

**МАСШТАБНО-ЗАВИСИМЫЕ ЭФФЕКТЫ В СТРУКТУРЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ
ЛЕБЕДЯ-ШИПУНА *CYGNUSOLOR* (GMELIN, 1803) В ПЕРИОД ЗИМОВКИ В ПРЕДЕЛАХ
ЗАЛИВА СИВАШ**

А.Ю. Андрущенко¹, А.В. Жуков²

¹Мелитопольский государственный педагогический университет имени Богдана Хмельницкого

²Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара

Email: isweetcherry92@gmail.com

В работе произведена оценка информационной ценности экогеографических предикторов, полученных на основе данных дистанционного зондирования Земли со спутников, для отображения особенностей экологической ниши лебедя-шипуна *Cygnus olor* (Gmelin, 1803) в период зимовки в пределах залива Сиваш. В качестве экогеографических предикторов рассмотрены две группы ландшафтных данных. К первой группе отнесены цифровая модель рельефа и её производные. Ко второй отнесен комплекс вегетационных индексов, которые получены на основании снимка со спутника Landsat 8. Экологическая ниша описана с помощью ENFA-процедуры. Для оценки роли масштаба применена процедура граничного размещения точек псевдоотсутствия по отношению к местам присутствия лебедя-шипуна. Экологическая ниша лебедя-шипуна может быть описана в терминах ландшафтных экогеографических переменных. Установлено, что свойства экологической ниши лебедя-шипуна зависят от масштаба её рассмотрения. При различных граничных дистанциях мы можем получить совершенно различные, но при этом статистически достоверные, оценки структуры экологической ниши лебедя-шипуна на основе ландшафтных экогеографических предикторов. Роль различных экогеографических предикторов в зависимости от масштаба может сильно изменяться.

Ключевые слова: лебедь-шипун, экологическая ниша, ENFA, данные дистанционного зондирования

**SCALE-DEPENDENT EFFECTS IN STRUCTURE OF THE WINTERING ECOLOGICAL
NICHE OF THE MUTE SWAN DURING WINTERING IN THE GULF OF SIVASH**

¹Andrushenko A.Yu., ²Zhukov A.V.

¹Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University

²Oles Honchar National University of Dnipropetrovsk

The assessment of the information value of ecogeographical predictors based on remote sensing data from satellites to reflect features of the ecological niche of the Swan-mute *Cygnus olor* (Gmelin, 1803) in wintering within the Gulf Sivash have been presented. Two groups predictors of ecogeographical landscape data have been considered. The first group is assigned digital elevation model and its derivatives. The second set of classified vegetation indices obtained from Landsat 8 image. Ecological niche has been described using ENFA-procedure. The procedure of random distribution of the pseudo-absent points which range from the presence points restricted by some distance has been applied to assess the role of scale in ecological niche. Ecological niche of Swan mute has been shown to be described in terms of landscape ecogeographical variables. The properties of the ecological niche of the Swan-mute have been found to be depends upon the scale of its consideration. Under various boundary ranges we can get an entirely different, but statistically valid, assess the structure of the ecological niche of the Swan-mute based landscape ecogeographical predictors. The role of the various ecogeographical predictors depending on the scale can vary greatly.

Keywords: Mute swan, ecological niche, ENFA, remote sensing data

Citation:

Andrushenko, A.Yu., Zhukov, A.V. (2016). Scale-dependent effects in structure of the wintering ecological niche of the Mute Swan during wintering in the Gulf of Sivash.

Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University, 6 (3), 234–247.

Поступило в редакцию / Submitted: 15.10.2016

Принято к публикации / Accepted: 19.11.2016

crossref <http://dx.doi.org/10.15421/201691>

© Андрущенко, Жуков, 2016

Users are permitted to copy, use, distribute, transmit, and display the work publicly and to make and distribute derivative works, in any digital medium for any responsible purpose, subject to proper attribution of authorship.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 3.0. License

ВВЕДЕНИЕ

Ключевой концепцией в теоретической и прикладной экологии выступает теория экологической ниши. Экологическая ниша является полезной моделью для описания выбора местообитаний видом. Хатчинсон (Hutchinson, 1957, 1965) определяет экологическую нишу как гиперобъем в многомерном пространстве, которое задано переменными окружающей среды, где вид потенциально может поддерживать жизнеспособность популяций. Применение этой теории для описания свойств реальных популяций и решения практических вопросов их охраны и рационального использования вызывает ряд сложностей методического характера (Жуков и др., 2011). Перспективной формализацией теории экологической ниши, которая может быть представлена в виде программных компьютерных алгоритмов, является общий анализ экологической ниши (General Niche-Environment System Factor Analysis – GNESFA) (Calenge, Basille, 2008; Демидов и др., 2013). Этот анализ на основе данных присутствия вида позволяет выявить характерные параметры экологической ниши – её маргинальность и специализацию. Предикторами экологической ниши выступают экогеографические переменные. Их географическая протяженность позволяет на основе знания о количественных характеристиках экологической ниши построить так называемый индекс предпочтения местообитаний, который по своей природе является вероятностной оценкой пространственного варьирования зоны оптимума экологической ниши.

В основе факторного анализа экологических ниш лежит предположение о том, что виды распределены неслучайно относительно экогеографических переменных (Hirzel et al., 2002). Интересующий вид может характеризоваться некоторой маргинальностью (что выражается в отличии видового среднего от глобального среднего значения экогеографической переменной) и некоторой специализацией (что проявляется в том, что видовая дисперсия меньше глобальной дисперсии). GNESFA может быть реализован в виде трех версий – FANTER, ENFA и MADIFA.

Факторный анализ экологической ниши со средой в качестве референтного распределения (*Factor analysis of the niche, taking the environment as the reference* – FANTER) рассматривает деформацию экологической ниши относительно экологического пространства, которое принято как референтное, т.е. оси этого пространства приводят к такому состоянию, что экологическое пространство имеет идеальную сферическую форму. Напротив, сферическая форма придается экологической нише в анализе MADIFA (*Mahalanobis distances factor analysis*), а искривление экологического пространства указывает на степень отличия свойств среды от экологического оптимума вида. По результатам MADIFA может быть построена наиболее корректная карта предпочтения местообитаний данным видом (Calenge et al., 2008). Возможна особая точка зрения, при которой два распределения вместе (экологическая ниша и экологическое пространство) рассматриваются как фокусное и референтное. Эта симметричная точка зрения имеет преимущество вне выбора референтного распределения. Этот особый случай является основой факторного анализа экологической ниши (*Ecological-niche factor analysis* – ENFA). В ENFA первая ось полностью соответствует маргинальности, а последующие оси описывают специализацию вида. Интеграция этих осей также дает возможность построить карту предпочтения местообитаний, но в отличии от MADIFA, этот результат в рамках ENFA не является математически состоятельным (Calenge et al., 2008).

Н. Карузо и соавт. (Caruso et al., 2015) отмечают, что несмотря на преимущества GNESFA, этот вид анализа мало представлен в научной литературе. Даже после публикации работы (Calenge, Basille, 2008) в ряде статей продолжают пользоваться ENFA подходом не только как исследовательским средством, но и для построения карт предпочтения местообитания (De Angelo et al., 2011; Galparsoro et al., 2009; Valle et al., 2011). Ряд авторов применяют только MADIFA для описания распределения видов (Halstead et al., 2010; Hemery et al., 2011; Thiebot et al., 2011). Наряду с оригинальной работой (Calenge, Basille, 2008) в статье Н. Карузо и соавт. (Caruso et al., 2015) для описания экологической ниши пумы в южной Америке применены все техники GNESFA.

Определенную методическую сложность представляет выбор адекватных экогеографических предикторов. Предикторами могут выступать вегетационными индексы, полученные на основе космических снимков со спутника Landsat (Кунах, Папка, 2016), а также цифровая модель рельефа и её производные метрики рельефа (Кунах, Папка, 2016). Эти предикторы показали свою эффективность для описания экологической ниши слепышей *Spalax microphthalmus* (Жуков и др., 2011), зяблика *Fringilla coelebs* (Жуков и др., 2015; Zimaroeva et al., 2015) и большой синицы *Parus major* (Zimaroeva et al., 2015).

