

Оригинальная статья

УДК 574.38

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-1-94-108>

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ НА ПРИМЕРЕ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ СРЕДНЕГО И НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

В. К. Шитиков [✉], Т. Д. Зинченко, Л. В. Головатюк

*Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10*

Поступила в редакцию 30.10.2021 г., после доработки 25.11.2021 г., принята 17.12.2021 г.

Аннотация. Обсуждается использование концепции экологических ниш Гринелла для анализа таксономической структуры сообществ и их связи с факторами окружающей среды. Моделирование экологических ниш осуществлялось с использованием результатов 30-летних исследований сообществ макрозообентоса на 90 малых и 12 средних равнинных реках в районе Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ. В качестве абиотических факторов рассматривались геоклиматические показатели, характеристики рельефа и гидрохимические оценки качества вод в точках отбора проб, где взято 11 переменных, имеющих наименьшую коллинеарность. Многомерное пространство исходных абиотических факторов проецировалось на ортогональные оси первых двух главных компонент и строились ординационные диаграммы с нанесенными на них точками присутствия видов. Модель потенциальной экологической ниши каждого вида представлялась как область в пространстве латентных переменных, в которой индекс пригодности среды обитания Z , оцениваемый по плотности вероятности встречаемости, соответствует заданным ограничениям. Для количественной оценки доли перекрытия ниш, принадлежащих двум разным таксонам бентоса, использовались индексы Шёнера и Хеллингера. Матрица расстояний между перекрываемыми нишами формировалась для всех возможных парных комбинаций из 40 наиболее экологически значимых видов макрозообентоса. Кластерный анализ полученной матрицы дистанций проводился методами иерархической агломерации и нечетких k -средних. В общем многомерном пространстве абиотических переменных изученного региона были выделены 4 области коллективных ниш для групп видов с максимальными расстояниями между их центроидами. Приведен анализ межгрупповой вариации факторов среды и обсуждаются характерные особенности каждой группы: экологическая стратегия, биологические признаки и уровень толерантности.

Ключевые слова: моделирование экологических ниш, анализ главных компонент, пригодность окружающей среды, перекрытие ниш, кластерный анализ, макрозообентос, бассейн Нижней Волги

✉ Для корреспонденции. Лаборатория экологии малых рек Института экологии Волжского бассейна РАН.

ORCID и e-mail адреса: Шитиков Владимир Кириллович: <https://orcid.org/0000-0002-8385-1913>, stok1946@gmail.com;
Зинченко Татьяна Дмитриевна: <https://orcid.org/0000-0002-3808-4700>, zinchenko.tdz@yandex.ru; Головатюк Лариса Владимировна: <https://orcid.org/0000-0003-4773-5277>, gollarisa@mail.ru.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ

Для цитирования. Шитиков В. К., Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В. Дифференциация экологических ниш на примере донных сообществ Среднего и Нижнего Поволжья // Поволжский экологический журнал. 2022. № 1. С. 94 – 108. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-1-94-108>

ВВЕДЕНИЕ

Современные методы изучения крупномасштабных водных экосистем основаны на активном использовании ГИС-технологий и дистанционных систем мониторинга, а также интенсивно расширяющихся общедоступных баз данных, обобщающих характеристики природных и антропогенных ландшафтов, динамику климатических изменений и широкий набор иных факторы окружающей среды. За последние десятилетия важным инструментом (макро)-экологических и биогеографических исследований стало моделирование распределения видов SDM (*Species Distribution Models* – Franklin, 2009; Guisan et al., 2017) и экологических ниш ENM (*Environmental Niche Models* – Peterson et al., 2011), которые открывают новые возможности для изучения механизмов функционирования сообществ и их связи с условиями обитания популяций.

Закономерности распределения популяций по изучаемой территории определяются тремя важнейшими группами переменных (Brown et al., 1996; Gaston, 2003; Guisan, Thuiller 2005): (а) крупномасштабные ($>10^3$ км²) факторы окружающей среды, такие как средняя температура, осадки, солнечная радиация, рельеф местности и т.д., создающие благоприятные условия для появления, выживания и размножения видов; (б) факторы биотической среды, определяющие полный набор межвидовых взаимодействий (конкуренция, хищничество, мутуализм и т.д.), а также доступность и динамику потребления ресурсов в масштабе до 10 км²; (в) способность видов к воспроизводству и расселению за счет собственных перемещений или с помощью внешних воздействий.

Интерес к описанию, пониманию и прогнозированию географического и экологического распределения видов имеет давнюю историю (Grinnell, 1917, 1924; Elton, 1927). *Фундаментальная ниша* Гринелла N_F определяется как «набор всех возможных векторов n -мерного пространства переменных группы a , для которых внутренний темп роста численности вида положителен и/или популяционная плотность превышает заданный порог» (Soberón, 2007, p. 1118). Если рассматривать конкретную территорию, привязанную к сетке географических координат, то набор ячеек J_F со значениями векторов переменных, принадлежащих N_F , является *фундаментальной областью распределения* вида. На основе N_F можно вычислить площадь J_F , но теоретически допустима и обратная операция: если известна J_F , то из ее ячеек можно извлечь комбинации векторов переменных среды для построения N_F . В связи с этим процедуры моделирования экологических ниш ENM и распределения видов SDM в значительной мере совпадают: на начальном этапе анализируется встречаемость вида в географическом пространстве, затем строится модель ниши в пространстве факторов окружающей среды, а результаты, в случае SDM, вновь визуализируются на карте с учетом возможностей существования вида в конкретных ее областях (Peterson, Soberón, 2012).

