

### **Издатель**

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»  
Российская Федерация, г.Петрозаводск, пр.Ленина,33

Научный электронный журнал

# **ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ**

<http://ecopri.ru>

## **№ 3 (49). Сентябрь, 2023**

### **Главный редактор**

А. В. Коросов

### **Редакционный совет**

В. Н. Большаков  
А. В. Воронин  
Э. В. Ивантер  
Н. Н. Немова  
Г. С. Розенберг  
А. Ф. Титов  
Г. С. Антипина  
В. В. Вапиров  
А. М. Макаров

### **Редакционная коллегия**

Т. О. Волкова  
Е. П. Иешко  
В. А. Илюха  
Н. М. Калинкина  
J. P. Kurhinen  
А. Ю. Мейгал  
J. B. Jakovlev  
B. Krasnov  
A. Gugotek  
В. К. Шитиков  
В. Н. Якимов

### **Службы поддержки**

А. Г. Марахтанов  
Е. В. Голубев  
С. Л. Смирнова  
Н. Д. Чернышева  
М. Л. Киреева

**ISSN 2304-6465**

### **Адрес редакции**

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: [ecopri@psu.karelia.ru](mailto:ecopri@psu.karelia.ru)

<http://ecopri.ru>





УДК УДК 574.587

# ВЕРОЯТНОСТНАЯ ОЦЕНКА ВИДОВОГО СОСТАВА БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ БАЙЕСОВСКИХ МОДЕЛЕЙ

**ШИТИКОВ**  
Владимир Кириллович

*доктор биологических наук, Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, [stok1946@gmail.com](mailto:stok1946@gmail.com)*

**ЗИНЧЕНКО**  
Татьяна Дмитриевна

*доктор биологических наук, Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, [zinchenko.tdz@yandex.ru](mailto:zinchenko.tdz@yandex.ru)*

**Ключевые слова:**  
равнинные реки  
макрозообентос  
экология метасообществ  
темное разнообразие  
свойства видов  
байесовская модель  
алгоритмы классификации

**Аннотация:** Рассматриваются результаты использования унифицированной байесовской модели для оценки компонентов видового разнообразия на примере донных сообществ малых и средних равнинных рек. Построение модели осуществляли по данным о встречаемости 147 таксонов макрозообентоса на 132 участках водотоков в бассейне Средней и Нижней Волги. Были рассчитаны и интерпретируются оценки экологического сродства (affinity) к феномену «темного разнообразия», полученные двумя моделями логистической регрессии: для каждого вида по их 4 основным биологическим свойствам и каждого участка по 7 абиотическим факторам. Оценивалась также пригодность (suitability) каждого вида для каждого участка, рассчитываемая как стандартизованное отклонение частот совместно встречающихся видов от ожидаемых вероятностей согласно гипергеометрическому распределению. На основе этих модельных оценок рассчитывались унифицированные (объединенные) оценки вероятности  $P_{ij}$  обнаружить  $i$ -й вид на  $j$ -м участке. Рассматривается точность и эффективность построенной модели, а также высказываются соображения по улучшению ее качества.

© Петрозаводский государственный университет

**Рецензент:** С. В. Баканев

**Получена:** 14 августа 2023 года

**Подписана к печати:** 03 октября 2023 года

## Введение

Современная теория экологических сообществ рассматривает модели биоразнообразия через призму набора базовых процессов, лежащих в основе появления и последующего развития каждого вида в конкретном местообитании (Vellend, 2016). Эти процессы определяются не только лимитирующими факторами среды, но и совокупностью собственных функциональных и морфологических характеристик каждого вида (*traits*), которые позволяют им адапти-

роваться к меняющимся условиям биотопа и занять свое место в сообществе с учетом всего комплекса эндогенных взаимодействий (Keddy, 1992; Fujinuma, Pärtel, 2023).

Если рассматривать видовой состав одного локального местообитания (участка или станции наблюдения) как одно сообщество, то совокупность всех таких местообитаний, объединенных определенными закономерностями распределения видового состава, можно назвать метасообществом (Leibold, Mikkelsen, 2002). Матрица метасообщества

обычно состоит из участков (по строкам) и видов (по столбцам), встретившихся в изучаемом регионе, по крайней мере, один раз. Такая таблица может быть заполнена либо данными присутствия / отсутствия (1/0), либо численностью, либо проективным покрытием (например, в %). Очевидно, что эмпирическая видовая структура, основанная на натуральных фаунистических исследованиях, подобна случайному моментальному снимку состава сообщества и не вполне соответствует истинному распределению регионального биоразнообразия. Для каждого местообитания можно выделить совокупность видов, которые теоретически по своим функциональным и аутоэкологическим характеристикам могут принадлежать к рассматриваемому сообществу, но до некоторых пор не были там обнаружены. Подмножество таких видов было названо «темным» разнообразием (*dark diversity*) (Pärtel et al., 2011).

Существует целый ряд причин (Rabinowitz, 1981; Bickford et al., 2007; Klimesova, Klimes, 2007), почему некоторые виды могут отсутствовать на участках, подходящих им по совокупности абиотических или биотопических характеристик (или почему отдельные участки не могут включать все виды с подходящим набором свойств). В числе этих причин – недостаточное количество взятых проб, ошибки или тенденциозность в систематическом определении видов, их низкая способность к расселению или стрессоустойчивость и проч. И наоборот, инвазивные процессы, природно-климатические флуктуации и прочие случайные факторы могут привести к неожиданным разовым всплескам численности видов, теоретически совершенно не характерных для конкретного сообщества.

Для объективной оценки видовой структуры локального сообщества необходимо создание аналитической схемы (метрик и моделей), позволяющей проводить формальную оценку истинного разнообразия. Последовательное продвижение в этом направлении осуществляется работами проф. Тартуского университета М. Партеля с соавторами (Pärtel et al., 2011, 2013). В своей недавней статье (Carmona, Pärtel, 2021) ими была разработана методика расчета матрицы **S** экологической пригодности (*suitability*) каждого вида для каждого участка, основанная на подсчете частот совместной встречаемости видов во всем метасообществе (т. е. в матрице **B**). Уникальные значения пригод-

ности  $S_{ij}$  ( $0 \leq S_{ij} \leq 1$ ) трактуются авторами как условные вероятности соответствия вида *i* и участка *j*.

