку изменения реализованной экологической ниш вида во времени и в пространстве проводили в два этапа. На первом этапе оценивали основные метрики ниш (S, E, U) в разные годы мониторинга в рамках концепции COUE. Когда ниши вида в разные годы в многомерном экологическом пространстве перекрывались, тогда для анализа рассматри-

вались три категории: (1) стабильные области (S), в которых вид встречается в разные годы, (2) незаполненные области, в которых вид встречался только в начальном периоде мониторинга (U), и (3) новые области (E), в которых вид встречается в другие годы мониторинга. Индекс стабильности (S) – это доля ниши вида в последующие годы наблюдений, которая пересекается с нишей в начальный момент времени. Индекс незаполнения (U) – это доля ниши вида в начальный момент, которая отсутствует в последующие годы мониторинга. Индекс расширения (E) – это доля ниши вида в начальный момент времени, которая отсутствует в последующий сравниваемый год мониторинга. Поскольку эти индексы оцениваются в пространстве важнейших переменных, определяющих характер распределения вида, поэтому индекс расширения (E) можно рассматривать как изменения ниш, например, вызванные биотическими взаимодействиями с кормовыми видами, хотя внутривидовая конкуренция вида и сокращения численности также могут внести свой вклад. Оценки этих индексов произведены с помощью R-пакета EcolSpat [Cola et al., 2017].

Оценка реализованной экологической ниши русского осетра в рамках концепции ECOUE. На втором этапе, метрики ниш были расширены дополнительными метриками – ширина B_n (начальный момент времени), B_i (следующий момент времени) и сходством Sim ниш, представленными в работе [Liu et al., 2020]. Далее описанное расширение метрик обозначается ECOUE [Petrosyan et al., 2023c]. В рамках схемы COUE величины E и U оцениваются относительно плотности встречаемости вида в начальный и последующие моменты времени, соответственно. Несмотря на то, что S характеризует перекрытие между нишами начального и последующего периодов мониторинга, его величина оценивается относительно плотности встречаемости вида в последующий момент времени и непосредственно рассчитывается как дополнение расширению ниш, то есть $S = 1 - E$. Чтобы преобразовать значения индекса в тот же масштаб, в концепции ECOUE величину U оценивают относительно плотности встречаемости в последующий момент времени с

помощью формулы $U^T = (S/(1 - U))/U$. Поскольку индексы E, S, U^T определены в одном масштабе, тогда новые модифицированные метрики E_m , S_m , U_m определяются как $E_m = E/(E + S + U^T)$, $S_m = S/(E + S + U^T)$ и $U_m = U^T/(E + S + U^T)$. В концепции ECOUE метрики E_m , S_m , U_m используются для определения ширины в начальный и последующий момент времени с помощью формул $B_n = S_m + U_m$ и $B_i = S_m + E_m$. Для удобства интерпретации результатов в концепции ECOUE и сравнительного анализа ниш используется натуральный логарифм (ln) отношения ширины ниш (breadth ratio, BR), т. е. $BR = \ln(B_n/B_i)$. Из этой формулы видно, что если ширина ниш в начальный и последующий моменты времени равна $B_n = B_i$, то $BR = 0$. Если $B_n > B_i$, тогда BR принимает положительные значения, в противном случае – отрицательные значения. В ECOUE относительное положение ниши в двухмерном PCA-пространстве окружающей среды характеризуется как сходство в начальный и последующий моменты времени, а не как расстояние между центроидами ниш. Сходство ниш (Sim) количественно оценивается с помощью Sørensen's similarity index [Baselga, 2017], то есть $Sim = 2S_m/(B_n + B_i)$. Метрика Sim варьирует от 0 до 1. Это крайние случаи, когда две ниши не перекрываются или перекрываются полностью в пространстве предикторных переменных окружающей среды, соответственно. Если две ниши занимают более сходные позиции (т. е. похожие ниши), тогда $Sim > 0.5$, в противном случае, когда две ниши занимают разные позиции, $Sim < 0.5$. Важно заметить, что сходство ниш в концепции ECOUE отличается от теста на сходство ниш в рамках концепции COUE. В концепции ECOUE принимается важное условие по использованию пороговых значений BR и Sim для индикации сохранения или сдвига ниш. Ниши считаются неизменными, если: а) ниша расширялась медленно, то есть в начальный момент времени ниша была больше, чем в последующие моменты времени [Pearman et al., 2008], б) положение ниши менялось медленно, то есть начальный и последующий моменты времени ниши занимали аналогичные позиции в пространстве окружающей среды [Broennimann et al., 2007].

4. Определение параметров модели MaxEnt по информационному критерию AIC

Хотя настройки параметров MaxEnt по умолчанию при моделировании пространственного распределения базируются на обширном эмпирическом материале [Phillips, Dudik, 2008], тем не менее, недавние работы показали, что они могут привести к неэффективным моделям [Radosavljevic, Anderson, 2014; Petrosyan et al., 2019, 2020, 2023a, 2023b]. По этой причине оптимальные параметры MaxEnt моделей для каждого вида мы определяли с применением информационного критерия AIC с поправкой на размер выборки (AICc) с помощью R пакета ENMeval [Muscarella et al., 2014]. Настройки параметров MaxEnt с помощью критерия AICc отличались от настроек по умолчанию для всех моделей SDM.

5. Построение моделей пространственного распределения (SDM) русского осетра и кормовых ресурсов с учётом абиотических факторов

Модели пространственного распределения SDM были получены на основе метода максимальной энтропии с использованием Maxent 3.4.1 [Phillips et al., 2006] из пакета Dismo [Hijmans et al., 2017] с параметрами, полученными на предыдущем шаге. Для построения SDM использовали 10 запусков Maxent со случайным выбором тестовых и обучающих выборок. Во всех вариантах запуска Maxent 80% записей находок использовали как обучающие выборки, а 20% записей – как тестовые выборки. Мы использовали индекс Бойса (B_{ind}) для оценки производительности моделей [Boyce et al., 2002; Hirzel et al., 2006] с использованием R-пакета Ecospat [Cola et al., 2017]. Мы рассчитали индекс B_{ind} для каждой из 10 моделей и усреднили значения, чтобы получить окончательные оценки. При построении SDM важность каждой предикторной переменной дополнительно определялась с использованием таблицы вкладов (Analysis of variable contributions) MaxEnt, полученной с помощью метода складного ножа (jackknife). Самыми важными переменными, считались те, которые вносили существенный вклад в модель, то есть имели высокие

значения (>5%) перестановочной важности (Permutation importance – PI) или высокие значения процента вклада (Percent contribution – PC) [Phillips et al., 2006].

6. Построение моделей распределения русского осетра с учётом абиотических и биотических факторов

Для оценки влияния синергии абиотических и биотических факторов мы определяли сходство моделей SDM с помощью индекса Dg Шонера (Schoener) [Warren et al., 2008]. В данном случае для обозначения индекса D Шонера мы использовали нижний индекс g (Dg), который применяется для количественной оценки степени перекрытия ниш вида в географическом пространстве с помощью разных моделей SDM. В этот набор SDM входят 4 типа моделей – SDM-0, SDM-1, SDM-2, SDM-3. Эти модели различаются между собой тем, что при их построении биотическое взаимодействие русского осетра с кормовыми ресурсами учитывается от нулевого до полного включения всех ресурсов. Если при построении нулевой модели SDM-0 полностью не учитываются кормовые ресурсы, то в SDM-3 учитываются все кормовые ресурсы (кольчатые черви, моллюски, ракообразные). При построении SDM-1 учитывается один тип кормовых ресурсов – кольчатые черви, а при построении SDM-2 учитывается взаимодействие русского осетра с двумя типами кормовых ресурсов (кольчатые черви, моллюски). В данном случае под учётом взаимодействия русского осетра с кормовыми ресурсами подразумевается, что при построении MaxEnt уже существующие SDM кормовых ресурсов рассматриваются в качестве дополнительных отдельных растровых слоёв. Такой способ учёта дополнительных слоёв будет позволять выделять пригодные местообитания не только с учётом абиотических факторов среды, но и местообитаний, обеспеченных кормовыми ресурсами. Для оценки сходства мы выбрали расчёт перекрытия ниши в географическом пространстве построенных моделей, где сравнения между моделями являются наиболее значимыми, а не в широких районах, где модели предсказывают низкую пригодность среды обитания.

Мы построили ENM и SDM с использованием языка R (R-версия 3.6.2 2019) и дополнительных R-пакетов Biomod2 [Thuiller et al., 2021], Dismo [Hijmans et al., 2017], Ecospat [Cola et al., 2017], ENMeval [Muscarella et al., 2014], ENMtools [Warren et al., 2010], fuzzySim [Barbosa, 2015], Raster [Hijmans et al., 2020], SpThin [Aiello-Lammens et al., 2015] и Usdm [Naimi et al., 2014]. Кроме того, мы применили R-скрипты, представленные в работе [Hirzel et al., 2006], для оценки пригодности моделей с помощью RStudio v. 1.4.1106 [RStudio, 2020]. Анализ и визуализация SDM проводились в среде ArcGis Desktop 10.6.1 [ESRI, 2017].

Результаты

Анализ переменных среды обитания русского осетра в северной части Каспийского моря

Результаты сравнительного анализа абиотических факторов среды обитания русского осетра в северной части Каспийского моря - придонной температуры ($^{\circ}\text{C}$), солёности (‰), глубины отбора проб (м) и прозрачности воды в западном и восточном районах и приглубой зоне (DZ) представлены на рисунке 2.

По глубине (Dep) существенное различие наблюдается между приглубой зоной (DZ) и восточными (E) и западными (W) районами, соответственно: $\text{DZ} - \text{Dep} = 17.6 \text{ м} (\pm 0.82)$; $\text{W} - \text{Dep} = 6.6 \text{ м} (\pm 0.59)$, $\text{E} - \text{Dep} = 5.8 \text{ м} (\pm 0.7)$ (рис. 2а). Понятно, что различие глубин в разных местообитаниях приводит к различию температуры воды (T) между DZ и восточными (E) и западными районами, соответственно: $\text{DZ} - \text{T} = 17.5 \text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 0.73)$, $\text{E} - \text{T} = 25.4 \text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 0.62)$; $\text{W}: \text{T} = 24.5 \text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 0.52)$ (рис. 2б).

Местообитания в DZ отличаются от восточных (E) и западных (W) районов существенно по прозрачности (C) морской воды: $\text{DZ} - \text{C} = 4.8 \text{ м} (\pm 0.82)$; $\text{W} - \text{C} = 2.0 \text{ м} (\pm 0.2)$, $\text{E} - \text{C} = 1.6 \text{ м} (\pm 0.2)$ (рис. 2в). Более глубокие местообитания также различаются повышенной солёностью (S): $\text{DZ} - \text{S} = 11.9\text{‰} (\pm 0.5)$; $\text{W} - \text{S} = 6.3\text{‰} (\pm 0.4)$, $\text{E} - \text{S} = 5.9\text{‰} (\pm 0.4)$. Из сравнительного анализа следует, что русский осётр в приглубой зоне северной части Каспийского моря обитает в более холодных и солёных водах, чем в западном и восточном районах.

Пространственное распределение кормовых ресурсов русского осетра в различных районах северной части Каспийского моря

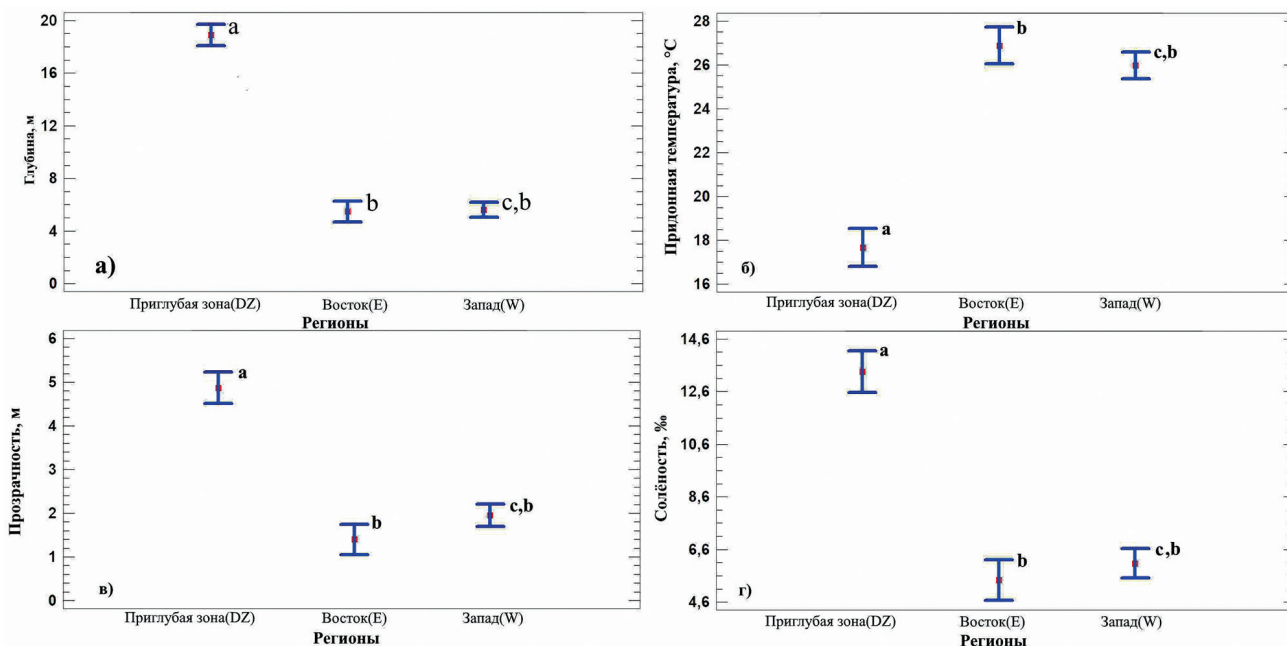


Рис. 2. Средние значения и доверительные интервалы Тьюки параметров среды в местообитаниях русского осетра в различных районах северной части Каспийского моря, полученные с помощью однофакторного дисперсионного анализа с фиксированными эффектами: а) $F = 93.2$, $P << 0.01$; б) $F = 35.9$, $P << 0.01$; в) $F = 45.6$, $P << 0.01$, г) $F = 50.4$, $P << 0.01$, где различающиеся и не различающиеся средние значения обозначены разными и одинаковыми буквами, соответственно.