Целью нашей работы является оценка информационной ценности экогеографических предикторов, полученных на основе данных дистанционного зондирования Земли со спутников, для отображения особенностей экологической ниши лебедя-шипуна *Cygnus olor* (Gmelin, 1803) в период зимовки в пределах залива Сиваш.

МЕТОДЫ

Исследования проведены в водно-болотных угодьях залива Сиваш в зимние сезоны 2012–2016 гг. В процессе исследования учитывались все гусеобразные, независимо от биотопа и места их нахождения. Применялись две основные методики автомобильных учетов: по трансекте и точечный (Андрищенко, 2009; Андрищенко и др., 2010). Учет по трансекте проводился в зональных ландшафтах и велся на челночных автомобильных маршрутах в пределах квадратов, размером 10×10 км, а в водно-болотных угодьях – вдоль береговой линии. Ширина учетного коридора при хорошей видимости составляла 7–8 км, во время дождя и снегопада – 2–4 км, в тумане – до 500 м (в указанных границах она была максимальной для больших видов, а минимальной – для мелких птиц и особей, которые находились в сомкнутых биотопах с ограниченным обзором).

Обследование исследуемой территории осуществлялось на внедорожном автомобиле, что позволяло проезжать по оттаявшей почве и умеренно глубокому снегу, в том числе преодолевать большие лужи и замёты. Точечный учет проводился во время остановок при обзоре однообразных открытых территорий и разных водоемов. Во всех случаях территории и акватории осматривались в 12-Х бинокли и 60-Х телескопы. В зависимости от продолжительности дня и качества освещенности учеты проводились на протяжении всего светлого времени суток с 7:00-7:30 по 15:30-16:00. Кроме видовой принадлежности фиксировались численность, биотоп, географические координаты одиночных птиц и центров больших скоплений, а также, если была возможность, возраст и пол птиц (Андрищенко, 2009). Использованы результаты многолетних учетов гусеобразных, любезно предоставленные Ю.А. Андрищенко. Данные учетов записывались в специальные карточки, наносились на карты масштабом 1:200000, а потом переносились в географическую информационную базу данных, созданную в программном продукте ArcMap 10.0. Статистические вычисления произведены с помощью программной оболочки Project R «R: A Language and Environment for Statistical Computing».

В качестве экогеографических предикторов рассмотрены две группы данных. К первой группе отнесены цифровая модель рельефа (ЦМР) и её производные (Кунах, Папка, 2016). Ко второй отнесен комплекс вегетационных индексов, которые получены на основании снимка со спутника Landsat 8 (Кунах, Папка, 2016).

Для построения цифровой модели рельефа использована информация с Радарной топографической миссии шаттлов (*Shuttle Radar Topography Mission – SRTM*) с пиксельным разрешением 30 м. Была проведена интерполяция цифровой модели с помощью кригинга (Grohmann, 2006). После этой операции не изменяется уровень детализации исходной модели, но получена поверхность, где имеет место когеренция угловых свойств (т.е. уклона и аспекта) между соседними пикселями (Valeriano et al., 2006), что очень важно для количественного анализа земной поверхности. На основании цифровой модели рельефа, наряду с высотой над уровнем моря, были оценены такие показатели, как уклон и кривизна поверхности земли, а также топографический индекс влажности (TWI), индекс топографического положения (*Topographic position index – TPI*), индекс баланса геомассы (*Mass Balance Index*), фактор эрозии LS, разномасштабный индекс гребней возвышенностей и разномасштабный индекс тальвегов, векторная мера пересеченности местности (*Vector Ruggedness Measure – VRM*). Производные цифровой модели рельефа получены с помощью программы SAGA 2.2.2 (www.saga-gis.org).

В качестве предиктора применена переменная, которая указывает на дистанцию до ближайшего водоема (*water_dist*).

В работе использованы материалы с набора инструментов Operational Land Imager (OLI), установленного на спутнике Landsat 8 (Geological Survey (U.S.), and EROS Data Center. 1900. EarthExplorer. [Reston, Va.]: U.S. Dept. of the Interior, U.S. Geological Survey. <http://purl.access.gpo.gov/GPO/LPS82497>). Среди вегетационных и прочих индексов рассмотрены: индекс аэрозолей-побережий (*aerosol/coastal*) (сокращение в работе – *ac_index*), гидротермальный композит (*hydro*), нормализованный дифференциальный индекс пашни (*Normalized Difference Tillage Index – NDTI*), нормализованный разностный индекс растительности (NDVI), зеленый NDVI (*green_ndvi*) (очень чувствителен к концентрациям хлорофилла); индекс концентрации хлорофилла *a* (*chlora*); индекс активности ксантофилла (*ndb4b31*); нормализованный разностный водный индекс (чувствителен к содержанию воды в зеленой биомассе – *mndw*), Индекс влажности поверхности Земли (*Land Surface Water Index, Normalized Difference Infrared Index – LSWI*), нормализованное отношение пожаров (*Normalized Burn Ratio – NBR*).

Географическая база данных создана в программе ArcMap 10.0. В ней же с помощью алгебры растров вычислены значения вегетационных индексов. Карты экогеографических предикторов построены с помощью программы Surfer 11.0. Вычисления проведены с помощью языка и среды для статистических вычислений R–project (R Core Team, 2015). Основные вычисления произведены с помощью библиотеки *adehabitat* (Calenge, 2006), в котором реализованы алгоритмы семейства методов GNEsFA.

Для работы с точечными данными использовались возможности библиотеки spatstat (Baddeley, Turner, 2005). Для решения других технических задач использовались библиотеки среды R–project gstat, splancs, rgdal, lattice, RSAGA, maptools, dismo, SDMTools.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На первом этапе проведен тотальный ENFA-анализ: в качестве точек псевдоотсутствия использовались все точки растра, которые описывали изучаемую территорию. На рис. 1 представлены некоторые из экогеографических переменных, которые применены для описания экологической ниши. Мы опускаем обсуждение свойств ландшафтной среды, которые отражаются выбранным перечнем экогеографических переменных, оставляя только феноменологический аспект совокупности предикторов. Мы предполагаем, что эти предикторы могут каким-либо образом описывать экологические особенности среды обитания лебедя-шипуна.