В последующей публикации (Fujinuma, Pärtel, 2023) авторы предлагают новый унифицированный подход, который заполняет некоторую смысловую диспропорцию между биологическим понятием пригодности и формально-статистическими индексами на основе частот встречаемости за счет привлечения важнейших экологических закономерностей и факторов. При этом матрица **P** условных вероятностей соответствия видов и участков формируется на основе произведения двух матриц: упомянутой выше **S** и **D**, связанной с экологическими особенностями, которые регулируются как биологическими свойствами видов, так и переменными абиотической среды, характерными для каждого участка. Байесовский подход позволил создать гибкую и сложную структуру модели для решения этой задачи.

Ранее (Головатюк и др., 2017, 2021) нами были рассмотрены особенности широтного и зонального градиентов распределения биоразнообразия видов донных сообществ равнинных рек в бассейне Средней и Нижней Волги. Цель настоящей статьи – на том же экспедиционном материале выполнить построение байесовской модели (Fujinuma, Pärtel, 2023) и оценить статистические возможности присутствия различных таксонов макрозообентоса на отдельных участках изученных водотоков. На основе анализа коэффициентов модели ставится также задача оценить эффекты влияния отдельных свойств видов и абиотических факторов на вероятности появления вида в конкретном сообществе.

## Материалы

Анализ взаимосвязи таксономического состава донных сообществ с абиотическими условиями водной среды и экологическими характеристиками отдельных видов проводился по результатам многолетних (1990–2019 гг.) исследований на территории Среднего и Нижнего Поволжья (Зинченко, 2011; Головатюк и др., 2017, 2021). Гидробиологическую съемку макрозообентоса проводили в разные месяцы вегетационного периода на 90 малых и 12 средних равнинных реках, притоках Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ, в т. ч. на 7 реках аридного региона бассейна оз. Эльтон. Средние реки были разделены на относительно однородные участки: верх-

нее, среднее, нижнее течение и устье, а каждая малая река принималась как целостный объект. Таким образом, было исследовано 132 локальных сообщества, в каждом из которых по стандартным методикам выделено до 40 видов макрозообентоса.

Всего было взято 1400 проб с идентификацией 740 видов и таксонов рангом выше вида, которые для дальнейшего статистического анализа были ограничены списком из 147 таксономических единиц, встретившихся не менее чем в 15 пробах или на 10 участках из 132. На основе данных о встречаемости этих видов формировалась исходная матрица **V** размерностью 132 × 147.

Матрицу **T** характеристик видов ограничили тремя количественными показателями (прологарифмированное значение среднего индивидуального веса, мг/экз., вычисленного по всем выполненным пробам; индекс сапробности в модификации Зелинки – Марвина; индекс экологичности донного грунта) и одной качественной переменной – тип питания, преимущественный для данного вида. Индексы сапробности для каждого вида рассчитывали по формуле:

$$Sr = (0 \cdot s_x + 1 \cdot s_o + 2 \cdot s_\beta + 3 \cdot s_\alpha + 4 \cdot s_p) / 10,$$

где  $s_x$ ,  $s_o$ ,  $s_\beta$ ,  $s_\alpha$ ,  $s_p$  – сапробные валентности для ксеносапробной, олигосапробной, β-мезасапробной, α-мезасапробной и полисапробной зон соответственно. Индекс экологичности донного грунта рассчитывался по сходной методике: все грунты относились к 6 разрядам загрязненности (от 1 – песчано-гравийные до 6 – черный ил), вычислялись валентности, пропорциональные относительному частотному распределению встречаемости каждого вида в каждом типе грунта, после чего находился обобщенный показатель. Виды по типу питания были отнесены к 4 категориям: 1 – Фитофаги-собиратели, 2 – Хищники-хвататели, 3 – Детритофаги-собиратели, 4 – Сестонофаги-фильтраторы. Размерность матрицы **T** – 147 × 4, однако при построении модели каждая градация типа питания рассматривалась как отдельная переменная.

Матрица **V** условий внешней среды для каждого участка рек формировалась по данным параллельного мониторинга 30 показателей, включающих гидрологические параметры водотоков, индексы качества воды и содержание основных химических ингредиентов, а также растровых таблиц, содержащих основные метеорологические показатели для региона исследований, за-

груженных с сервера свободно распространяемой информации WorldClim. Поскольку между всеми этими переменными наблюдалась сильная корреляционная связь, проводили анализ индексов инфляции дисперсии *VIF*, и избыточные предикторы удалялись из рассмотрения. В результате было отобрано 7 факторов среды, коллинеарность которых оценивалась как приемлемая: среднегодовая температура, °C; осадки самого засушливого квартала, мм; высота, м; индекс шероховатости рельефа TRI; минерализация воды, мг/л; содержание аммонийного азота и кислорода O<sub>2</sub>, мг/л. На основе этих данных формировалась матрица **V** 132 × 7.

Перед построением модели все переменные матриц **T** и **V** стандартизировались с использованием среднего и стандартного отклонения.

## Методы

Унифицированная байесовская модель «виды – участки» состоит из 3 последовательных операционных секций:

1. Оценка двух векторов  $d_{sp}$  и  $d_{site}$ , состоящих из значений вероятности индивидуального сродства (*affinity*) для каждого вида  $i$  или участка  $j$  в отдельности ( $i = 1...147$ ,  $j = 1...132$ ) с помощью двух подмоделей логистической регрессии:

$$\text{logit}(d_{sp-i}) = a_{sp} + b_{sp-i} \times T_i \text{ и } \text{logit}(d_{site-j}) = a_{site} + b_{site-j} \times V_j (1)$$

где  $\text{logit}()$  – процедура логит-преобразования;  $a_{sp}$  и  $a_{site}$  – свободные члены двух субмоделей;  $b_{sp-i} = \{b_{1,sp-i}, b_{2,sp-i}, \dots, b_{7,sp-i}\}$  и  $b_{site-j} = \{b_{1,site-j}, b_{2,site-j}, \dots, b_{7,site-j}\}$  – векторы коэффициентов регрессии для соответствующих строк матриц биологических признаков  $T_i$  применительно к виду  $i$  и факторов среды  $V_j$  для участка  $j$ .

