

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ СЕВРЮГИ (*ACIPENSER STELLATUS* PALLAS, 1771) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ КАСПИЙСКОГО МОРЯ НА ОСНОВЕ ДАННЫХ МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА (1992–2006) В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

©2022 Рубан Г.И.^{а,*}, Сафаралиев И.А.^б, Осипов Ф.А.^а, Дергунова Н.Н.^а, Петросян В.Г.^а

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

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

*e-mail: georgii-ruban@mail.ru

Поступила в редакцию 11.08.2021. После доработки 18.04.2022. Принята к публикации 06.05.2022

Представлены модели экологических ниш севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) в северной части Каспийского моря на основе данных многолетнего мониторинга (1992–2006 гг.) в летний период. Дается анализ многолетней динамики пространственного распределения видов-вселенцев полихеты *Hediste diversicolor*, моллюска *Abra ovata* и ракообразных. Приведены оценки влияния абиотических и биотических факторов на формирование экологических ниш севрюги в восточном и западном районах северной части Каспийского моря. Приводятся 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.

Ключевые слова: севрюга, *Hediste diversicolor*, *Abra ovata*, ракообразные, многолетние изменения, пространственное распределение.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-83-95

Введение

Распределение вида в ареале и занятие им определённых экологических ниш является одним из важных направлений исследования экологии рыб. В настоящей работе мы вкладываем в понятие «распределение», как распространение, так и плотность скоплений вида в местах обитания. В практическом отношении исследование распределения промысловых рыб имеет большое значение, как для организации промысла, так и разработки мер рациональной эксплуатации и сохранения биологических ресурсов. Исследования распределения осетровых рыб в Каспийском море имеют длительную историю, начиная от первых сведений о распространении осетровых в Каспийском море [Книпович, 1921]. Известно, что северная часть Каспийского моря, хорошо прогреваемая летом из-за малой глубины (средняя глубина составляет около 4.4 м, максимальная на границе

со средней частью Каспийского моря 25–30 м) обладает слабосоленоватыми водами и богата кормовыми ресурсами [Осадчих, 1963, 1965]. Она в настоящее время продолжает оставаться местом нагула молоди и половозрелых особей ценных промысловых рыб, в том числе осетровых [Молодцова, Полянинова, 2004; Сокольский и др., 2005]. В литературе широко обсуждается проблема вселения чужеродных видов различных таксономических групп в Каспийское море, но их роль в кормовой базе севрюги недостаточно изучена [Малиновская, Зинченко, 2010]. Например, интродуцированные в 1940-х гг. азово-черноморские виды: *Abra ovata* (Philippi, 1893.) и *Hediste diversicolor* Muller, 1776 быстро адаптировались к новым экологическим условиям, расселились по акватории Каспийского моря, заняв свободные экологические ниши [Карпевич, 1975; Малиновская, Зинченко, 2010]. Однако, оценка

их роли в питании и пространственном распределении севрюги отсутствует.

К настоящему времени накоплено много данных о встречаемости осетровых в различных частях Каспийского моря, сезонном изменении плотности скоплений в отдельных районах моря, связи распределения с отдельными абиотическими (температура и солёность воды) факторами среды и др. [Мирзоев, 1932; Борисов, 1939; Борзенко, 1942, 1964; Державин, 1947; Бабушкин, Борзенко, 1951; Соколова, 1952; Бабушкин, 1964; Казанчев, 1965; Коробочкина, 1964; Пискунов, 1965; Таравердиева, 1965; Легеза, 1966, 1969, 1970, 1973; Павлов, Захаров, 1971; Пироговский, 1974; Захаров, 1975; Ходоревская, 1984; Каспийское море, 1989; Vlasenko et al., 1989a; Vlasenko et al., 1989b; Пальгуй, 1992; Ходоревская, Красиков, 1995; Ходоревская, Романов, 2006; Ходоревская и др., 2007]. В результате этих исследований были установлены предельные и предпочитаемые значения параметров среды (солёность и температура воды, глубина) и их сезонные изменения. Позднее для севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) был проведён анализ методом главных компонент, позволивший выделить биотические и абиотические факторы, влияющие на плотность скоплений севрюги в мелководной северной части Каспийского моря в летний период [Сафаралиев и др., 2019]. Однако роль чужеродных видов в питании севрюги и их влияние на пространственное распределение рыб остаются невыясненными. Известно, что многощетинковый червь *Hediste diversicolor* и моллюск *Abra ovata* - излюбленные пищевые объекты многих ценных рыб Каспийского моря, в первую очередь, осетровых [Каспийское..., 1985]. Эти виды появились в Каспийском море в результате преднамеренной интродукции из средиземноморского бассейна, направленной на улучшение кормовой базы моря [Карпевич, 1975]. Из Crustacea севрюга использует в своём питании мизиды (*Mysidae*), кумовые (*Cumacea*), гаммариды (*Gammaridea*), корофииды (*Corophiidae*) и крабов (*Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841)). Последний вид также является вселенцем в Каспийское море, однако в питании севрюги встречается крайне редко. Ранее

было показано, что представители ракообразных преимущественно встречаются в местах, где полихета *H. diversicolor*, моллюск *A. ovata* отсутствовали [Сафаралиев и др., 2019]. Поэтому важно выяснить, какие же биотические и абиотические факторы определяют экологическую нишу севрюги.

Цель исследования – выявление биотических и абиотических факторов, определяющих пространственное распределение севрюги, и построение математических моделей её экологических ниш в северной части Каспийского моря на основе данных многолетнего мониторинга.

Методы и данные анализа

Данные мониторинга. Были использованы данные о биомассе и составе макрозообентоса, популяционной плотности севрюги, солёности и температуре придонного слоя воды в северной части Каспийского моря, полученные сотрудниками Волжско-Каспийского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («КаспНИРХ») во время летних траловых съёмов в 1992, 1994, 2002, 2003, 2006 гг. (рис. 1). В ходе этих работ были проведены ихтиологические, гидробиологические и гидрологические исследования. В процессе ихтиологических исследований были отловлены 107 экз. севрюги. В результате гидробиологических исследований был определён состав и биомасса макрозообентоса на основе 411 проб, отобранных на глубинах 1.2–30 м на 102 участках. Абиотические факторы среды (температура, солёность) 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 таблицы, состоящей из 411 записей за все годы исследований и включающей площадь и географические координаты участков, год взятия проб, плотность скопления севрюги (экз./10 000м³); биомассу (г/м²) видов макрозообентоса *Abra ovata* (Philippi, 1836), *Hediste diversicolor* (Müller, 1776) и ракообразных (Crustacea), а также температуру (°C) и солёность воды (‰) на каждом участке.

