АРИДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ, 2023, том 29, № 4 (97), с. 177-186

ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ АРИДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

УДК 574.587

ОЦЕНКА ДОННЫХ СООБЩЕСТВ РЕК С УЧЕТОМ «ТЕМНОГО И СЕРОГО РАЗНООБРАЗИЯ» ВИДОВ: ПОДХОДЫ К РЕШЕНИЮ

© 2023 г.
Т.Д. Зинченко, В.К. Шитиков, Г.С. Розенберг

Институт экологии Волжского бассейна – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН
Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10. E-mail: zinchenko.tdz@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.05.2023. После доработки 22.06.2023. Принята к публикации 01.07.2023.

Видовое разнообразие всего мета-сообщества складывается из локальных пулов видов отдельных сообществ, включающих как совокупность реально наблюдаемых таксономических групп, так и виды «темного» разнообразия, которые по своим экологическим свойствам теоретически пригодны для обитания в имеющихся условиях и потенциально обнаруживаются при повторных исследованиях. Для оценки темного разнообразия рассчитываются количественные индексы соответствия или пригодности (англ. «suitability») обследованных участков изучаемой территории по отношению к различным таксонам рассматриваемого сообщества.

Изучение видового состава донных сообществ проведено на малых и средних равнинных реках, притоках Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ, включая реки аридного региона бассейна оз. Эльтон. Всего обследовано 132 локальных сообщества, из состава которых для расчетов отобрано 147 таксонов макрозообентоса. Для выделения темного разнообразия проведен анализ совместной встречаемости видов и с использованием формул гипергеометрического распределения рассчитаны оценки условных вероятностей статистической связи каждого из этих видов с отдельными участками рек. Рассмотрены зависимости между наблюдаемым видовым богатством и темным разнообразием; протестирована встречаемость скрытых видов на участках рек сходного типа. Вводится понятие «серого» разнообразия – подмножества наблюдаемых видов, у которых индексы соответствия фокальному участку меньше задаваемого порога.

Ключевые слова: макрозообентос, малые и средние реки, пул видов, темное и серое разнообразие, индекс соответствия, совместная встречаемость, гипергеометрическое распределение

DOI: 10.24412/1993-3916-2023-4-177-186
EDN: ZZAMBH

Отсутствие как высшая форма присутствия.
Джеймс Джойс (Кубатиев, 2011)

Региональный пул видов (англ. «regional species pool») определяется как подмножество всех видов изучаемой территории, теоретически обладающих потенциалом к совместному существованию и обитанию в конкретных экологических условиях (Eriksson, 1993; Акатов, Акатова, 2012; Cornell, Harrison, 2014; Zobel, 2016). Один из подходов к выделению пулов видов – инвентаризация региональных кадастров флоры или фауны на основе репрезентативных выборок полевых наблюдений и компьютерных базах данных (de Bello et al., 2016), которая проводится с учетом анализа важных экологических закономерностей и пространственно-временной динамики сообществ (Silvertown et al., 2006; Розенберг и др., 2020). Важным этапом такого анализа является количественная оценка соответствия условий среды для различных типов биотопов экологическим свойствам обнаруженных в них видов по совокупности нескольких критериев (Шитиков и др., 2011; Головатюк и др., 2017). Это позволяет разделить видовой состав каждого местообитания, как минимум, на две группы: верные (или центральные, характерные) виды с высокими значениями индексов пригодности и виды-«спутники», вероятность появления которых в пробах лишь незначительно превышает случайность (Миркин, Розенберг, 1978).

Натурные фаунистические исследования обычно представляют собой моментальные снимки состава сообщества, упуская потенциально скрытые виды, которые могут быть, например, «зашифрованными» (англ. «cryptic»; Bickford et al., 2007) или «спящими» (англ. «dormant»; Klimesova, Klimes, 2007). Совокупность видов, которые теоретически могут принадлежать к региональному пулу видов, но до некоторых пор не были обнаружены на изучаемой территории, была названа «темным» разнообразием («dark diversity»; Pärtel et al., 2011). Увеличение числа проб, инвазивные процессы, случайные природно-климатические флуктуации и прочие факторы могут привести к неожиданным вспышкам численности таких видов или их стабильному дальнейшему существованию. Оценка региональных пулов с учетом темного разнообразия потенциально скрытых видов представляет собой сложную задачу, инструментарий решения которой еще находится в стадии разработки. В публикациях отражено применение следующих подходов (de Bello et al., 2016):

- обобщение индексов экологических предпочтений видов вдоль градиентов среды (например, с использованием индикаторных значений Элленберга (Lewis et al., 2015));
- методы, основанные на вероятности совместной встречаемости видов во всем мета-сообществе (Beals, 1984; Carmona et al., 2021);
- различные алгоритмы моделирования пространственного распределения видов (Ovaskainen, Abrego, 2020; Шитиков и др., 2021; Fujinuma, Pärtel, 2023).

