

УДК 574.9

ПРЕИМУЩЕСТВА И ОГРАНИЧЕНИЯ МЕТОДОВ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ АРЕАЛОВ. 1. ОБЩИЕ ПОДХОДЫ

© 2020 г. А. А. Лисовский¹, *, С. В. Дудов², **, Е. В. Оболенская¹, ***

¹Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова
Большая Никитская ул., 2, Москва, 125009 Россия

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра геоботаники
Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

*E-mail: andlis@zmmu.msu.ru

**E-mail: serg.dudov@gmail.com

***E-mail: obolenskaya@zmmu.msu.ru

Поступила в редакцию 05.06.2019 г.

После доработки 21.11.2019 г.

Принята к публикации 17.12.2019 г.

Исследование географического распространения живых организмов длительное время проводилось эмпирическими методами. Изменение представлений об ареале как о географической проекции экологической ниши Хатчинсона определило формирование направления экологического моделирования ареалов, которое превратило фаунистику/флористику из процесса накопления данных в полноценную научную отрасль с планированием эксперимента и верификацией результатов, а также методически обогатило ряд других биологических дисциплин. Разнообразные методы экологического моделирования позволяют анализировать закономерности географического распространения организмов, сталкиваясь при этом с рядом естественных проблем, связанных с неслучайным и неравномерным распределением выборки данных о локализации видов, влиянием масштаба исследования и т.п. Результаты экологического моделирования представляют собой пространственно непрерывную информацию о пригодности местообитаний для биологических видов и ценны не только для изучения ареалов как таковых, но и для целого ряда дисциплин, оперирующих данными о распространении организмов.

DOI: 10.31857/S0044459620020037

Ареал и его пространственно-временная неоднородность является фундаментальной экологической и эволюционной характеристикой вида (Gaston, 2003). Вопрос где, как и почему обитает вид, поднимался исследователями со времен Гумбольдта, Дарвина и Уоллеса и является основным в биогеографии; в ремесленной сфере этот вопрос актуален со времен первобытных охотников и собирателей. Как бы ни был хорошо знаком исследователь с экологическими предпочтениями вида, с разнообразием и распределением природных ландшафтов, в которых этот вид обитает, внутреннее представление человека о деталях распространения организмов является моделью, зависящей от множества параметров, среди которых есть и информация о местах встреч вида, и пространственная гетерогенность среды. Оптимальным способом отображения такой модели была и остается карта, которая может совмещать в себе все типы информации, упомянутые выше. При чтении карты у читающего формируется индивидуальная гипотеза о распространении вида.

При дискретном (точечном) способе отображения ареала, как бы подробно не была нанесена информация на карту, ее читатель волен самостоятельно экстраполировать распространение вида на “незаполненную” территорию, и он делает это в соответствии с уровнем своего знания географии и экологии вида. При непрерывной структурированной заливке ареала, отражающей авторскую модель, наглядность информации в значительной степени снижает произвольность трактовки деталей распространения.

Попытки создания непрерывных карт распространения, отражающих структуру ареалов видов, предпринимались неоднократно на протяжении XX в. (Тупикова, Комарова, 1979). В рамках этого направления была произведена попытка связать экологические предпочтения животных с ландшафтной структурой земной поверхности (Кучерук, 1959; Афанасьев, 1960; Кулик, 1972; Чельцов-Бebutov, 1976; Максимов, 1980; Матюшкин, 1982). Однако настоящий прорыв в решении этой проблемы произошел позже с развитием геоинфор-

мационных технологий и появлением возможности анализа ареалов на основе непрерывных растровых географических данных (о растровых данных см. Дубинин, Костикова, 2008), получаемых в первую очередь при помощи спутниковой съемки. Понимание ареала как географической проекции экологической ниши Хатчинсона (Hutchinson, 1957), другими словами, функции, зависимой от факторов среды, определило формирование направления экологического моделирования ареалов (species distribution modeling, environmental niche modeling, habitat suitability modeling).

Экологическое моделирование ареалов построено на изучении значений факторов среды в местах регистрации живых организмов и сравнении их со значениями тех же факторов среды по всей изучаемой территории с помощью различных статистических методов (подробнее в разделе “Алгоритмы и программная реализация”). Производится интерполяция возможности обитания вида на участки изучаемой территории, где условия существования близки к тем районам, где вид уже зарегистрирован. Это направление, находящееся на стыке биогеографии, экологии и геоинформатики, в настоящее время бурно развивается, причем число публикаций быстро растет с начала 2000-х годов (Araújo et al., 2019). Объем научных работ, выполненных в рамках данного подхода, иллюстрируют результаты запросов на ресурсе Google Академия (<https://scholar.google.ru/>). В апреле 2019 г. запрос “Species distribution modeling” выдавал более 3.5 млн результатов. Опубликовано несколько учебных пособий по этому вопросу (Титар, 2011; Peterson et al., 2011; Franklin, 2013; Guisan et al., 2017).

К сожалению, в русскоязычной научной литературе экологическое моделирование ареалов используется незаслуженно редко (Голошапова, Прокофьев, 2013; Борисова, Старков, 2015; Тупикова, Украинский, 2016; Васильева и др., 2017; Доронин и др., 2018; Рожнов и др., 2018; Дуйсебаева и др., 2019). В этом цикле обзорных статей мы стараемся осветить накопленный к настоящему моменту международный опыт экологического моделирования и ответить на ряд первостепенных вопросов о теоретических и методических ограничениях подхода, а также о возможностях интерпретации моделей ареалов.