Однако эквивалентность $N_F \leftrightarrow J_F$ справедлива, если предположить, что J_F является в полной мере потенциальной областью распространения вида, а такие факторы, как доступность ресурсов, перемещения особей и взаимодействия между ними, определяющие процессы ниши Элтона, игнорируются. Дж. Хатчинсон (Hutchinson, 1957, 1978) определил фундаментальную нишу как объем n -мерного гиперпространства всех внутренних и внешних факторов $a - v$, необходимых для выживания каждого вида в условиях отсутствия других видов, а реализованную нишу – как часть фундаментальной ниши, в которой присутствие вида зафиксировано в условиях реального конкурентного исключения. Однако практическое моделирование реализованных ниш является чрезвычайно сложной задачей. Во-первых, переменные ниши Элтона не могут быть заданы как набор чисел, полученных по данным наблюдений, поскольку для их оценки требуются гипотезы о конкретных формах и моделях взаимодействий. Вторая проблема связана с различием масштабов: мозаичность ниши Элтона с ее мелкоячеистой экологической структурой часто никак не сказывается на размерах ниши Гринелла. Поэтому, согласно гипотезе элтоновского шума (*Eltonian Noise Hypothesis* – Peterson et al., 2011), биотические взаимодействия редко оказывают значимое влияние на потенциал распространения видов в больших географических пространствах.

Моделирование ниш Гринелла стало основной методологией количественной оценки связи структуры экологических сообществ с факторами окружающей среды: например, в литературном обзоре S. M. Melo-Merino с соавт. (2020), посвященном биологии морских и внутренних вод, анализируют 328 статей по этой тематике. Одним из важных направлений является дифференциация ниш (англ. *niche segregation, separation and partitioning*), поскольку, пользуясь терминологией Хатчинсона, гиперпространства ниш одних видов включают в себя части таких гиперпространств других видов, т.е. перекрываются с ними. Рассматривая совокупность ниш Гринелла для всего сообщества, следует ожидать, что в экосистемах со сходными условиями среды могут размещаться одна или несколько идентичных ниш, объединяющих экологически эквивалентные виды, которые часто неродственны между собой таксономически. Другая задача дифференциации – оценка объема и границ ниш в экологическом и географическом пространствах, что позволяет оценить ареалы популяций и степень эврибионтности отдельных организмов.

Цель исследований – рассмотреть результаты дифференциации экологических ниш на примере донных сообществ с использованием результатов многолетних (1990 – 2019 гг.) исследований в бассейне Средней и Нижней Волги (Зинченко, 2011; Golovatyuk et al., 2018). Подробные данные о пространственном распределении биоразнообразия макрозообентоса и отдельных его видов на основе использования геостатистических методов, а также моделей MaxEnt и HMSC представлены в серии наших статей (Зинченко и др., 2021; Шитиков и др., 2021 а, б).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отбор гидробиологических образцов макрозообентоса осуществляли в разные месяцы вегетационного периода на 90 малых и 12 средних равнинных реках, притоках Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ, в том числе

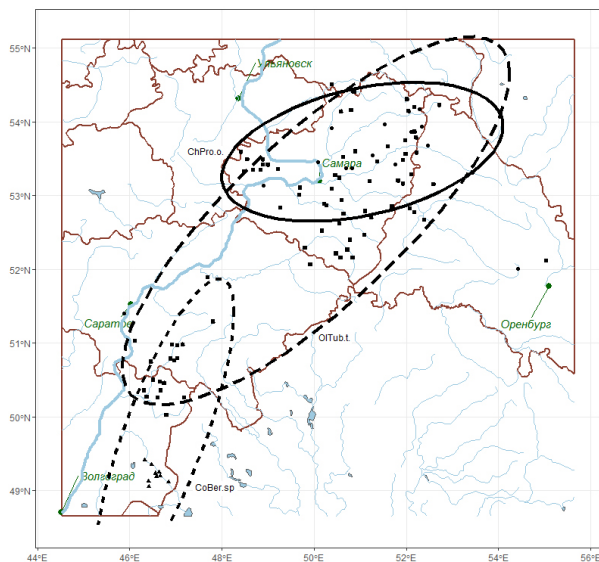


Рис. 1. Картограмма исследуемого региона и точки обнаружения и 90%-ные доверительные эллипсы некоторых видов макрозообентоса: *Prodiamesa olivacea* (ChPro.o.), *Tubifex tubifex* (OITub.t.) и *Berosus* sp. (CoBer.sp.)

Fig. 1. Cartography of the studied region; detection points and 90% confidence ellipses of some macrozoobenthos species, namely: *Prodiamesa olivacea* (ChPro.o.), *Tubifex tubifex* (OITub.t.) and *Berosus* sp. (CoBer.sp.)

мировой базы WorldClim (Hijmans et al., 2005) по сетке географических координат с разрешением 2.5 минуты, которые включали 20 показателей, в том числе различные варианты средней температуры воздуха, объема выпавших осадков и высоты над уровнем моря. Дополнительно вычисляли индекс шероховатости рельефа (*Terrain ruggedness index TRI*) – топографический индекс, показывающий среднее значение перепада высот между анализируемой ячейкой и восемью соседними ячейками. Предварительный анализ свидетельствует о том, что все биоклиматические показатели представляют собой сильно коррелированный набор переменных. Чтобы избежать эффекта коллинеарности при построении моделей, было отобрано 7 предикторов с минимальным уровнем фактора инфляции дисперсии VIF не более 20 (Шитиков, Мастицкий, 2017).