2. С использованием всех возможных линейных комбинаций значений векторов  $d_{sp}$  и  $d_{site}$  рассчитывается обобщенная матрица **D** экологического сродства между каждым видом  $i$  и участком  $j$ :

$$\text{logit}(D_{i,j}) = [\text{logit}(d_{sp-i}) + \text{logit}(d_{site-j})] / 2. (2)$$

3. Осуществляется минимизация остатков модели (т. е. различий между матрицей **B** и прогнозом **P**) путем подгонки оценок модельных параметров  $\{a, b\}$ , описанных для первой секции 1. При этом предполагается, что наблюдаемая видовая структура мета-сообщества, описанная матрицей **B**, может быть аппроксимирована распределением Бернулли с матрицей вероятностей присутствия **P**,  $B \sim \text{Bern}(P)$ , оценки которых ( $P_{i,j}$ ) мо-



гут быть получены как скорректированная (унифицированная) пригодность вида  $i$  для конкретного участка  $j$  следующим образом

$$\text{logit}(P_{i,j}) = \text{logit}([1 - D_{i,j}] \times S_{i,j}) + \delta, \quad (3)$$

где  $\delta$  – постоянный параметр, уникальный для каждого метасообщества,  $S_{i,j}$  – пригодность каждого из видов для конкретного участка, основанная на предположении, что часто совместно встречающиеся виды имеют общие экологические требования. Для оценки матрицы пригодности  $\mathbf{S}$  по матрице присутствия / отсутствия видов  $\mathbf{V}$  использовался R-пакет DarkDiv, рассчитывающий стандартизованное отклонение эмпирических частот от нуля-ожидаемых частот гипергеометрического распределения (Carmona, Pärtel, 2021).

Расчеты выполнялись с использованием языка и статистической среды R вер. 3.6. За основу был взят скрипт обработки тестового комплекта исходных данных, который представлен в приложении к статье (Fujinuma, Pärtel, 2023). Подгонка байесовской модели осуществлялась на основе итеративного процесса выбора исходных (априорных) оценок параметров модели и получении их результирующего (апостериорного) распределения. Этот процесс реализовали с использованием библиотеки JAGS методом построения длинных итеративных последовательностей нескольких марковских цепей Монте-Карло (MCMC), для которых распределение переходов определялось описанной выше структурой модели.

## Результаты

Апостериорное распределение коэффициентов модели было получено с использованием марковского процесса из 2000 итераций для 3 цепей Монте-Карло (продолжительность вычислений – около 10 часов). Формальная проверка сходимости цепей осуществлялась с использованием статистики Гельмана – Рубина  $R_{\text{hat}} = 1.66$ , что соответствует не вполне хорошему результату (в этом случае статистика близка к 1).

Наиболее важное значение для предметной интерпретации имеют коэффициенты двух моделей логистической регрессии (1)  $b_{t,sp-i}$  и  $b_{v,site-j}$  для каждого  $t$ -го свойства  $i$ -го вида и каждой  $v$ -й абиотической переменной на  $j$ -м участке соответственно. В этих моделях положительные значения коэффициентов  $\mathbf{b}$  приводят к возрастанию индивидуальных значений сродства с увеличением числовых независимых переменных, соответственно, возрастает шанс отсутствия  $i$ -го

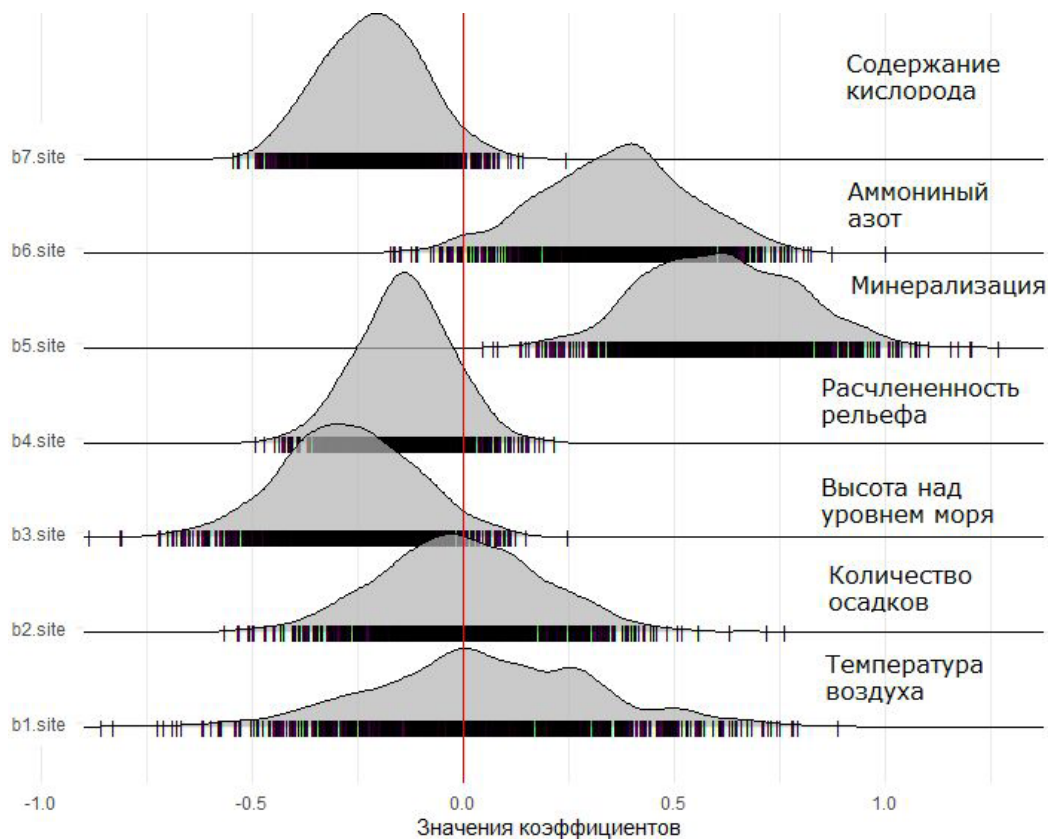
вида на участке  $j$ . Апостериорные плотности распределения, представленные на рис. 1, дают возможность заключить, что малозначимыми являются климатические факторы (температура воздуха и осадки); никак не влияют на встречаемость такие типы питания видов, как фитофаги и детритофаги, поскольку значительная часть распределения их коэффициентов близка к 0. Очевидно также, что при прочих равных условиях соленость воды и содержание ионов аммония снижают вероятность появления видов, тогда как насыщение кислородом, наоборот, увеличивает. Труднее распространяться видам с большой массой тела и детритофагам (в отличие от хищников). Не столь понятна связь встречаемости с качеством донных отложений и сапробностью, но можно высказать предположение, что видам, привыкшим к тяжелым грунтам и полисапробности, стратегически легче освоиться в менее экстремальных условиях.