Средние значения и доверительные интервалы Тьюки плотности скоплений русского осетра и кормовых ресурсов в различных районах северной части Каспийского моря представлены в рис. 3. Из рисунка видно, что в глубоководных местообитаниях плотность скоплений русского осетра (Dens) меньше, чем в мелководных западных и восточных районах северной части Каспийского моря: $DZ - Dens = 1.1$ экз./10 000м³ (± 0.5); $W - Dens = 11.3\%$ (± 1.1), $E - S = 7.3\%$ (± 1.5) (рис. 3а). Глубоководные местообитания также отличаются от мелководных западных и восточных районов меньшей биомассой кольчатых червей (An): $DZ - An = 2.1$ г/м³ (± 1.5); $W - An = 10.3$ г/м³ (± 0.9), $E - An = 6.4\%$ (± 1.2) (рис. 3б). На рисунке 3 можно заметить, что глубоководные и мелководные местообитания не различаются по биомассе ракообразных (рис. 3в) и моллюсков (рис. 3г).

Динамика плотности скоплений русского осетра и биомассы кормовых ресурсов во времени в различных районах северной части Каспийского моря

Проведённый анализ динамики изменения плотности скоплений русского осетра в северной части Каспийского моря показывает, что наблюдается слабый отрицательный тренд уменьшения плотности. Например, если в 1992 г. плотность скоплений русского осетра составляла $12.9 (\pm 1.8)$ экз./10 000м³, то в 2011 г. она составляла $5.48 (\pm 2.7)$, то есть упала в два раза (рис. 4а). Такой же отрицательный тренд – уменьшение биомассы наблюдается у кольчатых червей в местах обитания русского осетра (рис. 4б). Например, если биомасса в 1992 г. составляла $11.4 (\pm 1.4)$ г/м³, то в 2011 г. она составляла $5.13 (\pm 2.1)$ г/м³. Однако отрицательный тренд уменьшения биомассы ракообразных (рис. 4в) и моллюсков (рис. 4г) не наблюдался. Динамика изменения биомассы ракообразных и моллюсков в период мониторинга 1992–2011 гг., по-видимому, характеризуется случайной флуктуацией. Из этого сравнительного анализа можно сделать предварительный вывод, что отрицательный тренд уменьшения плотности скоплений русского осетра не связан с ухудшением кормовых ресурсов, а связан с другими факторами, которые требуют детальных исследований.

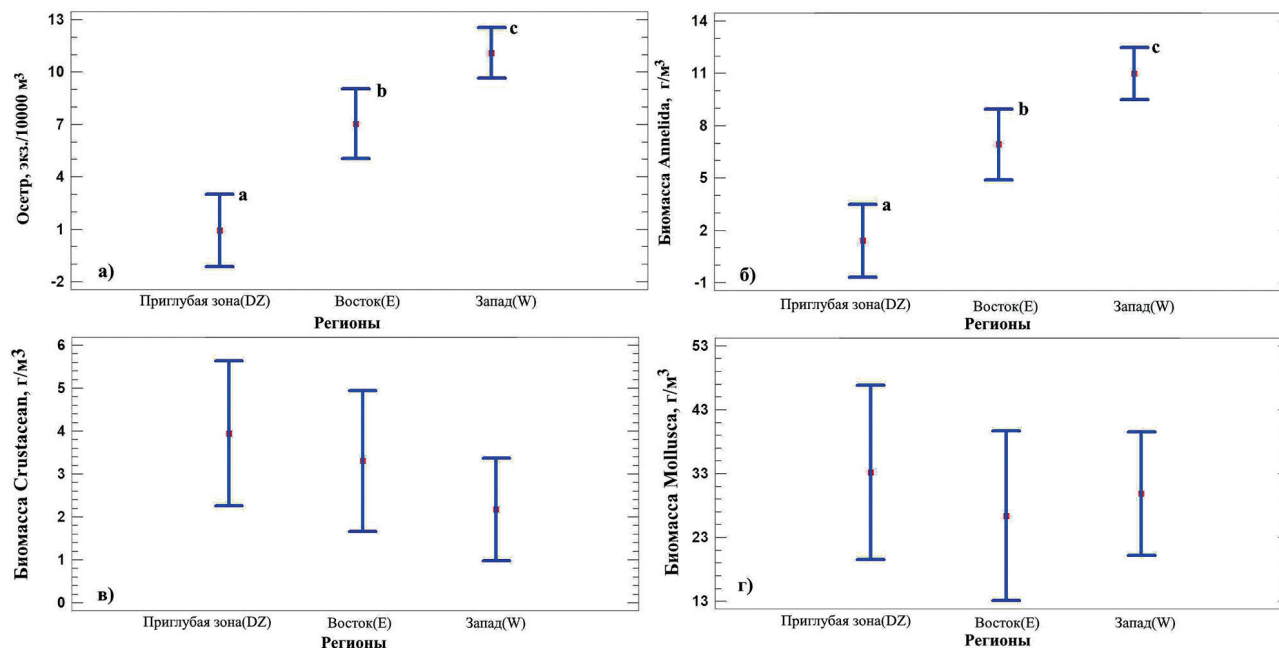


Рис. 3. Средние значения и доверительные интервалы Тьюки плотности скоплений русского осетра и кормовых ресурсов в различных районах северной части Каспийского моря, полученные с помощью однофакторного дисперсионного анализа с фиксированными эффектами: а) $F = 11.21$, $P \ll 0.01$; б) $F = 11.4$, $P \ll 0.01$; в) $F = 2.44$, $P = 0.09$, г) $F = 0.11$, $P = 0.89$, где различающиеся средние значения обозначены разными буквами.

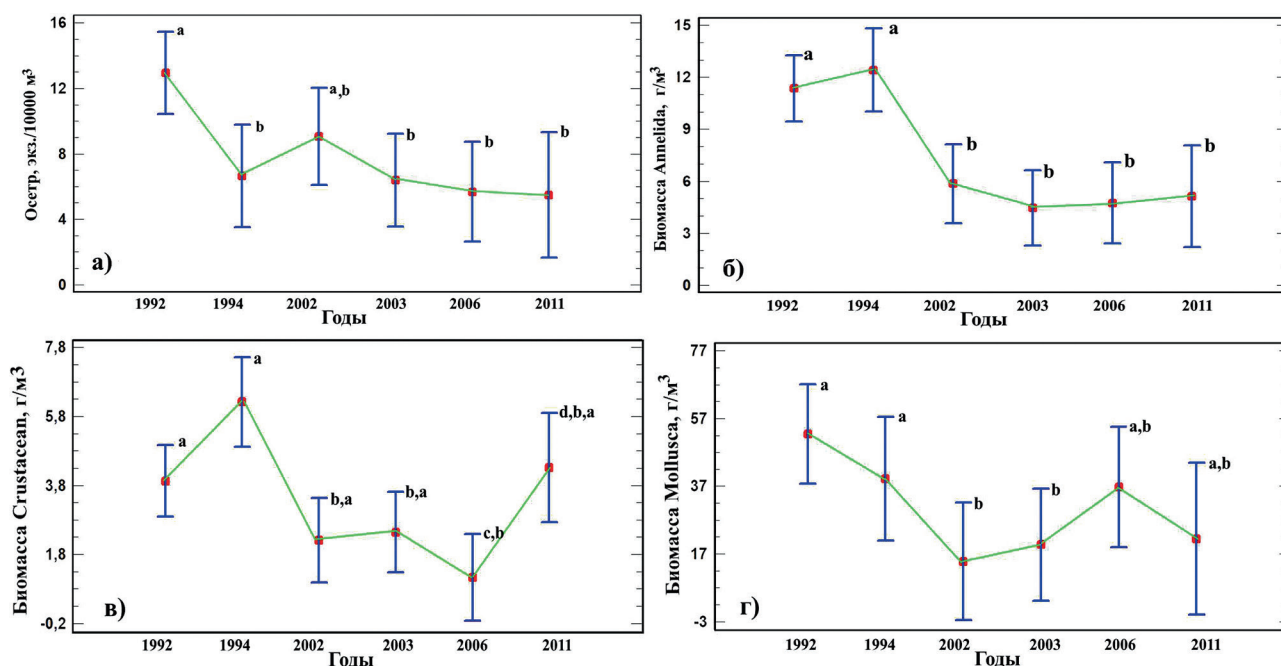


Рис. 4. Средние значения и доверительные интервалы Тьюки плотности скоплений русского осетра и кормовых ресурсов в различных районах северной части Каспийского моря, полученные с помощью однофакторного дисперсионного анализа с фиксированными эффектами: а) $F = 2.16$, $P = 0.04$; б) $F = 4.9$, $P << 0.01$; в) $F = 3.9$, $P = 0.002$, г) $F = 2.1$, $P = 0.51$, где различающиеся и не различающиеся средние значения обозначены разными и одинаковыми буквами, соответственно.

Выбор предикторных переменных и построение модели экологической ниши (ENM) русского осетра

Проведённый нами анализ по выбору предикторных переменных с использованием метода ординации показал, что для построения ENM русского осетра могут быть использованы пять переменных – температура и солёность воды, биомасса кольчатых червей, ракообразных и моллюсков (рис. 5). Из рис. 5 следует, что дисперсия относительно двух осей главных компонент (ГК) при проецировании на плоскость объясняет 81.3% общей вариации данных. При этом ось X ГК положительно коррелирует с температурой воды и отрицательно – с солёностью, а ось Y положительно связана с биомассой червей, ракообразных и моллюсков. Вклад остальных переменных составляет менее 19%. Из этого сравнительного анализа можно сделать вывод о том, что эти пять переменных могут быть использованы для построения модели экологических ниш ENM с помощью метода PCA (ГК).

В таблице 1 представлены изменения реализованной экологической ниши (РЭН) русского осетра во времени в северной части Ка-



Рис. 5. Корреляционный круг (главных компонент – PCA) при использовании пяти факторов для построения модели экологической ниш ENM русского осетра.

спийского моря. Данные для РЭН 1994, 2002, 2003, 2006 и 2011 гг. в отдельности сравниваются с РЭН в 1992 г. В рамках концепции COUE видно, что сходство экологических ниш вида выполняется только в 1994 г., то есть гипотеза консерватизма ниш выполняется при индексе сходства Шонера $D = 0.6$. Наблюдается постепенное уменьшение индекса сходства D Шонера (Schoener's) экологических ниш во времени. Наши исследования показали, что для принятия окончательного решения необхо-

Таблица 1. Сравнение экологических ниш (сходства, перекрытия, расширения) русского осетра в разные годы мониторинга в северной части Каспийского моря в рамках концепции COUE

Годы сравнения ниш	Индекс сходства D	P значение	E	S	U
1992–1994	0.6	0.009	0.13	0.87	0.01
1992–2002	0.59	0.07	0.02	0.98	0.07
1992–2003	0.43	0.15	0.03	0.97	0.28
1992–2006	0.25	0.27	0.06	0.94	0
1992–2011	0.33	0.31	0.13	0.87	0.12

Примечание: E, S и U – индексы расширения, перекрытия и «неиспользования» ниши, соответственно.

Таблица 2. Сравнение экологических ниш (сходства, перекрытия, расширения) русского осетра в разные годы мониторинга в северной части Каспийского моря в рамках концепции ECOUE

Годы сравнения ниш	Em	Sm	Um	Bn	Bi	BR	Sim
1992–1994	0.129	0.862	0.009	0.871	0.991	-0.129	0.926
1992–2002	0.019	0.913	0.069	0.981	0.931	0.052	0.954
1992–2003	0.022	0.704	0.274	0.978	0.726	0.298	0.827
1992–2006	0.060	0.940	0.000	0.940	1.000	-0.062	0.969
1992–2011	0.121	0.774	0.106	0.879	0.894	-0.017	0.872

Примечание: Em, Sm и Um – модифицированные индексы расширения, перекрытия и «неиспользования» ниши, соответственно, Bn – ширина ниши в начальный момент времени мониторинга, Bi – ширина ниши в следующие моменты времени (1994, 2002, 2003, 2006, 2011), определение индексов BR, Sim приведено в методической части.

дима проверка с помощью расширенной концепции ECOUE [Petrosyan et al., 2023c]. Модифицированные значения пяти метрик Em, Sm, Um, BR и Sim в рамках концепции ECOUE представлены в таблице 2. Мы обнаружили, что для всех последующих годов мониторинга (1994, 2002, 2003, 2006, 2011) сходство ниш не отклоняется по сравнению с начальным моментом сравнения 1992 г.

Несмотря на некоторое изменение ширины ниш (уменьшение ширины в 2002 и 2003 гг., и увеличение ниш в 1994, 2006 и 2011 гг.), гипотеза консерватизма выполняется для всех лет наблюдения. Например, графическое представление перекрытия ниш русского осетра при сравнении 1992 г. ($B_n = 0.879$) с 2011 г. ($B_i = 0.894$) на основе учётных данных в северной части Каспийского моря показывает, что в 2011 г. наблюдается увеличение ширины ниши и сдвиг центроида ниши (рис. 6). Однако, эти изменения в рамках концепции ECOUE не достаточны для обратного утверждения, то есть нарушение гипотезы консерватизма ниш вида.