Вторая группа формировалась по данным мониторинга 30 факторов среды, параллельно проводимого на изучаемых биотопах и включающего гидрологические параметры водотоков, показатели качества воды и состав основных химических ингредиентов. По результатам предварительного тестирования отобрали 4 основных переменных, традиционно важных для функционирования донных сообществ: минерализацию воды, содержание аммонийного азота, насыщение кислородом и категорию грунтов (в баллах от 1 до 6).

на 6 реках аридного региона бассейна оз. Эльтон (рис. 1). Средние реки были разделены на приблизительно однородные участки: верхнее, среднее, нижнее течение и устье, а каждая малая река рассматривалась как целостный объект. Таким образом, было исследовано 132 локальных сообщества, на которых по стандартным методикам было взято 1400 проб и выделено всего 740 видов и таксонов макрозообентоса.

Анализ факторов среды проводили с учетом двух групп абиотических переменных. Первая группа включала растровые географические данные, полученные, в первую очередь, при помощи спутниковой съемки и представленные на общедоступных серверах. Были использованы слои биоклиматической информации

Моделирование пространства ниш проводили с использованием оптимального проецирования многомерной коррелированной совокупности исходных абиотических факторов на ортогональные оси пространства малой размерности. Для этого строили ординационные диаграммы в координатах первых двух главных компонент (РСА1 и РСА2) и калибровали их с учетом характера вариации переменных среды в пределах изучаемой области. Модель потенциальной экологической ниши рассматривали как некоторую область в пространстве латентных переменных, в которой плотность вероятности встречаемости вида или всего сообщества в целом соответствует заданным ограничениям. Эти условия связывали с индексом пригодности среды обитания $Z \in [0,1]$ (*environmental or habitat suitability*).

Для построения поверхности отклика Z на сетку ячеек 100×100 , ограниченную минимальными и максимальными значениями главных компонент РСА1–РСА2 и определяющую многомерную экологическую изменчивость территории, наносили точки встречаемости анализируемых видов. Далее, бинарные переменные присутствия/отсутствия преобразовывали в относительные плотности двумерного распределения путем сглаживания ядерными (*kernel*) функциями (Broenimann et al., 2012; Di Cola et al., 2017). После калибровки величин Z в диапазоне $[0, 1]$ потенциальная экологическая ниша представляла собой некоторую нерегулярную область в пространстве двух главных компонент со значениями пригодности среды обитания $z_{ij} > 0$.

Для визуальной оценки степени перекрытия двух ниш, принадлежащих разным таксономическим группам, строили ординационные диаграммы их попарного пересечения. Для количественной оценки использовали индексы D Шёнера (*Schoener*) и I Хеллингера (*Hellinger*), которые отражают долю совмещения ниш в заданном пространстве (Warren et al., 2008) и колеблются между 0 (отсутствие перекрытия) и 1 (полное перекрытие):

$$D = 1 - 0.5 \left(\sum_{ij} |z_{1ij} - z_{2ij}| \right); \quad I = 1 - 0.5 \left(\sqrt{\sum_{ij} (z_{1ij}^{0.5} - z_{2ij}^{0.5})^2} \right).$$

Для анализа областей перекрытия ниш всем донным сообществом отобрали 40 видов макрозообентоса из различных таксономических и функциональных групп, представленных не менее, чем на 7 участках рек, и обладающих характерным экологическим профилем. Для каждой пары видов рассчитывали индекс перекрытия Шёнера и формировали матрицу дистанций ($D - 1$) между нишами в экологическом пространстве. Дифференциацию ниш проводили с использованием иерархической кластеризации по алгоритму средней связи, который доставляет максимум коэффициенту кофенетической корреляции, и метода нечетких k -средних.

Расчеты проводили в среде *R* v.3.6 с использованием специального пакета *Ecospat* (Di Cola et al., 2017; Шитиков, 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам анализа главных компонент две главные оси максимальной дисперсии объясняли 57.5% вариации данных, причем, как представлено на рис. 2,

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ

основная ось PCA1 положительно коррелирует с высотой и количеством осадков, а отрицательно – с температурой и минерализацией. Ось PCA2 связывается нами с содержанием ионов аммония и насыщением кислорода.

Для каждой пары из отобранных 40 видов выделяли долю совместного использования ниш и доли общей области экологического пространства, занимаемого каждым видом в отдельности – см. примеры двух- и трехмерных ординационных диаграмм в координатах PCA1 и PCA2 на рис. 3. Параллельно вычисляли индексы Шённера и Хеллингера, а также выполняли статистические тесты на эквивалентность и сходство каждой пары сравниваемых ниш. Дополнительно выясняли, какими конкретно переменными среды обусловлено различие экологических ниш. На рис. 4 показаны графики плотности распределения по шкалам важнейших абиотических факторов встречаемости видов *Prodiamesa olivacea* и *Berosus* sp., наиболее «контрастных» по условиям своего обитания.