Сравнение параметров среды в местообитаниях севрюги. Выявление и выбор био-

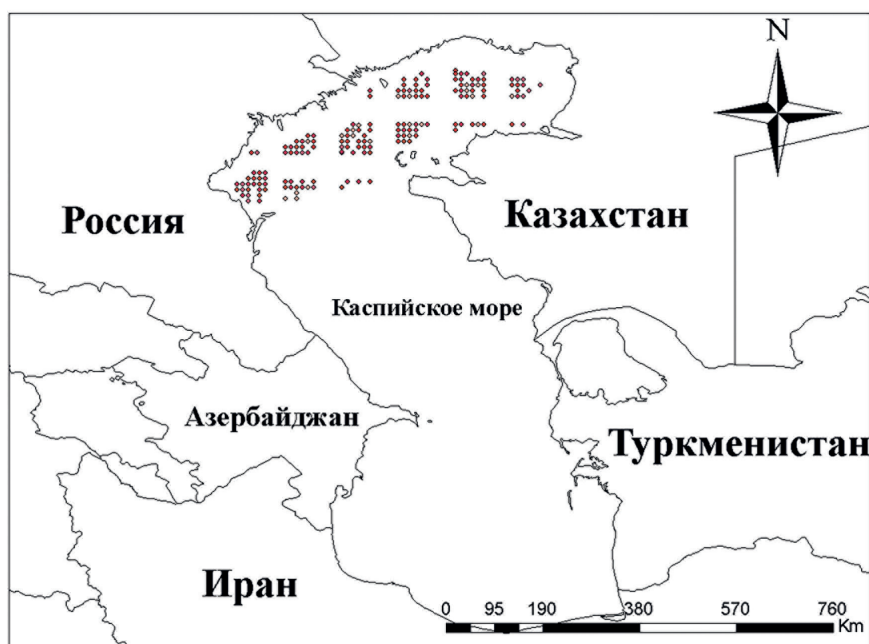


Рис. 1. Распределение участков мониторинга в 1992–2006 гг. в северной части Каспийского моря (участки отмечены красными точками).

тических и абиотических факторов, определяющих реализованные экологические ниши северюги были проведены на основе данных, указывающих присутствие или отсутствие вида. Сравнительный анализ ведущих предакторных абиотических и биотических переменных в западном и восточном районах северной части Каспийского моря важен для понимания их влияния на пространственное распределение вида. Для выявления диапазона толерантности вида к абиотическим факторам среды (температуры, солёности) с использованием участков, в пределах которых было зафиксировано присутствие вида (то есть плотность скоплений больше 0), проведён сравнительный анализ с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в рамках общей линейной модели (GLM) с равными и неравными количествами повторностей в ячейках. Во всех случаях применяли модели дисперсионного анализа I типа с фиксированными факторами. В качестве фактора для моделей с двумя уровнями служило парное сравнение средних значений абиотических факторов среды северюги, обитающей в западном и восточном районах северной части Каспийского моря. Оценка значимости средних значений проводилась с помощью t-критерия Стьюдента для двух независимых выборок [Zar, 2010].

Сравнительный анализ долей участков присутствия кормовых ресурсов. Множественное сравнение долей участков присутствия кормовых организмов (*H. diversicolor*, *A. ovata*, Crustacea) в разных частях ареала было выполнено с использованием критерия Хи-квадрат и множественного сравнения с помощью Post hoc теста Тьюки. Доверительные интервалы долей участков, на которых были зарегистрированы разные типы кормовых ресурсов, определялись по методу Вальда [Zar, 2010].

Построение реализованных экологических ниш и их сравнение. Модели экологических ниш (ENM) видов были построены с использованием общей концепции Броенниманна с соавторами [Broennimann et al., 2012]. В рамках этой концепции модель реализованной экологической ниши видов представляется на ординационной диаграмме в осях первых двух главных компонент (PCA) многомерной совокупности наиболее значимых переменных среды обитания. При этом весь морской регион, где выполнялся мониторинг встречаемости изучаемого вида и условий окружающей среды, локализованный по участкам («квадратам»), привязывался к сетке географических координат.

Плотность популяции северюги на участках преобразовывали в бинарный формат,

то есть при численности выловленных рыб больше 0 ей присваивалось значение 1, и 0 в противном случае. В результате этого модели переменных, определяющие реализованную экологическую нишу во времени и в пространстве, не зависели от нестационарных флуктуаций скоплений рыб и их численностей 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; Di 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) мониторинга в отдельности. Оценка перекрытия ниш проводилась на основе метода, описанного в ряде работ [Broennimann et al., 2012; Petrosyan et al., 2019, 2020] с использованием индекса Schoener's D [Warren et al., 2008]. Индекс D определялся в экологическом пространстве окружающей среды, ограниченном двумя осями главных компонент. Этот индекс отражает меру совмещения двух ниш в заданном пространстве и колеблется между 0 (отсутствие перекрытия) и 1 (полное перекрытие). Тест на сходство ниш определяет, является ли ниша, занимаемая видом в экспериментально установленной области распространения вида в конкретный год, более похожей на занимаемую нишу в другой год по сравнению со случайным распределением. Когда ниши вида в разные годы в многомерном экологическом пространстве перекрывались, тогда для анализа рассматривались три категории: (1) стабильные области, в которых вид встречается в разные годы, (2) незаполненные области, в которых вид встречался только в начальном периоде мониторинга, и (3) новые области, в которой вид встречается в другие годы мониторинга. Индексы, количественно определяющие эти три категории в пакете EcoSpat [Di Cola et al., 2017], оцениваются следующим образом. Индекс стабильности – это доля ниши у вида в последующие годы наблюдений, которая пересекается с

нишей в начальный момент времени. Индекс незаполнения – это доля ниши вида в начальный момент, которая отсутствует в последующие годы мониторинга. Индекс расширения – это доля ниши вида, которая отсутствует в начальный момент времени, но присутствует в последующий сравниваемый год мониторинга. Поскольку эти индексы оцениваются в пространстве важнейших переменных, определяющих характер распределения вида, поэтому индекс расширения можно рассматривать как изменения ниш, например, вызванные биотическими взаимодействиями с кормовыми видами, хотя внутрипопуляционная конкуренция вида и сокращения численности также могут внести свой вклад.

Все оценки проводились в среде RStudio v. 1.4.1106 с использованием базовых, специальных R-пакетов (Ecospat, ENMTools) и дополнительных функций, созданных нами для оценки пригодности моделей.