С использованием математических ожиданий коэффициентов  $\mathbf{b}$  по формуле (2) была рассчитана матрица  $\mathbf{D}$  экологического сродства (*affinity*), учитывающая биологические особенности видов и абиотические характеристики участков, а на основе анализа частот совместной встречаемости видов оценена матрица  $\mathbf{S}$  пригодности (*suitability*). В результате их объединения по формуле (3) формировалась матрица  $\mathbf{P}$  унифицированной (или приведенной) пригодности, отражающая в комплексе взаимные отношения видов и участков. Сравнение распределения значений этих трех матриц размерностью  $132 \times 147$  для двух ситуаций (подмножеств клеток таблиц) с присутствием или отсутствием вида на участке ( $B_{ij} = 1/0$ ) представлено на рис. 2.

## Обсуждение

Отнесение  $i$ -го вида к  $j$ -му участку и декомпозиция видового разнообразия на компоненты может проводиться с использованием любой из перечисленных матриц вероятности на основании известных методов классификации. Если, например, между центрами распределений матрицы  $\mathbf{S}$  на рис. 2А и 2Б выбрать произвольное пороговое значение  $C$  (*threshold*), то виды считаются присутствующими при  $P_{i,j} > C$  или отсутствующими в противном случае. Тогда на каждом участке можно выделить 4 подмножества видов: «истинное разнообразие» TP (*true positive*), когда прогноз  $\mathbf{S}$  совпадает с фактическим наблюдением в матрице  $\mathbf{V}$ , «темное

### А. Абиотические переменные по участкам [Abiotic variables by site]



### Б. Свойства видов количественные [The properties of species are quantitative]

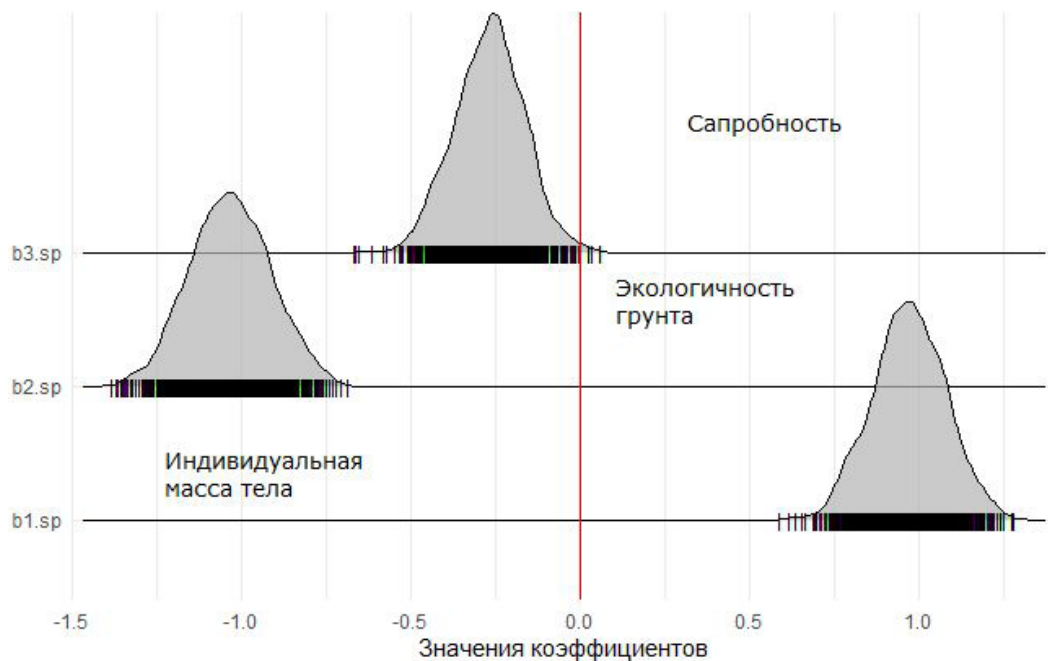


Рис. 1. Апостериорные распределения коэффициентов логистической регрессии  $b_{sp}$  и  $b_{site}$   
Fig. 1. Aposterior distributions of logistic regression coefficients  $b_{sp}$  and  $b_{site}$