Вводится понятие «серого» разнообразия – подмножества наблюдаемых видов, у которых индексы соответствия фокальному участку меньше задаваемого порога.

Ранее нами были рассмотрены особенности широтного и зонального, а также пространственного градиентов распределения биоразнообразия видов донных сообществ равнинных рек в бассейне Средней и Нижней Волги (Особенности пресноводных …, 2011; Головатюк и др., 2017, 2021; Зинченко и др., 2018). Цель настоящей статьи – выполнить расчет вероятностей соответствия или пригодности (англ. «suitability») отдельных участков изученных ранее водотоков по отношению к различным таксонам макрозообентоса (Carmona, Pärtel, 2021). На основании этого осуществить разделение видового пула каждой реки на три составляющие: 1) верные виды, 2) наблюдаемые виды «серого» разнообразия (англ. «grey diversity») с невысокими значениями индексов пригодности, 3) виды «темного» разнообразия, которые отсутствуют, но с большой вероятностью могут быть обнаружены при повторных исследованиях.

Материал и методы

Анализ видового состава донных сообществ и оценка темного разнообразия проводились по результатам многолетних 1990-2019 гг. исследований рек на территории Среднего и Нижнего Поволжья и Прикаспийской низменности (Зинченко, 2011; Головатюк и др., 2017). Гидробиологическую съемку макрозообентоса проводили в разные месяцы вегетационного периода на 90 малых и 12 средних равнинных реках, притоках Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ, в том числе, на 7 реках аридного региона бассейна оз. Эльтон (рис. 1). Для оценки совместной встречаемости видов средние реки были разделены на приблизительно однородные участки: верхнее, среднее, нижнее течение и устье, а каждая малая река принималась как целостный объект. Таким образом, было исследовано $N = 132$ 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 $S = 147$ таксонов встретившихся не менее, чем в 15 пробах или на 10 участках из 132. На основе данных о средней удельной численности (экз./м^2) этих видов формировалась исходная матрица **T** размерностью 132×147.

С использованием этих данных на основе анализа совместной встречаемости выполняли расчет матрицы **P** вероятностей соответствия каждого k-го участка из N для обитания каждого i-го вида из S (Carmona, Pärtel, 2021). Для этого выполняли подгонку данных гипергеометрическим распределением (Veech, 2013), что позволило для каждой пары видов i и j оценить Z-статистику того, насколько фактическое число их совместных встреч M_{ij} превышает случайное ожидание (т.е. в предположении, что между видами нет никакой связи):

$$Z_{ij} = {(M_{ij} - \bar{M}_{ij})}\Big/{\sqrt{D_{ij}}},$$

где $\bar{M}_{ij}$ и D_{ij} – соответственно, среднее и дисперсия теоретического гипергеометрического распределения.