Выделение кластеров сходных ниш иерархическими методами и с использованием нечетких множеств дали во многом идентичные результаты – дендрограмма, полученная по алгоритму средней связи, представлена на рис. 5. Графики плотности распределения некоторых факторов среды по участкам рек, где были обнаружены каждая из четырех выделенных групп видов (I – IV), приведены на рис. 6.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Построение экологических ниш и процедуры анализа их сходства позволяют существенно расширить представления о биологии видов и их географических

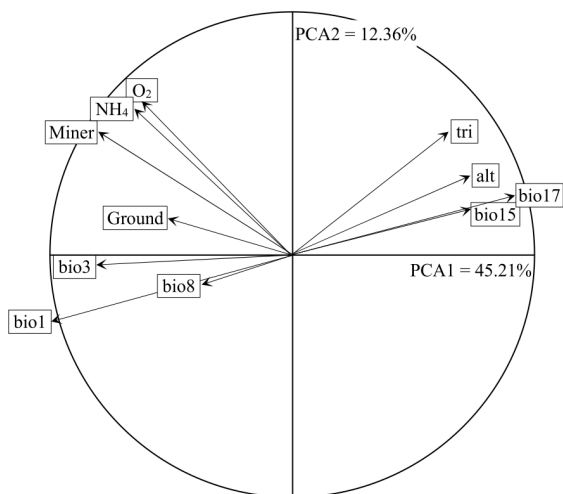


Рис. 2. Корреляционный круг при разложении 11 факторов среды по двум осям максимальной вариации (bio1 – среднегодовая температура, bio3 – индекс изотермичности, bio8 – температура самой влажной четверти, bio15 – сезонная вариация осадков, bio17 – осадки сухой четверти, alt – высота над уровнем моря, tri – индекс шероховатости рельефа, Ground – категория грунта, Miner – минерализация, NH₄ – содержание ионов аммония, O₂ – насыщение кислородом)

Fig. 2. Correlation circle with decomposing 11 environmental factors along two axes of maximum variation (bio1 – average annual temperature, bio3 – isothermicity index, bio8 – temperature of the wettest quarter, bio15 – seasonal precipitation variation, bio17 – precipitation of the dry quarter, alt – altitude, tri – terrain roughness index, Ground – soil category, Miner – mineralization, NH₄ – ammonium ion content, O₂ – oxygen saturation)

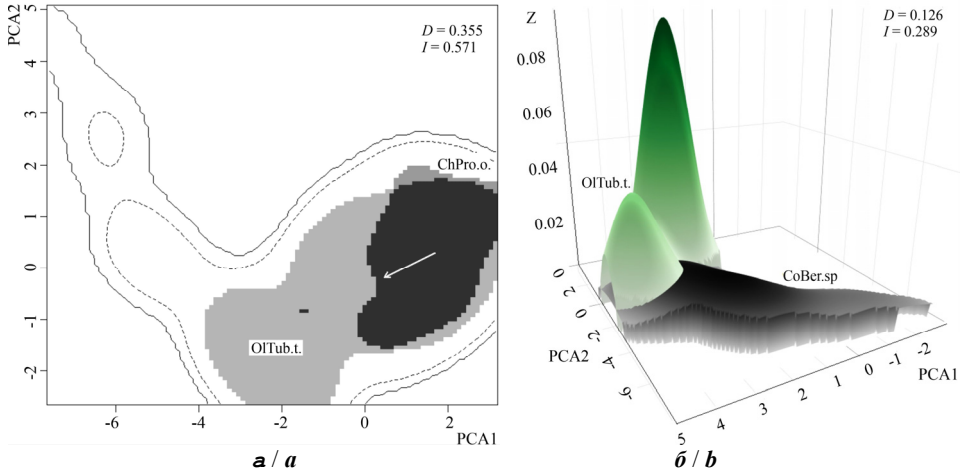


Рис. 3. Ординационные PCA-диаграммы попарного перекрытия экологических ниш трех видов: *Prodiamesa olivacea* (ChPro.o.), *Tubifex tubifex* (OITub.t.) и *Berosus* sp. (CoBer.sp.). Приведены значения индексов перекрытия ниш D Шёнера и I Хеллингера. (а). Контурными линиями обозначены границы изучаемой области (штриховая – с удалением 5% маргинальных участков). Серым цветом закрашены ниши двух сравниваемых видов, а темным – совместно используемая область экологического пространства. Конец и начало стрелки показывают положение центроидов обеих ниш. (б). Трехмерная диаграмма; Z – индекс пригодности среды обитания

Fig. 3. Ordinal RSA diagrams of pairwise overlap of ecological niches of three species, namely: *Prodiamesa olivacea* (ChPro.o.), *Tubifex tubifex* (OITub.t.) and *Berosus* sp. (CoBer.sp.). The values of the niche overlap indices D (Schoener) and I (Hellinger) are given. (a). The niches of the two compared species are painted in gray, and the shared area of the ecological space is dark. The end and beginning of the arrow show the position of the centroids of both niches, respectively. (b). Three-dimensional diagram; Z is the habitat suitability index

ареалах. Интересно, например, выполнить сопоставление конфигураций областей на рис. 1 и 3, занимаемых видами в экологическом и географическом пространствах: вид *Tubifex tubifex* распространен на большой территории, но в достаточно ограниченных диапазонах факторов среды. В отличие от него *Berosus* sp. встречается только в южной части изученного региона, но при большой вариации засоленности водотоков и содержания аммонийного азота (см. рис. 4). В этой связи во втором случае значительно возрастает неопределенность пригодности экологических условий, оцениваемых по величине Z .