## В. Трофические группы видов [Trophic groups of species]

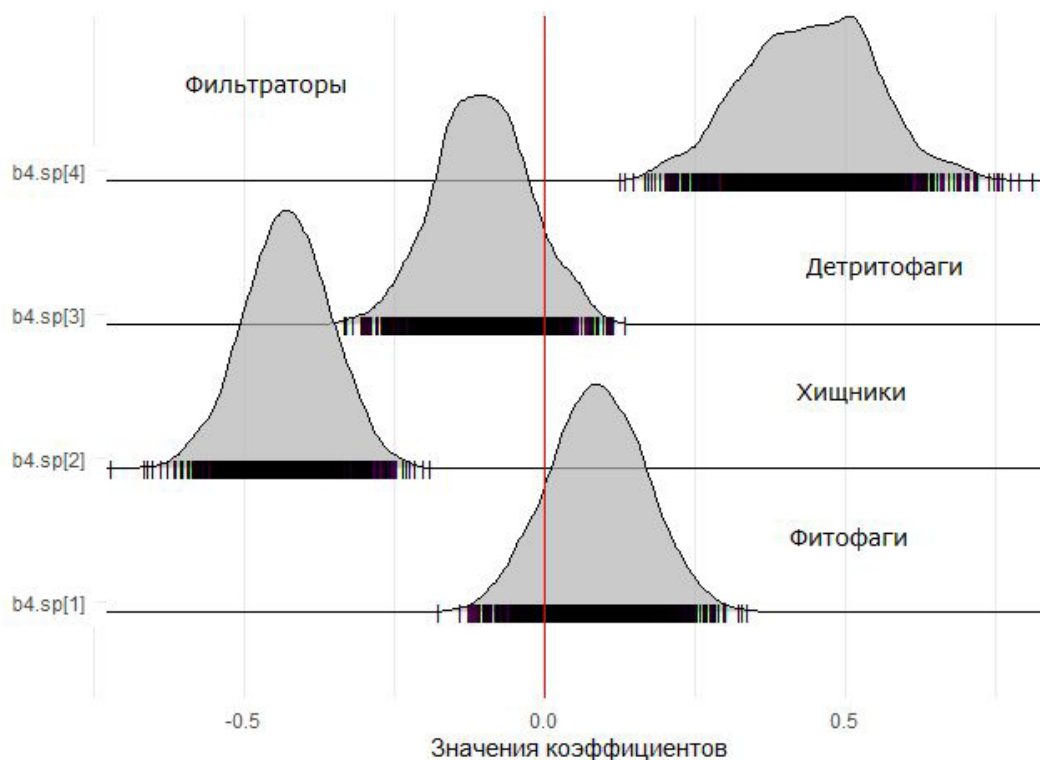


Рис. 1. Апостериорные распределения коэффициентов логистической регрессии  $b_{sp}$  и  $b_{site}$   
 Fig. 1. Aposterior distributions of logistic regression coefficients  $b_{sp}$  and  $b_{site}$

разнообразии» FP (*false positive*), «серое разнообразие» FN (*false negative*), когда модель признает обнаруженный вид маловероятным, и солидарно отсутствующие виды TN (*true negative*).

Общепринятым графоаналитическим методом нахождения наилучшего решения является ROC-анализ (от *Receiver Operator Characteristic*), в ходе которого находится оптимальный баланс между максимальным охватом *positive* случаев, т. е. чувствительностью  $TP / (TP + FN) = 0.771$ , и минимизацией неправильной классификации *negative* случаев, т. е. специфичностью  $FP / (FP + TN) = 0.74$  (рис. 3). Пороговое значение  $C = 0.912$  пригодности  $S_{i,j}$  выбирается с учетом максимума суммы чувствительности и специфичности. В качестве критерия оценки качества приближения матриц **S** и **B** используется площадь под ROC-кривой (*Area Under Curve*)  $AUC = 0.832$ .

Отметим, что выполнить подобную операцию с матрицами сродства D и унифицированной матрицей пригодности P было бы некорректно по двум причинам: а) применение операции  $\text{logit}()$  в формулах (1–3) автоматически приводит к порогу классификации  $t = 0.5$ ; б) применение байесовской процедуры для оценки коэффициентов ло-

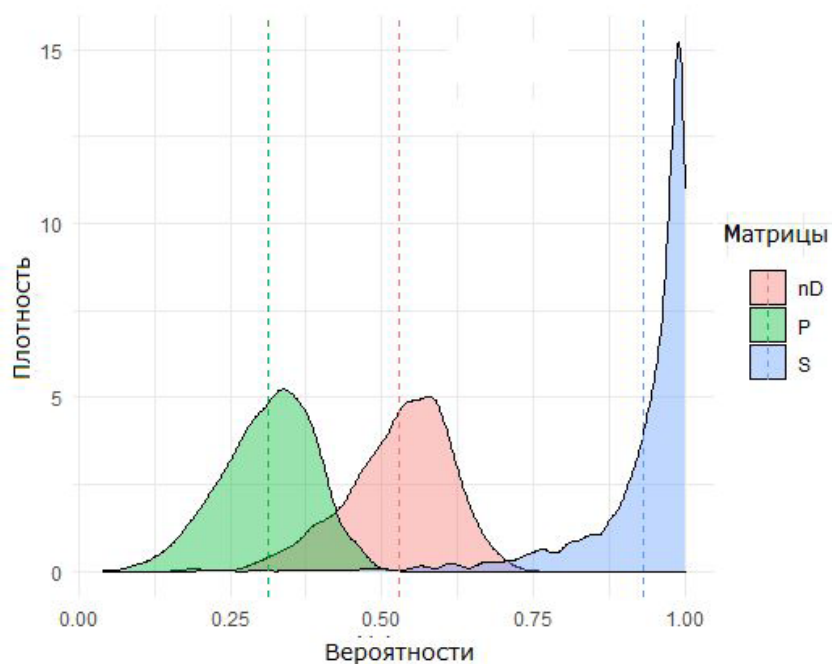
гистических уравнений (1) настроено на оптимизацию темного разнообразия, а не на общую ошибку распознавания.