Характеристика точек находок и предикторных переменных для построения SDM

Применение процедуры spThin привело (см. методику) к сокращённым наборам данных с уменьшением автокоррелированности точек находок (ТН) для русского осетра и кормовых ресурсов. Количество ТН русского осетра за весь период мониторинга составляло 119 записей (1992 г. – 28 ТН, 1994 г. – 18 ТН, 2002 г. – 20 ТН, 2003 г. – 22 ТН, 2006 г. – 19 ТН, 2011 г. – 12 ТН). Поскольку выше было показано, что не наблюдается изменение экологической ниши вида, мы применяли процедуру разреживания spThin к объединённому набору точек находок за весь период мониторинга. Первоначальное количество ТН видов сократилось на 23%. Количество точек находок (записей) для кольчатых червей, ракообразных и моллюсков составляло 492, 464 и 405, соответственно. Применение процедуры spThin привело к сокращению точек находок кольчатых червей, ракообразных и моллюсков приблизительно на 12%. Количество

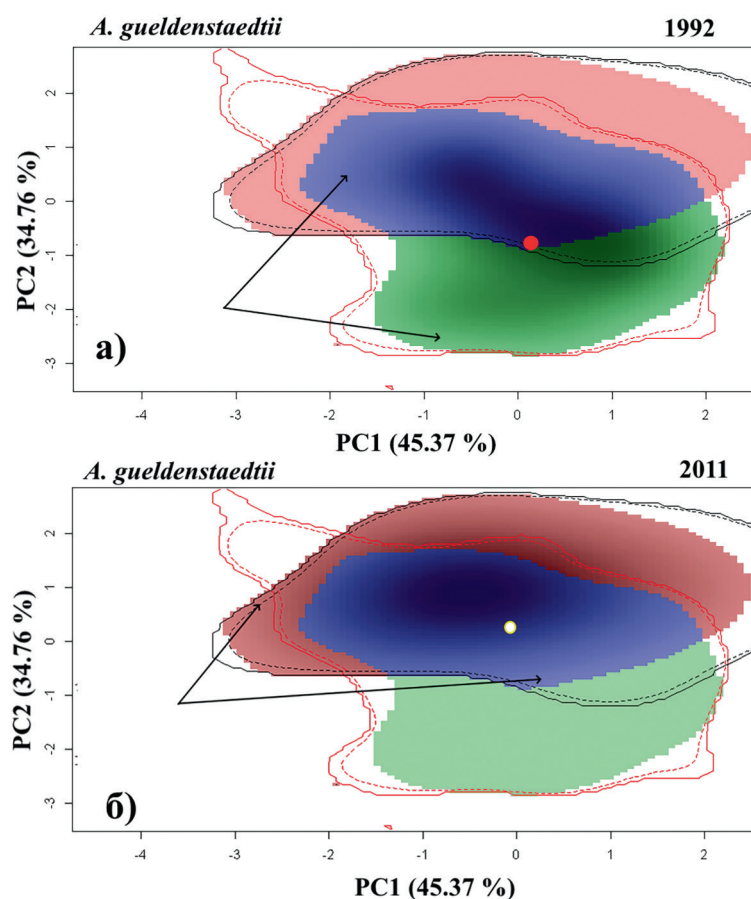


Рис. 6. Графическое представление перекрытия ниш русского осетра в начале (1992 г.) и в конце мониторинга (2011 г.) на основе учётных данных в северной части Каспийского моря, где S (сиреневый цвет) – зона стабильности, E (розовый цвет) – зона расширения, U (зелёный цвет) – зона «неиспользования». Стрелки указывают области экологической ниши (на рисунке затемнённые), занимаемой видом в 1992 г. (а) и 2011 г. (б). Сплошные и пунктирные линии показывают, соответственно, 100% и 90% области доступной среды в 1992 г. (чёрные линии) и 2011 г. (красные линии), соответственно. Интенсивность цвета заливки зависит от плотности скоплений русского осетра – большей плотности соответствует более интенсивный (тёмный) цвет. Центроиды ниш в 1992 и 2011 гг. отображены красным (а) и жёлтым (б) кругами.

ТН для кольчатых червей, ракообразных и моллюсков для построения SDM составляло 94, 72 и 79 записей, соответственно.

Другая процедура разреживания позволила выбрать восемь из тринадцати предикторных переменных для построения SDM рус-

ского осетра и кормовых ресурсов (кольчатых червей, ракообразных и моллюсков) (рис. 7а, б; табл. 3). В дальнейшем сокращённые наборы данных ТН без кластеризации и восьми предикторных переменных использовались для построения моделей распределения вида

Таблица 3. Проверка мультикоррелярности выбранных переменных

№	Переменная	Описание	VIF
1	Aspect*	Аспект, градусы	1.23
2	Bathymetry	Глубина морского дна, м	1.94
3	ChlorophyllRange	Диапазон содержания хлорофилла, мг/м ³	1.86
4	DistToShore	Расстояние до берега, км	1.44
5	SalinityMean	Средняя солёность воды, ‰	4.41
6	TempRange	Диапазона изменения температуры, °С	4.94
7	Velocitymean	Средняя скорость перемещения поверхности воды, м/с	1.95
8	Velocityrange	Диапазон скорости перемещения поверхности воды, м/с	1.96

*Переменная Aspect была исключена из списка с учётом рекомендации, представленной в работе [Neftalí, Barbosa, 2020].

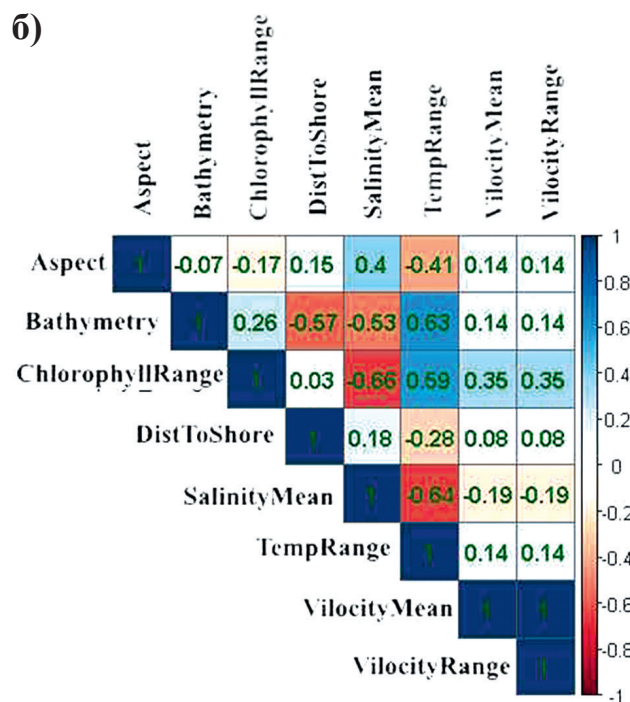
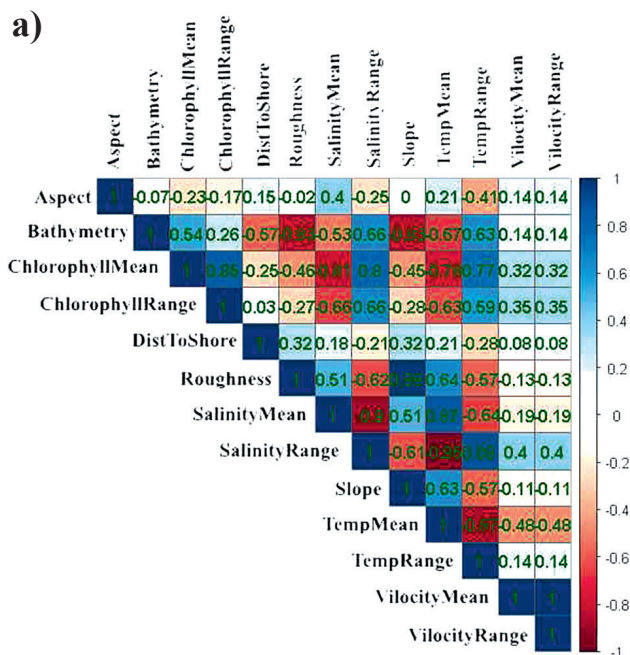


Рис. 7. Парная ранговая корреляция Спирмена (Scor) между переменными морской среды (а – все переменные, б – сокращённый набор переменных, у которых Scor < 0.70).

и кормовых ресурсов. В действительности коэффициент VIF для всех переменных менее 5 (табл. 3).

Модели распределения кормовых ресурсов русского осетра в северной части Каспийского моря

Пространственное распределение (SDM) кольчатых червей

Таблица 4. Вклад предикторных переменных в модели SDM кольчатых червей

Переменные*	Процент вклада (PC)	Перестановочная важность (PI)
SalinityMean	81	37.4
DistToShore	8.7	10.9
ChlorophyllRange	4.3	10.5
Bathymetry	3	25
TempRange	1.6	5.3
VelocityMean	0.8	9.9
VelocityRange	0.6	0.9

Перечень наиболее важных переменных, определяющих пространственное распределение кольчатых червей представлен в таблице 4. Из этой таблицы видно, что из всего списка переменных только три (SalinityMean, DistToShore, ChlorophyllRange) имеют больше 5% вклада в SDM как по PC, так и по PI (табл. 4). По перестановочной важности также выделяются три переменные Bathymetry, TempRange, VelocityRange.

Кривые отклика важнейших переменных SDM представлены на рисунке 8. Из этого рисунка видно, что реализованная ниша позволяет определить оптимальный диапазон изменения солёности для обитания кольчатых червей, который варьирует от 4‰ до 9‰ (рис. 8а). Реализованная ниша также показывает, что наиболее вероятный диапазон изменения расстояния местообитаний до берега для группы видов кольчатых червей варьирует от 40 до 95 км (рис. 8б). В отличие от первых двух переменных, имеющих унимодальную форму, третья переменная имеет S-образную форму (рис. 8в). В данном случае кривая отклика по хлорофиллу показывает, что в период мониторинговых работ образцы с присутствием кольчатых червей были отобраны в местообитаниях с содержанием хлорофилла не менее 5 мг/м³ воды. Кривые отклика для переменных глубины (Bathymetry) (рис. 8г), диапазона изменения температуры (TempRange) (рис. 8д) и скорости перемещения поверхности воды (VelocityMean) (рис. 8е) показывают, что в пригодных местах обитания кольчатых червей значения этих переменных варьировали в следующих пределах Bathymetry = 1.2–34 м, TempRange = 24–26 °C и VelocityMean = 0.1–0.13 м/с.

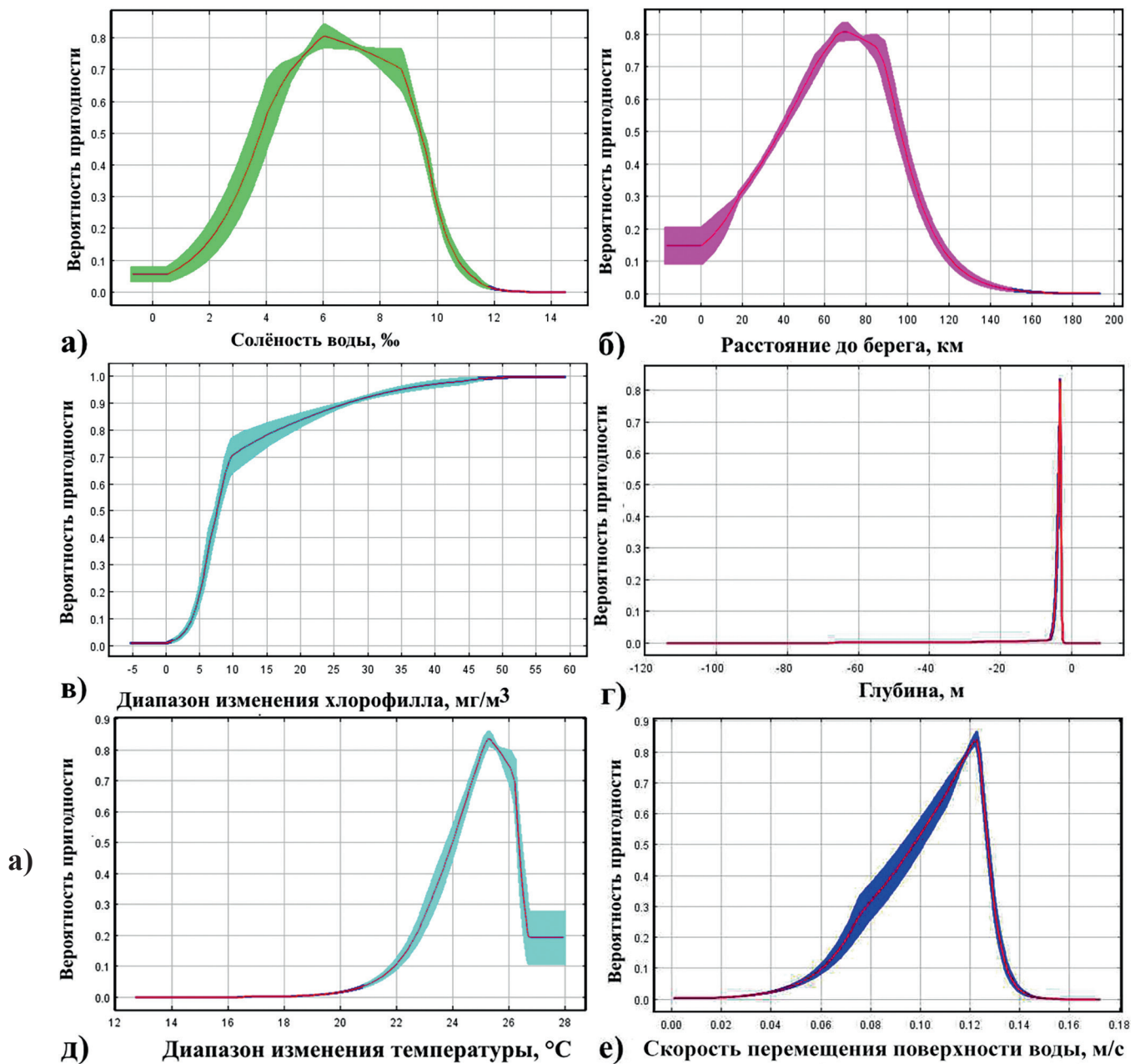


Рис. 8. Кривые отклика присутствия кольчатых червей в зависимости от изменения значений предикторных переменных.

Созданные SDM для кольчатых червей предсказывают высокую пригодность многих местообитаний, в которых присутствие видов было зарегистрировано точками находок. Пригодность этих моделей подтверждена высокими показателями производительности в терминах индекса Бойса $Bind = 0.923 \pm 0.014$. Карта пригодности местообитаний для кольчатых червей, построенная с использованием оптимальных параметров MaxEnt (рис. 9а), показывает, что наиболее пригодные местообитания расположены в северо-западном районе Каспийского моря (рис. 9б). Этот вывод

достаточно хорошо согласуется с данными мониторинга по характеру пространственного распределения биомассы червей (см. рис. 3б).