Кластерный анализ показал, что во всем располагаемом пространстве экологических факторов можно выделить 4-5 характерных области, которые занимаются перекрывающимися нишами групп экологически сходных видов. Выделяются сообщества пелофильных видов, формирующихся на заиленных субстратах в слабопроточных реках и в устьевых участках равнинных рек (*Tubifex tubifex*, *Chironomus*

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ

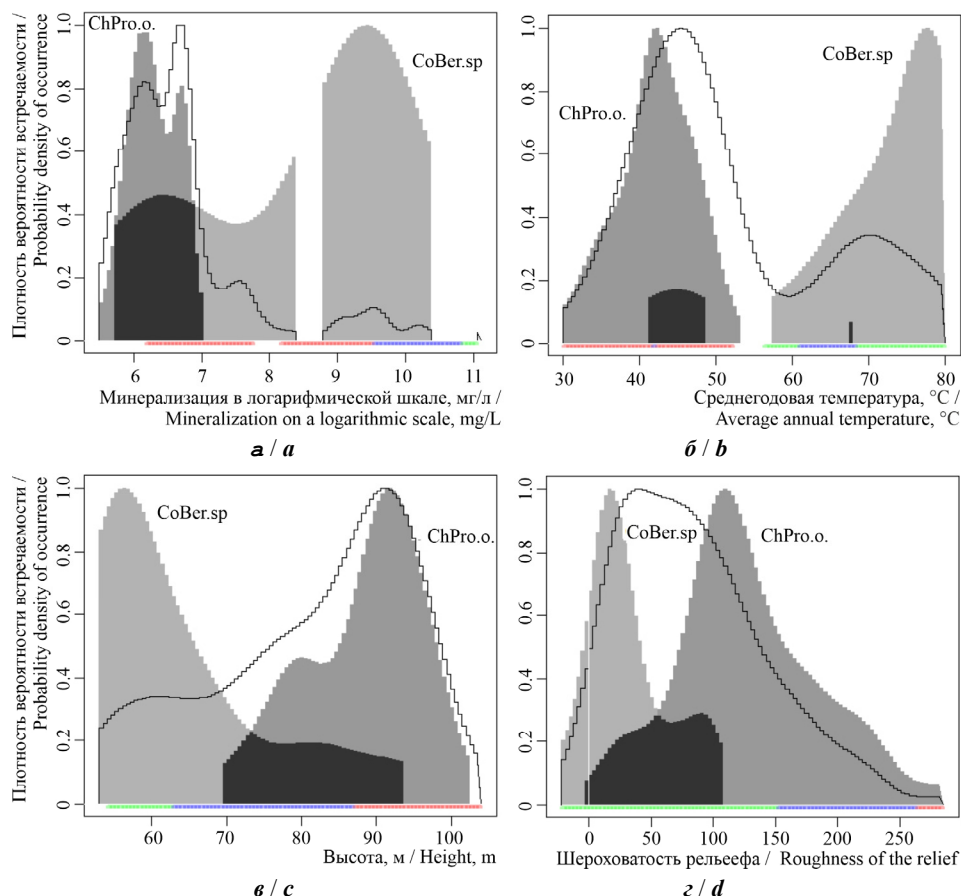


Рис. 4. Графики плотности распределения встречаемости *Prodiamesa olivacea* (ChPro.o.) и *Berosus sp.* (CoBer.sp.) по шкалам абиотических факторов: а – минерализация, б – среднегодовая температура, в – высота, г – шероховатость рельефа. Темным цветом показана область совместной встречаемости. Контурной линией обозначена кривая плотности распределения для всех точек наблюдений

Fig. 4. Graphs of the occurrence distribution density of *Prodiamesa olivacea* (ChPro.o.) and *Berosus sp.* (CoBer.sp.) on the abiotic factor scales: а – mineralization, б – average annual temperature, в – height, г – roughness of the relief. Dark color shows the area of joint occurrence. The contour line indicates the distribution density curve for all observation points

plumosus, *Glyptotendipes gripekoveny* и др. – I группа); фитофильное сообщество текущих малых рек (*Baetis rhodany*, *Orthocladius oblidens*, *Rhaecricotopus fuscipes* и др. – II группа) и сообщество реофильных видов, характерное для олиготрофных чистых участков рек (*Paracladius conversus*, *Prodiamesa olivacea*, *Hydropsyche pelucidula* и др. – III группа классификации). Группу IV на дендрограмме, представ-

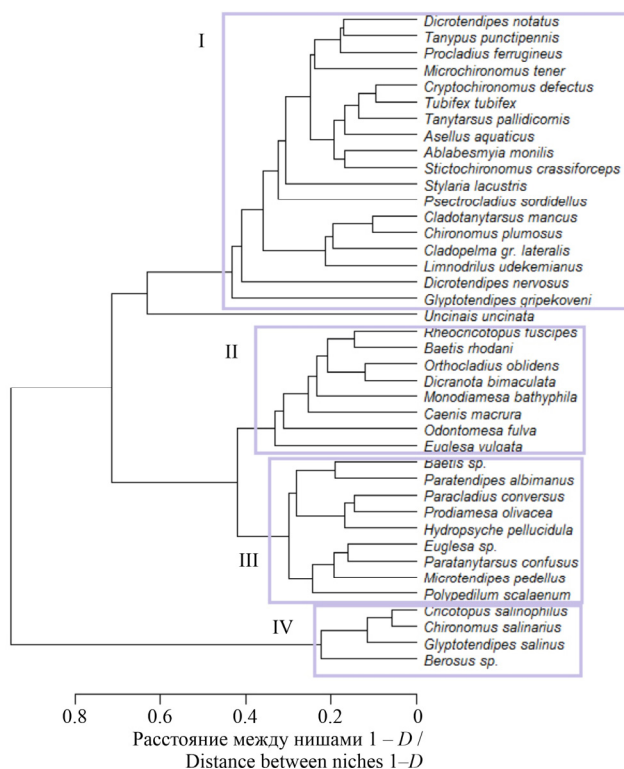


Рис. 5. Дендрограмма иерархической кластеризации экологических ниш 40 видов макрозообентоса с использованием индекса перекрытия Шёнера D