ВХОДНЫЕ ДАННЫЕ: ТОЧКИ РЕГИСТРАЦИИ ВИДОВ

Необходимым и главным смысловым компонентом входных данных при экологическом моделировании ареалов являются географические координаты точек регистрации видов (ТР) в пространстве. Это могут быть места сбора образцов в естественно-научных коллекциях или наблюде-

ния в природе, которые документируют обитание вида на некоторой территории. Распределение ТР в пространстве не отражает реального распределения организмов, оно искажено вследствие ряда причин (Peterson et al., 2011). В идеальном случае ТР отражают распределение пригодных для вида местообитаний. Однако отсутствие ТР может говорить не только о непригодности местообитания, но и о том, что данное место не посещалось исследователями. Распространенные причины искажения распределения ТР перечислены ниже.

1. Пространственная неравномерность сбора ТР.

Активность исследователей обычно неравномерно распределена в пространстве. Большая часть наблюдений оказывается сконцентрированной вокруг объектов инфраструктуры, на территориях с большей плотностью населения; существуют сгущения данных вблизи биостанций и привлекательных для исследователей (по разным причинам) природных объектов. Таким образом, наборы данных о распространении видов имеют внутреннюю структуру, не связанную с реальными закономерностями в природе. Кроме того, не вся существующая экологическая амплитуда вида может быть одинаково насыщена ТР. Например, даже на территориях, где биоразнообразие наиболее полно документировано, реальные амплитуды абсолютной высоты крайне неравномерно охвачены ТР (Daru et al., 2018).

2. **Временная динамика ареалов.** Динамика ареалов во времени приводит к тому, что в анализ могут быть включены сведения, потерявшие актуальность. Вид мог некогда обитать на определенной территории, быть задокументирован коллекционными образцами, однако в настоящее время это местообитание стало непригодным для его обитания либо было оставлено по иным причинам.

3. **Регистрация вне пригодных биотопов.** Вид может быть отмечен на территории, где он оказался в результате случайного заноса или во время миграции, в то время как условия среды в этом месте непригодны для его жизнедеятельности. Например, значительная часть ТР черного дятла (*Dryocopus martius*) приурочена к безлесным пространствам (крупным вырубкам, полям), где он регистрируется наблюдателями во время перемещения из одного участка леса в другой.

4. **Выявляемость.** Важное значение для картины распределения ТР в пространстве играет выявляемость — коэффициент, показывающий различия между реальным присутствием вида и собранной информацией о его присутствии (встречаемость вида). Причины разной выявляемости видов очень многообразны. Чаще всего выявляемость в природе зависит от квалификации и мотивов исследователя, разработанности методов регистрации и других факторов, и лишь малая доля биоло-

гических видов имеет выявляемость, близкую к единице. Не представляют редкости случаи, когда многолетние исследования в одной точке пространства не выявили присутствие какого-то вида, но разовое появление специалиста, небольшое изменение методики или просто личностный фактор привели к его обнаружению. Разные методы отлова/регистрации/поиска с разной эффективностью выявляют разные виды (Щипанов и др., 2003).

Наборы данных по видам со сходными ареалами также могут заметно различаться благодаря психологическим особенностям коллекторов. Разные жизненные формы неравномерно представлены в коллекциях (Dagu et al., 2018), а некоторые красивые или интересные по мнению исследователей виды собирают чаще. Например, в Гербарии МГУ хранится 8960 образцов мятлика лугового (*Poa pratensis*), однако такой распространенный вид деревьев, как сосна (*Pinus sylvestris*), представлен 660 образцами.

Существуют три основных способа сбора данных о распространении видов (Guillera-Arroita et al., 2015), которые требуют использования различных алгоритмов моделирования:

1. Использование в анализе только ТР соответствует наиболее распространенному и традиционному способу сбора данных. При таком способе анализа (он называется “presence only” или “presence/background”, анализ присутствия) можно использовать данные зоологических коллекций и гербариев, публикации с описанием мест регистрации видов. Недостающий материал можно собрать при помощи однократной GPS-регистрации в полевых условиях.

2. Отдельный сбор ТР и координат отсутствия видов. Такой вариант называется анализом присутствия/отсутствия видов (“presence/absence”). Необходимо отметить, что возможность сбора корректной информации об отсутствии биологического вида на какой-либо территории дискуссионна. Если не обсуждать сбор банальной информации об отсутствии морских видов на суше или реофильных в озерах (для описания распространения в таких общих чертах не требуется моделирование), то менее очевидные случаи окажутся сопряженными с большим количеством условий. Варианты, при которых информация об отсутствии видов может оказаться ложной, разобраны выше. Используя точки, входящие в потенциальный ареал вида, но не заселенные на момент сбора информации, в качестве точек “отсутствия”, мы закономерно искажаем модель в сторону снижения результирующих оценок.

3. Сбор данных о встречаемости видов (occupancy detection). С точки зрения логики расчета анализ встречаемости наименее подвержен смещению результатов из-за несовершенства мето-

дов сбора данных и позволяет получать итоговую экстраполяцию вероятности присутствия на всей анализируемой территории (Guillera-Arroita et al., 2015). К сожалению, использование методов анализа встречаемости во многих случаях ограничено недостатком данных. Сбор новых данных даже в одной географической точке, особенно если динамика численности вида достаточно выражена, требует многолетних исследований.