Результаты

Анализ параметров среды. Результаты сравнительного анализа абиотических факторов среды – температуры и солёности в западном (W) и восточном (E) районах обследованной северной части Каспийского моря представлены в рисунке 2. По температуре воды (T) существенное различие между восточными и западными районами выявлено только в 2002 г. E: $T=26.6\text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 0.32)$; W: $T=27.9\text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 0.51)$ (рис. 2). В остальные годы мониторинга температура изменялась в диапазоне от 25.9 до 27.04 $^{\circ}\text{C}$, и не различалась в разных частях ареала. Однако при сравнении всего периода мониторинга за исключением 2002 г. средняя температура в восточном районе значимо больше, чем в западном (E: $T=25.5\pm 0.21\text{ }^{\circ}\text{C}$; W: $T=24.9\pm 0.24\text{ }^{\circ}\text{C}$; $F=3.75$, $P=0.05$). В отличие от температуры солёность более изменчива в разные годы мониторинга. Значимое различие солёности (S) выявлено между западным и восточным районами за два года 1992 (E: $S=6.8\% (\pm 0.5)$; W: $S=2.8\% (\pm 0.4)$) и 2003 (E: $S=5.8\% (\pm 0.4)$; W: $S=8.4\% (\pm 0.6)$) гг. (рис. 2). Сравнение за весь период мониторинга показывает, что солёность в восточном районе (E: $S=5.82\% (\pm 0.4)$) не значительно выше ($F=2.6$, $P=0.1$), чем в запад-

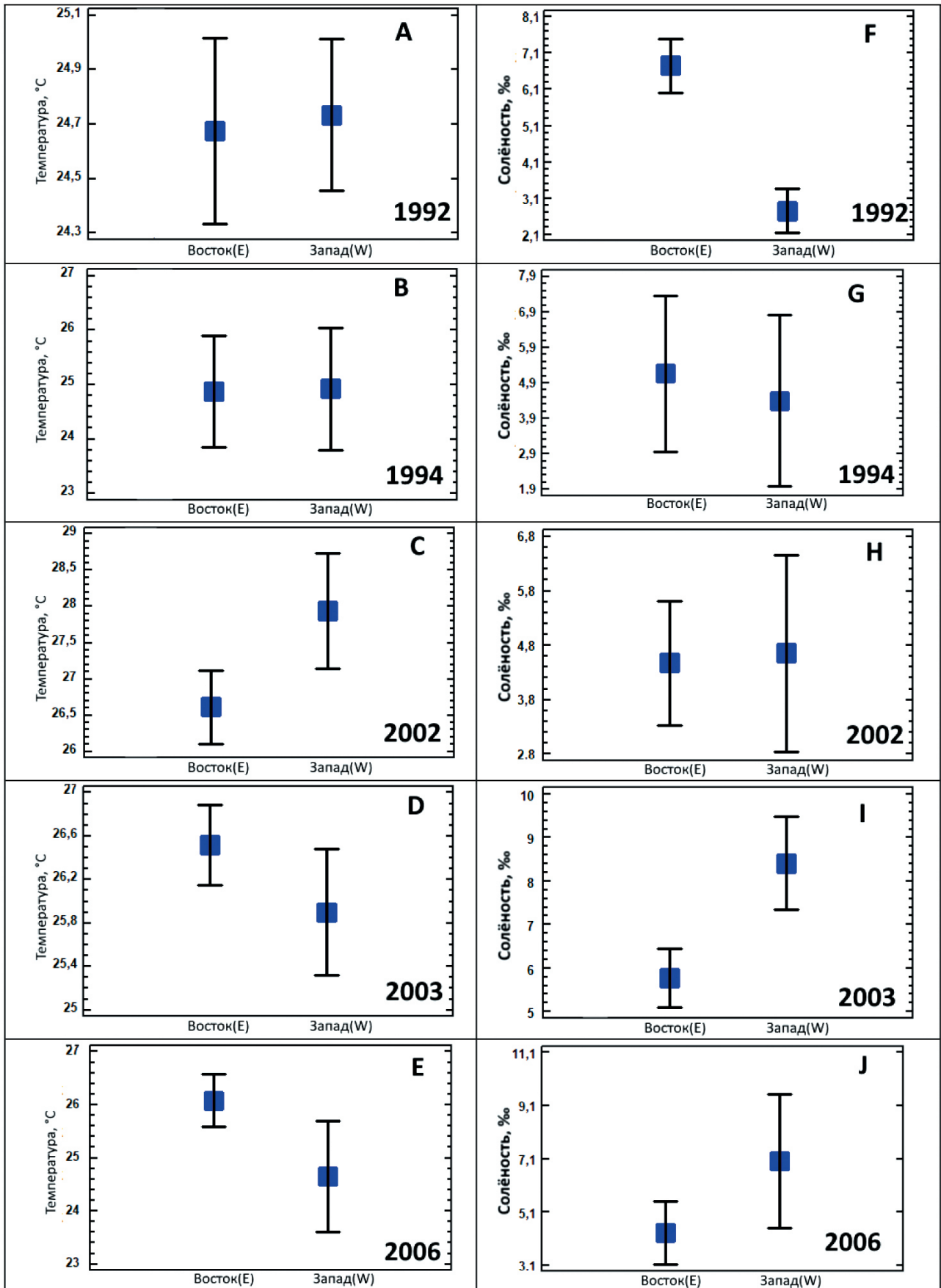


Рис. 2. Средние значения параметров среды в местообитаниях северюги в восточном и западном районах северной части Каспийского моря (A: $t=0.18$, $P=0.84$; B: $t=0.07$, $P=0.95$; C: $t=3.4$, $P=0.02$; D: $t=2.1$, $P=0.11$; E: $t=1.98$, $P=0.08$; F: $t=6.18$, $P<<0.01$; G: $t=0.46$, $P=0.66$; H: $t=0.05$, $P=0.96$; I: $t=3.81$, $P=0.01$; J: $t=1.54$, $P=0.16$).

ном ($W: S=4.2\% (\pm 0.5)$). Из сравнительного анализа следует, что севрюга обитает в восточном районе северной части Каспийского моря в более тёплых и солёных водах, чем в западном.

Сравнительный анализ пространственного распределения кормовых ресурсов. Доля участков, на которых присутствовали ракообразные (Crustacea) значительно больше, чем доля участков, где были чужеродные виды (*H. diversicolor*; *A. ovata*) за все годы мониторинга (рис. 3). Из рисунка видно, что в восточном районе доля участков, на которых присутствовали ракообразные, не значительно больше, чем в западном. В отдельные годы (1994, 2006) в восточном районе ракообразные присутствовали на всех участках. В остальные годы ракообразные присутствовали на участках в восточном районе не значительно больше, чем в западном (процент присутствия обозначен как $P_{\text{рак}}$): 1992 – E: $P_{\text{рак}} = 96\%$, W: $P_{\text{рак}} = 77\%$; 2002 – E: $P_{\text{рак}} = 78\%$, W: $P_{\text{рак}} = 66\%$; 2003 – E: $P_{\text{рак}} = 86\%$, W: $P_{\text{рак}} = 65\%$ (рис. 3).