Fig. 5. Dendrogram of hierarchical clustering of ecological niches of 40 macrozoobenthos species using the Schoener overlap index D

вить в такой форме локальные характеристики речных биотопов, такие как состав химических ингредиентов, гидрологические параметры водотока, тип донного грунта и др., традиционно ключевые для гидробиологии, представляется невозможным. Пакет R -функций *ecospat* (Broennimann et al., 2012; Di Cola et al., 2017) дает возможность построить произвольно сглаженную поверхность индекса экологической пригодности в осях двух главных компонент, основываясь на традиционной таблице «местообитания – переменные среды», что позволяет учесть полный набор факторов.

Моделирование экологических ниш и ареалов популяций дает возможность рассматривать наблюдаемые явления в пространственно-временном контексте: оценить скорость распространения инвазивных видов (Di Cola et al., 2017) или сокращения биопродуктивности за различные периоды времени; исследовать меха-

ленной на рис. 4, составляют, кроме *Berosus* sp., таксона без отчетливых биотопических предпочтений, галофильные виды *Chironomus salinarius*, *Glyptotendipes salinus*, *Cricotopus salinophilus*, экологические характеристики которых четко очерчивают область распространения сообщества, формирующегося в условиях высокой минерализации аридной части изученного региона.

Одна из проблем вычислительного характера заключается в том, что многие алгоритмы моделирования распределений видов (*MaxEnt*, R -пакет *virtualspecies* и др.) работают только с растровой информацией, представленной в ячейках («пикселах») равномерной сетки географических координат достаточно высокого разрешения. Предста-

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ

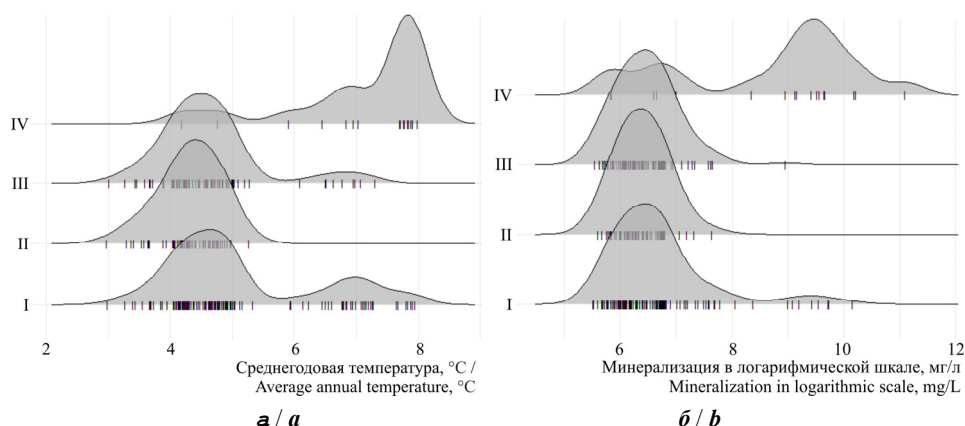


Рис. 6. Плотность распределения некоторых факторов среды (среднегодовая температура (а), минерализация (б)) по участкам рек, где были обнаружены каждая из четырех выделенных групп видов (I – IV)

Fig. 6. Distribution density of some environmental factors (average annual temperature (a), mineralization (b)) along the river sections where each of the four selected groups of species (I–IV) were found

низмы сосуществования партеногенетических форм животных (Petrosyan et al., 2020); выявить специфические пространственные закономерности организации мета-сообществ в рамках крупномасштабной экосистемы; осуществить выделение статистически значимых изолированных зон, на границе которых происходит сукцессионная смена видового состава и т.д. Модели ENM / SDM являются эффективным инструментом исследований и позволяют существенно расширить биологические представления об экологии видов и перевести их на строгую количественную основу. Все это приобретает особую важность при проведении комплексных биосферных исследований в регионе (водных и наземных), необходимость которых очевидна.

Авторы выражают признательность доктору О. Брайниманну (Broenimann, University of Lausanne, Switzerland) за методическую поддержку и важные замечания по ходу подготовки рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зинченко Т. Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги (Атлас). Тольятти : Кассандра, 2011. 258 с.

Зинченко Т. Д., Шитиков В. К., Головатюк Л. В. Донные сообщества и абиотические факторы : анализ статистической связи с использованием индекса нестабильности // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2021. Т. 14, № 2. С. 119 – 132. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0344>

Шитиков В. К. Экологические ниши, их современная интерпретация и моделирование с использованием пакета ecospat. 2021. URL: <https://stok1946.blogspot.com/2021/09/blog-post.html> (дата обращения: 24.09.2021).

Шитиков В. К., Мاستицкий С. Э. Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R. Электронная книга. 2017. 351 с. URL: <https://stok1946.blogspot.com> (дата обращения: 10.09.2021).

Шитиков В. К., Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В. Модели совместного распределения видов на примере донных сообществ малых рек волжского бассейна // Журнал общей биологии. 2021 а. Т. 82, № 2. С. 143 – 154.