ВХОДНЫЕ ДАННЫЕ: ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Кроме ТР для экологического моделирования необходимы непрерывные растровые географические данные, описывающие пространственную изменчивость параметров среды — предикторы, на основании которых будет проводиться экстраполяция распространения видов. Выбор предикторов зависит от задач и масштаба исследования, известных закономерностей взаимодействия организмов со средой. Вынужденно выбор также определяется наличием доступной для анализа информации.

Очевидно, что для изучения каждого вида нужно использовать те факторы, которые явно или потенциально влияют на его распространение. Набор включенных в анализ предикторов определяет число измерений многомерной экологической ниши, которая отличается у разных видов. Однако набор факторов, непосредственно влияющих на физиологию вида или доступность ресурсов (Austin, 2002), не всегда заранее известен. Поэтому могут быть использованы и косвенные факторы, имеющие связь с потенциально важными прямыми факторами.

Существует две стратегии выбора предикторов (Guisan et al., 2017): 1) выбрать небольшое число предикторов, не имеющих взаимных корреляций и связанных с видом известными экологическими и физиологическими закономерностями; 2) использовать максимально обширный массив данных о среде и предоставить алгоритму анализа выбор предикторов, важных для объяснения распространения. Первая стратегия приведет к более генерализованному результату, при этом существует опасность пропустить важные, но неизвестные ранее предикторы. Использование максимально широкого доступного набора факторов повысит вероятность нахождения важных предикторов, но может привести к переобучению модели. Выбор предикторов для анализа — ключевой этап при моделировании (Fourcade et al., 2018). Комбинация данных из разных источников, осознанный выбор пространственного разрешения растровых данных позволит достичь лучшего результата (Araújo et al., 2019).

Выбор предикторов связан с масштабом анализа (Mackey, Lindenmayer, 2001; Pearson, Dawson,

2003), т.е. с пространственным охватом и размером ячейки географических растровых данных. Изучая высокогорный вид только в высокогорьях, мы никаким способом не узнаем связь его обитания с высотой. Напротив, включив в исследование прилежащие равнины, высотное распределение будет превалировать в результатах анализа. Для широкого набора исследованных закономерностей дифференциации растительных сообществ по всему миру (89 случаев) показано (Siefert et al., 2012), что при охвате территории менее 2000 км² или размером ячейки менее 300 м почвенно-литологические условия оказываются важнее, чем климатические факторы. Таким образом, результат зависит от выбранного масштаба. Тот факт, что многим видам для существования необходимы строго определенные микроместообитания, не отменяет поиска общих закономерностей. Например, мухоловке-пеструшке (*Ficedula hypoleuca*) требуются готовые дупла, однако ее ареал определяется не столько наличием дупел, сколько их наличием внутри территории, пригодной по прочим параметрам: температурным, влажностным и т.п. Если исходные факторы среды и построенная на их основе модель имеют пространственный шаг в сотни метров или километры, ячейки с предсказанной пригодностью местообитания не должны быть сплошь заселены изучаемым видом. Внутри выдела могут и будут проявляться тонкие предпочтения к микроместообитаниям, в том числе к участкам леса с дуплистыми деревьями.

Чаще всего у исследователя есть возможность пользоваться преимущественно готовыми картографическими продуктами, пригодными для использования в качестве предикторов. Банк свободно распространяемой пространственной информации, которая может использоваться для целей моделирования, постоянно пополняется. Наиболее широкое применение получили данные о климате. Модель WorldClim (Hijmans et al., 2005; Fick, Hijmans, 2017), построенная на экстраполяции климатических наблюдений сети метеостанций на цифровую модель рельефа или на основе глобальной модели циркуляции атмосферы — CHELSA (Karger et al., 2017), имеет пространственное разрешение от 30 секунд. В подавляющем большинстве работ используется “стандартный набор” биоклиматических переменных BIOCLIM (Busby, 1991), характеризующий температурный и влажностный режим местообитания с учетом сезонности и градиента континентальности. Доступны продукты пересчета моделей WorldClim и CHELSA на сценарий изменения климата (IPCC, 2013), а также реконструкции климатической обстановки ледникового максимума (Braconnot et al., 2012). Помимо широко применяемых биоклиматических переменных BIOCLIM предложен набор данных ENVIREM (Title, Vemmels, 2018), прямо связанных с экологическими и физиоло-

гическими процессами, обуславливающими распространение видов.

На распространение многих групп организмов оказывают влияние не стандартно измеряемые климатические параметры, например температура воздуха на высоте 1.5 м над поверхностью, а микроклиматические условия, например температура поверхностного слоя почвы. Для их характеристики разработаны глобальные данные (Kearney et al., 2014), которые являются функцией температурного режима и водного баланса на условиях подстилающей поверхности, затенения, времени суток и года.

С разрешением от 1 км доступна информация о температуре поверхности Земли (Modis LST; Wan, Dozier, 1996), влажностных характеристиках (TRMM; Kummerow et al., 1998), повторяемости облачности (Wilson, Jetz, 2016). Косвенной информацией о климатических условиях являются фенологические метрики, получаемые на основе разновременных серий космических снимков (Eklundh, Jönsson, 2017). Показано, что использование этих параметров для моделирования существенно повышает качество моделей (Cord et al., 2014; Deblauwe et al., 2016), поскольку экстраполяционные климатические модели типа WorldClim не в полной мере отражают реальную дифференциацию условий из-за недостатка исходных данных.