Пространственное распределение (SDM) ракообразных

В отличие от кольчатых червей, для модели ракообразных наиболее важными переменными (более 5%) по проценту вклада (PC) и перестановочной важности (PI) выделяются две переменные SalinityMean и DistToShore (табл. 5). Кривые отклика по этим переменным показывают, что центр-ид реализованной ниши по этим перемен-

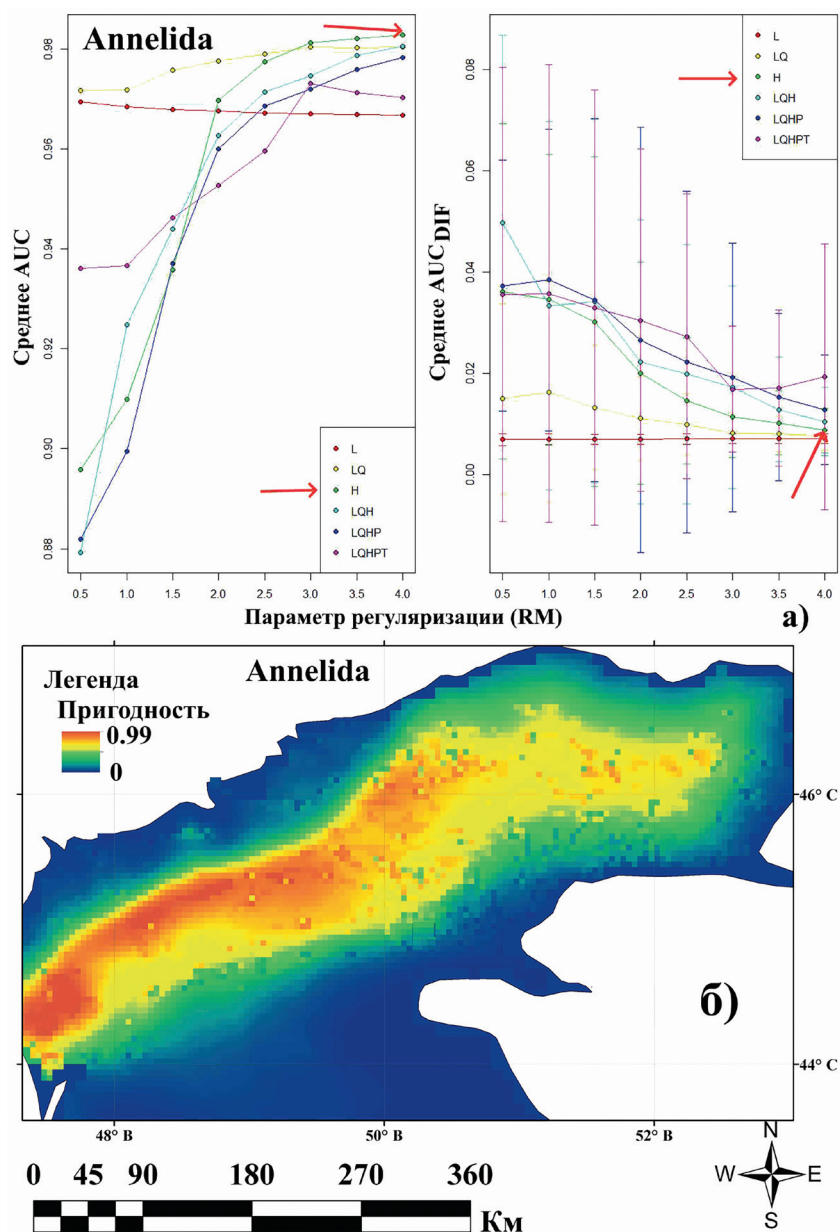


Рис. 9. Оптимальные параметры моделей MaxEnt (сочетания классов признаков и параметры регуляризации) указаны красной стрелкой (а) и карта пригодности местообитаний кольчатых червей в районах мониторинга северной части Каспийского моря, построенная на основе MaxEnt (б) (SDM-An).

ным расположен в следующих диапазонах: SalinityMean = от 4‰ до 12‰, DistToShore = от 60 до 100 км (рис. 10а, б). Если сравни-

вать с центроидом кольчатых червей, то можно заметить, что по солёности диапазон шире, а по расстоянию до берега – уже,

Таблица 5. Вклад предикторных переменных в модели SDM ракообразных

Переменные	Процент вклада (PC)	Перестановочная важность (PI)
SalinityMean	63	7
DistToShore	25	16.5
ChlorophyllRange	3.4	5.6
Bathymetry	3.1	40.4
TempRange	2.6	15.2
Velocitymean	1.6	13.9
Velocityrange	1.3	1.5

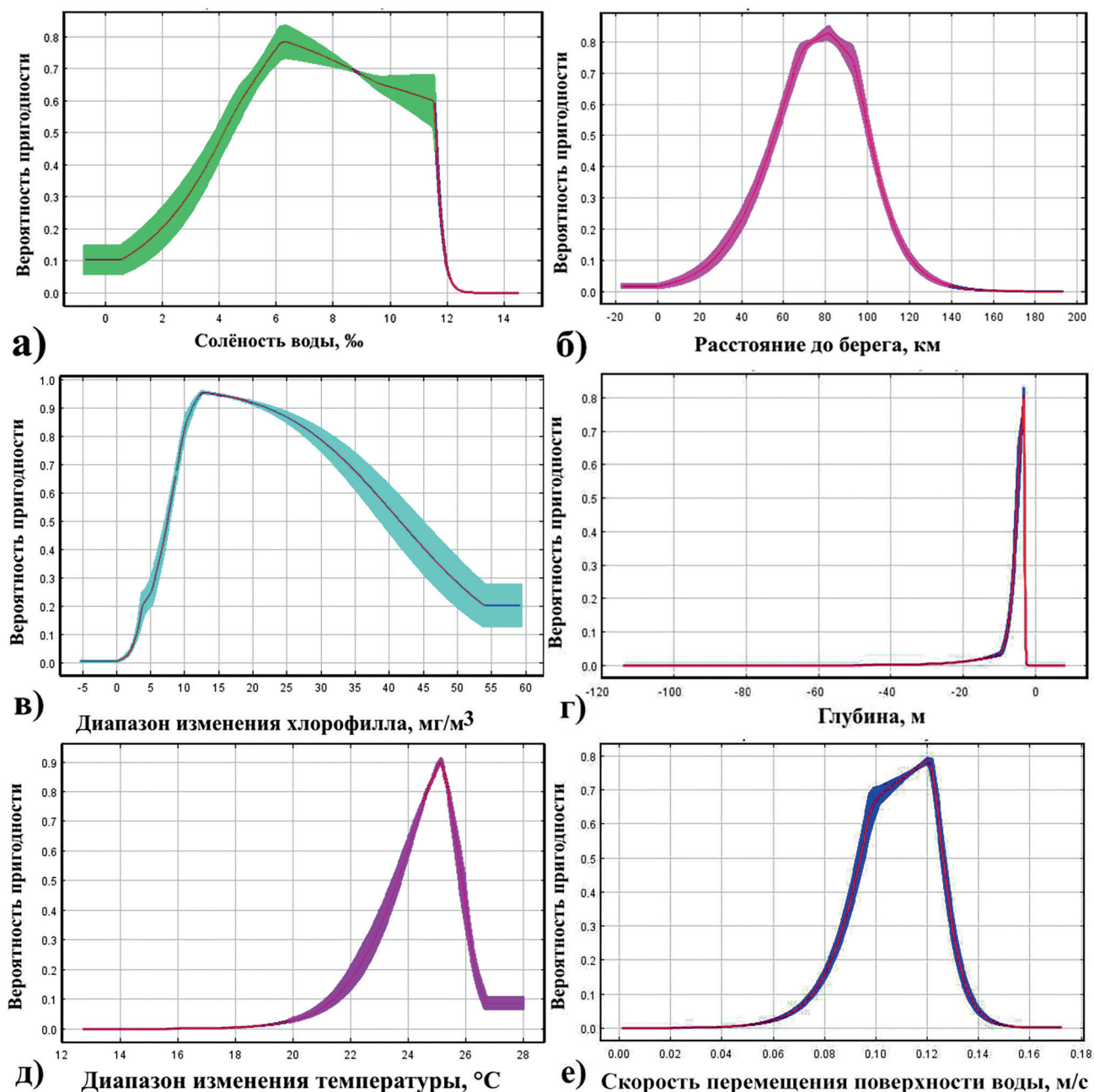


Рис. 10. Кривые отклика присутствия ракообразных в зависимости от изменения значений предикторных переменных.

и сдвинут в сторону увеличения. Важность (более 5%) остальных четырёх переменных (ChlorophyllRange, Bathymetry, TempRange, VelocityMean) выполняется только в терминах перестановочной важности (табл. 5). Кривые отклика показывают, что центроид реализованной ниши в терминах переменных среды – диапазона изменения хлорофилла (ChlorophyllRange) (рис. 10в), глубины морского дна (Bathymetry) (рис. 10г), диапазона изменения температуры (TempRange) (рис. 10д) и скорости перемещения поверхности воды (VelocityMean)

(рис. 10е) характеризуется следующими величинами ChlorophyllRange = 7.5–42 мг/м³, Bathymetry = 1.2–10 м, TempRange = 24–26 °С и VelocityMean = 0.07–0.13 м/с, соответственно.

Карта пригодности местообитаний ракообразных в районах мониторинга северной части Каспийского моря, построенная на основе MaxEnt с оптимальными параметрами, представлена в рисунке 11. Модели SDM для ракообразных также достаточно хорошо предсказывают высокую пригодность многих местообитаний, в которых присут-

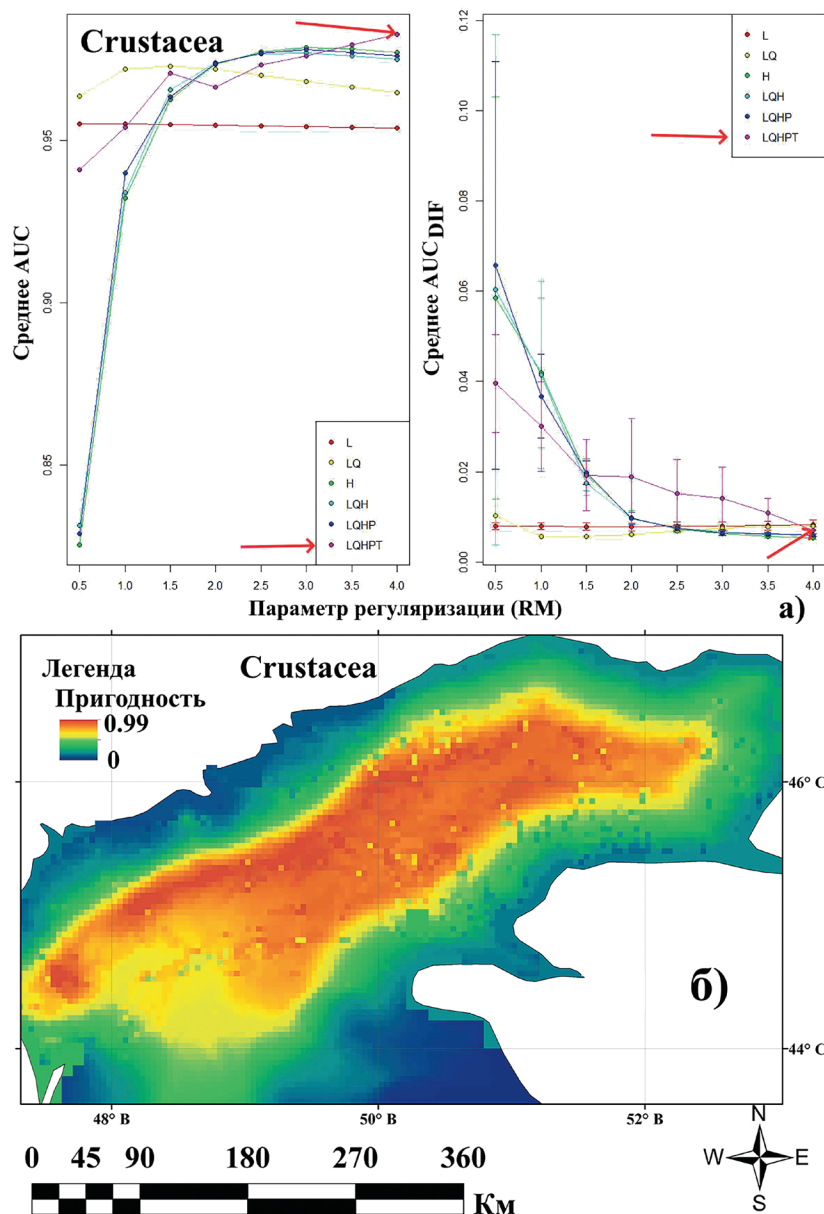


Рис. 11. Оптимальные параметры моделей MaxEnt (сочетания классов признаков и параметры регуляризации) указаны красной стрелкой (а) и карта пригодности местообитаний ракообразных в районах мониторинга северной части Каспийского моря, построенная на основе MaxEnt (б) (SDM-Cu).

ствие ракообразных было зарегистрировано точками находок в период мониторинга в 1992–2011 гг. Пригодность этих моделей подтверждена высокими показателями производительности в терминах индекса Бойса $V_{ind} = 0.936 \pm 0.023$. Карта пригодности SDM ракообразных показывает, что в отличие от кольчатых червей они распределены по всей северной части равномерно (рис. 11б). Поэтому в период проведения мониторинговых работ в 1992–2011 гг. мы не обнаружили различия биомассы ракообразных в разных частях Северного Каспия (рис. 3в).

Пространственное распределение (SDM) моллюсков

Для построения модели SDM моллюсков как в случае ракообразных наиболее важными (более 5%) по РС и PI являются две переменные SalinityMean и DistToShore (табл. 6). Кривые отклика по этим переменным показывают, что центроид реализованной ниши по этим переменным расположен в таких же диапазонах, как и для ракообразных SalinityMean = от 4‰ до 12‰, DistToShore = от 60 до 100 км (рис. 12а, б). Однако есть различия по вкладу этих переменных в SDM. Если для ракообразных вклад

солёности в SDM составлял 63% (табл. 6), то для моллюсков вклад в SDM составляет 77% (табл. 6). Обратное положение выполняется для переменной расстояния до берега, то есть, если вклад переменной DistToShore в SDM ракообразных составлял 25%, то в случае SDM моллюсков вклад этой переменной в модель составляет 16.3%. Важность (более 5%) остальных четырёх переменных (ChlorophyllRange, Bathymetry, TempRange, VelocityMean), как в случае ракообразных, выполняется только в терминах перестановочной важности (табл.