Доля участков (в процентах $P_{\text{див}}$), на которых был зарегистрирован чужеродный вид *H. diversicolor* в разные годы мониторинга в целом значительно меньше, чем участков, где присутствовали ракообразные, и характеризуется следующими величинами: 1992 – E: $P_{\text{див}} = 48\%$, W: $P_{\text{див}} = 60\%$; 1994 – E: $P_{\text{див}} = 45\%$, W: $P_{\text{див}} = 43\%$; 2002 – E: $P_{\text{див}} = 41\%$, W: $P_{\text{див}} = 60\%$; 2003 – E: $P_{\text{див}} = 67\%$, W: $P_{\text{див}} = 72\%$; 2006 – E: $P_{\text{див}} = 78\%$, W: $P_{\text{див}} = 68\%$ (рис. 3). Меньше всего было участков мониторинга, где присутствовал чужеродный вид *A. ovata*. Доля этих участков (в процентах $P_{\text{ова}}$) варьирует в диапазоне от $P_{\text{ова}} = 4\%$ до $P_{\text{ова}} = 33\%$. Проведённый сравнительный анализ показал, что частота встречаемости *A. ovata* меньше, чем ракообразных и полихет, уровень значимости ($P \leq 0.05$) (рис. 3) и гипотеза не отклоняется на основе множественного теста с помощью метода Тьюки.

Выбор важнейших предикторов для построения экологической ниши. Проведённый нами анализ по выбору наиболее важных переменных с использованием методов ординации показал, что для построения пространственного распределения севрюги

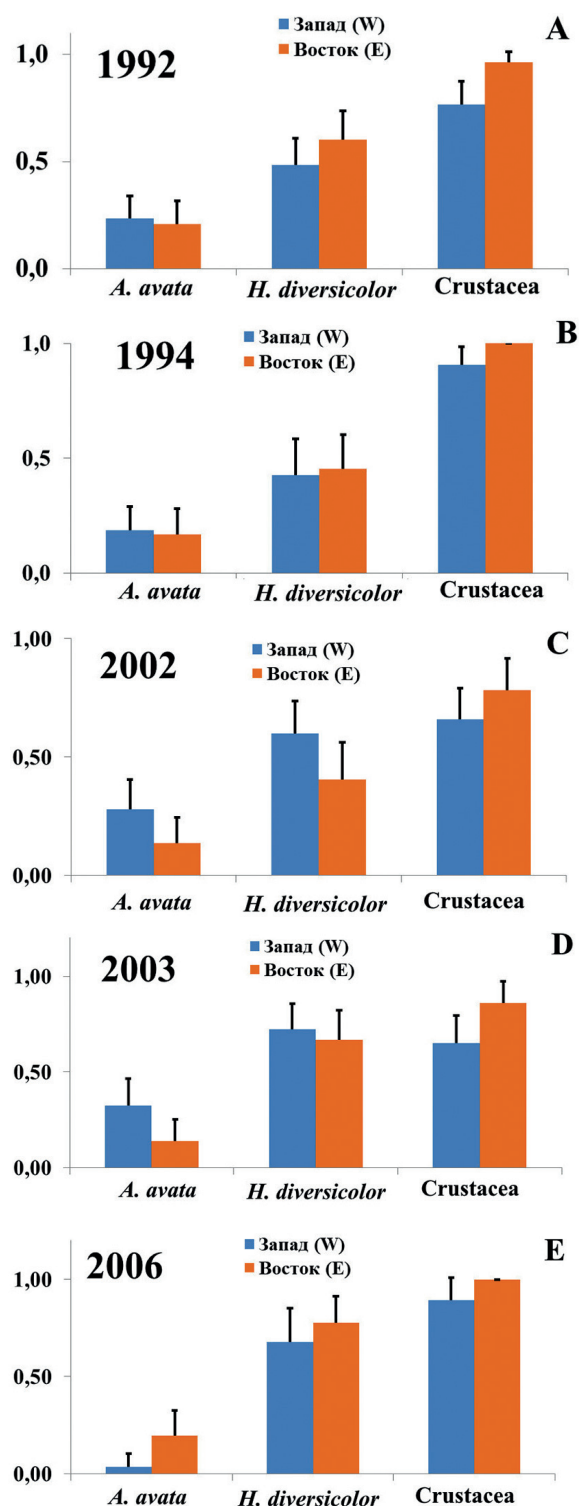


Рис. 3. Доли участков с 95% доверительным интервалом Вальда, на которых зарегистрированы кормовые ресурсы севрюги видов-вселенцев полихеты *Hediste diversicolor*, моллюска *Abra ovata* и ракообразные в восточном и западном районах Северного Каспия. Множественное сравнение было выполнено с использованием критерия Хи-квадрат (A: E – $\chi^2 = 62.5$, $P \ll 0.001$; W – $\chi^2 = 34.18$, $P \ll 0.01$; B: E – $\chi^2 = 60.6$, $P \ll 0.001$; W – $\chi^2 = 58.4$, $P \ll 0.01$; C: E – $\chi^2 = 31.8$, $P \ll 0.001$; W – $\chi^2 = 16.7$, $P \ll 0.01$; D: E – $\chi^2 = 40.7$, $P \ll 0.001$; W – $\chi^2 = 15.6$, $P \ll 0.01$; E: E – $\chi^2 = 55.3$, $P \ll 0.001$; W – $\chi^2 = 44.8$, $P \ll 0.01$) и Тьюки Post hoc тестов.



Рис. 4. Корреляционный круг при использовании трёх факторов для построения модели PCA.

могут быть использованы три переменных – температура, солёность, биомасса ракообразных (рис. 4). Из рис. 4 следует, что дисперсия относительно двух осей главных компонент (ГК) при проецировании на плоскость объясняет 85.56% общей вариации данных. При этом ось X ГК положительно коррелирует с фактором солёности воды и отрицательно – с температурой, а ось Y положительно связана с биомассой ракообразных. Вклад остальных переменных составляет менее 15%. Из этого можно сделать вывод о том, что эти три переменные могут быть использованы для построения модели экологических ниш с помощью метода PCA (ГК).