В качестве примера приведем анализ видового состава типичной малой реки Тукшумка, имеющий умеренный уровень стресса со стороны факторов среды ( $d_{site} = 0.438$ ). По результатам двух гидробиологических проб было обнаружено 19 видов и еще 16 видов было отобрано в качестве потенциального видового богатства, которое, вероятнее всего, будет выявлено при повторных отборах проб. Фрагменты этих двух таксономических списков представлены в таблице.

### Заключение

Построение вероятностных моделей формирования видового состава становится важным инструментом при проведении экологических и биогеографических исследований. На региональном уровне эти модели связывают биоразнообразие локальных участков с пулом видов всего метасообщества, что позволяет объяснить экологические механизмы эволюции лотических сообществ, композиционные сдвиги и потоки распространения биоты в пространстве. Исследования с привлечением модельных коэффициентов позволяют понять особенности функциональной экологии: например,

**А. Для ячеек с встретившимися видами ( $B_{ij} = 1$ ) [For cells with encountered species]**



**Б. Для ячеек, где виды не встретились ( $B_{ij} = 0$ ) [For cells where species did not meet]**

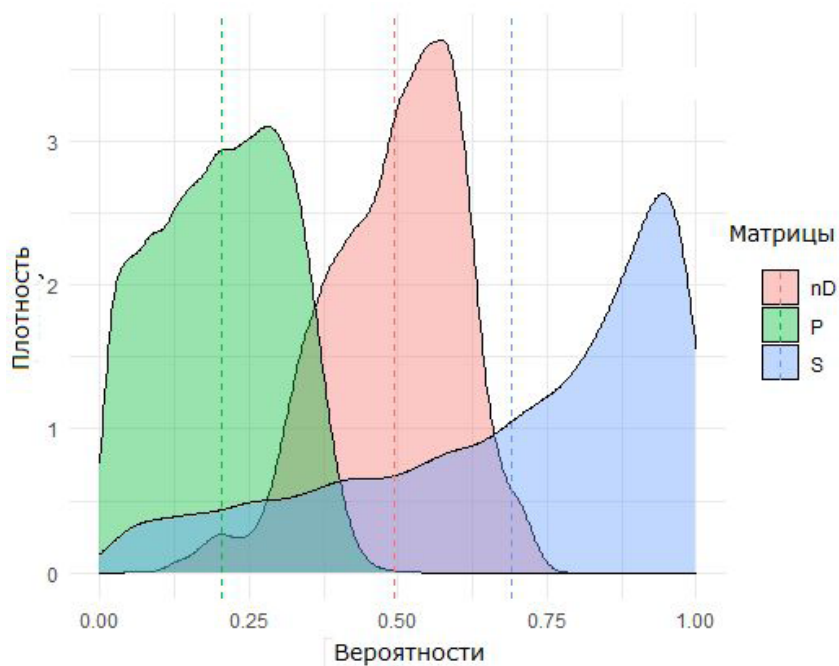


Рис. 2. Плотность распределения значений матриц пригодности  $S$ , сродства  $nD = (1 - D)$  и  $P$  унифицированной (или приведенной) пригодности; пунктиром обозначены центры (средние) каждого распределения

Fig. 2. The density of the distribution of the values of suitability matrices  $S$ , affinity  $nD = (1 - D)$  and  $P$  of unified (or reduced) suitability; dotted lines indicate the centres (averages) of each distribution

как биологические свойства видов (такие как средний размер или индивидуальная масса, форма тела, продолжительность жизни, количество генераций, подвижность личинок и их участие в дрефте, тип и способ питания, суточные изменения активности и др.) в сочетании с абиотическими характеристиками биотопов сказываются на реализации потен-

циального видового разнообразия в той или иной местности. Изучение состава видов, с высокой вероятностью включенных в темное разнообразие, может быть полезно при определении приоритетов охраны природы: среди них могут оказаться либо исчезающие виды, нуждающиеся в сохранении, либо чужеродные виды, к будущим вторжениям ко-



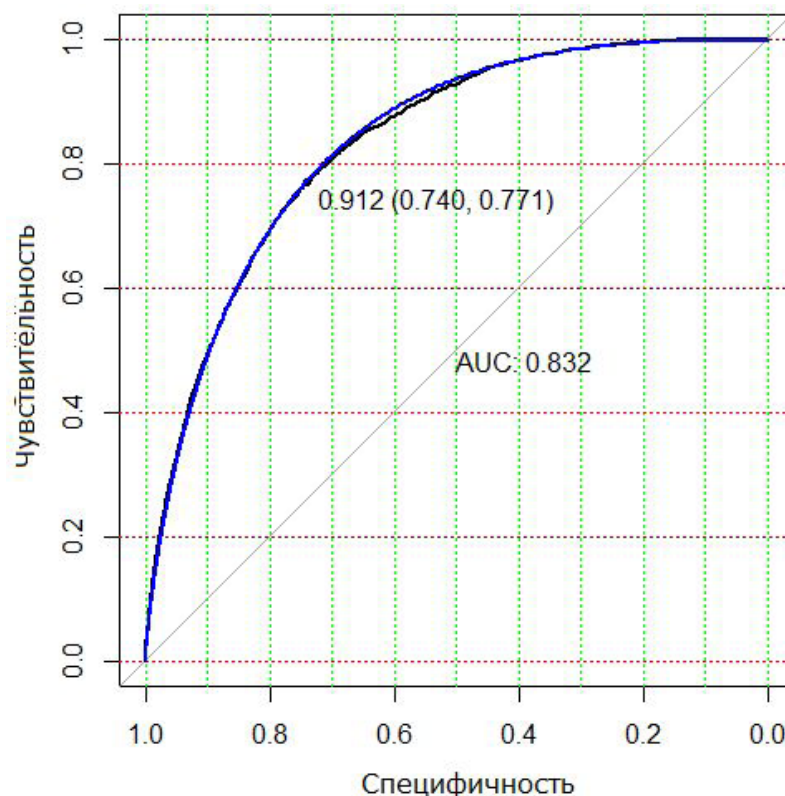


Рис. 3. ROC-диаграмма для предсказания присутствия видов на участках по матрице вероятностей пригодности  $S$ . Показаны достигнутый критерий AUC, пороговое значение  $c$  и (в скобках) величины специфичности и чувствительности соответственно