Таблица 6. Вклад предикторных переменных в модели SDM моллюсков

Переменные	Процент вклада (PC)	Перестановочная важность (PI)
SalinityMean	76.9	12.6
DistToShore	16.3	13.9
ChlorophyllRange	4.3	6.7
Bathymetry	0.1	10.9
TempRange	0.8	42.8
VelocityMean	1.4	11.9
VelocityRange	0.2	1.2

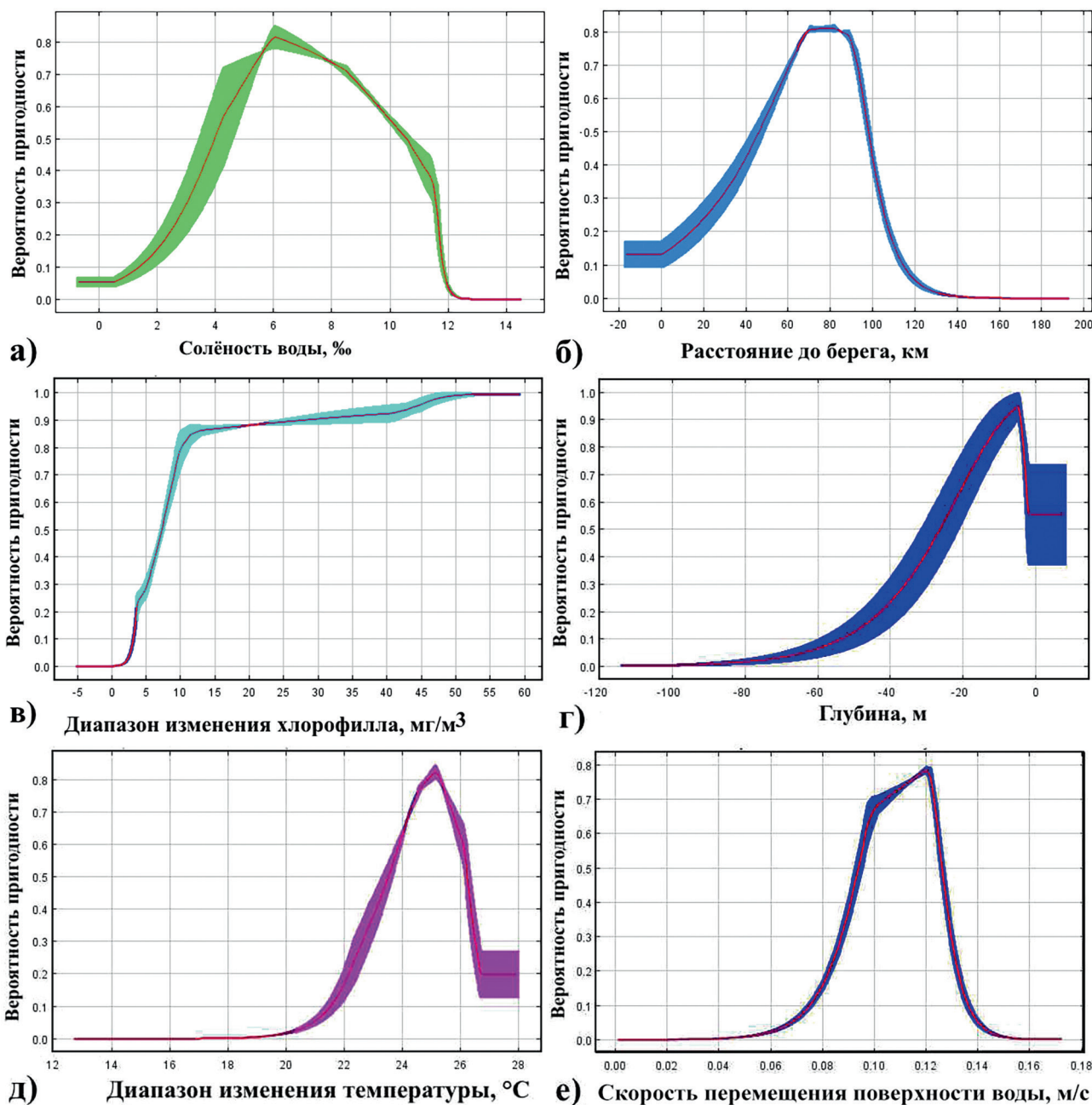


Рис. 12. Кривые отклика присутствия моллюсков в зависимости от изменения значений предикторных переменных.

б). Кривые отклика показывают, что центр-ид реализованной ниши в терминах переменных среды – диапазона изменения хлорофилла (ChlorophyllRange) (рис. 12в), глубины морского дна (Bathymetry) (рис. 12г), диапазона изменения температуры (TempRange) (рис. 12д) и скорости перемещения поверхности воды (VelocityMean) (рис. 12е) характеризуется следующими величинами ChlorophyllRange = 7.5–60 мг/м³, Bathymetry = 1.2–30 м, TempRange = 23–26.5 С° и VelocityMean = 0.07–0.13 м/с, соответственно. Однако наблюдается определённое различие кривых откликов ChlorophyllRange и Bathymetry. Оно заключается в том, что кривая ChlorophyllRange для ракообразных имеет уни-

модальную форму (рис. 10в), а для моллюсков кривая отклика ChlorophyllRange имеет S-образную форму (рис. 12в). Кроме этого, также можно заметить, что, хотя кривые отклика Bathymetry для обоих случаев имеют унимодальную форму, но кривая отклика Bathymetry для ракообразных значительно уже (рис. 10г и 12г). Кривые отклика для других переменных TempRange (рис. 10д, 12д) и VelocityMean (рис. 10е, 12е) слабо различаются для ракообразных и моллюсков.

Карта пригодности местообитаний моллюсков в северной части Каспийского моря, построенная на основе MaxEnt с оптимальными параметрами, представлена на ри-

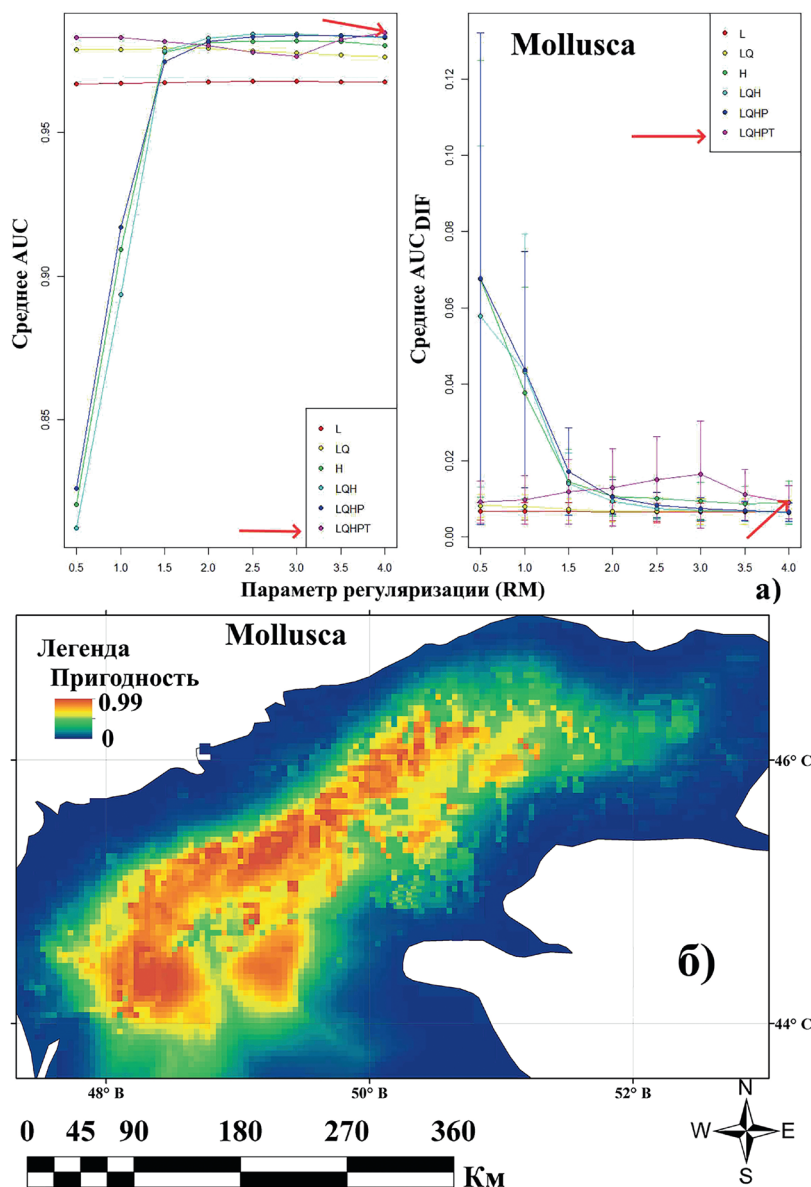


Рис. 13. Оптимальные параметры моделей MaxEnt (сочетания классов признаков и параметры регуляризации) указаны красной стрелкой (а) и карта пригодности местообитаний моллюсков в северной части Каспийского моря, построенная на основе MaxEnt (б) (SDM-Mol).

сунке 13. Модель SDM моллюсков также достаточно хорошо предсказывает высокую пригодность многих местообитаний, в которых присутствие моллюсков было зарегистрировано в период мониторинга в 1992–2011 гг. Пригодность этих моделей подтверждена высокими показателями производительности в терминах индекса Бойса $V_{ind} = 0.924 \pm 0.028$. Из этой карты видно, что высокопригодные местообитания мозаично распределены в разных районах северной части Каспийского моря (западном, восточ-

ном районах, приглубой зоне), в которых проводились мониторинговые работы. Отсутствие различия биомассы моллюсков в разных районах согласуется с данными мониторинга (рис. 3г).

Пространственное распределение русского осетра с учётом абиотических и биотических факторов

Модели SDM русского осетра с учётом только абиотических факторов

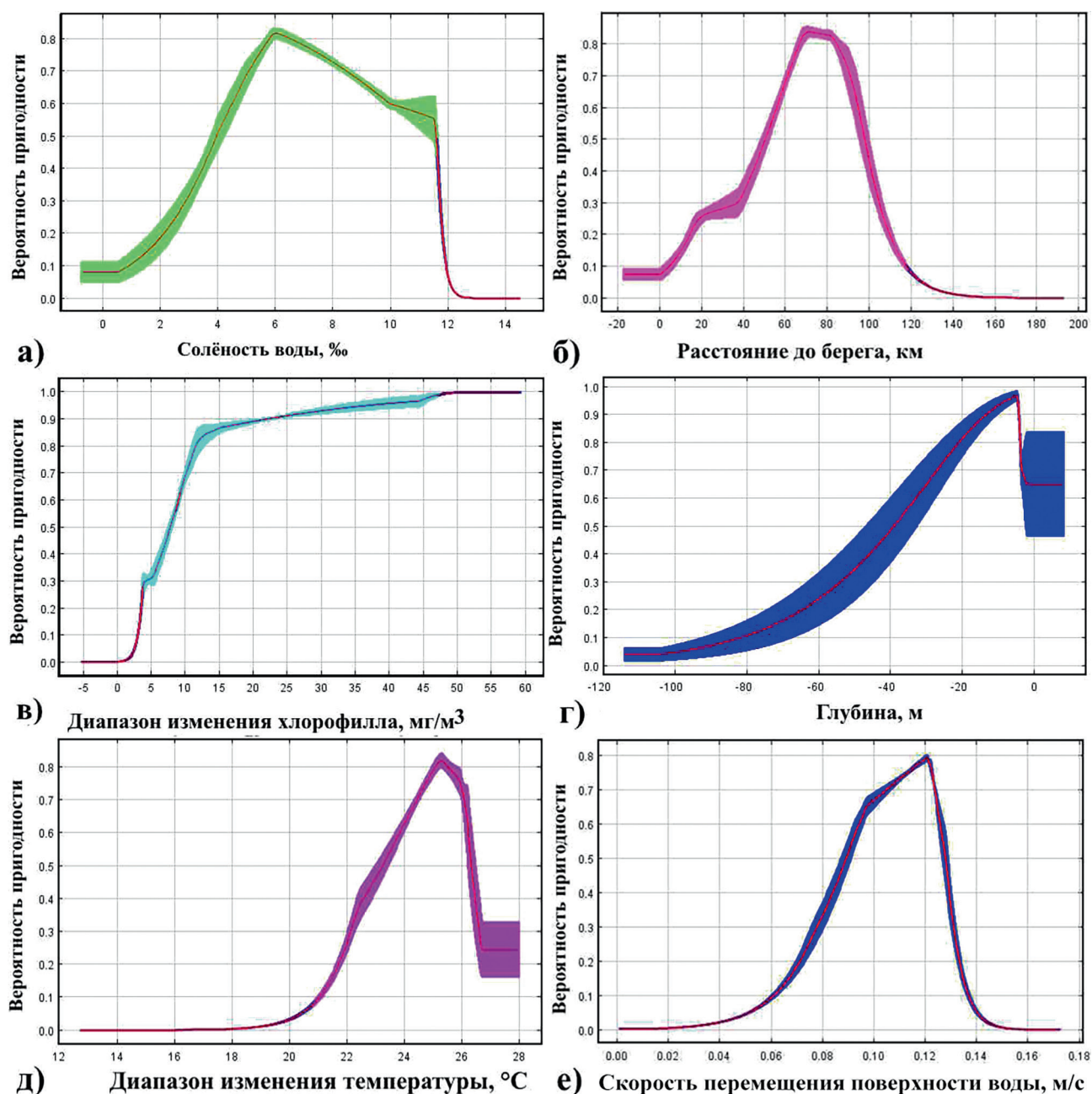


Рис. 14. Кривые отклика присутствия русского осетра в зависимости от изменения значений предикторных переменных.