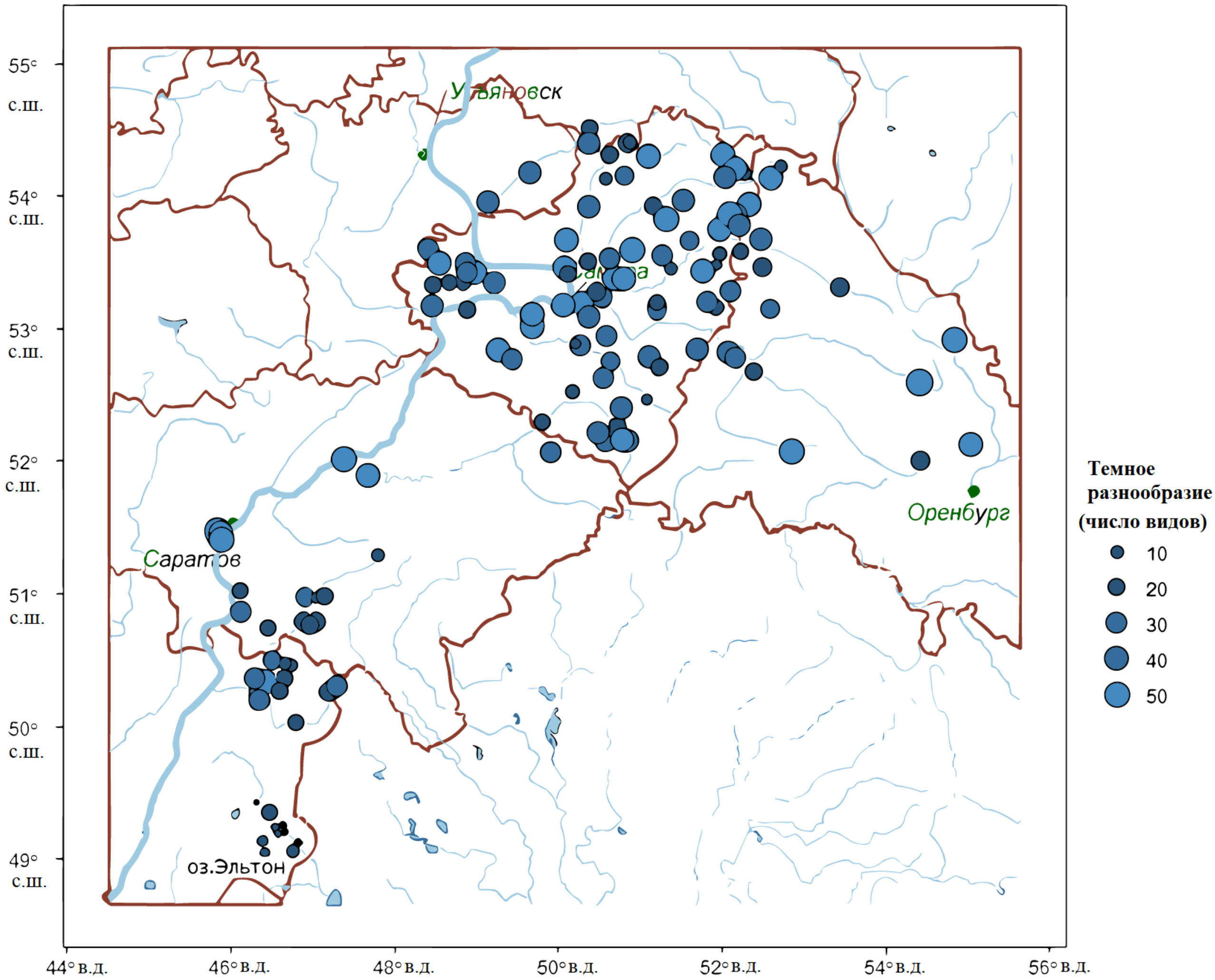

Рис. 1. “Темное разнообразие” по участкам малых и средних рек в районе исследования донных сообществ.

Симметричную матрицу **Z** размерностью $S \times S$, оценивающую силу связи между каждой парой видов, использовали для вероятностного прогнозирования темного разнообразия каждого k-го участка ($k = 1,\ldots, N$) простым усреднением значений Z_{ij} для видов, фактически присутствующих в сообществе:

$$Z_{ki} = \frac{1}{S_k} \sum_{i \neq j}^{S} Z_{ij} I_{kj},$$

$$P_{kj} = \text{Prob}\ \{Z_{kj}\},$$

где S_k – общее число видов на участке k; I_{kj} равен 1, если вид j обнаружен в пробах на участке k, и 0 в противном случае, а значения P_{kj} трансформируются в шкалу {0–1} с применением обратного пробит-преобразования Prob. Итоговые значения индексов P_{kj} трактуются авторами (Carmona, Pärtel, 2021) как условные вероятности принадлежности вида i к темному разнообразию участка k. Действительно, если вид имеет тенденцию к положительным ассоциациям с видами, которые фактически присутствуют на каком-то участке, то вероятность статистической связи между ними будет высока.

Расчеты выполнялись с использованием языка статистической среды R 3.6 и ее специализированного пакета DarkDiv (разработчик C. Carmona).

Результаты

Частоты совместной встречаемости видов в матрице исходных данных **T** моделировали гипергеометрическим распределением и по формулам (1) рассчитывали матрицу вероятностей (или, точнее, индексов) **P** соответствия каждого вида из сформированного списка (S = 147) условиям биотопов изученных водных объектов (N = 132) – рек или их однородных участков. В общем массиве из 132×147 = 19404 вычисленных значений P_{ki} выделяли два подмножества: **A** = 4129, если i-й вид встретился в пробах из k-го участка, и **B** = 15275 для всех не встретившихся видов. Гистограмма всех значений **P** и кривые ядерной плотности распределений отдельно для подмножеств **A** и **B** представлены на рисунке 2.