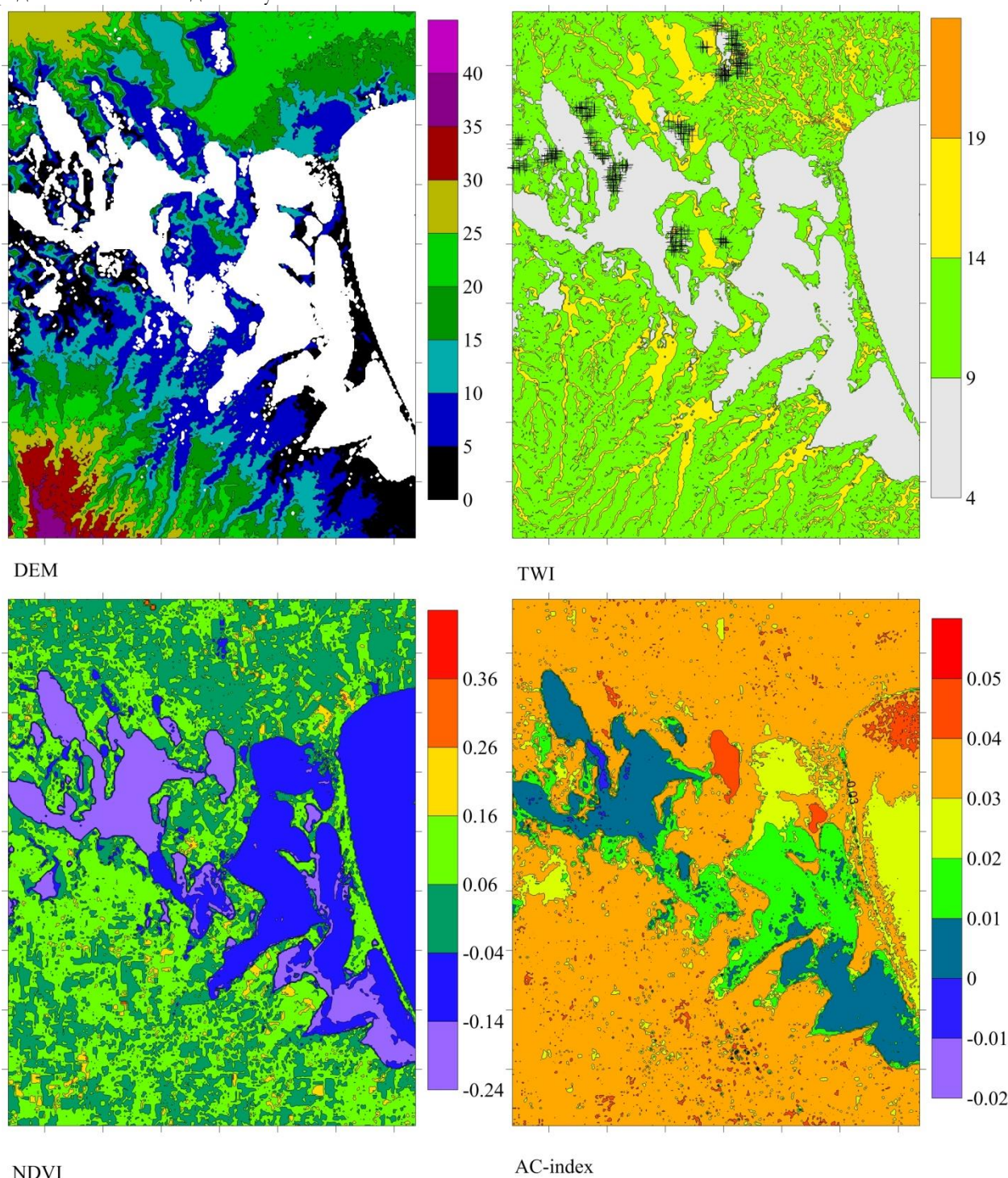


Рис. 1. Пространственное варьирование в пределах изученного полигона некоторых эколого-морфологических предикторов. Знаком плюс отмечены точки встреч лебедя-шипуна

Важным результатом даже беглого ознакомления с пространственным варьированием экогеографических переменных является вывод о том, что эти показатели описывают такой уровень изменчивости ландшафтного покрова, который может быть существенным для структурирования экологической ниши изучаемого вида.

Ещё важной особенностью является очевидное несоответствие между территорией, в пределах которой установлено присутствия вида и прочим пространством. В некотором смысле границы фрейма, который охватывает исследуемую территорию, являются достаточно условными и субъективными. Но именно этот субъективный выбор определяет перечень данных, которые составляют точки псевдоотсутствия. Тем не менее, как первый шаг исследования, такой подход является уместным.

Результаты проведенного ENFA-анализа (один из вариантов GNESFA) позволяют визуализировать экологическую нишу лебедя-шипуна (рис. 2).

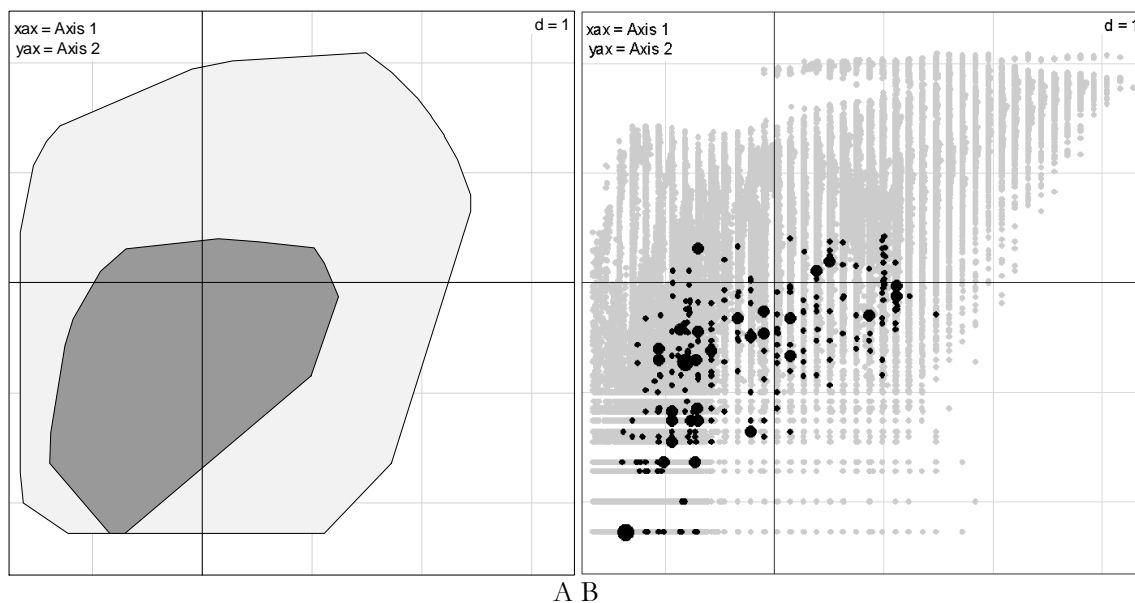


Рис. 2. Результаты ENFA-отображения экологической ниши лебедя-шипуна в период зимовки
Условные обозначения: А – отображение ниши в виде полигона; В – отображение ниши в виде точек встречаемости; ось абсцисс – маргинальность, ось ординат – специализация; темный эллипсоид (или темные точки) – экологическая ниша, светлый эллипсоид (или светлые точки) – пространство экологических факторов

Полученные результаты свидетельствуют о том, что лебедь-шипун занимает только часть экологического пространства, которое представляет изучаемая территория. Это пространство в рамках ENFA-подхода описывается осью маргинальности и осью специализации, из которых нами рассмотрены первые две (табл. 1). Поскольку данный этап исследования представляет собой первое приближение оценки свойств экологической ниши, вопрос о статистической значимости осей мы пока не поднимаем.

Наиболее чувствительными маркерами маргинальности экологической ниши лебедя-шипуна, установленной в результате тотального ENFA, является высота рельефа, дистанция от ближайшего водоема, эрозионный индекс LS и индекс ландшафтного разнообразия. Это указывает на то, что для лебедя-шипуна наиболее благоприятные условия обитания предлагают биотопы в пределах изученной территории, которые находятся в пониженных участках рельефа, близко отстоящие от водоемов, характеризующиеся изрезанным микрорельефом с высоким риском эрозионных процессов.

Общая ландшафтная обстановка должна характеризоваться высоким уровнем рельефного разнообразия, что в целом для антропогенно-трансформированного региона соответствует остаткам биогеоценоотического покрова с минимальным уровнем трансформации. Следует отметить, что маргинальность экологической ниши по вегетационным индексам невелика, что свидетельствует о низком дифференцирующем уровне показателей растительного покрова для определения экологических свойств изучаемого вида на тотальном уровне.

Несколько более важная роль вегетационных индексов для определения свойств осей специализации экологической ниши. Аспектами специализации являются вегетационные индексы greenNDVI и NBR, а также геоморфологический индекс VRM – векторная мера пересеченности местности. Можно предполагать, что указанные предикторы отражают специфические условия обитания лебедя-шипуна в пределах относительно мало трансформированных естественных территорий.