Модели экологических ниш вида в плоскости главных компонент. На рис. 5 представлены изменения реализованной экологической ниши (РЭН) севрюги во времени в северной части Каспийского моря. Данные для РЭН 1994, 2002, 2003 и 2006 гг. в отдельности сравниваются с РЭН в 1992 г. Красные

линии указывают области доступной среды севрюги в 1992 г., чёрные линии в другие годы в период 1994–2006 гг. Из рисунка видно, что в разные годы площади областей её обитания в значительной степени зависят от диапазона изменчивости двух факторов: солёности и наличия кормовых ресурсов (ракообразных). Например, в 1992 г. было выявлено существенное различие солёности в западном и восточном районах в узком диапазоне изменения этого параметра (рис. 2F). Присутствие ракообразных в 1992 г. на участках мониторинга в восточной и западной частях ареала составляло 96 и 77%, соответственно (рис. 3А). В 1994 г. различие солёности между районами не выявлено, однако диапазон изменения солёности значительно шире по сравнению с 1992 г. (рис. 2F и 2G). Присутствие ракообразных в 1994 г. на участках мониторинга в восточной и западной частях ареала составляло 100 и 91%, соответственно (рис. 3В). Совместное влияние этих двух факторов приводит к расширению РЭН в 1994 г. вдоль осей X и Y, то есть из рисунков 5А и 5В следует, что РЭН в 1994 г. сдвинулась в обе стороны по оси X (солёности) и оси Y (ракообразные) в сторону незначительного увеличения. Несмотря на это сходство РЭН в 1992 и 1994 гг. составляет $D=0.549$ и $I=0.767$, статистическая значимость их различия не существенна $P=0.05$ (для D) и $P=0.01$ (для I) (Таблица). В целом РЭН в 1992 и 1994 гг. перекрываются на 96%, расширение составляет – 4%, а 2% ниши севрюгой не использовалось в 1994 г. по сравнению с 1992 г. Аналогичным способом можно интерпретировать изменения РЭН в разные годы мониторинга в зависимости от уровня изменчивости ведущих факторов.

Таблица. Сравнение экологических ниш (сходства, перекрывания, расширения) севрюги в разные годы мониторинга в северном Каспии

Годы сравнения ниш	Индекс сходства D (значимость P)	Расширение E	Перекрывание S	Не использование U
1992–1994	0.549 (0.05)	0.04	0.96	0.02
1992–2002	0.151 (0.09)	0.0	1.0	0.44
1992–2003	0.453 (0.05)	0.0	1.0	0.19
1992–2006	0.219 (0.05)	0.0	1.0	0.37

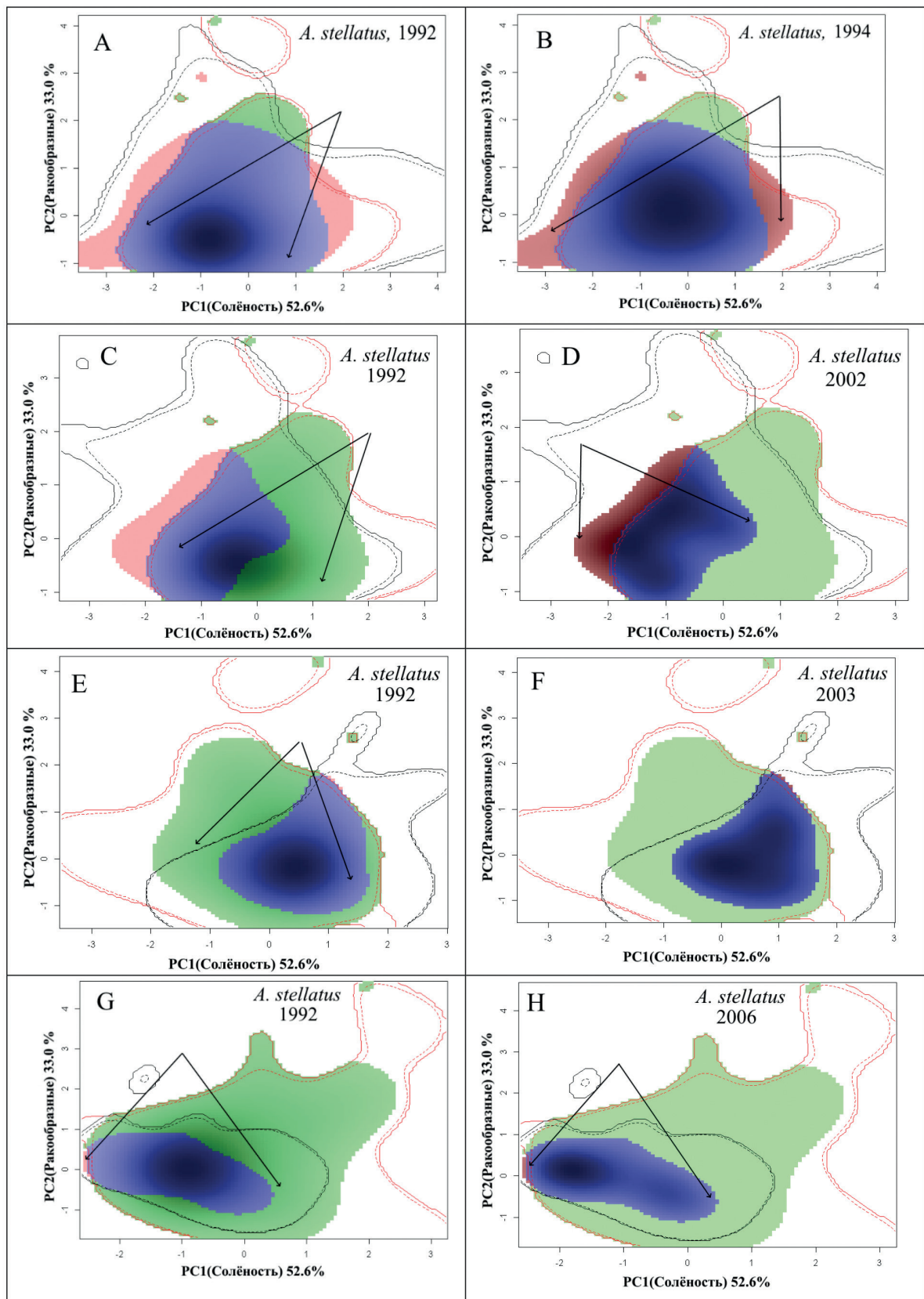


Рис. 5. Графическое представление перекрытия ниш северюги в начале мониторинга (1992 г.) и в другие годы (1994, 2002, 2003, 2006) на основе учётных данных в северной части Каспийского моря, где S (сиреневый цвет) – зона стабильности, Е (розовый цвет) – зона расширения, U (зелёный цвет) – зона «неиспользования». Стрелки указывают области экологической ниши (на рисунке затемнённые), занимаемой видом в 1992 г. и другие годы мониторинга. Сплошные и пунктирные линии показывают, соответственно, 100% и 90% области доступной среды в 1992 г. (красные линии) и другие годы (чёрные линии), соответственно. Интенсивность цвета заливки зависит от плотности скоплений северюги – большей плотности соответствует более интенсивный (тёмный) цвет.

Оценки, приведённые в таблице, показывают, что в целом происходит сужение экологической ниши севрюги в западном и восточном районах северной части Каспийского моря. Причём мера перекрытия за исключением 1994 г. составляет 100%, расширение 0% и неиспользование варьирует в диапазоне от 19 до 40%. Различия РЭН выявлено только между 1992 и 2002 гг., которое подтверждается тестом на сходство с помощью индекса D – Шонерса ($P=0.09$).