Таблица 7. Вклад предикторных переменных в модели SDM-0 русского осетра с учётом абиотических факторов среды

Переменные	Процент вклада (PC)	Перестановочная важность (PI)
SalinityMean	68.4	15.2
DistToShore	18.7	11.9
ChlorophyllRange	6.4	8.2
Bathymetry	3.3	9.2
TempRange	1.8	38.8
VelocityMean	0.8	13.6
VelocityRange	0.6	3.1

Перечень важных переменных, определяющих пространственное распределение русского осетра, включает три переменных SalinityMean, DistToShore, ChlorophyllRange

(табл. 7). Эти переменные являются важными как по проценту вклада (PC), так и перестановочной важности (PI). Кривые отклика по этим переменным показывают, что центроид реализованной ниши по этим переменным расположен примерно в таких же диапазонах, как и для моллюсков SalinityMean = от 4‰ до 12‰, DistToShore = от 50 до 100 км, ChlorophyllRange = 4.5–60 мг/м³ (рис. 14а, б, в). Кривая отклика ChlorophyllRange для ракообразных имеет унимодальную форму (рис. 10в), а для кольчатых червей (рис. 8в), моллюсков (рис. 12в) и русского осетра (рис. 14в) – S-образную форму. Вклад средней годовой солёности в SDM для русского осетра и ракообразных составляет 68% и 63%, соответственно, а для моллюсков и кольчатых чер-

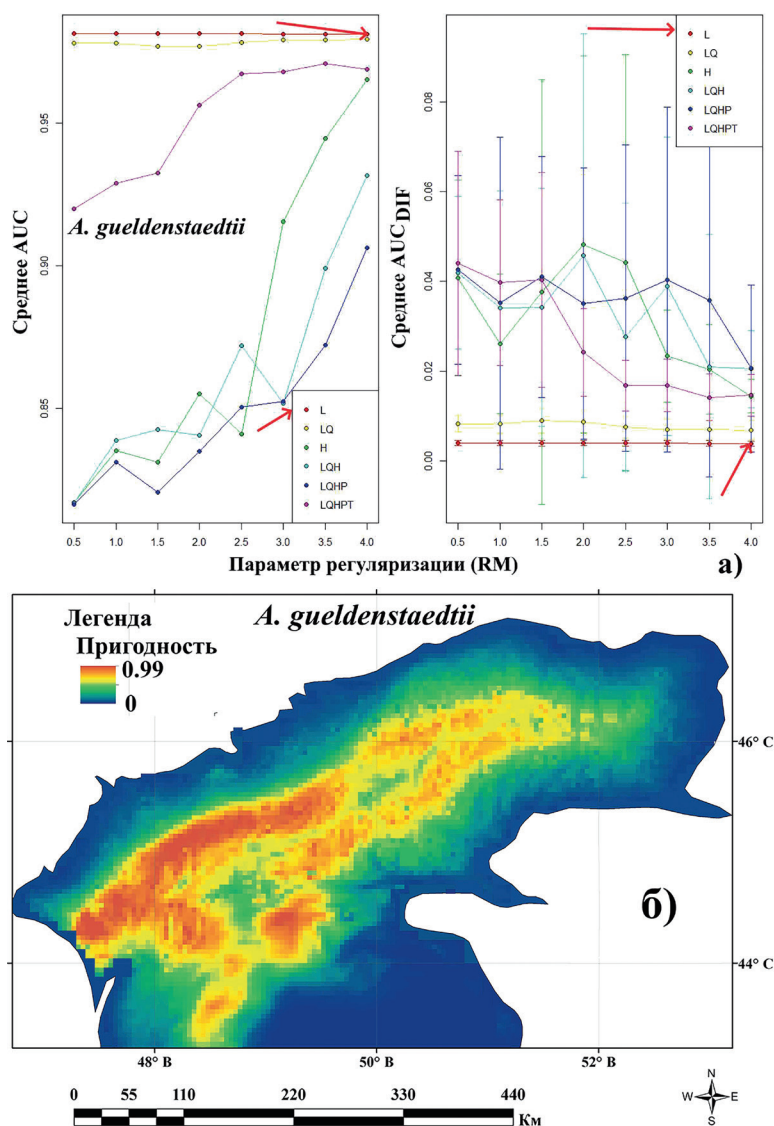


Рис. 15. Оптимальные параметры моделей MaxEnt (сочетания классов признаков и параметры регуляризации) указаны красной стрелкой (а) и карта пригодности местообитаний русского осетра в северной части Каспийского моря, построенная на основе MaxEnt (б) (SDM-0).

вей значительно больше 77% и 81%. Вклад переменной DistToShore расстояния до берега в SDM больше всех наблюдается у русско-го осетра (19%) и ракообразных (25%), а для кольчатых червей (9%) и моллюсков (16%) не значительно меньше. Важность (более 5%) остальных трёх переменных (Bathymetry, TempRange, VelocityMean) выполняется только в терминах перестановочной важности (таблица 7). Вклад переменной TempRange в SDM принимает наибольшие значения для ракообразных (2.6%) и русского осетра (1.8%). Для моллюсков и кольчатых червей этот вклад составляет 0.8% и 1.6%.

Карта пригодности местообитаний русского осетра в северной части Каспийского моря, построенная на основе MaxEnt с оптимальными параметрами, представлена на рисунке 15. Пригодность этих моделей подтверждена высокими показателями производительности в терминах индекса Бойса $V_{ind} = 0.93 \pm 0.01$. Построенная карта с помощью моделей MaxEnt хорошо согласуется с полевыми данными. Из этой карты видно, что высокопригодные местообитания мозаично распределены в разных районах северной части Каспийского моря (западном, восточном и приглубой зоне), в которых проводились мониторинговые работы. Мозаичный характер распределения высо-

копригодных местообитаний в значительной степени наблюдается на восточном мелководном районе и приглубой зоне северной части Каспийского моря. Наличие мозаичных участков в указанных районах распределения вида является основной причиной различия наблюдаемой средней плотности скоплений вида в период мониторинга в 1992–2011 гг. (рис. 3а). Не вызывает сомнения, что ядро высокопригодных местообитаний расположено в северо-западном районе северной части Каспийского моря.

Модели SDM русского осетра с учётом абиотических и биотических факторов

Вклады наиболее важных абиотических и биотических переменных в разные модели SDM-0 и SDM-1, SDM-2, SDM-3 представлены в таблицах 7 и 8, соответственно. Из таблицы 8 видно, что по производительности эти модели в терминах индекса Бойса не различаются. Однако эти модели различаются по вкладу кормовых ресурсов. Если в модели SDM-1 при учёте одного типа кормового ресурса вклад кольчатых червей (Annelida) составляет 84.8%, то суммарный вклад остальных абиотических переменных в SDM-1 составляет 15.2%. Наибольший вклад среди абиотических переменных наблюдает-

Таблица 8. Вклад предикторных переменных в модели SDM русского осетра, построенные с помощью MaxEnt с учётом абиотических и биотических факторов

Переменные /Индекс	<i>A. gueldenstaedtii</i> × An (SDM-1)		<i>A. gueldenstaedtii</i> × An&Mol (SDM-2)		<i>A. gueldenstaedtii</i> × An&Mol&Cr (SDM-3)	
	PC	PI	PC	PI	PC	PI
SalinityMean	0.8	3.5	0.3	1.2	1.6	0.8
DistToShore	8	2.2	0.6	2.1	0.8	5.8
ChlorophyllRange	0.6	0.3	3	1.7	0.6	0.7
Bathymetry	4.5	6	0.7	0.1	0.4	0.1
TempRange	1.1	5.7	1.1	3.5	1.1	2.9
Velocitymean	0.2	0.7	0.6	0.8	0.4	0.7
Velocityrange	0	0.5	0	0	0	0.1
Annelida	84.8	81.1	42.6	14.7	6.7	4.1
Mollusca	-	-	51.2	75.8	18.4	53.2
Crustacea	-	-	-	-	70.1	31.6
Индекс Бойса	0.936±0.014		0.936±0.014		0.937±0.013	
Индекс SchoenerDg по сходству с SDM-0	0.94±0.06		0.81±0.02		0.78±0.01	

Примечание. An – Annelida, Mol – Mollusca, Cr – Crustacea, PC – Процент вклада, PI – перестановочная важность.

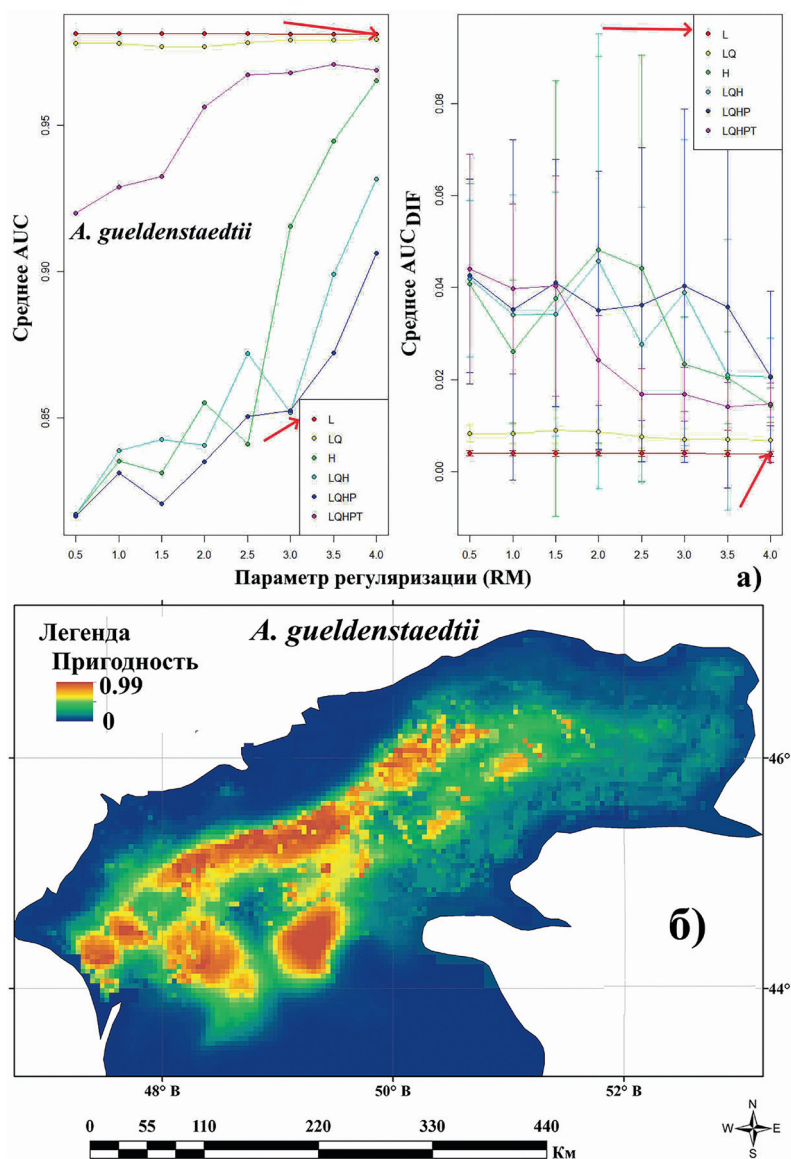


Рис. 16. Оптимальные параметры моделей MaxEnt (сочетания классов признаков и параметры регуляризации) указаны красной стрелкой (а) и итоговая карта пригодности местообитаний русского осетра в северной части Каспийского моря с учётом абиотических и биотических факторов, построенная на основе MaxEnt (б) (SDM-3).

ся для двух переменных расстояние от берега (DistToShore) (8%) и глубина (Bathymetry) (4.5%). Важно отметить, что сходство между моделями SDM-0 и SDM-1 в терминах индекса Шонера составляет $Dg=0.94$. Это можно интерпретировать как уменьшение пригодных местообитаний на 6%, выявленных с учётом только абиотических факторов среды.

В модели SDM-2 при учёте двух типов кормовых ресурсов суммарный вклад Annelida и Mollusca составляет 93.8%, суммарный вклад остальных абиотических переменных в SDM составляет 6.2%. Среди абиотических факторов наблюдается одна переменная – концентрация хлорофилла (ChlorophyllRange) с

вкладом 3% в SDM-2. Все оставшиеся переменные вносят вклад менее 1% в отдельности. Можно заметить, что вклад моллюсков (51.2%) в SDM-2 выше вклада кольчатых червей (46.5%). Сходство между моделями SDM-0 и SDM-2 в терминах индекса Шонера составляет $Dg=0.81$, то есть происходит уменьшение пригодных местообитаний на 19%, выявленных с учётом только абиотических факторов среды.

В модели SDM-3 при учёте трёх типов альтернативных кормовых ресурсов суммарный вклад Annelida, Mollusca и Crustacea составляет 95.2%, суммарный вклад абиотических переменных в SDM составляет 4.8%.

Среди абиотических факторов наблюдаются две переменные SalinityMean и TempRange с вкладами 1.6% и 1.1%, соответственно, в SDM-3. Эти оценки позволяют ранжировать кормовые ресурсы Crustacea (70.1%), Mollusca (18.4%) и Annelida (6.7%), определяющие пространственное распределение русского осетра в северной части Каспийского моря. Сходство между моделями SDM-0 и SDM-3 в терминах индекса Шонера составляет $Dg=0.78$, то есть происходит уменьшение пригодных местообитаний на 22%, выявленных с учётом только абиотических факторов среды. Итоговая карта пригодности местообитаний русского осетра в северной части Каспийского моря, построенная на основе MaxEnt с оптимальными параметрами, представлена на рисунке 16. Пригодность этих моделей подтверждена высокими показателями производительности в терминах индекса Бойса $B_{ind}=0.937\pm 0.013$.

Обсуждение

Оценка экологической ниши русского осетра с помощью моделирования является мощным инструментом для изучения пространственного распределения и выделения специфических требований вида к параметрам окружающей среды и кормовым ресурсам. Более того, если метод ординации (ENM) позволяет провести сравнительный анализ ниш во времени в пространстве экологических предикторных переменных (то есть в E-пространстве), то SDM предсказывают потенциальные местообитания в географическом пространстве (в G-пространстве), что даёт возможность измерить меру перекрытия необходимых экологических условий существования русского осетра с кормовыми ресурсами. Мы предполагаем, что измерение мер перекрытия ниш русского осетра с альтернативными кормовыми ресурсами в географическом пространстве позволяет достоверно ранжировать доступные кормовые ресурсы и определить их роль в питании вида. На основании наших результатов можно предложить набор экологических факторов, определяющих распределение русского осетра и кормовых ресурсов в северной части Каспийского моря в летний период.