Таблица 1. Корреляция осей экологической ниши лебедя-шипуна и экогеографических предикторов по результатам тотального ENFA

Экогеографические предикторы*	Оси экологической ниши		
	Маргинальность	Специализация 1	Специализация 2
<i>Геоморфологические предикторы</i>			
Dem	–0,22	–0,01	–
water_dist	–0,55	–	–
Tw	–0,17	–	–
Tri	0,04	0,01	–
Mbi	0,10	–	–
Ls	0,53	–	–
Vrm	0,09	0,54	0,68
<i>Вегетационные предикторы</i>			
Ndti	0,05	–0,08	0,08
green_ndvi	0,09	–0,75	–0,63
mndw	0,09	–0,24	0,08
ac_index	–0,17	–	–
chlor_a	0,08	0,05	0,01
hydro	0,06	–	–0,01
lswi	0,16	–	0,17
ndb4b3	–0,02	–0,12	–0,16
nbr	0,15	0,26	–0,27
Shdi	–0,07	–	–
sh_land	0,43	–	–
shape_am	–0,16	–	–

Условные обозначения: * – см. Материалы и методы

Полученные характеристики экологической ниши дали возможность построить карту предпочтения местообитаний лебедя-шипуна в пределах изучаемой территории (рис. 3).

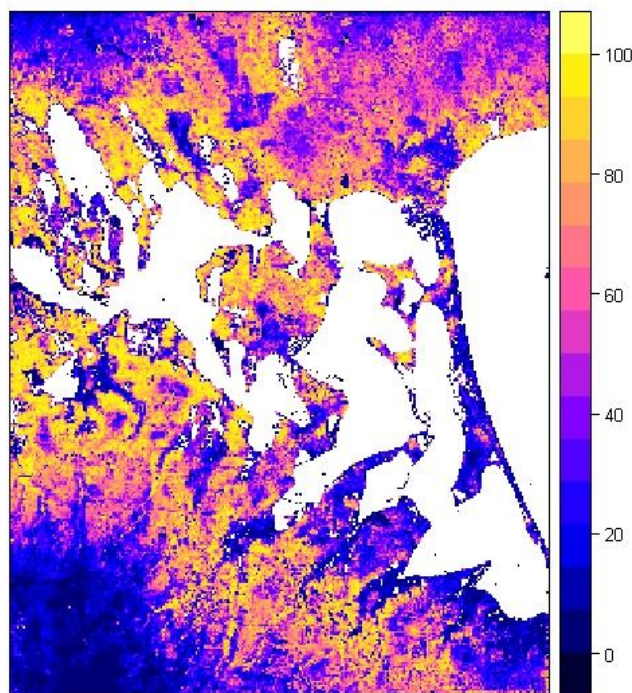


Рис. 3. Индекс предпочтения наземных местообитаний лебедя-шипуна в период зимовки (в %)

С одной стороны, тривиальным является выделение плакорных позиций рельефа для водоплавающего вида в качестве наименее предпочитаемых для зимовки. Более интересным является тот результат, что биогеоценозы, непосредственно приближенные к водным угодьям, оказываются в значительно разной степени предпочитаемыми лебедем-шипуном. Таким образом, рассмотренная процедура позволяет получить отображение экологической ниши животного в экологическом и географическом пространстве. Нами установлено, что для описания экологической ниши лебеда-шипуна применимы данные дистанционного зондирования Земли, а именно вегетационные индексы и цифровая модель рельефа и её производные.

Факторный анализ экологической ниши позволяет визуализировать нишу в пространстве, заданном осями маргинальности и специализации. Отображение в географическом пространстве ниши производится в виде карты пространственного варьирования индекса предпочтения местообитаний. Важно отметить, что указанная процедура позволяет на основе совокупности данных, получаемых с помощью дистанционного зондирования Земли, сформировать интегральное и континуальное представление о степени предпочтения тех или иных стадий лебедем-шипуном на основе точечных учетов. Карта предпочтения мест обитания может использоваться для разработки мероприятий по охране этого вида.

В качестве важного свойства экологической ниши лебеда-шипуна мы выделяем её нерархическую масштабно-зависимую организованность. Для моделирования масштабно-зависимых эффектов мы применили следующий методический прием. Точки псевдоотсутствия размещали не равномерно по всей изучаемой территории, как это было сделано в ситуации с тотальным вариантом ENFA, а в соответствии с некоторым правилом. Точки псевдоотсутствия размещались случайно, но на расстоянии, не превышающем некоторого граничного по отношению к экспериментально установленным точкам присутствия вида. Таких граничных условий было 30 в диапазоне от 250 до 27000 м.

В качестве примера размещения точек псевдоотсутствия на рис. 4 показаны варианты с граничными условиями 2000, 5000, 10000 и 27000 м. Для каждого варианта точек псевдоотсутствия рассчитывались характеристики соответствующей оценки свойств экологической ниши. Также с помощью метода Монте-Карло проводилась оценка достоверности отличия от нуля глобальных значений маргинальности и специализации для соответствующих оценок свойств экологической ниши.

Представленный методический прием позволяет для оценки свойств экологической ниши постепенно расширять диапазон условий, которые формируются в непосредственном окружении от мест встречи птиц в природе.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что глобальные и частные статистики маргинальности сильно зависят от масштаба рассмотрения экологической ниши. Маргинальность оценок экологической ниши в целом имеет тенденцию к увеличению по мере увеличения граничной дистанции и после дистанции около 10000 м выходит на плато. Это говорит о том, что дифференцирующим экологическую нишу лебеда-шипуна являются условия, которые формируются в радиусе около 10 км от мест его локализации. Статистически значимо отличаются от нулевой альтернативы оценки маргинальности для дистанций, которые начинают превышать 900–1200 м. Варьирование условий в радиусе меньше указанного не существенны для выбора лебедем-шипуном предпочитаемых стадий.

Поведение статистики, которая описывает глобальную специализацию экологической ниши менее монотонно в диапазоне граничных дистанций, чем поведение маргинальности. До граничной дистанции 900–1200 м наблюдается увеличение значений специализации, после чего этот показатель выходит на плато. Следует отметить, что при дистанции более 7000 м специализация начинает очень сильно варьировать вблизи стационарного среднего уровня этого показателя. Уровень статистически достоверного отличия специализации от нуля наблюдается от дистанции 700–800 м. Однако, при дистанциях более 3000 м очень часто полученные оценки экологической ниши характеризуются статистически недостоверными значениями специализации.

Наряду с варьированием в градиенте граничных дистанций глобальных статистик, которые описывают маргинальность и специализацию, происходят перестройки роли различных экогеографических предикторов в определении этих свойств экологической ниши. В качестве примера на рисунке приведено варьирование некоторых экогеографических предикторов.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что роль высоты рельефа сильно изменяется в зависимости от граничной дистанции. В целом птицы предпочитают локально пониженные участки рельефа, однако на дистанции 325 м роль этого предиктора приближается к нулевой.

Топографический индекс влажности изменяет свое значение для экологической ниши с точностью до наоборот на дистанции 900 м: при меньших дистанциях вид предпочитает более влагообеспеченные участки, а при больших – напротив, менее обеспеченные. Топографический индекс влажности зависит от двух свойств рельефа: угла наклона и локальной площади водосборного бассейна.

Очевидно, что в целом выравненной местности угол наклона не будет существенным дифференцирующим фактором. В пределах некоторого ближайшего окружения повышенный индекс TWI может быть характерен для ограниченных понижений рельефа, чем могут быть периодически заливаемые водой днища лиманов. При этом они могут быть изолированы от водосборного бассейна более высокого уровня, поэтому при увеличении масштаба рассмотрения экологической ниши мы будем отмечать, что птицы предпочитают биотопы с меньшим значением индекса TWI.