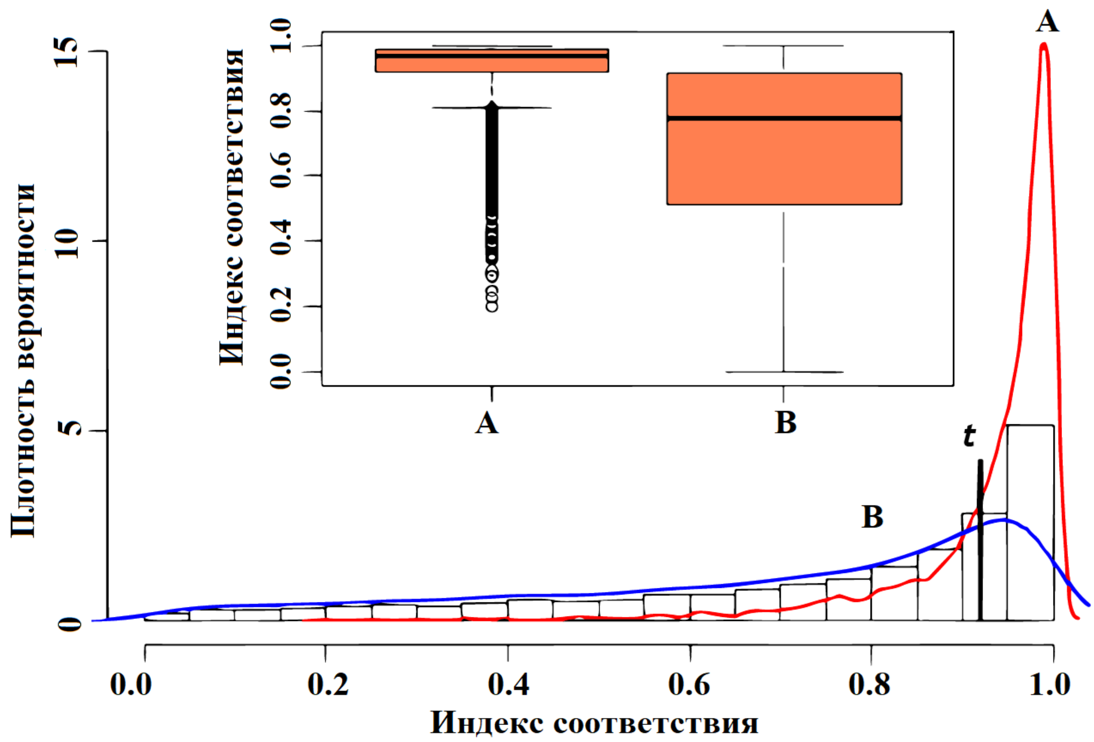

Рис. 2. Гистограмма значений индексов соответствия **P**, вычисленных с использованием гипергеометрического распределения. Для подмножеств **A** и **B** значений **F**, связанных с наблюдаемыми и отсутствующими видами соответственно, представлены кривые ядерной плотности и диаграммы размаха типа «ящик с усами». Показано положение порога t, использованного для декомпозиции региональных пулов видов.

С практической точки зрения важно установить пороговую величину для значений индексов соответствия, позволяющую выполнить декомпозицию видового пула. Нами был принят порог t = 0.918 (рис. 2, жирная вертикальная линия), соответствующий первой квартиле подмножества **A** и разделяющий кривую плотности его распределения в соотношении 0.25 к 0.75. Таким образом, 3097 значений P_{ki} , принадлежащих обнаруженным видам справа от t, составили «верное» разнообразие, а 1032 значений слева – «серое» разнообразие. На стандартной диаграмме размахов (англ. «box-whisker plots»), также представленной на рисунке 2, этот порог соответствует нижней границе бокса для **A**. Аналогично, 3750 значений подмножества **B** с $P_{ki} > t$ сформировали виды «темного» разнообразия для каждого участка.

Установлена статистически значимая обратно пропорциональная зависимость между наблюдаемым числом видов и темным разнообразием участков рек при коэффициенте детерминации

R^2 = 0.48, $p \cong 0$ (рис. 3). По всей вероятности, регрессия обусловлена чисто статистическими причинами: чем больше в местообитании обнаружено видов, тем весомей становится доля случайных или редких таксонов, которые «размывают» среднюю оценку вероятности соответствия $F_{k.}$ k-го участка для каждого скрытого вида.