Шитиков В. К., Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В. Модели максимальной энтропии и пространственное распределение донных сообществ Средней и Нижней Волги // Российский журнал прикладной экологии. 2021 б. № 2. С. 10 – 16. <https://doi.org/10.24852/2411-7374.2021.2.10.16>

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, iss. 4. P. 481 – 497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>

Brown J. H., Stevens G. C., Kaufman D. M. The geographic range : Size, shape, boundaries, and internal structure // Annual Review of Ecology and Systematics. 1996. Vol. 27. P. 597 – 623.

Di Cola V., Broennimann O., Petitpierre B., Breiner F. T., D'Amen M., Randin C., Engler R., Pottier J., Pio D., Dubuis A., Pellissier R. G., Mateo R. G., 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, iss. 6. P. 1 – 14. <https://doi.org/10.1111/ecog.02671>

Elton C. Animal Ecology. London : Sedgwick and Jackson, 1927. 256 p.

Franklin J. Mapping Species Distributions : Spatial Inference and Prediction. Cambridge : Cambridge University Press, 2009. 320 p.

Gaston K. J. The Structure and Dynamics of Geographic Ranges. Oxford : Oxford University Press, 2003. 266 p.

Golovatyuk L. V., Shitikov V. K., Zinchenko T. D. Estimation of the zonal distribution of species of bottom communities in lowland rivers of the Middle and Lower Volga basin // Biology Bulletin. 2018. Vol. 45, iss. 10. P. 1262 – 1268. <https://doi.org/10.1134/S1062359018100126>

Grinnell J. Field tests of theories concerning distributional control // American Naturalist. 1917. Vol. 51. P. 115 – 128.

Grinnell J. Geography and evolution // Ecology. 1924. Vol. 5. P. 225 – 229.

Guisan A., Thuiller W. Predicting species distribution : Offering more than simple habitat models // Ecology Letters. 2005. Vol. 8, iss. 9. P. 993 – 1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>

Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N. E. Habitat suitability and distribution models : With applications in R. Cambridge : Cambridge University Press, 2017. 478 p.

Hijmans R. J., Cameron S. E., Parra J. L., Jones P. G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2005. Vol. 25, iss. 15. P. 1965 – 1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>

Hutchinson G. E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. Vol. 22. P. 415 – 427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>

Hutchinson G. E. An Introduction to Population Ecology. New Haven : Yale University Press, 1978. 256 p.

Melo-Merino S. M., Reyes-Bonilla H., Lira-Noriega A. Ecological niche models and species distribution models in marine environments : A literature review and spatial analysis of evidence // Ecological Modelling. 2020. Vol. 415. Article number 108837. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108837>

Peterson A. T., Soberón J. Species distribution modeling and ecological niche modeling : Getting the concepts right // Journal for Nature Conservation. 2012. Vol. 10, iss. 2. P. 102 – 107. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ

Peterson A. T., Soberón J., Pearson R. G., Anderson R. P., Martínez-Meyer E., Nakamura M., Araújo M. B. Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49). Princeton : Princeton University Press, 2011. 328 p.

Petrosyan V. G., Osipov F. A., Bobrov V. V., Dergunova N. N., Omelchenko A. V., Varshavskiy A. A., Daniekyan F. D., Arakelyan M. S. 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. Vol. 8, iss. 8. Article number 1329. <https://doi.org/10.3390/MATH8081329>

Soberón J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species // Ecology Letters. 2007. Vol. 10, iss. 12. P. 1115 – 1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>

Warren D. L., Glor R. E., Turelli M. Environmental niche equivalency versus conservatism : Quantitative approaches to niche evolution // Evolution. 2008. Vol. 62, iss. 11. P. 2868 – 2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>

Ecological niche differentiation on the example of bottom communities of the Middle and Lower Volga regions

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

Samara Federal Research Center of RAS,
Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences
10 Komzina St., Togliatti 445003, Russia

Received: 30 October 2021 / revised: 25 November 2021 / accepted: 17 December 2021


Abstract. The authors discuss the use of the Greenell concept of ecological niches to analyze the taxonomic structure of communities and their relationship with environmental factors. The modeling of ecological niches was carried out using the results of 30-year studies of macrozoobenthos' communities on 90 small and 12 medium-sized plain rivers in the region of the Kuibyshev, Saratov and Volgograd reservoirs. Geoclimatic indicators, relief characteristics and hydrochemical assessments of water quality at sampling points were considered as abiotic factors, where 11 variables with the least collinearity were taken. The multidimensional space of the initial abiotic factors was projected onto the orthogonal axes of the first two principal components; there were constructed ordination diagrams with plotted points of presence of species. The model of the potential ecological niche of each species was represented as an area in the space of latent variables, in which the habitat suitability index Z , estimated by the probability density of occurrence, corresponds to the given constraints. The authors used the Schoener and Hellinger indices to quantify the proportion of overlapping niches belonging to two different benthos taxa. The matrix of distances between overlapping niches was formed for all possible paired combinations of 40 most ecologically significant macrozoobenthos species. The cluster analysis of the obtained distance matrix was carried out by the methods of hierarchical agglomeration and fuzzy k-means. In the general multidimensional space of abiotic variables of the studied region, 4 areas of collective niches for groups of species with maximum distances between their centroids were identified. The analysis of intergroup variation of environmental factors is given and the characteristic features of each group are discussed: ecological strategy, biological characteristics and tolerance level.