На локальном и региональном уровне многие природные закономерности связаны с рельефом, поэтому важным источником информации для целей экологического моделирования являются цифровые модели рельефа (ЦМР). Доступные в свободном доступе ЦМР имеют размер ячейки от 15–30 м (Aster GDEM, <https://asterweb.jpl.nasa.gov/gdem.asp>; 30-Meter SRTM, <http://dwtkns.com/srtm30m>; Robinson et al., 2014). Для Арктики разработана модель сверхвысокого разрешения с шагом ячейки 2 м (Porter et al., 2018). Опубликован набор данных с различными метриками рельефа, имеющий разрешение от 1 км (Amatulli et al., 2018). На основе ЦМР в ГИС-пакетах (например, SAGA-GIS; Conrad et al., 2015) могут быть рассчитаны морфометрические параметры рельефа (крутизна поверхности, экспозиция/освещенность и выпуклость/вогнутость), отражающие перераспределение вещества и энергии в ландшафте.

На портале SoilGrids представлены глобальные данные по почвенно-литологическим условиям (Hengl et al., 2017; Shangguan et al., 2017) с разрешением от 250 м. Показано, что их использование (Velazco et al., 2017) повышает прогностическое качество моделей по сравнению с моделями, построенными только на климатических параметрах. Развивается банк пространственных данных по водным экосистемам. Информация о климате,

океанографическим и гидрохимическим характеристикам Мирового океана (18 переменных, 5 минут) доступна на ресурсах MARSPEC (Sbrocco, Barber, 2013) и Bio-Oracle (Assis et al., 2018). Информация о водных экосистемах суши реализована в виде модели с разрешением 1 км (Domisch et al., 2015).

Богатейший источник информации о состоянии поверхности Земли — данные дистанционного зондирования (ДДЗ). На основе ДДЗ можно получить разноплановую информацию, пригодную для исследования биоразнообразия (Kerr, Ostrovsky, 2003; Кренке, Пузаченко, 2008; Пузаченко и др., 2010; He et al., 2015; Комарова и др., 2016). Приуроченность видов к определенным типам экосистем может быть оценена с использованием карт наземного покрова (landcover), разработанных на основе дешифрирования ДДЗ (Sulla-Menashe et al., 2011; Tuanmu, Jetz, 2014; Santoro et al., 2017). Влияние нарушений (вырубок, пожаров) можно оценить с помощью ресурса по изменению лесного покрова в мире (Hansen et al., 2013), который содержит информацию по потерям и восстановлению лесного покрова с 2000 по 2018 год (на момент написания этой статьи). Исходные данные, положенные в основу создания этого ресурса, недавно были опубликованы в свободном доступе (<https://www.glad.umd.edu/ard/home>) и могут быть использованы, в том числе, и для целей экологического моделирования. Для исследования влияния неоднородности местообитаний на параметры биоразнообразия разработаны глобальные данные по гетерогенности среды (Tuanmu, Jetz, 2015).

Хотя подавляющее большинство работ использует только данные об абиотических факторах, использование предикторов, описывающих ареалы других видов (конкурентов, хищников, жертв и т.п.) или взаимоотношения в сообществах, может существенно улучшить модели для многих видов (Giannini et al., 2013; Araújo et al., 2014; Staniczenko et al., 2017; Dormann et al., 2018).

АЛГОРИТМЫ И ПРОГРАММНАЯ РЕАЛИЗАЦИЯ

Экологические модели ареалов могут быть построены разными по сложности методами. Наиболее простые, так называемые методы экологических конвертов, например BIOCLIM (Busby, 1991), ограничивают искомую область распространения граничными значениями включенных в анализ факторов. Альтернативой являются методы, основанные на поиске расстояний между экологическим оптимумом вида и центроидом экологических условий территории, например ENFA (Hirzel et al., 2002). Используются различные регрессионные методы: обобщенные линейные и аддитивные модели GLM, GAM и т.п. Разнообразные методы машинного обучения (максимальной энтропии, Байеса, опорных векторов, случайного леса, нейронные сети и др.) позволяют выявить нелинейные множественные связи распространения таксона и факторов среды. Подробный обзор существующих алгоритмов дан в работах Франклин (Franklin, 2013) и Гизана с соавторами (Guisan et al., 2017).

Алгоритмы представлены в отдельных программах, интегрированы в геоинформационные программные продукты и реализованы как пакеты в различных специализированных статистических средах (таких как matlab) или языках программирования (Python, R). Несомненно, результаты работы разных алгоритмов не будут идентичны. Закономерности различий моделей, связанные с алгоритмом анализа, еще предстоит уточнить.