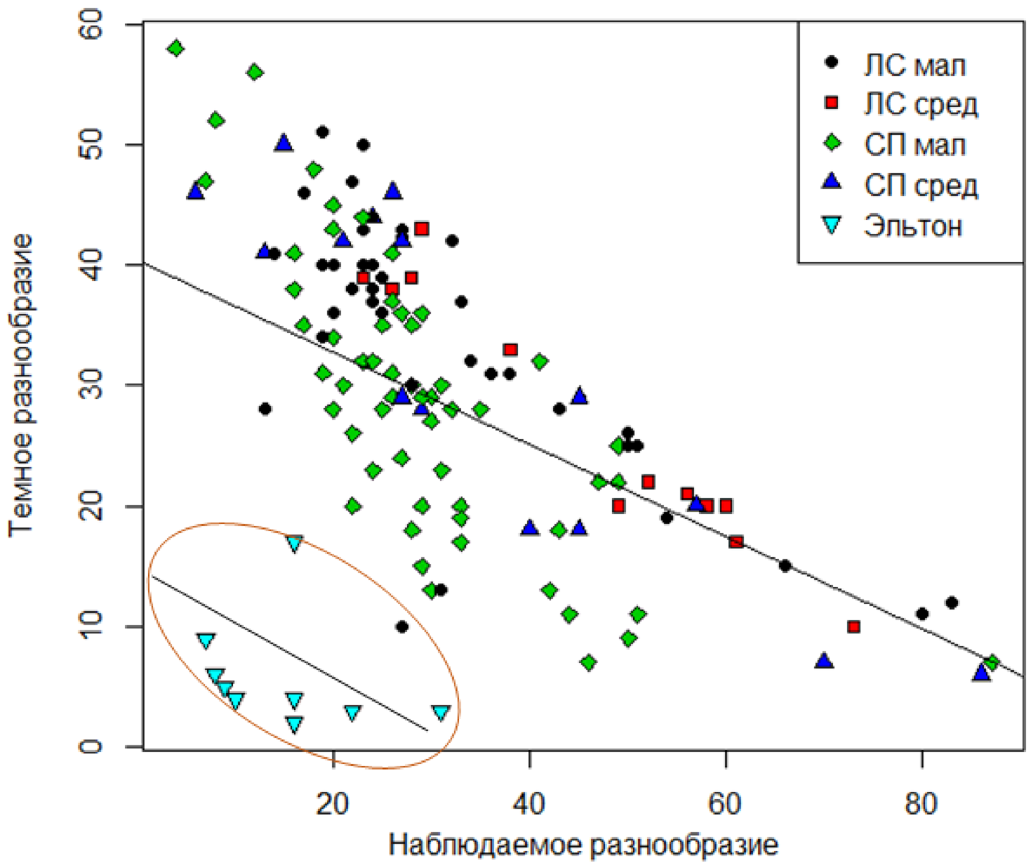

Рис. 3. Зависимость числа видов темного разнообразия от обнаруженного видового богатства по участкам рек (табл. 1). *Условные обозначения:* эллипс – реки бассейна оз. Эльтон.

Для сравнения между собой локальных пулов видов был предложен индекс полноты сообщества (англ. «community completeness index»; Pärtel et al., 2013):

$$CCI = \log(\{\text{наблюдаемое разнообразие}\} \; / \; \{\text{темное разнообразие}\}),$$

низкие значения которого характерны для участков с высоким антропогенным воздействием. На всей обследованной территории не удалось обнаружить связь этого индекса с уровнем загрязнения рек. Но для продольного градиента отдельных рек такая закономерность подтверждается. Например, для верхнего течения р. Чапаевка CCI = log(87/7) = 2.52, для среднего участка log(86/6) = 2.66, для нижнего участка, где имеет место интенсивный сброс техногенных загрязнений, log(26/46) = -0.57 и для устья, где загрязненные воды реки разбавляются подпором вод Саратовского водохранилища, log(27/42) = -0.44.

Косвенным признаком обоснованности расширения пула видов за счет темного разнообразия является группировка биотопически сходных участков рек и анализ возможности обнаружения видов, обозначенных как скрытые, в других местообитаниях той же группы. В таблице 2 показано, что подавляющее большинство видов темного разнообразия подтверждается их наличием в других реках того же типа и они, по всей вероятности, могут быть обнаружены при увеличении количества отобранных проб.

Декомпозиция регионального пула видов зообентоса на части, связанные с верным, серым и темным разделами разнообразия, для 10 участков малых и средних рек бассейна оз. Эльтон (рис. 3, овал) представлена в таблице 2. Всего в выполненных пробах было определено 38 видов и было сформировано темное разнообразие в составе 29 видов. При этом 18 видов, скрытых для одних рек, обнаруживались в других водотоках региона, а 11 прогнозируемых видов не встретилось ни в одном из этих водных объектов.