Keywords: modeling ecological niches, principal component analysis, environmental suitability, niche overlap, cluster analysis, macrozoobenthos, Lower Volga basin

For citation: Shitikov V. K., Zinchenko T. D., Golovatyuk L. V. Ecological niche differentiation on the example of bottom communities of the Middle and Lower Volga regions. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 1, pp. 94–108 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-1-94-108>

REFERENCES

Zinchenko T. D. *Ekologo-faunisticheskaya kharakteristika khironomid (Diptera, Chironomidae) malykh rek basseina Crednei i Nizhnei Volgi (Atlas)* [Ecological and Faunal Review of Chironomids (Diptera, Chironomidae) Small Rivers in Middle and Low Volga Basin (Atlas)]. Togliatti, Cassandra Publ., 2011. 258 p. (in Russian).

 Corresponding author. Laboratory of Ecology of Small Rivers of the Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Vladimir K. Shitikov: <https://orcid.org/0000-0002-8385-1913>, stok1946@gmail.com; Tatiana D. Zinchenko: <https://orcid.org/0000-0002-3808-4700>, zinchenko.tdz@yandex.ru; Larisa V. Golovatyuk: <https://orcid.org/0000-0003-4773-5277>, gollarisa@mail.ru.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ

Zinchenko T. D., Shitikov V. K., Golovatyuk L. V. Bottom communities and abiotic factors: Analysis of statistical relationship using the instability index and virtual species distribution. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 2021, vol. 14, no. 2, pp. 119–132 (in Russian). <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0344>

Shitikov V. K. *Ecological Niches, Their Modern Interpretation and Modeling Using the Ecospat Package*. 2021. Available at: <https://stok1946.blogspot.com/2021/09/blog-post.html> (accessed 24 September 2021) (in Russian).

Shitikov V. K., Mastitsky S. E. *Classification, Regression and Other Data Mining Algorithms Using R*. 2017. 351 p. Available at: <https://stok1946.blogspot.com> (accessed 10 September 2021) (in Russian).

Shitikov V. K., Zinchenko T. D., Golovatyuk L. V. Models of joint distribution of species with benthic communities from the small rivers of the Volga basin as a case study. *Zhurnal obshchei biologii*, 2021 a, vol. 82, no. 2, pp. 143–154 (in Russian).

Shitikov V. K., Zinchenko T. D., Golovatyuk L. V. Maximum entropy models and spatial distribution of bottom community species on the territory of the Middle and Lower Volga region. *Russian Journal of Applied Ecology*, 2021 b, no. 2, pp. 10–16 (in Russian). <https://doi.org/10.24852/2411-7374.2021.2.10.16>

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, iss. 4, pp. 481–497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>

Brown J. H., Stevens G. C., Kaufman D. M. The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1996, vol. 27, pp. 597–623.

Di Cola V., Broennimann O., Petitpierre B., Breiner F. T., D'Amen M., Randin C., Engler R., Pottier J., Pio D., Dubuis A., Pellissier R. G., Mateo R. G., 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, iss. 6, pp. 1–14. <https://doi.org/10.1111/ecog.02671>

Elton C. *Animal Ecology*. London, Sedgwick and Jackson, 1927. 256 p.

Franklin J. *Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction*. Cambridge, Cambridge University Press, 2009. 320 p.

Gaston K. J. *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford, Oxford University Press, 2003. 266 p.

Golovatyuk L. V., Shitikov V. K., Zinchenko T. D. Estimation of the zonal distribution of species of bottom communities in lowland rivers of the Middle and Lower Volga basin. *Biology Bulletin*, 2018, vol. 45, iss. 10, pp. 1262–1268. <https://doi.org/10.1134/S1062359018100126>

Grinnell J. Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist*, 1917, vol. 51, pp. 115–128.

Grinnell J. Geography and evolution. *Ecology*, 1924, vol. 5, pp. 225–229.

Guisan A., Thuiller W. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 2005, vol. 8, iss. 9, pp. 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>

Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N. E. *Habitat suitability and distribution models: With applications in R*. Cambridge, Cambridge University Press, 2017. 478 p.

Hijmans R. J., Cameron S. E., Parra J. L., Jones P. G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 2005, vol. 25, iss. 15, pp. 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>

Hutchinson G. E. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 1957, vol. 22, pp. 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>

Hutchinson G. E. *An Introduction to Population Ecology*. New Haven, Yale University Press, 1978. 256 p.

Melo-Merino S. M., Reyes-Bonilla H., Lira-Noriega A. Ecological niche models and species distribution models in marine environments: A literature review and spatial analysis of evidence. *Ecological Modelling*, 2020, vol. 415, article number 108837. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108837>

Peterson A. T., Soberón J. Species distribution modeling and ecological niche modeling: Getting the concepts right. *Journal for Nature Conservation*, 2012, vol. 10, iss. 2, pp. 102–107. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>

Peterson A. T., Soberón J., Pearson R. G., Anderson R. P., Martínez-Meyer E., Nakamura M., Araújo M. B. *Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49)*. Princeton, Princeton University Press, 2011. 328 p.

Petrosyan V. G., Osipov F. A., Bobrov V. V., Dergunova N. N., Omelchenko A. V., Varshavskiy A. A., Danielyan F. D., Arakelyan M. S. 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, vol. 8, iss. 8, article number 1329. <https://doi.org/10.3390/MATH8081329>

Soberón J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 2007, vol. 10, iss. 12, pp. 1115–1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>

Warren D. L., Glor R. E., Turelli M. Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 2008, vol. 62, iss. 11, pp. 2868–2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>