Fig. 3. ROC diagram for predicting the presence of species in plots based on the unified probability matrix  $S$  of suitability. The achieved AUC criterion, threshold value  $c$  and (in parentheses) the values of specificity and sensitivity, respectively, are shown

Наблюдаемое и потенциальное видовое богатство  $p$ . Тукшумка, полученные на основе трех оценок вероятности: пригодности  $S$ , средства для видов  $d_{sp}$ , общего средства  $D$  и унифицированной пригодности  $P$

Наименования видов	$S$	$d_{sp}$	$D$	$P$
Наблюдаемое разнообразие				
<i>Polypedilum scalaenum</i>	0.995	0.474	0.456	0.541
<i>Limnodrilus profundicola</i>	0.904	0.380	0.408	0.535
<i>Cricotopus</i> sp.	0.952	0.445	0.441	0.532
<i>Tanytarsus</i> sp.	0.961	0.473	0.455	0.523
<i>Prodiamesa olivacea</i>	1.000	0.535	0.486	0.514
<i>Paracladius conversus</i>	1.000	0.552	0.495	0.505
...				
Темное разнообразие				
<i>Stylaria lacustris</i>	0.937	0.291	0.361	0.599
<i>Limnodrilus</i> sp.	0.947	0.313	0.373	0.593
<i>Uncinaiis uncinata</i>	0.942	0.309	0.371	0.592
<i>Harnischia curtilamellatus</i>	0.959	0.370	0.403	0.572
<i>Potamothrix hammoniensis</i>	0.963	0.386	0.412	0.566
<i>Thienemannimyia</i> sp.	0.996	0.456	0.447	0.551
<i>Paratendipes albimanus</i>	0.965	0.475	0.456	0.525
<i>Nais communis</i>	0.845	0.324	0.379	0.525
<i>Paracladopelma camptolabis</i>	0.983	0.500	0.468	0.522
<i>Stempellina almi</i>	0.940	0.459	0.448	0.519
<i>Polypedilum convictum</i>	0.970	0.497	0.467	0.517
<i>Paralauterborniella nigrohalteralis</i>	0.905	0.436	0.437	0.510
<i>Harnischia fuscimana</i>	0.910	0.445	0.442	0.508
<i>Sialis</i> sp.	0.939	0.483	0.460	0.507
<i>Paratanytarsus lauterborni</i>	0.879	0.410	0.424	0.507
<i>Clinotanytus nervosus</i>	0.838	0.368	0.402	0.501

торых следует своевременно подготовиться.

В то же время оценки вероятности  $P_{ij}$  обнаружить  $i$ -й вид на  $j$ -м участке не сводятся только к биологическим свойствам видов  $d_{sp}$ , абиотическим факторам  $d_{site}$  и частотам совместной встречаемости  $S$ . В большинстве случаев реализуемый план исследований связан с пространственными координатами, и тогда состав видов темного разнообразия обусловлен пространственной автокорреляцией (видовое богатство на участках, расположенных близко друг к другу, вероятнее всего, будет более сходными, чем для выборочных точек, расположенных далеко друг от друга). Кроме того, на таксономическом дереве можно выделить группы видов

с высокой филогенетической корреляцией. В локальное сообщество для выполнения определенной экологической роли обычно входит только часть видов каждой группы и один вид постоянно сменяет другой, выполняя ту же функцию. То есть на оценку темного разнообразия может влиять филогенетический сигнал. В связи с этим современные многомерные модели совместного пространственного распределения видов (Ovaskainen, Abrego, 2020; Шитиков и др., 2021) дополнительно учитывают филогенетическую структуру сообществ и пространственную автокорреляцию данных в точках наблюдений.

## Библиография

- Головатюк Л. В., Зинченко Т. Д., Шитиков В. К. Пространственное распределение разнообразия донных сообществ лотических систем Среднего и Нижнего Поволжья // Принципы экологии. 2021. № 2. С. 38–53. DOI: 10.15393/j1.art.2021.11122
- Головатюк Л. В., Шитиков В. К., Зинченко Т. Д. Оценка зонального распределения видов донных сообществ равнинных рек бассейна Средней и Нижней Волги // Поволжский экологический журнал. 2017. № 4. С. 335–345.
- Зинченко Т. Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги (Атлас) . Тольятти: Кассандра, 2011. 258 с. URL: <http://www.ievbras.ru/books/books.html> (дата обращения: 01.06.2023).
- 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. Т. 82, № 2. С. 143–154.
- Bickford D., Lohman D. J., Sodhi N. S., Ng P. K. L., Meier R., Winker K., Ingram K. K., Das I. Cryptic species as a window on diversity and conservation // Trends Ecol Evol. 2007. Vol. 22, № 3. P. 148–155. DOI: 10.1016/j.tree.2006.11.004
- Carmona C. P., Pärtel M. Estimating probabilistic site-specific species pools and dark diversity from co-occurrence data // Global Ecology and Biogeography. 2021. Vol. 30, № 1. P. 316–326. DOI: 10.1111/geb.13203
- Fujinuma J., Pärtel M. Decomposing dark diversity affinities of species and sites using Bayesian method: What accounts for absences of species at suitable sites? // Methods in Ecology and Evolution. 2023. P. 1–12. DOI: 10.1111/2041-210X.14109
- Keddy P. A. A pragmatic approach to functional ecology // Functional Ecology. 1992. Vol. 6. P. 621–626.
- Klimesova J., Klimes L. Bud banks and their role in vegetative regeneration – a literature review and proposal for simple classification and assessment // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2007. Vol. 8. P. 115–129.
- Leibold M. A., Mikkelsen G. M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure // Oikos. 2002. Vol. 97. P. 237–250.
- Ovaskainen O., Abrego N. Species Distribution Modelling: With Applications in R. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2020. 370 p.
- Pärtel M., Szava-Kovats R., Zobel M. Community completeness: linking local and dark diversity within the species pool concept // Folia Geobotanica. 2013. Vol. 48, № 3. P. 307–317. DOI: 10.1007/s12224-013-9169-x
- Pärtel M., Szava-Kovats R., Zobel M. Dark diversity: shedding light on absent species // Trends in Ecology and Evolution. 2011. Vol. 26. P. 124–128.
- Rabinowitz D. Seven forms of rarity // The biological aspects of rare plant conservation. New York: John Wiley & Sons Ltd, 1981. P. 205–217.
- Vellend M. The Theory of Ecological Communities. Princeton; Oxford: Princeton Univ. Press, 2016. 229 p. .