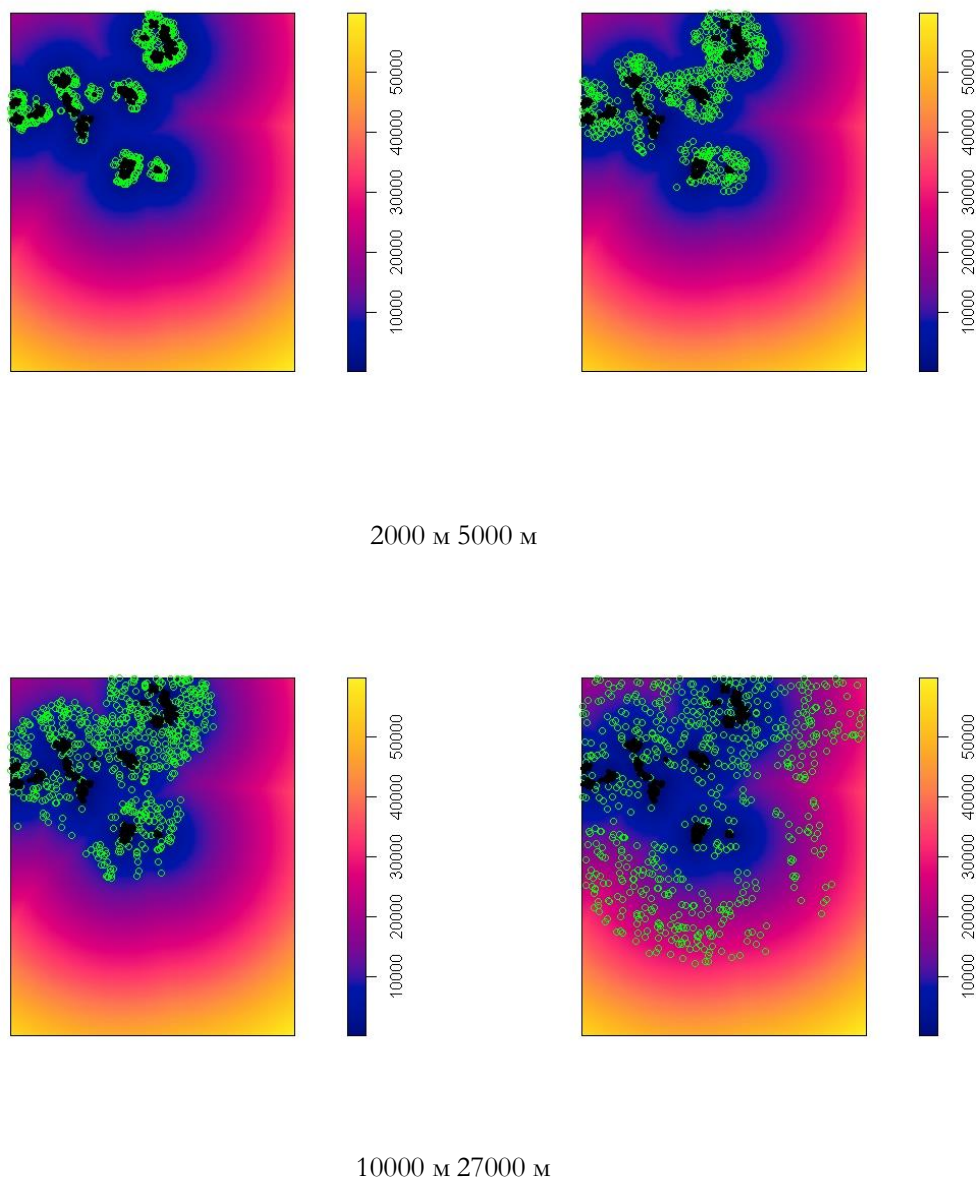


Рис. 4. Моделирование случайного размещения точек псевдоотсутствия на дистанции не более 2000, 5000, 10000 и 30000 м от точек присутствия лебедя-шипуна

Роль индекса NDVI также меняется диаметрально противоположно при увеличении граничной дистанции размещения точек псевдоотсутствия. При дистанциях до 500 м лебедь-шипун предпочитает локалитеты с разреженным растительным покрытием. При рассмотрении экологической ниши при больших масштабах мы получаем сведения, которые указывают на предпочтение этим видом более густых зарослей, чем существуют в округе. Подобная инверсия наблюдается и для индекса AC-index с той особенностью, что стационарное состояние, которое наступает после дистанции 2000 м, указывает на то, что этот индекс больше не принимает участия в формировании маргинальности экологической ниши.

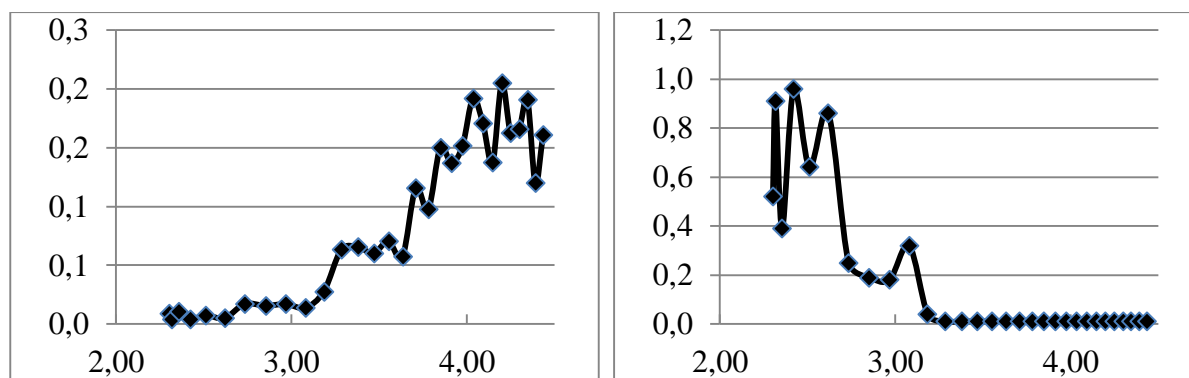
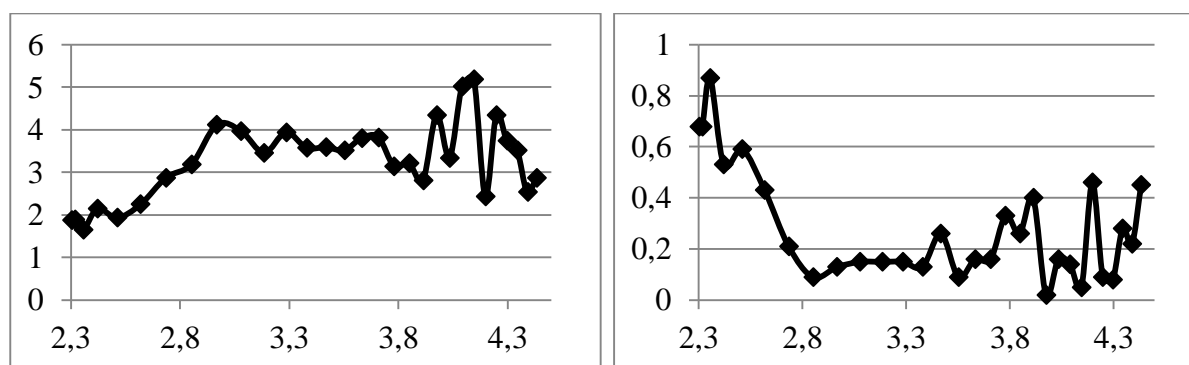
Маргинальность p -уровеньСпециализация p -уровень

Рис. 5. Изменчивость значений маргинальности и специализации, а также их уровней значимости в зависимости от граничной дистанции размещения точек псевдоотсутствия (в м, логарифмическом масштабе)

Очевидно, что перечисление значения каждой экогеографической переменной для формирования маргинальности экологической ниши в градиенте граничных дистанций размещения точек псевдоотсутствия не приближает нас к пониманию общих механизмов трансформации экологической ниши на различных масштабных уровнях. Динамика изменчивости роли различных экогеографических предикторов обладает некоторой степенью общности, что дает основания для снижения размерности пространства, в котором отображается соответствующая динамика. Эта задача может быть выполнена средствами анализа главных компонент.