Таблица 1. Анализ встречаемости видов, в том числе темного разнообразия, в группах рек обследованного региона.

Группа водных объектов	Реки и участки	Обнаружено видов	Темное разнообразие		Общий пул видов
			всего	обнаружено	
ЛС_мал – лесостепная зона, малые реки и верховья средних рек	37	144	105	104	145
ЛС_сред – лесостепная зона, средние реки, среднее и нижнее течение	13	127	87	85	129
СП_мал – степная и полупустынная зоны, малые реки и верхнее течение средних рек	57	134	122	113	143
СП_сред – степная и полупустынная зоны, средние реки, среднее и нижнее течение	15	123	94	90	127
Эльтон – реки бассейна оз. Эльтон	10	38	29	18	49

Обсуждение

Оценка темного разнообразия основана на предположении, что «с высокой вероятностью совместно встречаются виды, сходные по отношению к основным внешним факторам и, следовательно, приуроченные к определенным типам местообитаний» (de Bello et al., 2016, с. 4090). В целом, такой подход наиболее корректен для формирования региональных флористических пулов на относительно однородных территориях с умеренно выраженным экологическим градиентом.

Водные объекты на изученной территории Волжского бассейна и Прикаспийской низменности характеризуются высокой степенью биотопических различий: от чистых предгорных рек с быстрым течением и песчано-галечным грунтом до застойных заиленных участков, подверженных техногенным загрязнениям и высокой минерализации. Для речных донных сообществ характерны высокие случайные флуктуации встречаемости относительно редких видов при наличии постоянной значительной когорты эврибионтных таксонов. Как показано на рисунке 1, рассчитанное наблюдаемое и темное разнообразие имеет пространственно дискретный («прерывистый») характер, а значимый широтный градиент от северной лесостепной зоны до южной степной и полупустынной части практически отсутствует. В то же время, отчетливо выделяется кластер соленых рек (уровень минерализации от 15 до 45 г/л) в бассейне оз. Эльтон (рис. 3).

В этих условиях методически недостаточно оценивать экологическую пригодность местообитаний только вероятностями совместной встречаемости видов. Разработанная байесовская модель логистической регрессии (Fujinuma, Pärtel, 2023) включает в качестве независимых предикторов (кроме матриц **T** и **P**) еще две важные матрицы: $\mathbf{X}_{site}$ – переменные, описывающие условия окружающей среды для каждого биотопа, и $\mathbf{X}_{sp}$ – функциональные и аутэкологические характеристики каждого вида. Результатом подгонки модели являются нормированная метрика «сродства» (англ. «affinity»), основанная на всем комплексе исходных данных. Другие 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.

Применительно к флористическим исследованиям матрица свойств видов $\mathbf{X}_{sp}$ может быть заполнена бальными оценками с использованием шкалы Элленберга (сродство видов к увлажнению и засолению почв, pH и содержанию азота, освещенности и термоклиматическим особенностям). Сходные общепринятые экологические шкалы в гидробиологии из-за методических сложностей отсутствуют, за исключением системы сапробности Сладечека и отдельных публикаций, включающих экспертные оценки толерантости видов к условиям среды для отдельных групп гидробионтов и географических районов (Moller Pillot, Buskens, 1990; Зинченко, 2011). Мы полагаем, что решение этой проблемы является первоочередной задачей гидробиологических исследований.

Таблица 2. Наблюдаемое (1, 2) и темное (3) видовое разнообразие донных сообществ рек бассейна оз. Эльтон.