Перечислим несколько готовых к использованию популярных программ, с которых можно начать знакомство с обсуждаемым методом. Методы анализа присутствия реализованы в таких программах, как MaxEnt (существует в виде отдельной программы и пакетов для R, используется в подавляющем большинстве работ; Phillips et al., 2006, 2017), GARP (название совпадает с названием метода, существует несколько пакетов, где он реализован), DIVA-GIS (модуль экологического моделирования в пакете DIVA-GIS; Hijmans et al., 2012), OpenModeller (программа, объединяющая 17 статистических методов; Souza Muñoz et al., 2011), Biomapper (отдельная программа; Hirzel et al., 2002). ModEco — отдельная программа, объединяющая в себе как методы анализа присутствия, так и присутствия/отсутствия, а также анализ встречаемости видов. Моделирование методом максимальной энтропии и случайного леса может быть выполнено в SAGA GIS (Grid—Analysis—Macroecology). В среде ArcGIS реализован набор инструментов для моделирования SDMtoolbox (Brown, 2014). Множество алгоритмов моделирования реализовано в среде R, например пакеты sdm (Naimi, Araújo, 2016), Biomod2 (Thuiller et al., 2019), dismo (Hijmans et al., 2017), kuenm (Cobos et al., 2019) и др. Во многих работах экологическое моделирование ареалов проводится при помощи разных подходов и алгоритмов; выбор оптимальной модели осуществляется по результатам статистических тестов (Mateo et al., 2016; Velazco et al., 2017; El-Gabbas, Dormann, 2018; Mori et al., 2019); лучшая модель обеспечивает наиболее точное предсказание при анализе независимых данных (Merow et al., 2014).

БИОЛОГИЧЕСКИЙ СМЫСЛ МОДЕЛЕЙ

Область, очерчивающая пригодную для обитания вида территорию, называется потенциальным ареалом (Wallace, 1876; Толмачев, 1962; Старобогатов, 1970; Лёвушкин, 1982; Кафанов, 2005; Мордкович, 2005), который в общем случае шире

фактического ареала. Чаще всего под пригодностью понимают набор условий внешней среды (набор абиотических факторов), а биотические факторы рассматривают отдельно. В этом свете часть пригодной для жизни территории может быть не заселена в результате исторических причин, действия абиотических барьеров либо биотических взаимодействий. В качестве дополнительного фактора, приводящего к отсутствию вида в части потенциального ареала, можно привести прямое вытеснение видов человеком без изменения окружающей среды. Этот фактор в большей степени относится к крупным представителям охотничьей фауны, либо к видам, вызывающим у человека страх. Таким образом, фактический ареал можно представить как область, которая заселяется видом с территории некоего оптимума условий (Наумов, 1963) в результате преодоления “трения” среды, биотических и антропогенного факторов. Такое “трение” оказывает значительно более сильное влияние на заселенность анклавов, которые могут быть заселены либо в процессе нерегулярных “волн” расселения, преодолевая непригодную для вида территорию; либо они сохраняются с тех времен, когда анклавы не были отделены от основной части ареала (MacArthur, Wilson, 1967).

В подавляющем большинстве случаев экологическое моделирование производится на основании анализа пространственного распределения абиотических факторов среды. В этом случае результирующая модель ареала может соответствовать только потенциальному ареалу, поэтому результирующие значения нельзя трактовать как вероятность присутствия, они трактуются только как пригодность местообитаний. При этом чем более полно будут учтены факторы (или их корреляты), реально влияющие на распространение вида, тем точнее будет предсказана пригодность местообитаний.

Не стоит забывать также, что количественные характеристики реальных популяций нестабильны во времени. Они могут меняться в результате периодических изменений численности в каждой точке пространства. Изменения численности во всем ареале в целом приводят к колебаниям самого ареала — периодически могут оставаться заселенными только оптимальные местообитания, или заселяться весь спектр пригодных для вида местообитаний (Лисовский, Оболенская, 2014). Поэтому одна цифра, соответствующая пространственному выделу, в принципе не может корректно отобразить вероятность присутствия или обнаружения представителей вида с учетом фактора времени.

Прямая трактовка результатов экологического моделирования как вероятности присутствия в большинстве случаев некорректна и по причине особенностей сбора информации: простран-

ственной неравномерности сбора ТР и разной выявляемости (см. выше). Без коррекции искажений сбора ТР (выбор методов коррекции зависит от методов последующего анализа материала; подробнее о подходах к коррекции искажений сбора ТР см. Лисовский, Дудов, 2020) теоретически возможно в анализе присутствия рассчитать (для заселенных территорий и некоторой равновесной численности) только относительную встречаемость; в анализе присутствия/отсутствия — встречаемость. Коррекция пространственной неравномерности сбора ТР и поправка на различную выявляемость разных методов регистрации видов (использование методов с одинаковой выявляемостью или введение поправки на разную выявляемость) позволяют рассчитать в анализе присутствия относительную вероятность присутствия, в анализе присутствия/отсутствия — вероятность присутствия (Guillera-Arroita et al., 2015).

Невозможность расчета абсолютных величин в анализе присутствия связана с теоретической невозможностью расчета распространенности вида (доли территории, на которой априорно ожидается наличие вида) — в результате модель оказывается не откалиброванной: положение нуля и масштаб модели необходимо уточнять в дополнительных исследованиях (Ward et al., 2009; Elith et al., 2011; Guillera-Arroita et al., 2015). Такая модель имеет линейную связь с реальным распределением встречаемости или вероятности присутствия (Guillera-Arroita et al., 2015).

Таким образом, результаты экологического моделирования не могут напрямую трактоваться как пространственное распределение присутствия видов, а отражают пригодность местообитаний в рамках исследованного набора факторов среды. Если представить, что вероятность присутствия равна k , помноженному на пригодность местообитаний, то при заселенности территории и максимальной численности коэффициент k будет максимален. При сокращении численности во всем ареале значение k уменьшается. Если вид исчезнет, то значение k достигнет нуля. По всей видимости, коэффициенты k могут асинхронно меняться у разных географических популяций внутри вида (Наумов, 1963).