## Благодарности

Авторы выражают признательность д. б. н. Л. В. Головатюк за активное участие в сборе гидробиологического материала и определении видов, а также проф. М. Партелю и Г. Фуджинума (Тартуский университет) за ценные замечания при обсуждении рукописи.

# PROBABILISTIC ASSESSMENT OF THE SPECIES COMPOSITION OF BENTHIC COMMUNITIES USING BAYESIAN MODELS

**SHITIKOV**  
Vladimir Kirillovich

*DSc, Samara Federal Research Scientific Center RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Science, stok1946@gmail.com*

**ZINCHENKO**  
Tatyana Dmitrievna

*DSc, Samara Federal Research Scientific Center RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Science, zinchenko.tdz@yandex.ru*

## Keywords:

plain rivers  
macrozoobenthos  
metacommunity ecology  
dark diversity  
species traits  
Bayesian model  
classification algorithms

**Summary:** The results of using a unified Bayesian model to estimate components of species diversity on the example of bottom communities of small and medium-sized plain rivers are considered. The model was built using data on the occurrence of 147 macrozoobenthos taxa in 132 sections of watercourses in the Middle and Lower Volga basin. Estimates of ecological affinity for the phenomenon of «dark diversity» obtained by two logistic regression models were calculated and interpreted: for each species according to their 4 main biological properties and for each site according to 7 abiotic factors. The suitability of each species for each site was also estimated, it was calculated as the standardised deviation of the frequencies of co-occurring species from the expected probabilities according to a hypergeometric distribution. Based on these model estimates, unified (pooled) estimates of the probability  $P_{ij}$  of detecting the  $i$ -th species at the  $j$ -th site were calculated. The accuracy and efficiency of the constructed model are reviewed, as well as suggestions for improving its quality are made

**Reviewer:** S. V. Bakanev

**Received on:** 14 August June 2023

**Published on:** 03 October 2023

## References

- Bickford D., Lohman D. J., Sodhi N. S., Ng P. K. L., Meier R., Winker K., Ingram K. K., Das I. Cryptic species as a window on diversity and conservation, *Trends Ecol Evol.* 2007. Vol. 22, No. 3. P. 148–155. DOI: 10.1016/j.tree.2006.11.004
- Carmona C. P., Pärtel M. Estimating probabilistic site-specific species pools and dark diversity from cooccurrence data, *Global Ecology and Biogeography.* 2021. Vol. 30, No. 1. P. 316–326. DOI: 10.1111/geb.13203
- Fujinuma J., Pärtel M. Decomposing dark diversity affinities of species and sites using Bayesian method: What accounts for absences of species at suitable sites?, *Methods in Ecology and Evolution.* 2023. P. 1–12. DOI: 10.1111/2041-210X.14109
- 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, *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal.* 2017. No. 4. C. 335–345.
- Golovatyuk L. V. Zinchenko T. D. Shitikov V. K. Geographical aspects of spatial distribution of biodiversity of benthic communities of the Middle and Lower Volga region, *Principy ekologii.* 2021. No. 2. P. 38–53. DOI: 10.15393/j1.art.2021.11122
- Keddy P. A. A pragmatic approach to functional ecology, *Functional Ecology.* 1992. Vol. 6. P. 621–626.
- Klimesova J., Klimes L. Bud banks and their role in vegetative regeneration – a literature review and proposal for simple classification and assessment, *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics.* 2007. Vol. 8. P. 115–129.
- Leibold M. A., Mikkelsen G. M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure, *Oikos.* 2002. Vol. 97. P. 237–250.
- Ovaskainen O., Abrego N. *Species Distribution Modelling: With Applications in R.* Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2020. 370 p.
- Pärtel M., Szava-Kovats R., Zobel M. Community completeness: linking local and dark diversity within the species pool concept, *Folia Geobotanica.* 2013. Vol. 48, No. 3. P. 307–317. DOI: 10.1007/s12224-

013-9169-x

- Pärtel M., Szava-Kovats R., Zobel M. Dark diversity: shedding light on absent species, *Trends in Ecology and Evolution*. 2011. Vol. 26. P. 124–128.
- Rabinowitz D. Seven forms of rarity, *The biological aspects of rare plant conservation*. New York: John Wiley & Sons Ltd, 1981. P. 205–217.
- Shitikov V. K. Zinchenko T. D. Golovatyuk L. V. Models of joint distribution of species on the example of benthic communities from small rivers of the Volga Basin, *Zhurnal obschey biologii*. 2021. T. 82, No. 2. P. 143–154.
- Vellend M. Розенберг Г. С., Шитиков В. К., Зинченко Т. Д. Review: Велленд М. Теория экологических сообществ. Принстон; Оксфорд: Изд-во Принстонского ун-та, 2016. 229 с. // *Журнал общей биологии*. 2020. Т. 81, № 5. С. 394–400. DOI: 10.31857/S0044459620050061.
- Zinchenko T. D. Ecological and faunistic characteristics of chironomids (Diptera, Chironomidae) of small rivers of the Middle and Lower Volga basin (Atlas). Tol'yatti: Cassandra, 2011. 258 p. URL: <http://www.ievbras.ru/books/books.html> (data obrascheniya: 01.06.2023).