Экологические ниши русского осетра в рамках двух концепций COUE и ECOUE

Обобщение результатов оценок изменения экологической ниши русского осетра обнаружило, что окончательный вывод о достоверности изменения ниши вида зависит от принятой концепции и методологии анализа. Если в рамках концепции COUE изменения ниши выполняется для всех последующих периодов мониторинга (2002–2011 гг.) за исключением 1994 г. (табл. 1), то модифицированная концепция ECOUE позволила установить, что изменения ниши вида отсутствуют для всех последующих периодов мониторинга (табл. 2). Такое различие выводов объясняется различиями концепций COUE и ECOUE, связанными, в первую очередь, с более точной оценкой ширины и сходства ниш в разные периоды мониторинга. Например, из таблицы 1 видно, что для 2002 г. средние значения метрик E (0.02), S (0.98), U (0.07) и P-значение (0.07) в рамках концепции COUE не позволяют утверждать о выполнении гипотезы консерватизма ниш, несмотря на высокие значения метрик S и U. Однако, принимая во внимание незначительное изменение плотности вида в 2002 г., – об этом можно судить по плотности скоплений вида (рис. 3а) и модифицированным значениям E_m , S_m , U_m , BR, Sim (табл. 2) – в рамках концепции ECOUE гипотеза консерватизма ниш оказалась справедливой. По этому вопросу существует достаточное количество исследований [Guisan et al., 2014; Petitpierre et al., 2017; Liu et al., 2020, Petrosyan et al., 2023c], в которых показано, что результаты построения ENM в нативной и инвазионной частях ареала видов в значительной степени зависят от выполнения ряда важных условий. В этих работах отмечается, что использование пространственно-автокоррелированных точек находок, ограниченный размер набора данных, не учёт коррелированности и мультикоррелиарности предикторных переменных, избыточная параметризация модели и применение некорректных критериев оценки пригодности моделей могут приводить к неадекватной оценке сдвига ниш. В нашем случае все важные условия были выполнены и получены приемлемые модели ENM, что подтверждают хорошая

точность построения моделей PCA в рамках концепции ECOUE, поскольку первая и вторая компоненты объясняли от 81.3% вариации предикторных переменных. К сожалению, в литературе существует большое количество исследований, в которых не обосновано принимается ложное предположение о нарушении консерватизма ниш. Например, Лю с соавторами [Liu et al., 2020] провели комплексную проверку гипотезы консерватизма ниши и убедительно показали справедливость этой гипотезы в рамках концепции ECOUE, на примере литературных данных. В работе отмечается, что отклонение этой гипотезы в литературе, вероятно, было артефактом, так как для одного и того же вида были получены противоположные результаты, оценённые двумя или более исследованиями, или даже в рамках одного исследования, но с использованием разных концепций, методов и разных критериев. В нашем случае из-за отрицательного тренда плотности скоплений русского осетра (рис. 3а) в период мониторинговых работ в 1992–2011 гг. происходила потеря значительного количества местообитаний, которая детектировалась в рамках концепций COUE как изменения экологической ниши. Наблюдаемая высокая чувствительность концепции COUE к данным для оценки метрик экологических ниш, по-видимому, требует дополнительной проверки гипотезы консерватизма с помощью модифицированной концепции ECOUE. Высокая эффективность применения модифицированной концепции ECOUE показана в работах [Liu et al., 2020, Petrosyan et al., 2023c]. Несмотря на то, что более 100 лет в научной литературе ведутся споры о том, сохраняется ли экологическая ниша видов в пространстве и времени, только в последние годы появилась новая концепция (ECOUE) для надёжной оценки метрик. Анализ важнейших механизмов и факторов, определяющих консерватизм экологических ниш, и случаев отклонения от гипотезы консерватизма достаточно детально представлен в работах [Liu et al., 2020, Petrosyan et al., 2023c]. Гипотеза консерватизма ниш имеет большое практическое значение для сохранения биоразнообразия и анализа инвазионных процессов на региональном и глобальном

уровнях. Наши результаты важны не только для оценки основных метрик экологических ниш, но и для прогнозирования реакции видов на изменение окружающей среды в антропоцене.

Анализ построенных моделей (ENM, SDM) и предикторных переменных, определяющих экологическую нишу и пространственное распределение русского осетра

Проведённый анализ предикторных переменных для построения моделей двух типов ENM и SDM показал, что наблюдается достаточно хорошее соответствие между наборами переменных, определяющих экологическую нишу и пространственное распределение вида. Например, при построении модели ENM русского осетра выделяются пять переменных (солёность, температура воды, биомасса ракообразных, моллюсков, кольчатых червей) (рис. 5), определяющих реализованную экологическую нишу вида. Из рисунка 5 видно, что плотность скоплений русского осетра коррелирует в плоскости главных компонент (ось Y) с температурой воды и биомассами ракообразных (Crustacea), моллюсков (Mollusca), кольчатых червей (Annelida), и отрицательно коррелирует с солёностью. Причём из проекции четырёх векторов (температуры, биомассы ракообразных, моллюсков, кольчатых червей) (рис. 5) на ось Y видно, что по величине этих проекций факторы можно ранжировать следующим образом: «ракообразные» > «моллюски» > «кольчатые черви» > «температура». Из этого ряда следует, что все эти величины положительно коррелируют с осью Y (PCA), но у ракообразных эта проекция незначительно больше остальных. Кроме этого, важно заметить, что проекция вектора «солёности» на ось X отрицательно коррелирует с X (PCA). В данном сравнении переменных, использованных для построения двух типов моделей, более корректно сравнивать ENM с SDM-3, поскольку только в последней модели учитываются абиотические и биотические факторы. Из таблицы следует, что все важные переменные, которые вносят вклад в SDM-3 можно ранжировать как в ENM, то есть «ракообразные» (70.1%)

> «моллюски» (18.4%) > «кольчатые черви» (6.7%) > «солёность» (1.6%) > «температура» (1.1%). Наибольший вклад «ракообразных» в SDM-3 также следует из других оценок по индексу Шонера Dg с использованием моделей SDM-An (рис. 9), SDM-Cu (рис. 11), SDM-Mol (рис. 13) и SDM-0 (рис. 15). Сравнительный анализ перекрытия ниш русского осетра на основе моделей SDM-0, SDM-An, SDM-Cu, SDM-Mol показывает, что сходство ниши русского осетра и ракообразных в географическом пространстве незначительно больше Dg (SDM-0, SDM-Cr) = 0.84, чем с моллюсками Dg (SDM-0, SDM-Mol) = 0.82 или кольчатыми червями Dg (SDM-0, SDM-An) = 0.77. Это означает, что потребление ракообразных русским осетром энергетически более выгодно. В целом наш анализ позволяет утверждать, что, несмотря на различное происхождение переменных среды, которые были использованы при построении моделей, мы получили достаточно надёжные и согласованные результаты. Проведённый анализ позволил выделить набор важнейших переменных для анализа динамики изменения экологической ниши и пространственного распределения русского осетра в Северном Каспии.

Роль чужеродных видов в питании русского осетра в северной части Каспийского моря

Известно, что русский осётр по характеру питания является бентофагом и питается моллюсками, ракообразными и nereидами [Малиновская, Зинченко, 2010, Сафаралиев и др., 2013]. Проведённый нами анализ литературных и собственных данных показывает, что северная часть Каспийского моря характеризуется определённой динамикой развития азово-черноморских вселенцев, которые являются основными кормовыми ресурсами осетровых [Малиновская, Зинченко, 2010, Сафаралиев и др., 2013, 2019]. Данные относительно интродукции, натурализации и динамики численности азово-черноморских вселенцев и их использования осетровым рыбами представлены в работе [Малиновская, Зинченко, 2010]. Важно отметить, что наш анализ и построение моделей ENM и SDM были проведены с заимствованием термино-

логической базы, использованной в материалах по траловым уловам осетровых (русского осетра, севрюги) и пробам бентоса в северной части Каспийского моря [Сафаралиев и др., 2013, 2019; Ruban et al., 2022]. Поскольку у русского осетра и севрюги существует видовая избирательность в выборе кормовых организмов, по этой причине собранные данные в период мониторинга в 1992–2011 гг. по зообентосу были разбиты по таксономической принадлежности на три группы по типам: кольчатые черви (Annelida), членистоногие (Arthropoda) и моллюски (Mollusca). Однако среди этих групп выделяются виды или группа организмов: nereис (*Hediste diversicolor*), ракообразные (Crustacea) и моллюск (*Abra ovata*), которые являются главными пищевыми объектами русского осетра. Предварительный анализ данных мониторинга был представлен в работах [Сафаралиев и др., 2013, 2019; Ruban et al., 2022]. В данном обсуждении проводится анализ результатов, полученных в этих работах для русского осетра, и сопоставляется с результатами наших исследований. В работе Сафаралиева с соавторами [2013], в частности, представлены особенности пространственного распределения отдельных групп зообентоса и русского осетра как компонентов трофического взаимоотношения (в нашей работе рис. 3). Дан сравнительный анализ пищевых предпочтений русского осетра в северной части Каспийского моря и выявлена зависимость между видами зообентоса и численностью русского осетра на местах летнего нагула. Одно из важных положений, сформулированных авторами [Сафаралиев и др., 2013], заключается в утверждении, что данные по распределению моллюсков и ракообразных показывают, что у русского осетра, как довольно пластичного вида в выборе питания, рацион должен различаться в зависимости от нагула в восточном или западном районах моря. Данный факт также отмечается в другой работе [Кашенцева и др., 2003]. Утверждается, что на западе осётр в большей степени потребляет моллюсков и nereид, а на востоке моллюсков и ракообразных. В действительности это утверждение достаточно хорошо согласуется с нашими результатами (рис. 3в, 3б, 3г). Это

утверждение также подтверждается созданными нами картами SDM-An (рис. 9б), SDM-Cu (рис. 11б), SDM-Mol (рис. 13б). Карта SDM-An показывает, что высокопригодные местообитания для Annelida в северо-восточном районе моря практически отсутствуют. Из этих рисунков также видно, что как в восточном районе, так и в приглубой зоне северной части Каспийского моря русский осётр в большей степени потребляет моллюсков и ракообразных. Построенные карты пространственного распределения кормовых ресурсов SDM (зообентоса) позволяют утверждать, что западный район северной части Каспийского моря из-за высокой продуктивности является наиболее благоприятным местом нагула в летний период для русского осетра, поскольку здесь имеются высокопригодные местообитания для многих видов из разных таксономических групп Annelida, Mollusca и Crustacea. Во многих источниках отмечается, что значительная продуктивность западной части объясняется благоприятными гидрологическими факторами, которые складываются в этой части моря [Малиновская, Зинченко, 2010; Сафаралиев и др., 2013; Ruban et al., 2022].

Заключение

Настоящее исследование расширяет знания о русском осетре и кормовых ресурсах чужеродных азово-черноморских вселенцев в северной части Каспийского моря, а именно: 1) дополнены имеющиеся данные о встречаемости осетра и кормовых ресурсов новыми полевыми данными для периода 1992–2011 гг.; 2) оценена динамика плотности скоплений русского осетра и биомассы кормовых ресурсов во времени в различных районах северной части Каспийского моря; 3) построены модели экологических ниш ENM русского осетра с использованием метода ординации для оценки широты ниш, их перекрытия и сходства во времени; 4) созданы модели пространственного распределения (SDM) кормовых ресурсов русского осетра с учётом абиотических и биотических факторов. Высокие индексы эффективности SDM моделей (Bind), рассчитанные с оптимальными параметрами MaxEnt по критерию AICc, свидетельствовали о том, что удалось отобрать наиболее

важные экологические предикторные переменные, определяющие пригодность местообитаний для русского осетра и кормовых ресурсов. Построенные модели ENM с помощью PCA в рамках двух концепций COUE и ECOUE позволили проверить гипотезу консерватизма экологических ниш русского осетра во времени. Показано, что если в рамках концепции COUE гипотеза консерватизма ниш выполнялась для одного периода мониторинга, то в рамках расширенной концепции ECOUE эта гипотеза выполняется для всех периодов мониторинга. Построенные модели SDM показали, что трофические взаимоотношения русского осетра и Annelida, Mollusca и Crustacea в северной части Каспийского моря довольно точно отображаются в их пространственном распределении. Высокие значения биомассы моллюсков, ракообразных и кольчатых червей, как основных компонентов питания русского осетра, и всего зообентоса в целом, в западном районе северного Каспия создают благоприятные условия для нагула русского осетра в летний период. Установлено, что в восточном и приглубом районах северной части Каспийского моря основными компонентами питания являются моллюски и ракообразные. В результате исследования предложен эффективный методологический подход, основанный на SDM и ENM, который в дальнейшем может быть использован для изучения экологических ниш и пространственного распределения видов в морской среде. Эти результаты полезны для проведения будущих полевых исследований и могут быть использованы природоохранными организациями и/или лицами, принимающими решения, для сохранения естественных мест обитания русского осетра.

Благодарности

Авторы благодарны ESRI (США) за предоставление бесплатной лицензионной версии Arc GIS Desktop Pro 10.6.1 (EsriSalesOrdernumber 3128913; EsriDeliverynumber 81833751, User custome rnumber 535452).