Применение анализа главных компонент позволило установить, что для описания вариабельности роли экогеографических в формировании маргинальности и специализации экологической ниши лебедя-шипца достаточно восьми главных компонент, собственные числа которых превышают 1 (табл. 2). Эти компоненты описывают 91,65 % общей вариабельности признакового пространства, т.е. достаточно полно описывают изучаемое явление. Главные компоненты 5–8 характеризуются низким уровнем общности, т.е. описывают варьирование одной или нескольких переменных. Поэтому нами рассмотрены только главные компоненты 1–4.

Главная компонента 1 описывает 25,99 % суммарной вариации признакового пространства. Эта компонента отражает варьирование маргинальности практически по всем переменным и специализации по многим вегетационным индексам. Значения главной компоненты 1 изменяются на обратные при превышении граничной дистанции 1200 м (рис. 7). До граничного уровня 900 м главная компонента 2 имеет только позитивные значения. При дальнейшем увеличении граничной дистанции эта компонента на общем уровне позитивных значений проявляет регулярные и постоянно нарастающие выбросы в негативную область. Такая динамика указывает на нестабильную структуру системы показателей, которые отражают особенности организации экологической ниши в аспекте её специализации на различных масштабных уровнях.

Таблица 2. Результаты анализа главных компонент вариабельности роли экогеографических предикторов в формировании маргинальности экологической ниши в градиенте граничных дистанций размещения точек псевдоотсутствия

Экогеографические предикторы	PC1		PC2		PC3		PC4	
	Mar	Spe	Mar	Spe	Mar	Spe	Mar	Spe
<i>Геоморфологические переменные</i>								
Dem	–	–	–	–0,81	–	–	–0,72	–
water_dist	0,66	–	–	–0,89	–	–	–	–
TwI	0,80	–	–	–0,77	–	–	–	–
Tpi	–0,49	–	–	–0,84	–	–	–0,72	–
Mbi	–	–	–	–0,57	–	–	–	–
ls	–0,77	–	–	–0,72	–	–	–	–
vrn	–0,77	–	–	–0,86	–0,38	–	–	–
<i>Вегетационные индексы</i>								
ndvi	–0,75	–0,72	–	–	–0,54	0,41	–	–
ndti	–0,41	–	–	–0,56	–0,62	–	0,61	–
green_ndvi	–0,81	–0,42	–	0,71	–0,47	–	–	–
mndw	–	0,72	–	–0,40	0,84	–0,37	–	–
ac_index	–	–0,42	–	–0,57	–0,77	–	–	–
chlor_a	–0,78	–	–	–	–0,51	0,40	–	–
hydro	–0,77	–	–	–0,64	0,43	–	–	–
lswi	–0,84	0,61	–	–	–	–0,38	–	–
ndb4b3	0,61	–0,68	–	–	–	0,43	–	–
Nbr	–0,81	–	–	–0,55	–	–	0,45	–
Shdi	0,55	–0,51	–	–	–	–	0,56	0,43
sh_land	–0,71	–	–	–0,76	–0,46	–	–0,39	–
Собственные числа	9,88		8,34		5,23		4,43	
Объясненная дисперсия, %	25,99		21,95		13,78		11,66	

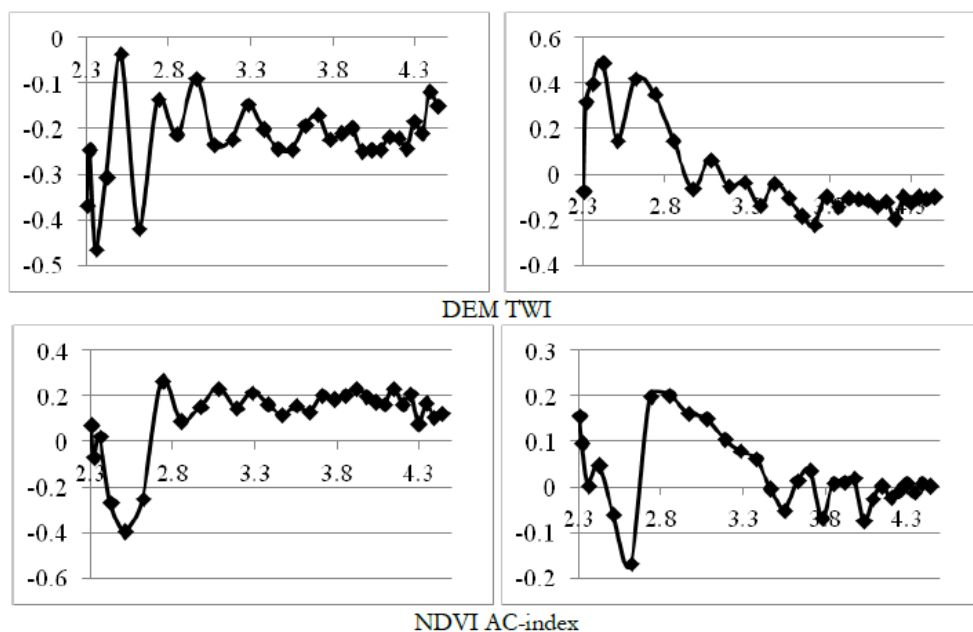


Рис. 6. Изменчивость значений маргинальности некоторых экогеографических предикторов в зависимости от граничной дистанции размещения точек псевдоотсутствия (в м, логарифмическом масштабе)

Главная компонента 3 описывает 13,78 % вариации признакового пространства и связана с преимущественным варьированием экологической ниши, которое отражается вегетационными индексами. Вегетационные индексы отличаются особым значением в характеристике экологической ниши при граничных дистанциях до 2000 м, при этом при дистанции 500 м наблюдается инверсия значений этой компоненты, что свидетельствует о существенной перестройке факторов, которые определяют экологическую нишу лебедя-шипуна на различных пространственных уровнях.

Главная компонента 4 описывает 11,66 % вариации признакового пространства. Эта компонента связана преимущественно с маргинальностью по отдельным экогеографическим предикторам – высота рельефа, топографический индекс позиции, NDTI, NBR, ландшафтное и рельефное разнообразие. Роль этих показателей в определении структуры экологической ниши актуальна на граничных дистанциях до 1500 м, после чего их значение нивелируется.