Результирующая модель (поле, описывающее пространственное распределение пригодности местообитаний) удачно визуализирует принципы распространения биологических видов (Лисовский, Оболенская, 2014). Долговременную динамику ареала можно представить в виде мультфильма. Если в таком мультфильме каждый кадр будет соответствовать пространственному распределению представителей вида за один календарный год, то мультфильм приобретет следующий вид. В нем будут присутствовать стабильные долговременные сцены, соответствующие одной

модели пригодности местообитаний, в которых будут происходить периодические изменения ареала за счет динамики численности популяции и сопряженной динамики “границ ареала”. Наиболее стабильно “заселенными” будут зоны экологического оптимума вида, в пессимальных зонах динамика будет выражена сильнее. В пределах одной сцены могут “заселяться” или “вымирать” изоляты разной площади и степени удаленности (MacArthur, Wilson, 1967). Смена сцен (моделей) будет происходить при изменении условий среды или занимаемой видом экологической ниши.

ПРИМЕНЕНИЕ МОДЕЛЕЙ В БИОЛОГИИ

Результаты экологического моделирования ареалов используют в различных областях, чаще всего для решения задач экологии и биогеографии (Guisan, Thuiller, 2005; Elith et al., 2011; Guisler-Arroita et al., 2015). Среди наиболее часто встречающихся задач: выявление распространения вида для нужд его охраны (Williams et al., 2009; Franklin, 2013; Abolmaali et al., 2018; Bosso et al., 2018; Fois et al., 2018; Рожнов и др., 2018; Kalashnikova et al., 2019; Rozhnov et al., 2019); изучение факторов, формирующих ареал (Štípková et al., 2017; Williams et al., 2018); изучение потенциального расширения ареала инвазионных видов (Padalia et al., 2014; Morigi et al., 2019; Wan et al., 2019); изучение непрерывного состава фауны и его количественных показателей (Obolenskaya, Lisovsky, 2015); изучение динамики ареала при актуальном изменении климата (Bell et al., 2014; Choe et al., 2017); палеобиогеография (Varela et al., 2011; Gavin et al., 2014); изучение динамики ареала при плейстоценовых климатических флуктуациях (Yu et al., 2015); география болезней и здоровья населения (Ceccarelli, Rabinovich, 2015; Gilfillan et al., 2018). Кроме того, построение непрерывной в пространстве модели ареала может кардинально изменить представления специалиста по изучению внутривидовой изменчивости о пространственной структуре и путях формирования ареала. В этой сфере модели используются для поиска пространственной неоднородности внутри ареала вида и ее связи с филогеографической или иной пространственной структурой (Lanier, Olson, 2013; Kohli et al., 2015; Lisovsky, 2015; Lisovsky et al., 2017), для поиска путей миграций (Bell et al., 2014; Miller, Holloway, 2015; Yu et al., 2015; Choe et al., 2017) и предсказания ареалов внутривидовых форм (Rosauer et al., 2015).

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ И ТРАДИЦИОННАЯ ФАУНИСТИКА/ФЛОРИСТИКА

Локальные фаунистические и флористические исследования были очень популярны в России на

протяжении последнего полувека. В ведущих отечественных ботанических журналах (“Ботанический журнал”, “*Turczaninowia*”, “Бюллетень МОИП. Отдел биологический”) 20–30% статей в выпусках посвящено флористическим находкам и дополнениям к флорам. На недавней орнитологической конференции в Алма-Ате (2015 г.) 19.5% докладов было посвящено фаунистике; среди диссертаций за первую декаду XXI в. фаунистической тематике было посвящено 10% (Паевский, 2011). Несмотря на такую популярность этого направления исследований, нельзя сказать, что наши знания о деталях распространения видов совершили качественный скачок. Это связано как с разрозненностью опубликованной информации, так и с отсутствием системы ее сбора. Большая часть фаунистических/флористических работ приурочена к пограничным территориям страны и разнообразным “ключевым точкам” (заповедникам и прочим стационарам, зрелищным местам и т.п.) и не образует регулярной или иной осмысленной сети. Ценность новой опубликованной точки при таком “классическом” подходе зависит от ее относительного положения. Если точка окажется внутри ареала, между другими точками, цена ее очень невелика. Чаще всего такие находки никак не влияют на понимание распространения вида, и интерес к их поиску и публикации минимален. Если новая точка изменяет “границы ареала”, находясь на краю известного распространения, или даже отодвигает этот край, цена ее возрастает. Краевые находки “изменяют” наши представления об ареале, точнее о его “границах”. При этом не происходит тестирование исходных гипотез, сама совокупность точек является отображением представлений об ареале вида.

Подход, основанный на экологическом моделировании, в методическом смысле является альтернативным (Gaston, Fuller, 2009). Ареал представляет собой гипотезу, основанную на явно заданных факторах среды и конкретном наборе ТР; каждая новая точка влияет на всю модель целиком (с разным весом, зависящим от конкретной модели). При этом модель предсказывает пригодность тех точек пространства, в которых изучаемый вид еще не был зарегистрирован, поэтому с одной стороны модель может быть верифицирована, а с другой — позволяет осмысленно планировать поиск этого вида. Регистрация краевых точек не имеет особенной ценности, поскольку ареал описывается целиком, в том числе с учетом временной динамики. Оптимальными являются случайный (в смысле пространственного распределения) сбор данных или подход, основанный на обследовании по “регулярной сетке”. В свете признания динамики во времени роль понятия “граница ареала” значительно снижается, поскольку эта граница динамична, а обнаружение представителей вида у границ распространения

имеет меньшую вероятность, чем внутри ареала. Динамика границ ареала является лишь частью результирующей модели.