Финансирование работы

Анализ литературных источников и написание статьи выполнены в рамках госу-

дарственного задания ИПЭЭ РАН «Экология и биоразнообразие водных сообществ» – тема № АААА-А18-118042490059-5 и «Фундаментальные проблемы охраны живой природы и рационального использования биоресурсов» – тема № FFER-2021-0010, АА-АА-А18-118042490055-7. Статистический анализ, интерпретация полученных результатов, подготовка рисунков и основы статьи выполнены в рамках проекта Российского научного фонда (РНФ) № 21-14-00123.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит исследований с участием живых организмов в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л., 1949. Ч. 1–3. 1382 с.
- Власенко А.Д. Оценка влияния естественных и антропогенных факторов на формирование численности осетровых в Каспийском море // Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2001. С. 26–40.
- Власенко А.Д., Зыкова Г.Ф., Красиков Е.В. Состояние запасов осетровых в Каспийском бассейне и пути их восстановления // Современные проблемы Каспия: Междунар. конф., посвящённая 105-летию КаспНИРХ. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2002а. С. 58–64.
- Власенко А.Д., Распопов В.М., Лагунова В.С., Красиков Е.В., Журавлёва О.Л., Лепилина И.Н., Романов А.А., Иванова Л.А., Трусова Л.П., Фёдоров В.А. Оценка состояния запасов каспийского осетра и прогноз его вылова на 2003 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2002б. С. 156–168.
- Кашенцева Л.Н., Полянинова А.А., Молодцова А.И. Характеристика питания осетровых рыб в Северном Каспии в 2002 г. // Сборник докладов к Междунар. конф. «Рыбохозяйственная наука на Каспии: задачи и перспективы» (18 июля 2003 г.). Астрахань, 2003. С. 87–89.
- Книпович Н.М. Гидрологические исследования в Каспийском море в 1914–1915 гг. // Тр. Каспийской экспедиции 1914–1915 гг. СПб., 1921. Т. 1. С. 943.
- Коробочкина З.С. Основные этапы развития промысла осетровых в Каспийском море // Тр. ВНИРО, 1964. Т. 52. С. 59–86.
- Легеза М.И., Майлян Р.А. Состояние запасов каспийских осетровых, их воспроизводство и использование в современных условиях // Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань, 1973. С. 101–103.
- Малиновская Л.В., Зинченко Т.Д. Многолетняя динамика биомассы вселенцев *Hediste diversicolor* Müller и *Abra ovata* (Philippi) в Северном Каспии // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 32–44.
- Молодцова А.Л., Полянинова А.А. Состояние нагула осетровых в Каспийском море в 2003 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2004. С. 215–225.
- Петросян В.Г., Осипов Ф.А., Дергунова Н.Н., Фенёва И.Ю. Модели пространственного распространения особо опасных инвазионных видов ракообразных в акваториях южных, северных и восточных морей северной Евразии // В кн.: Актуальные проблемы изучения ракообразных. Сборник тезисов научно-практич. конф. Борок, 23–25 мая 2022 г. Севастополь, 2022. С. 53.
- Сафаралиев И.А., Коноплёва И.В., Смирнова Л.В. Летнее распределение русского осетра и севрюги в зависимости от кормовых организмов на пастбищах Каспийского моря // Рыбное хозяйство. № 5. 2013. С. 85–89.
- Сафаралиев И.А., Рубан Г.И., Булгакова Т.И. Каспийская севрюга: распределение, оценка запаса и сценарии восстановления волжской популяции. М.: ВНИРО, 2019. 154 с.
- Сокольский А.Ф., Елизаренко М.М., Кравченко Е.В., Козырева Е.В. Питание морских (килек и атерины) и полупроходных (воблы, леща) рыб в Каспийском море в 2004 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2004 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2005. С. 194–212.
- Ходоревская Р.П., Рубан Г.И., Павлов Д.С. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна // М.: Издательство КМК, 2007. 242 с.
- Aiello-Lammens M.E., Boria R.A., Radosavljevic A., Vilela B., Anderson R.P., Silva D.P. spThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. // *Ecography*. 2015. 38. P. 541–545.
- Assis J., Tyberghein L., Bosch S., Verbruggen H., Serrão E.A., De Clerck O. Bio-ORACLE v2.0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling // *Global Ecology and Biogeography*. 2018. 27 (3). P. 277–284. <https://doi.org/10.1111/geb.12693>.
- Barbosa A.M. fuzzySim: Applying fuzzy logic to binary similarity indices in ecology // *Methods Ecol. Evol.* 2015. 6. P. 853–858. <http://dx.doi.org/10.1111/2041-210X.12372>.
- Baselga A. Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: Balanced variation in abundance and abundance gradients // *Methods Ecol. Evol.* 2017. Vol. 8. P. 799–808. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12693>.
- Bosch S., Tyberghein L., Clerck O.D. Sdmpredictors. 2018 // (<https://cran.r-project.org/web/packages/sdmpredictors/sdmpredictors.pdf>). Accessed on 9.07.2020.

- Boyce M.S., Vernier P.R., Nielsen S.E., Schmiegelow F.K. Evaluating resource selection functions // *Ecological Modelling*. 2002. 157. P. 281–300. [https://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00200-4](https://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00200-4)
- Broennimann O., Fitzpatrick M.C., Pearman P.B., Petitpierre B., Pellissier L., Yoccoz N.G., Thuiller W., Fortin M.J., Randin C., Zimmermann N.E., Graham C.H., Guisan A. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data // *Global Ecology and Biogeography*. 2012. Vol. 21. P. 481–497. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>
- Broennimann O., Treier U.A., Muller-Scharer H., Thuiller W., Peterson A.T., Guisan A. Evidence of climatic niche shift during biological invasion // *Ecol. Lett.*, 2007. Vol. 10. P. 701–709. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01060.x>
- Cola V.D., Broennimann O., Petitpierre B., Breiner F., D'Amen M., Randin C., Engler R., Pottier J., Pio D., Dubuis A., Pellissier L., Mateo R., Hordijk W., Salamin N., Guisan A. Ecospat: An R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions // *Ecography*. 2017. Vol. 40. P. 774–787. <https://doi.org/10.1111/ECOG.02671>
- Dormann C. Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré G., Diekötter T., García Márquez J., Gruber B., Lafourcade B., Leitão P. et. al. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance // *Ecography*. 2013. Vol. 36. P. 27–46.
- ESRI (Environmental Systems Research Institute) (2017): ArcGIS Desktop 10.4.1 – ESRI, Redlands, California.
- Guisan A., Petitpierre B., Broennimann O., Daehler C., Kueffer C. Unifying niche shift studies: Insights from biological invasions // *Trends Ecol. Evol.* 2014. Vol. 29. P. 260–269. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.009>
- Hijmans R.J., Etten J.V., Sumner M., Cheng J., Baston D., Bevan A., Bivand R., Busetto L., Canty M., Fasoli B., Forrest D., Ghosh A., Golicher D., Gray J., Greenberg J.A., Hiemstra P., Hingee K., Ilich A. Raster: Geographic Data Analysis and Modeling. 2020 // (<https://rspatial.org/raster>). Accessed on 9.07.2020.
- Hijmans R.J., Phillips S., Leathwick J., Elith J. Dismo Package for R. Available online. 2017 // (<https://cran.r-project.org/package=dismo>). Accessed on 9.07.2020.
- Hirzel A.H., Lay G.L., Helfer V., Randin C., Guisan A. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences // *Ecological Modelling*. 2006. 199. P. 142–152. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLMOD-EL.2006.05.017>.
- Lattuada M., Wilke T., Raes N. Caspian Sea environmental variables: an extension of the Bio-ORACLE ocean data set // *Ecology*. 2020. 101 (9). e03076. <https://doi.org/10.1002/ecy.3076>.
- Liu C., Wolter C., Xian W., Jeschke J.M. Most invasive species largely conserve their climatic niche // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2020. Vol. 117 (38). P. 23643–23651. <https://doi.org/10.1073/pnas.2004289117>.
- Muscarella R., Galante P.J., Soley-Guardia M., Boria R.A., Kass J.M., Uriarte M., Anderson R.P. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models // *Methods Ecol. Evol.* 2014. 5. P. 1198–1205. <http://dx.doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
- Naimi B., Hamm N.A.S., Groen T.A., Skidmore A.K., Toxopeus A.G. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling // *Ecography*. 2014. 37(2). P. 191–203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Natural Earth Vector (<https://github.com/nvkelso/natural-earth-vector/tree/master>). Accessed on 12.12.2023.
- Neftalí S., Barbosa M.A. Common mistakes in ecological niche models // *International Journal of Geographical Information Science*. 2020. 35. P. 1–14. <https://doi.org/10.1080/13658816.2020.1798968>
- Pearman P.B., Guisan A., Broennimann O., Randin C.F. Niche dynamics in space and time // *Trends Ecol. Evol.* 2008. Vol. 23. P. 149–158. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.005>
- Petitpierre B., Broennimann O., Kueffer C., Daehler C., and Guisan A. Selecting predictors to maximize the transferability of species distribution models: lessons from cross continental plant invasions // *Global Ecol. Biogeogr.* 2017. Vol. 26. P. 275–287.
- Petitpierre B., Kueffer C., Broennimann O., Randin C., Daehler C., Guisan A. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders // *Science*. 2012. Vol. 335. P. 1344–1348. <https://doi.org/10.1126/science.1215933>
- Petrosyan V., Dinets V., Osipov F., Dergunova N., Khlyap L. Range Dynamics of Striped Field Mouse (*Apodemus agrarius*) in Northern Eurasia under Global Climate Change Based on Ensemble Species Distribution Models // *Biology*. 2023a. 12. 1034. <https://doi.org/10.3390/biology12071034>.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Omelchenko A., Varshavskiy A., Danielyan F., Arakelyan M. Species Distribution Models and Niche Partitioning among Unisexual *Darevskia dahli* and Its Parental Bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) Rock Lizards in the Caucasus // *Mathematics*. 2020. 8. 1329. <https://doi.org/10.3390/math8081329>.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Nazarenko E., Omelchenko A., Danielyan F., Arakelyan M. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modeling // *Salamandra*. 2019. 55 (3). P. 173–190.
- Petrosyan V., Osipov F., Feniova I., Dergunova N., Warshavsky A., Khlyap L., Dzialowski A. The TOP-100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: invasion trends and species distribution modeling // *NeoBiota*. 2023b. 82: 23–56. <https://doi.org/10.3897/neobiota.82.96282>, IF no JCR Science Edition 4.225, Q1
- Petrosyan V.G., Osipov F.A., Feneva I.Y., Dergunova N.N., Khlyap N. N. Ecological Niches Modelling of the TOP-100 Most Dangerous Invasive Species in Russia: Testing the Hypothesis of Ecological Niche Conservatism // *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 2023c. 50 (Suppl 1). P. 63–84. <https://doi.org/10.1134/S106235902360126X>
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions //

- Ecological Modelling. 2006. 190. P. 231–259. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLMODEL.2005.03.026>
- Phillips S.J., Dudík M. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. 31. P. 161–175. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
- Pili A.N., Tingley R., Sy E.Y., Diesmos M.L.L., Diesmos A.C. Niche shifts and environmental non-equilibrium undermine the usefulness of ecological niche models for invasion risk assessments // *Sci. Rep.* 2020. Vol. 14. No. 10 (1). P. 7972. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64568-2>
- Radosavljevic A., Anderson R.P. Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation // *J. Biogeogr.* 2014. 41. P. 629–643. <http://dx.doi.org/10.1111/jbi.12227>
- RStudio. RStudio is an Integrated Development Environment (IDE) for R Language, 2020 // (<https://www.rstudio.com>). Accessed on 9.07.2020.
- Ruban G.I., Safaraliev I.A., Osipov F.A., Dergunova N.N., Petrosyan V.G. Dynamics of the Stellate Sturgeon (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) Ecological Niche in the Northern Part of the Caspian Sea Modeled on the Basis of Long-Term (1992–2006) Summer Monitoring Data // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2022. Vol. 13. P. 338–349. <https://doi.org/10.1134/S2075111722030146>.
- Sbrocco E.J., Barber P.H. MARSPEC: Ocean climate layers for marine spatial ecology // *Ecology*. 2013. 94 (4). P. 979–979. <https://doi.org/10.1890/12-1358.1>
- Thuiller W., Georges D., Gueguen D., Engler R., Breiner F. Ensemble Platform for Species Distribution Modeling. 2021 // (<https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/biomod2.pdf>). Accessed on 6.09.2021.
- Warren D., Glor R., Turelli M. ENMtools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models // *Ecography*. 2010. 33. P. 607–611. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x>
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution // *Evolution*. 2008. Vol. 62. P. 2868–2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>

ECOLOGICAL NICHE AND SPATIAL DISTRIBUTION MODELS OF THE RUSSIAN STURGEON *ACIPENSER GUELLENSTAEDTII* BRANDT ET RATZEBURG (1833) IN THE NORTHERN PART OF THE CASPIAN SEA BASED ON LONG-TERM MONITORING DATA (1992–2011) IN THE SUMMER PERIOD

©2024 Ruban G.I.^{a, *}, Konopleva I.V.^b, Osipov F.A.^a, Dergunova N.N.^a, Zhang X.^c, Petrosyan V.G.^a

^aA.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071, Russia

^bVolga-Caspian branch of the “Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography”, Astrahan, 414056, Russia

^cDepartment of Ecology and Institute of Hydrobiology, Jinan University, Guangzhou, 510632, China
e-mail: *georgii-ruban@mail.ru

The ecological niches (ENM) and spatial distribution (SDM) models of the Russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg (1833), as well as zoobenthos – the main components of this species feeding (Annelida, Mollusca and Crustacea) in the northern part of the Caspian Sea based on long-term monitoring data (1992–2011) and raster layers of the marine environment are presented. The constructed ENM using PCA within the framework of two concepts COUE and ECOUE allowed us to test the hypothesis of Russian sturgeon ecological niches conservatism over time. It was shown that while under the COUE concept the hypothesis of niche conservatism was fulfilled for one time period of monitoring, under the expanded ECOUE concept this hypothesis is fulfilled for all monitoring periods. The SDM built by MaxEnt showed that trophic relationships between Russian sturgeon and Azov-Black Sea invaders from different taxonomic groups (Annelida, Mollusca and Crustacea) in the Northern part of the Caspian Sea are quite closely reflected in their spatial distribution. High biomass values of molluscs, crustaceans and ringworms (Annelida) as the main component in the feeding of Russian sturgeon in the western part of the Northern Caspian Sea create preferred conditions for feeding of Russian sturgeon in summer. It has been established that in the eastern and shallow parts of the Northern Caspian the main components of the feeding are molluscs and crustaceans.

Key words: Russian sturgeon, *Hediste diversicolor*, *Abra ovata*, Annelida, Mollusca, Crustacea, ENM, ecological niche, SDM, spatial distribution, long-term changes.