Из приведённого анализа следует, что среди пяти изученных факторов существуют лишь два (солёность воды и биомасса ракообразных), которые могут быть использованы для описания динамических изменений РЭН во времени. Полученные модели позволяют утверждать, что распределение севрюги больше коррелирует с обилием ракообразных, которые в большей степени присутствуют в местах обитания вида.

Обсуждение

Проведённый анализ биотических и абиотических факторов среды показал, что пространственное распределение севрюги в значительной степени зависит от двух факторов – биотического и абиотического. Несмотря на существующее в литературе представление о том, что чужеродные виды играют большую роль в питании рыб [Беляев, 1952; Бирштейн, 1952; Карпевич, Осадчих, 1952; Яблонская, 1952; Виноградов, 1955; Осадчих, 1963, 1965; Романова, 1963; Яблонская, Осадчих, 1973; Осадчих и др., 1989; Татаринцева, Малиновская и др., 2000; Степанова, Стритинская, 2001; Малиновская, 2003, 2007; Молодцова, Полянинова, 2004; Сокольский и др., 2005], наши результаты, основанные на данных комплексного исследования, проведённого в 1992–2006 гг. не полностью его подтвердили. В целом, по-видимому, *A. ovata* и *H. diversicolor* играют определённую роль в питании севрюги при условии их равномерного распределения с высокой плотностью. Однако наши данные показали, что *A. ovata* и *H. diversicolor* неравномерно распределены и отмечены на 4–33% и 41–72% участков, соответственно. В отличие от них ракообразные распределены равномерно, и они отмечены

на 72–95% участков мониторинга. Причём в отдельные годы они присутствовали на всех участках мониторинга. Кроме этого, важно отметить, что средняя биомасса ракообразных на участках в 1992–2006 гг. также значительно больше, чем *A. ovata* и *H. diversicolor* (среднегодовая биомасса ракообразных на участках за все годы мониторинга составляла $2.74 \text{ г/м}^2 (\pm 0.2)$, *A. ovata* – $2.06 \pm 0.5 \text{ г/м}^2$ и *H. diversicolor* – $2.53 \pm 0.2 \text{ г/м}^2$). Это согласуется с известным положением о том, что виды рыб с широким спектром питания питаются наиболее распространёнными и обильными видами корма [Никольский, 1974].

Важно отметить, что многощетинковый червь *H. diversicolor*, второй кормовой ресурс по обилию и пространственному распределению, предпочтение отдаёт мягким грунтам и является детритофагом, выдерживает неблагоприятный кислородный режим придонного слоя воды. Различия в распространении и количественном развитии полихеты *H. diversicolor* на участках в западном и восточном районах северной части Каспийского моря в значительной степени связано с гидрологическими, гидрофизическими и гидрохимическими условиям [Леонов, 2000], что подтверждается и нашими данными (рис. 3). Анализ литературных данных показал, что в 1992–2006 гг. наблюдалось значительное падение биомассы *H. diversicolor* в северной части Каспийского моря [Малиновская, Зинченко, 2010]. Известно, что средняя биомасса этого червя в 1978–1992 гг. в восточных и западных районах составляла 4.6 и 3.4 г/м², соответственно. Переключение севрюги на питание ракообразными связано также с конкурентными отношениями с другими видами рыб. Литературные данные указывают, что в отдельные годы выявлено питание *H. diversicolor* многими рыбами – бентофагами, особенно осетровыми (до 80% состава пищи), лещом (*Abramis brama* L.) (до 10%), бычками (до 12%) [Научные основы..., 1998; Стыгар, Мутьшева, 2000]. Наряду с полихетой *H. diversicolor*, другим видом кормовых ресурсов севрюги является моллюск *A. ovata*. Интенсивное распространение этого моллюска, так же как и *H. diversicolor*, происходило в 1978–1982 гг. [Малиновская, Зинченко 2010]. В пе-

риод наибольшего пространственного распределения *A. ovata* частота встречаемости вида в северной части Каспийского моря достигала 84%. В эти годы среднемноголетняя биомасса моллюска составляла 17.3 г/м². Максимальная биомасса моллюска наблюдалась в 1978 г. и составляла 33.2 г/м². В период мониторинга в 1992–2006 гг. частота встречаемости снижалась до 4–33%. По данным наших исследований, в 1992–2006 гг. среднегодовая биомасса моллюска в северной части Каспийского моря составляла 2.06 г/м². Существует мнение о том, что одной из основных причин сокращения пространственного распространения и биомассы моллюска *A. ovata* является активное расселение гребневика *Mnemiopsis leidyi* в водах Каспийского моря [Самые опасные..., 2018], который попал сюда в 1999 г. Резкое уменьшение популяций рыб сначала килек (*Clupeonella delicatula* (Nordmann, 1840), *C. engrauliformes* (Borodin), *C. grimmi* Kessl.), а потом и осетровых, были отмечены во всех прикаспийских государствах [Самые опасные..., 2018]. Именно с жизнедеятельностью гребневика учёные связывают массовую гибель каспийских килек летом 2001 г. Массовую гибель килек специалисты связывают с отсутствием кормовых ресурсов [Самые опасные..., 2018, с. 240]. Снижение численности килек привело к снижению численности тюленя (*Pusa caspica* Gmelin, 1788) и осетровых рыб [Шиганова и др., 2001; Shiganova et al., 2004; Самые опасные..., 2018; Сафаралиев и др., 2019].

Снижение численности севрюги в период мониторинга обусловлено не только описанными изменениями условий обитания, но и в значительно большей степени нарушением воспроизводства и переловом. До введения запрета специализированного промысла севрюги в 2000 г. нелегальный вылов этого вида в северной части Каспийского моря превышал официальный в 18–20 раз [Бобырев и др., 2009]. Вследствие этого за 1991–2016 гг. численность производителей, заходящих в р. Волга на нерест, сократилась в 135.3 раза. Величина нелегального вылова севрюги в северной части Каспийского моря в период наших наблюдений варьировала от 8211 т в 1992 г. до 1223 т в 2006 г. Снижение числен-

ности севрюги сопровождалось и сокращением её ареала [Сафаралиев и др., 2019]. Это же характерно для белуги (*Huso huso* L.) и русского осетра (*Acipenser gueldenstardtii* Brandt) [Ходоревская и др., 2007].

Осуществлённый нами анализ литературных и собственных данных показывает, что северная часть Каспийского моря характеризуется определённой динамикой развития азово-черноморских вселенцев, включающей период подъёма (1988–1992 гг.) и спада их количественного развития в 1992–2006 гг.