Виды и таксоны	БС*	К	Л	МС	С	Х	Хн	Хс	Ху	Ч
1. Виды, предсказанные как скрытые и подтвержденные пробами из других рек региона										
Palpomyia sp.	1		2	3	1					1
Sphaeromias pictus	1		1	3	3			1		3
Cladopelma gr. lateralis	3		1					1	2	
Cricotopus sp.	2	1	2	3		2	1		1	3
Glyptotendipes glaucus			1					1	3	
Glyptotendipes paripes	1	3	1	3	3	1	3	3	1	3
Paratanytarsus sp.	3		1					3		
Berosus sp.	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1
Ephydra sp.	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1
Sigara sp.	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1
Ischnura elegans	1	3	1	3	3	3	3	1	3	3
Limnodrilus profundicola	2		2				3		1	
Nais communis		3	2	3			1	2	1	
Nais elinguis	1	1	1	1	3	3	1		1	3
Psychoda sp.	1	3	2	3	1	2			3	3
Odontomyia sp.	1	3	1	3	1	1	3		3	1
Tanypus punctipennis			2					3		
Limnodrilus claparedeanus			2					3		
2. Виды (верные и серые), обнаруженные в пробах, но не предсказанные как скрытые										
Culicoides sp.	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1
Chironomus plumosus	2		2		2	2		1		
Chironomus salinarius	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1
Cricotopus gr. sylvestris	1	2	2	2		2	2	1	2	
Cricotopus salinophilus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Limnodrilus hoffmeisteri	2		2			2	2	1		
Uncinais uncinata			2				2		1	
3. Виды серого разнообразия, обнаруженные в пробах										
Chaoborus sp.	2									
Chironomus sp.	2							2		
Cladotanytarsus mancus	2					2		2	2	
Dicrotendipes notatus						2	2			
Microchironomus tener			2							
Procladius ferrugineus								2		
Procladius sp.			2							

Продолжение таблицы 2.

Виды и таксоны	БС*	К	Л	МС	С	Х	Хн	Хс	Ху	Ч
Tanytarsus sp.			2				2			
Enchytraeus albidus							2	2		
Limnodrilus sp.			2						2	
Limnodrilus udekemianus	2		2							
Nais pseudobtusa			2							
Tabanus sp.						2	2			
4. Виды, предсказанные как скрытые, но не обнаруженные в пробах										
Ablabesmyia sp.								3		
Endochironomus albipennis			3					3		
Glyptotendipes barbipes								3		
Parachironomus varus								3		
Stictochironomus crassiforceps								3		
Tanytarsus pallidicornis								3		
Cloeon simile								3		
Caenis robusta	3		3					3		
Plea minutissima								3		
Helobdella stagnalis								3		
Leptocerus tineiformis			3					3		
Всего обнаружено видов в пробах (1 + 2):	22	9	31	7	10	16	16	16	16	8
из них верных (1):	14	8	14	6	9	8	9	9	12	8
Темное разнообразие (3):	3	5	3	9	4	2	4	17	4	6

Примечания к таблице 2: *БС – Большая Саморода, К – Карантинка, Л – Ланцуг, МС – Малая Сморогда, Х – Хара, Хв – Хара верхнее течение, Хс – Хара среднее течение, Ху – Хара устье, С – Солянка, Ч – Чернавка. Названия видов и таксонов даны по работам: «Экологические проблемы Верхней Волги» (2001), «Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна» (2011), Т.Д. Зинченко (2011), в т.ч. с соавторами (2018), Л.В. Головатюк с соавторами (2017).

Выводы

Темное разнообразие становится важным понятием при проведении экологических и биогеографических исследований. На региональном уровне оно связывает биоразнообразие локальных участков с пулом видов всего мета-сообщества, что позволяет смоделировать композиционные сдвиги и потоки распространения биоты в пространстве. Исследования с привлечением показателей темного разнообразия позволяют понять особенности функциональной экологии: например, скрытые стенобионтные виды имеют в целом более низкую способность к расселению, вследствие чего потенциальный пул видов плохо реализуется в той или иной местности. Изучение состава видов, 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 которых следует своевременно подготовиться.

Финансирование. Работа выполнена по теме НИР « Изменение, устойчивость и сохранение биологического разнообразия под воздействием глобальных изменений климата и интенсивной антропогенной нагрузки на экосистемы Волжского бассейна. Регистрационный номер госзадания 1021060107212-5-1.6.20; 1.6.19 и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 17-04-00135 «Функциональные особенности организации структуры планктонных и донных сообществ речных экосистем на примере соленых рек бассейна гипергалинного оз. Эльтон».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акатов В.В., Акатова Т.В. 2012. Видовой пул, видовое богатство, эффект компенсации плотностью и инвазибельность растительных сообществ // Российский журнал биологических инвазий. № 3. С. 2-19.

Головатюк Л.В., Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. 2017. Оценка зонального распределения видов донных сообществ равнинных рек бассейна Средней и Нижней Волги // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 335-345.

Головатюк Л.В., Зинченко Т.Д., Шитиков В.К. 2021. Географические аспекты пространственного распределения биоразнообразия донных сообществ Среднего и Нижнего Поволжья // Принципы экологии. № 2. С. 38-53.

Зинченко Т.Д. 2011. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги (Атлас). Тольятти: Кассандра. 258 с. [Электронный ресурс http://www.ievbras.ru/books/books.html (дата обращения 01.06.2023)].