В связи с необходимостью использования фаунистических и флористических данных для целей экологических моделей изменяется ценность первичных данных о биоразнообразии. На первый план выходят источники, содержащие конкретные точки регистрации видов. Списки видов на обширные территории содержат значительную пространственную ошибку и не могут быть напрямую использованы в моделировании. Напротив, публикация географических координат регистрации видов в ближайшем будущем будет иметь особую важность. Существует очевидная тенденция публикации такой информации в общедоступных базах данных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Каковы бы ни были локальные искажения и смещения результатов экологического моделирования, особенно на первых этапах построения моделей, этот подход обеспечивает качественный рывок вперед в изучении пространственного распределения биологических организмов. Экологическое моделирование ареалов работает с гипотезами распространения, основанными на конкретных данных и конкретной методике. Гипотеза может получить численную оценку качества прогнозирования и постепенно оптимизироваться при помощи коррекции и добавления данных как о пространственном распределении видов, так и о факторах, его определяющих. Возможность моделирования впервые превращает фаунистику и флористику из стохастического процесса накопления данных (в основном на краях ареалов) в полноценную научную отрасль с планированием эксперимента и верификацией результатов. Построение непрерывной модели распространения в рамках единой методики позволяет использовать ее в качестве исходных данных для различных сопряженных исследований. Кроме таких традиционных задач, как оценка биоразнообразия, изучение распространения для нужд охраны природы и использования популяций, эпидемиологии, оценки угроз от интродуцентов, изменения ареалов в меняющейся среде (Araújo, Peterson, 2012), модели ареалов могут использоваться для изучения путей расселения и внутренней пространственной структуры видов (Rosauer et al., 2015).

Авторы глубоко признательны Ю.Г. Пузаченко, вдохновлявшему нас на разных этапах работы. Замечания двух анонимных рецензентов позволили заметно улучшить текст рукописи. Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ № 18-14-00093.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьев А.В., 1960. Зоогеография Казахстана (на основе распространения млекопитающих). Алма-Ата: Изд-во АН Казах. ССР. 535 с.
- Борисова Н.Г., Старков А.И., 2015. Распространение даурской пишки: климатические факторы // Вестн. Бурятского гос. ун-та. Биол. Геогр. № 4. С. 130–136.
- Васильева В.К., Охлопков И.М., Борисов Б.З., 2017. Распространение полевок рода *Alticola Blandford*, 1881 в Якутии и создание модели их ареала в программной среде MaxEnt // Наука и Образование. № 4 (88). С. 135–140.
- Голощанова С.С., Прокофьев И.Л., 2013. Прогнозирование изменений пространственного распределения дневных бабочек чешукрылых (Lepidoptera) на территории Брянской области с использованием модели изменения климата Cgcm3.1_ccsma // Соврем. проблемы науки и образования. № 2. С. 416.
- Доронин И.В., Мазанова Л.Ф., Доронина М.А., 2018. Использование ГИС-моделирования для анализа распространения средней ящерицы, *Lacerta media* Lantz Et Syren, 1920, на территории Дагестана (Россия) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 322. № 4. С. 463–480.
- Дубинин М.Ю., Костинова А.А., 2008. Введение в геоинформационные системы. Векторные, растровые данные. <http://gis-lab.info/docs/giscourse/11-vector-raster.html>.
- Дүйсебаева Т.Н., Доронин И.В., Малахов Д.В., Кукушкин О.В., Бакиев А.Г., 2019. ГИС-анализ распространения и условий обитания *Emysorbicularis orbicularis* (Testudines, Emydidae): методические аспекты // Изв. высш. учеб. заведений. Поволжский регион. Естеств. науки. № 1 (25). С. 28–40.
- Кафанов А.И., 2005. Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та. 208 с.
- Комарова А.Ф., Журавлева И.В., Яблоков В.М., 2016. Открытые мультиспектральные данные и основные методы дистанционного зондирования в изучении растительного покрова // Принципы экологии. № 1. С. 40–74.
- Кренке А.Н., Пузаченко Ю.Г., 2008. Построение карты ландшафтного покрова на основе дистанционной информации // Экол. планирование и управление. Т. 2. № 7. С. 10–25.
- Кулик И.Л., 1972. Таежный фаунистический комплекс млекопитающих Евразии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 77. № 4. С. 11–24.
- Кучерук В.В., 1959. Степной фаунистический комплекс млекопитающих и его место в фауне Палеарктики // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР. С. 45–87.
- Лёвушкин С.И., 1982. Проблема островных фаун в свете отношений биогеографии и экологии // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования / Под ред. Кусакина О.Г. М.: Наука. С. 26–52.
- Лисовский А.А., Оболенская Е.В., 2014. Исследование ареалов мелких млекопитающих Юго-восточного Забайкалья методом моделирования экологиче-