Из проведённого анализа можно заключить, что резкие колебания биомассы и распределения донных беспозвоночных, в частности, чужеродных видов *A. ovata* и *H. diversicolor*, связаны с комплексом факторов, среди которых можно отметить изменение гидрологического режима, солёности северной части Каспийского моря, антропогенное загрязнение и эвтрофирование вод, а также вселение инвазионного вида гребневика *M. leidyi*. Совместное влияние этих факторов стало основной причиной изменения сложившейся трофической структуры биоценозов моря в 1992–2006 гг.

Потенциальная эффективность предложенного метода построения экологической ниши вида заключается в том, что она позволяет строить графическую схему реализованных ниш в плоскости главных компонент и проводить сравнительный анализ с оценкой их перекрытия, сходства и сдвига (изменения) во времени. Построенные модели РЭН показали, что в период мониторинга в 1992–2006 гг. произошло сужение ниши. Выделение ракообразных в качестве важнейшего предикторного переменного 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 (*A. ovata* и *H. diversicolor*). Важно отметить, что предложенный нами методический подход в дальнейшем может быть использован для индикации изменения экологической ниши севрюги при наличии новых данных, а также для сравнительного анализа с другими видами осетровых.

Финансирование работы

Анализ литературных источников и написание статьи выполнены в рамках государственного задания ИПЭЭ РАН «Экология и биоразнообразии водных сообществ», тема № АААА-А18-118042490059-5. Статистический анализ, интерпретация полученных результатов, подготовка рисунков и основы статьи выполнены в рамках проекта Российского научного фонда (РНФ) № 21-14-00123.

Благодарности

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

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Бабушкин Н.Я. Биология и промысел каспийской белуги // Тр. Всесоюзного н.-и. ин-та морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО). 1964. Т. 52. Сб. 1. С. 183–259.
- Бабушкин Н.Я., Борзенко М.П. Осетровые рыбы Каспия. М.: Пищепромиздат, 1951. С. 67.
- Беляев Г.М. Биология *Nereis succinea* в Северном Каспии // Акклиматизация нереис в Каспийском море. М.: МОИП, 1952. Вып. 33. С. 243–284.
- Бирштейн Я.А. Питание бентосоядных рыб Каспия (кроме осетровых) в 1948–1949 гг. и использование ими *Nereis succinea* // Акклиматизация нереис в Каспийском море. М.: МОИП, 1952. Вып. 33. С. 115–144.
- Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А., Шатуновский М.И. Биотическое сообщество Северного Каспия: проблемы управления биологическими ресурсами // Успехи современной биологии, 2009. Т. 129. № 6. С. 598–609.
- Борзенко М.П. Каспийская севрюга (систематика, биология и промысел) // Изв. Азерб. научно-исслед. рыбохоз. станции. 1942. Вып. 7. С. 24–44.
- Борзенко М.П. Современное состояние и прогноз изменений запасов севрюги в Каспийском море при зарегулированном стоке. // Труды ВНИРО. 1964. Т. 52. С. 259–286.
- Борисов П.Г. Из истории научно-промысловых ихтиологических исследований на морских и пресных водоёмах СССР. М.: Высшая школа, 1939. 197 с.
- Виноградов Л.Г. О месте *Nereis succinea* в бентосе Северного Каспия // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 1955. Т. 60, вып. 6. С. 63–76.
- Державин А.Н. Воспроизводство запасов осетровых рыб. Баку: Изд-во АН Азерб. ССР, 1947. С. 248.
- Захаров С.С. Современное состояние численности осетровых в Северном Каспии. // Тр. ВНИРО. Т. 108. «Биологическая продуктивность Каспийского моря». М.: Пищевая промышленность, 1975. С. 99–108.
- Казанчеев Е.Н. О распределении осетровых рыб в промысловой зоне Северного Каспия в связи с запрещением их морского лова // Тр. Касп. фил. ВНИРО. 1965. Т. 20. С. 53–60.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность, 1975. 432 с.
- Карпевич А.Ф., Осадчих В.Ф. Влияние солёности, газового режима воды и характера грунта на *Nereis succinea* // Акклиматизация нереис в Каспийском море. М.: МОИП, 1952. Вып. 33. С. 352–365.
- Каспийское море. Ихтиофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука, 1989. 289 с.
- Каспийское море. Фауна и биологическая продуктивность. М.: Наука, 1985. 275 с.
- 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 бассейне. // Тр. ВНИРО. 1964. Т. 52. Сб. 1. С. 59–86.
- Легеза М.И. Закономерности распределения осетровых рыб в Каспийском море // Тезисы докладов отчётной сессии ЦНИОРХ. Астрахань: Типогр. «Волга», 1966. С. 47–49.
- Легеза М.И. Закономерности распределения и формирование численности осетровых в Каспийском море: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Баку: Калининградский технический ин-т рыбн. пром. и хоз-ва, 1969. С. 34.
- Легеза М.И. Количественное распределение осетровых (сем. Acipenseridae) в Каспийском море. // Тр. ЦНИОРХ. М.: Пищевая промышленность, 1970. Т. 2. С. 57–63.
- Легеза М.И. Распределение осетровых рыб в Каспии // Вопросы ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 6 (83). С. 1008–1015.
- Леонов А.В. Математическое моделирование сезонной динамики концентрации соединений биогенных элементов и биопродуктивности вод Северной части Каспийского моря // Касп. плавучий ун-т. Науч. бюлл. Астрахань: КаспНИРХ, 2000. № 1. С. 71–80.
- Малиновская Л.В. Развитие средиземноморских вселенцев *Abra ovata* и *Mytilaster lineatus* в Северном Каспии в современный период // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной

- смертности фауны. Тез. докл. междунар. конф. Ростов-на-Дону, 2003. С. 106.
- Малиновская Л.В. Зообентос Северного Каспия в период подъёма уровня моря // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. 20 с.
- Малиновская Л.В., Зинченко Т.Д. Многолетняя динамика биомассы вселенцев *Hediste diversicolor* Müller и *Abra ovata* (Philippi) в Северном Каспии // Российский журнал биологических инвазий. № 4. 2010. С. 32–44.
- Мирзоев М. Белуга *Huso huso* // Бюллетень Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции. Баку, 1932. № 5–6.
- 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.
- Научные основы устойчивого рыболовства и распределения промысловых объектов Каспийского моря / Под ред. В.Н. Беляевой, В.П. Иванова, В.К. Зиланова. М.: Изд-во ВНИРО, 1998. 167 с.
- Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974. 367 с.
- Осадчих В.Ф. Роль вселенцев в бентосе Северного Каспия // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 7. С. 900–1004.
- Осадчих В.Ф. Моллюск *Syndesmya ovata* (Philippi) в Северном Каспии // Тр. КаспНИРО. 1965. Т. 21. С. 35–46.
- Осадчих В.Ф., Ардабьева А.Г., Белова Л.Н., Елизаренко М.М., Курашова Е.К., Малиновская Л.В., Попова М.К., Степанова Т.Г., Тиненкова Д.Х., Татаринцева Т.А. Особенности развития и использования кормовой базы рыбами в условиях повышения уровня Каспийского моря // Комплексные рыбохозяйственные исследования на Каспии. М.: Изд-во ВНИРО, 1989. С. 119–137.
- Павлов А.В., Захаров С.С. Распределение, качественный состав и численность осетровых в Северном Каспии в 1967 г. // Тр. ЦНИОРХ. М.: Пищевая промышленность, 1971. Т. 3. С. 235–268.
- Пальгуй В.А. Состояние и причины сокращения запасов каспийских осетровых по материалам 1983–1991 гг. // Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань: Волга, 1992. С. 292–297.
- Пироговский М.И. Экология молодой белуги в морской период жизни // Тр. ВНИРО. 1974. Т. 102. С. 45–55.
- Пискунов И.А. Распределение осетровых в Каспийском море // Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последнее десятилетие. М.: Наука, 1965. С. 213–233.
- Романова Н.Н. Способы питания и пищевые группировки донных беспозвоночных Северного Каспия // Тр. ВГБО АН СССР. 1963. Т. 13. С. 146–177.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Отв. ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Сафаралиев И.А., Рубан Г.И., Булгакова Т.И. Каспийская севрюга: распределение, оценка запаса и сценарии восстановления волжской популяции. М.: ВНИРО, 2019. 154 с.
- Соколова Н.Ю. Питание осетровых рыб в Северном Каспии после вселения *Nereis succinea* // Сб. работ по акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море. М.: Изд-во МОИП, 1952. С. 44–56.
- Сокольский А.Ф., Елизаренко М.М., Кравченко Е.В., Козарева 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.
- Степанова Т.Г., Стритинская Т.В. Состояние запасов бычковых рыб (сем. Gobiidae) в Северном Каспии // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2000 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2001. С. 129–138.
- Стыгар В.М., Мутышева Г.К. Зообентос восточной части Северного Каспия в зоне предполагаемой разработки месторождений углеводородного сырья в период стабилизации уровня моря // Морские гидроб. исследования: Сб. науч. трудов. М.: ВНИРО, 2000. С. 111–126.
- Таравердиева М.И. Роль акклиматизированных организмов в питании осетровых // Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука, 1965. С. 234–256.
- Татаринцева Т.А., Малиновская Л.В. и др. Средиземноморские вселенцы в планктоне и донной фауне Каспийского моря // Сб.: Виды-вселенцы в Европейских морях России. Апатиты, 2000. С. 169–184.
- Ходоревская Р.П. Состояние запасов осетровых в Каспийском бассейне // Осетровое хозяйство водоёмов СССР. Волгоград: Типогр. «Волгоградская правда», 1984. С. 373–376.
- Ходоревская Р.П., Красиков Е.В. Современное состояние запасов осетровых в Каспийском море // Каспий – настоящее и будущее. Тезисы междунар. конф. Астрахань: Изд-во ИТА Интерпрес, 1995. С. 223–225.
- Ходоревская Р.П., Романов А.А. Изменение распределения и численности осетровых в Каспийском море // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития. М.: ВНИРО, 2006. С. 12–15.
- Ходоревская Р.П., Рубан Г.И., Павлов Д.С. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 241 с.
- Шиганова Т.А., Камакин А.М., Жукова О.П., Ушивцев В.Б., Дулимов А.Б., Мусаева Э.И. Вселенец в Каспийское море – гребневик *Mnemiopsis* и первые результаты его воздействия на пелагическую экосистему // Океанология. 2001. Т. 41. № 4. С. 542–549.
- Яблонская Е.А. Питание *Nereis succinea* в Каспийском море // Акклиматизация нереис в Каспийском море. М.: МОИП, 1952. Вып. 33. С. 285–351.
- Яблонская Е.А., Осадчих В.Ф. Изменение кормовой базы бентосоядных рыб Северного Каспия // Тр. ВНИРО, 1973. Т. 80. С. 48–73.
- 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. 21: 481–497.
- 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. 40: 1–014.
- Petitpierre B., Kueffer C., Broennimann O., Randin C., Daehler C., Guisan A. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders // *Science*. 2012. 335: 1344–1348.
- 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., 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 (8). 1329. <https://doi.org/10.3390/math8081329>
- Shiganova T.A., Dumont H., Sokolsky A.F., Kamakin A.M., Tinenkova D., Kurasheva E.K. Population dynamics of *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea, and effects on the Caspian ecosystem // *Aquatic Invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas, Nato Science Series: IV: Earth and Environmental Sciences / Ed. by Dumont H.T., Shiganova T.A., Niermann U.* 2004. P.71–111.
- Vlasenko A.D., Pavlov A.V., Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. *Acipenser gueldenstaedti* Brandt, 1833 // *The Freshwater Fishes of Europe*. Vol. 1. Part 2. Wiesbaden: AULA-Verlag, 1989a. P. 294–344.
- Vlasenko A.D., Pavlov A.V., Vasil'ev V.P. *Acipenser persicus* Borodin, 1897 // *The Freshwater Fishes of Europe*. Vol. 1. Part 2. Wiesbaden: AULA-Verlag, 1989b. P. 345–366.
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution // *Evolution*. 2008. 62: 2868–2883.
- Zar J.H. *Biostatistical Analysis*. New Jersey: Prentice Hall, 2010. 944 p.

MODELING THE DYNAMICS OF THE ECOLOGICAL NICHE OF STARRED STURGEON (*ACIPENSER STELLATUS* PALLAS, 1771) IN THE NORTHERN PART OF THE CASPIAN SEA BASED ON SUMMER LONG-TERM MONITORING DATA (1992-2006)

©2022 Ruban G.I.^{a, *}, Safaraliyev I.A.^b, Osipov F.A.^a, Dergunova N.N.^a, 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

*e-mail: georgii-ruban@mail.ru

Models of ecological niches of stellate sturgeon (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) in the northern part of the Caspian Sea based on long-term monitoring data (1992–2006) are presented. The analysis of the results of the study of the long-term patterns of the spatial distribution of alien species of polychaete *Hediste diversicolor*, mollusc *Abra ovata* and crustaceans are reported. Estimates of the effect of abiotic and biotic factors on the formation of ecological niches of the stellate sturgeon in the eastern and western regions of the northern part of the Caspian Sea are presented. Graphical schemes of the spatial distribution of stellate sturgeon in different years of monitoring in the plane of two main components (PCA) are given. It is shown that the salinity of water and the density of crustaceans are the leading factors for constructing models of ecological niches.

Key words: stellate sturgeon, *Hediste diversicolor*, *Abra ovata*, crustaceans, long-term changes, spatial distribution.