Зинченко Т.Д., В.К. Шитиков, Л.В. Головатюк, В.А. Гусаков, В.И. Лазарева. 2018. Планктонные и донные сообщества в соленых реках бассейна оз. Эльтон: статистический анализ зависимостей // Аридные экосистемы. Т. 24. № 3 (76). С. 89-96. [*Zinchenko T.D., Shitikov V.K., Golovatyuk L.V., Gusakov V.A., Lazareva V.I.* 2018. Plankton and Bottom Communities in the Saline Rivers of Lake Elton Basin: Statistical Analysis of Dependences // Arid Ecosystems. Vol. 8. No. 3. P. 225-230.]

Кубатиев А. 2011. Джойс. М.: Молодая гвардия. 480 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. 1978. Фитоценология: Принципы и методы. М.: Наука. 211 с. [Электронный ресурс https://reallib.org/reader?file=818657&pg=214 (дата обращения 01.06.2023)].

Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна / ред Г.С. Розенберг, Т.Д. Зинченко. 2011. Тольятти: Кассандра. 322 с.

Розенберг Г.С., Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. 2020. Mark Vellend. The Theory of Ecological Communities. Princeton; Oxford: Princeton Univ. Press. 2016. 229 p. Велленд М. Теория экологических сообществ. Принстон; Оксфорд: Изд-во Принстонского Университета, 2016. 229 с. // Журнал общей биологии. Т. 81. № 5. С. 394-400.

Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. 2011. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра. 255 с. [Электронный ресурс http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Library/B0_cont.htm (дата обращения 01.06.2023)].

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

Экологические проблемы Верхней Волги. 2001 / ред. А.И. Копылов. Ярославль: Изд-во ЯГТУ. 427 с.

Beals E.W. 1984. Bray-Curtis ordination – an effective strategy for analysis of multivariate ecological data // Advances in Ecological Research. Vol. 14. P. 1-55.

Bickford D., Lohman D.J., Sodhi N.S., Ng P.K.L, Meier R., Winker K., Ingram K.K., Das I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation // Trends in Ecology & Evolution. Vol. 22. No. 3. P. 148-55.

Carmona C.P., Pärtel M. 2021. Estimating probabilistic site-specific species pools and dark diversity from co-occurrence data // Global Ecology and Biogeography. Vol. 30. No. 1. P. 316-326.

Cornell H.V., Harrison S.P. 2014. What are species pools and when are they important? // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. Vol. 45. P. 45-67.

De Bello F., Fibich P., Zelen D., Kopecký M., Ak O.R.M., Chytry M., Pyšek P., Wild J., Michalcov D., Adlo S., Smilauer P., Leps J., Pärtel M., Artel P.€. 2016. Measuring size and composition of species pools: a comparison of dark diversity estimates // Ecology and Evolution. Vol. 6. No. 12. P. 4088-4101.

Eriksson O. 1993. The species-pool hypothesis and plant community diversity // Oikos. Vol. 68. P. 371-374.

Fujinuma J., Pärtel M. 2023. 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. P. 1-12.

Klimesova J., Klimes L. 2007. 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. Vol. 8. P. 115-129.

Lewis R.J., Szava-Kovats R., Pärtel M. 2015. Estimating dark diversity and species pools: an empirical assessment of two methods // Methods in Ecology and Evolution. Vol. 7. No. 1. P. 104-113.

Moller Pillot H.K.M., Buskens R.F.M. 1990. Nederlandse faunistische mededelingen, 1B. De larven der Nederlandse

Chironomidae (Diptera), Deel C: Auto-ecologie en verspreiding. Leiden (Nederland): Stichting European Invertebrate Survey - Nederland, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie. 88 p.

Ovaskainen O., Abrego N. 2020. Species Distribution Modelling: With Applications in R. Cambridge: Cambridge University Press. 370 p.

Pärtel M., Szava-Kovats R., Zobel M. 2013. Community completeness: linking local and dark diversity within the species pool concept // Folia Geobotanica. Vol. 48. No. 3. P. 307-317.

Silvertown J., Dodd M., Gowing D., Lawson C., McConway K. 2006. Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity // Ecology. Vol. 87. S. 7. P. 39-49.

Veech J.A. 2013. A probabilistic model for analyzing species co-occurrence // Global Ecology and Biogeography. Vol. 22. No. 2. P. 252-260.

Zobel M. 2016. The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity // Journal of Vegetation Science. Vol. 27. P. 8-18.