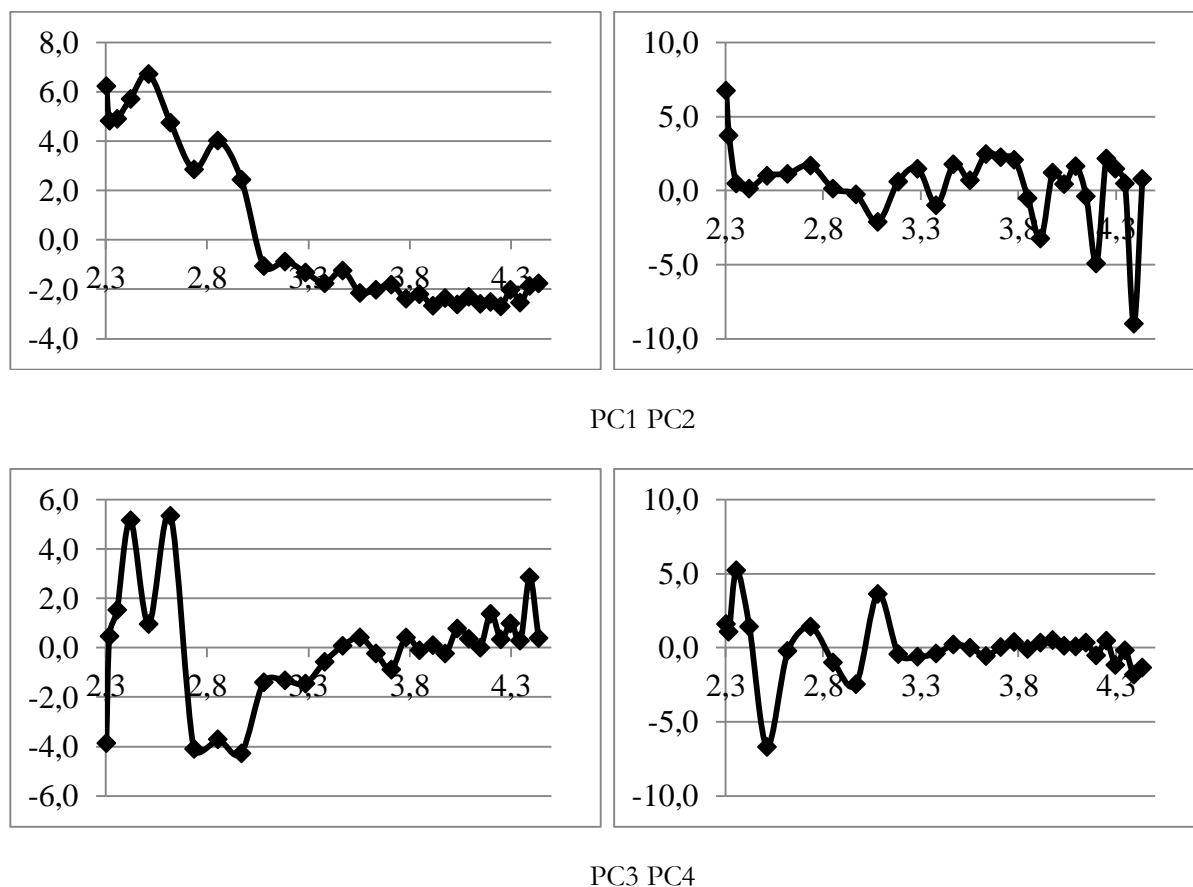


Рис. 7. Динамика значений главных компонент 1–4 в зависимости от граничной дистанции
Условные обозначения: ось абсцисс – граничная дистанция (км, логарифмический масштаб);
ось ординат – значения главных компонент

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лебедь-шипун использует биогеоценозы залива Сиваш в качестве мест зимовки. Интерес представляет вопрос – является ли данная территория экологически однородной для данного вида, либо представляет гетерогенное местообитание, в котором выделяются участки с большей или меньшей степенью пригодности для жизни данного вида. В качестве гипотезы может быть проверена версия о том, что маркеры неоднородности ландшафтного покрова, которые получены с помощью данных дистанционного зондирования Земли, могут выступить в качестве информационно ценных предикторов, которые характеризуют неоднородность среды обитания для лебедя-шипуна. Методологической основой для решения этого вопроса является теория экологической ниши и концепция общего анализа экологической ниши (Calenge, 2005; Calenge, Basille, 2008; Демидов и др., 2013). Предикторы представлены двумя группами: цифровая модель рельефа и её производные, а также вегетационные индексы. На основании каждой группы предикторов рассчитаны индексы геоморфологического и вегетационного разнообразия ландшафтного покрова.

Тотальный анализ экологической ниши, проведенный по классической процедуре, является весьма грубым приближением структуры экологической ниши. Тем не менее, он показал, что выбранные предикторы могут использоваться для описания экологической ниши лебедя-шипуна.

Помимо субъективных причин, таких как некоторая произвольность в определении рамки исследуемого полигона, на получаемый результат оказывает влияние объективная зависимость свойств экологической ниши от масштаба её рассмотрения. Это вполне биологически объяснимо, так как на различных пространственных уровнях в качестве ключевых выступают различные факторы. Нам это удалось показать, используя процедуру ограничения некоторой дистанцией случайного размещения точек псевдоотсутствия вида. В градиенте этой дистанции как тотальная, так и частная маргинальность и специализация экологической ниши демонстрирует закономерную динамику. При различных граничных дистанциях мы можем получить совершенно различные, но при этом статистически достоверные, оценки структуры экологической ниши лебедя-шипуна на основе ландшафтных экогеографических предикторов. При некоторых дистанциях плавные количественные изменения оценок экологической ниши изменяются качественно. Это наталкивает на мысль о дискретном структурировании экологического пространства лебедя-шипуна.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрющенко Ю.А. Унификация методик среднезимних учетов в Азово-Черноморском регионе Украины / Ю.А. Андрющенко // Бюллетень РОМ: Итоги среднезимнего учета водно-болотных птиц 2006 года в Азово-Черноморском регионе Украины: адаптация методик IWC и их апробация – 2009. – Вып. 4. – С. 4-12.

Андрющенко Ю. Методики обліку птахів для оцінки стану ресурсів мисливських видів водно-болотних птахів у мисливських господарствах Азово-Чорноморського регіону України / Ю. Андрющенко, С. Катиш, В. Попенко, В. Сіухін, Й. Черничко – Мелітополь: видавництво «Лагуна», 2010. – 24 с.

Демидов А. А. Пространственная агроэкология и рекультивация земель: монография / Демидов А.А., Кобец А.С., Грицан Ю.И., Жуков А.В. – Днепропетровск: Изд-во «Свидлер А.А.», 2013. – 560 с. DOI: 10.13140/RG.2.1.5175.5040

Жуков А. В. Ландшафтный аспект экологической ниши слепышей / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Т. М. Коновалова // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького – 2011. – № 3. – С. 13–27.

Жуков О. В. Дослідження просторових параметрів екологічної ніші зяблика (*Fringilla coelebs*) за допомогою даних дистанційного зондування Землі / О. В. Жуков, О. А. Пономаренко, А. А. Зимарова // Вісник Львівського національного університету. Серія Біологічна. – 2015. – Вип. 70. – С. 110–121.

Кунах О. М. Геоморфологічні екогеографічні змінні, які визначають особливості екологічної ніші ваточника сирійського (*Asclepias syriaca* L.) / О. М. Кунах, О. С. Папка // Біологічний вісник МДПУ. – 2016. – №1. – С. 243–275.

Кунах О.М. Екогеографічні детермінанти екологічної ніші ваточника сирійського (*Asclepias syriaca*) на основі індексів знімків дистанційного зондування Землі / О.М. Кунах, О.С. Папка // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. – 2016. – 24(1). – С. 78–86.

Baddeley A. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns / A. Baddeley, R. Turner // J. Stat. Software. – 2005. – Vol. 12. – P. 1–42.

Calenge C. The factorial decomposition of the Mahalanobis distances in habitat selection studies / C. Calenge, G. Darmon, M. Basille, A. Loison, J. M. Jullien // Ecology. – 2008. – Vol. 89. – P. 555–566.

Calenge C. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals // Ecological Modelling. – 2006. – Vol. 197. – P. 516–519.

Calenge C. A general framework for the statistical exploration of the ecological niche / C. Calenge, M. Basille // Journal of Theoretical Biology. – 2008. – Vol. 252. – P. 674–685.

Caruso N. Modelling the ecological niche of an endangered population of Puma concolor: First application of the GNESSFA method to an elusive carnivore / N. Caruso, M. Guerisoli, E.M. Luengos Vidal, D. Castillo, E.B. Casanave, M. Lucherini // Ecological Modelling. – 2015. – Vol. 297. – P. 11–19.

De Angelo C. Differential impact of landscape transformation on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*) / C. De Angelo, A. Paviolo, M. Di Bitetti // the Upper Paraná Atlantic Forest. Divers. Distrib. – 2011. – Vol. 17. – P. 422–436.

Galparsoro I. Predicting suitable habitat for the European lobster (*Homarus gammarus*) on the Basque continental shelf (Bay of Biscay), using Ecological–Niche Factor Analysis / I. Galparsoro, Á. Borja, J. Bald, P. Liria, G. Chust // Ecol. Model. – 2009. – Vol. 220. – P. 556–567.

Grohmann C. H. Resampling SRTM 03”– data with kriging / C.H. Grohmann // GRASS/OSGeo–News. – 2006. – Vol. 4. – P. 20–25.

- Halstead B.J. Habitat suitability and conservation of the giant gartersnake (*Thamnophis gigas*) in the Sacramento Valley of California / B.J. Halstead, G.D. Wylie, M.L. Casazza // *Copeia*. – 2010. – P. 591–599.
- Hemery L Predicting habitat preferences for *Anthometrina adriani* (Echinodermata) on the East Antarctic continental shelf / L. Hemery, B. Galton-Fenzi, N. Améziane, M. Riddle, S. Rintoul, R. Beaman, A. Post, M. Eléaume // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2011. – Vol. 441. – P. 105–116.
- Hirzel A.H. Ecological–niche factor analysis: How to compute habitat– suitability maps without absence data? / A.H. Hirzel, J. Hausser, D. Chessel, N. Perrin // *Ecology*. – 2002. – Vol. 83. – P. 2027–2036.
- Hutchinson G. E. Concluding remarks / G.E. Hutchinson // *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology* – 1957. – Vol. 22. – P. 415–427.
- Hutchinson G. E. The niche: an abstractly inhabited hypervolume / G.E. Hutchinson // *The ecological theatre and the evolutionary play*. – New Haven, Yale Univ. Press. – 1965. – P. 26–78.
- R Core Team. 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Thiebot J.–B. Larger foraging range but similar habitat selection in non–breeding versus breeding subAntarctic penguins / J.–B. Thiebot, A. Lescroel, D. Pinaud, P.N. Trathan, C.–A. Bost // *Antarctic Science*. – 2011. – Vol. 23. – P. 117–126.
- Valeriano M. M. Modeling small watersheds in Brazilian Amazonia with shuttle radar topographic mission–90m data / M. M. Valeriano, T. M. Kuplich, M. Storino, B. D. Amaral, J. N. Mendes, D. J. Lima // *Computers and Geosciences*. – 2006. – Vol. 32. – P. 1169 – 1181.
- Valle M. Modelling suitable estuarine habitats for *Zostera noltii*, using Ecological Niche Factor Analysis and Bathymetric LiDAR / M. Valle, Á. Borja, G. Chust, I. Galparsoro, J.M. Garmendia // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2011. – Vol. 94. – P. 144–154.
- Zimaroeva A. Ecological niche modelling of *Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758 (common chaffinch) using GIS tools / A. Zimaroeva, A. Zhukov, A. Ponomarenko, A. Matsura // *ROM. J. BIOL. – ZOOL.* – 2015. – Vol. 60, No. 2. – P. 135–146.
- Zimaroeva A. A. Determining spatial parameters of the ecological niche of *Parus major* (Passeriformes, Paridae) on the base of remote sensing data / A. A. Zimaroeva, O. V. Zhukov, O. L. Ponomarenko // *Vestnik zoologii*. – 2015. – 49(2). – P. 451–456.

REFERENCES

- Andryushchenko, Yu, Katysh, S., Popenko, V., Siohin, V., Chernichko I. (2010). *Methods of keeping birds for assessment of resources hunting species of wetland bird hunting farms in the Azov-Black Sea Ukraine*. Kyiv: Lahuna (In Ukrainian).
- Andryushchenko, Yu. (2009). Unifying techniques average winter counts in the Azov-Black Sea region of Ukraine. ROM: *The results of the average winter accounting waterbirds 2006 in the Azov-Black Sea region of Ukraine: IWC adaptation methods and their validation*, 4, 4-12 (In Russian).
- Baddeley, A., Turner, R. (2005). Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *J. Stat. Software*, 12, 1–42.
- Calenge, C. (2006). The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197, 516–519.
- Calenge, C., Basille, M. (2008). A general framework for the statistical exploration of the ecological niche. *Journal of Theoretical Biology*, 252, 674– 685.
- Calenge, C., Darmon, G., Basille, M., Loison, A., Jullien, J.M. (2008). The factorial decomposition of the Mahalanobis distances in habitat selection studies. *Ecology*, 89, 555 –566.
- Caruso, N., Guerisoli, M., Luengos Vidal, E.M., Castillo, D., Casanave, E.B., Lucherini, M. (2015). Modelling the ecological niche of an endangered population of Puma concolor: First application of the GNESFA method to an elusive carnivore. *Ecological Modelling*, 297, 11–19.
- De Angelo, C., Paviolo, A., Di Bitetti M. (2011). Differential impact of landscape transformation on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*). *the Upper Paraná Atlantic Forest. Divers. Distrib.*, 17, 422–436.
- Demidov, A.A., Kobets, A.S., Gritsan, Yu.I., Zhukov, A.V. (2013). *Spatial agricultural ecology and soil recultivation*. Dnepropetrovsk: A.L. Svidler Press. DOI: 0.13140/RG.2.1.5175.5040
- Galparsoro, I. Borja. A., Bald, J., Liria, P., Chust, G. (2009). Predicting suitable habitat for the European lobster (*Homarus gammarus*) on the Basque continental shelf (Bay of Biscay), using Ecological–Niche Factor Analysis. *Ecol. Model.*, 220, 556–567.
- Grohmann, C.H. (2006). Resampling SRTM 03” – data with kriging. *GRASS/OSGeo–News*, 4, 20–25.
- Halstead, B.J., Wylie, G.D., Casazza, M.L. (2010). Habitat suitability and conservation of the giant gartersnake (*Thamnophis gigas*) in the Sacramento Valley of California. *Copeia*, 591–599.

- Hemery, L., Galton-Fenzi, B., Ameziane, N., Riddle, M., Rintoul, S., Beaman, R., Post, A., Eleaume, M. (2011). Predicting habitat preferences for *Anthometrina adriani* (Echinodermata) on the East Antarctic continental shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 441, 105–116.
- Hirzel, A.H., Hausser, J., Chessel D., Perrin, N. (2002). Ecological–niche factor analysis: How to compute habitat– suitability maps without absence data? *Ecology*, 83, 2027–2036.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Hutchinson, G. E. (1965). The niche: an abstractly inhabited hypervolume. *The ecological theatre and the evolutionary play*. New Haven: Yale Univ. Press, 26–78.
- Kunakh, O.M., Papka, O.S. (2016). Ecogeographical determinants of the ecological niche of the common milkweed (*Asclepias syriaca*) on the basis of indices of remote sensing of land images. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology*, 24(1), 78–86 (In Ukrainian).
- Kunakh, O.M., Papka, O.S. (2016). Geomorphological ecogeographic variables that determine the characteristics of the ecological niche *Asclepias Syria* (*Asclepias syriaca* L.). *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University*, 1, 243–275 (In Ukrainian).
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Thiebot, J.–B., Lescroel, A., Pinaud, D., Trathan, P.N., Bost, C.–A. (2011). Larger foraging range but similar habitat selection in non–breeding versus breeding subAntarctic penguins. *Antarctic Science*, 23, 117–126.
- Valeriano, M.M., Kuplich, T.M., Storino, M., Amaral, B.D., Mendes, J.N., Lima, D.J. (2006). Modeling small watersheds in Brazilian Amazonia with shuttle radar topographic mission–90m data. *Computers and Geosciences*, 32, 1169 – 1181.
- Valle, M., Borja, A., Chust, G., Galparsoro, I., Germendia, J.M. (2011). Modelling suitable estuarine habitats for *Zostera noltii*, using Ecological Niche Factor Analysis and Bathymetric LiDAR. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 94, 144–154.
- Zhukov, O.V., Ponomarenko, O.L., Zimaroeva, A.A. (2015). Research of spatial parameters of ecological niches finch (*Fringilla coelebs*) by means of remote sensing. *Visnyk of Lviv State University. Biological series*, 70, 110–121 (In Ukrainian).
- Zhukov, A.V., Kunakh, O.N., Konovalova, T.M. (2011). Landscape aspect of the ecological niche of mole rats. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University*, 3, 13–27 (In Russian).
- Zimaroeva, A., Zhukov, A., Ponomarenko, A., Matsyura, A. (2015). Ecological niche modelling of *Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758 (Common chaffinch) using GIS tools. *ROM. J. BIOL. ZOOL.*, 60(2), 135–146.
- Zimaroeva, A.A., Zhukov, O.V., Ponomarenko, O.L. (2015). Determining spatial parameters of the ecological niche of *Parus major* (Passeriformes, Paridae) on the base of remote sensing data. *Vestnik zoologii*, 49(2), 451–456.