- ской ниши // Журн. общ. биологии. Т. 75. № 5. С. 353–371.
- Лисовский А.А., Дудов С.В., 2020. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 2. MaxEnt // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 2. С. 135–146.
- Максимов А.А., 1980. Ландшафтно-экологическая структура ареала // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Наука. С. 5–13.
- Матюшкин Е.Н., 1982. Зоогеографические особенности Среднего Сихотэ-Алиня // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника. М.: Наука. С. 166–174.
- Мордкович В.Г., 2005. Основы биогеографии. М.: Т-во науч. изд. КМК. 236 с.
- Наумов Н.П., 1963. Экология животных. М.: Высш. шк. 618 с.
- Паевский В.А., 2011. Тенденции развития орнитологических исследований за семьдесят лет (1940–2009 гг.) в СССР и странах СНГ // Зоол. журн. Т. 90. № 7. С. 891–901.
- Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Сандлерский Р.Б., 2010. Анализ пространственно-временной динамики экологической ниши на примере популяции лесной куницы (*Martes martes*) // Журн. общ. биологии. Т. 71. № 6. С. 467–487.
- Рожнов В.В., Ячменникова А.А., Найдено С.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Чистополова М.Д. и др., 2018. Мониторинг переднеазиатского леопарда и других крупных кошек. М.: КМК Scientific Press. 121 с.
- Старобогатов Я.И., 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара. Л.: Наука. 372 с.
- Титар В.М., 2011. Аналіз ареалів видів: підхід, заснований на моделюванні екологічної ніші // Вестн. зоології. Отд. вып. № 25. С. 1–96.
- Толмачев А.И., 1962. Основы учения об ареалах. Введение в хорологию растений. Л.: Изд-во ЛГУ. 100 с.
- Тупиков А.И., Украинский П.А., 2016. Сравнительный анализ различных подходов к моделированию видового ареала в программе Maxent (на примере узорчатого полоза и степной гадюки) // Науч. ведомости БелГУ. Сер. Естеств. науки. № 4 (225). С. 71–84.
- Тупикова Н.В., Комарова Л.В., 1979. Принципы и методы зоологического картографирования. М.: Изд-во МГУ. 192 с.
- Чельцов-Бебутов А.М., 1976. Зоогеографическое картографирование: основные принципы и положения // Вестн. МГУ. Сер. Геогр. № 2. С. 50–56.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., 2003. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (*Insectivora*, *Soricidae*) // Зоол. журн. Т. 82. № 10. С. 1258–1265.
- Abolmaali S.M.-R., Tarkesh M., Bashari H., 2018. MaxEnt modeling for predicting suitable habitats and identifying the effects of climate change on a threatened species, *Daphne mucronata*, in central Iran // Ecol. Inform. V. 43. P. 116–123.
- Amatulli G., Domisch S., Tuanmu M.N., Parmentier B., Ranipeta A. et al., 2018. Data Descriptor: A suite of global, cross-scale topographic variables for environmental and biodiversity modeling // Sci. Data. V. 5. P. 1–15.
- Araújo C.B., de, Marcondes-Machado L.O., Costa G.C., 2014. The importance of biotic interactions in species distribution models: A test of the Eltonian noise hypothesis using parrots // J. Biogeogr. V. 41. № 3. P. 513–523.
- Araújo M.B., Peterson A.T., 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling // Ecology. V. 93. № 7. P. 1527–1539.
- Araújo M.B., Anderson R.P., Barbosa A.M., Beale C.M., Dormann C.F. et al., 2019. Standards for distribution models in biodiversity assessments // Sci. Adv. V. 5. № 1. P. eaat4858.
- Assis J., Tyberghein L., Bosch S., Verbruggen H., Serrão E.A., Clerck O., de, 2018. Bio-ORACLE v2.0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling // Glob. Ecol. Biogeogr. V. 27. № 3. P. 277–284.
- Austin M.P., 2002. Spatial prediction of species distribution: An interface between ecological theory and statistical modelling // Ecol. Model. V. 157. № 2. P. 101–118.
- Bell D.M., Bradford J.B., Lauenroth W.K., 2014. Mountain landscapes offer few opportunities for high-elevation tree species migration // Glob. Change Biol. V. 20. № 5. P. 1441–1451.
- Bosso L., Smeraldo S., Rapuzzi P., Sama G., Garonna A.P., Russo D., 2018. Nature protection areas of Europe are insufficient to preserve the threatened beetle *Rosalia alpina* (Coleoptera: Cerambycidae): Evidence from species distribution models and conservation gap analysis // Ecol. Entomol. V. 43. № 2. P. 192–203.
- Braconnot P., Harrison S.P., Kageyama M., Bartlein P.J., Masson-Delmotte V. et al., 2012. Evaluation of climate models using palaeoclimatic data // Nat. Clim. Change. V. 2. № 6. P. 417–424.
- Brown J.L., 2014. SDMtoolbox: A python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses // Methods Ecol. Evol. V. 5. № 7. P. 694–700.
- Busby J.R., 1991. BIOCLIM – a bioclimate analysis and prediction system // Plant Prot. Q. V. 6. № 1. P. 8–9.
- Ceccarelli S., Rabinovich J.E., 2015. Global climate change effects on Venezuela's vulnerability to Chagas disease is linked to the geographic distribution of five triatomine species // J. Med. Entomol. V. 52. № 6. P. 1333–1343.
- Choe H., Thorne J.H., Hijmans R., Kim J., Kwon H., Seo C., 2017. Meta-corridor solutions for climate-vulnerable plant species groups in South Korea // J. Appl. Ecol. V. 54. № 6. P. 1742–1754.
- Cobos M.E., Peterson A.T., Barve N., Osorio-Olvera L., 2019. kuenm: An R package for detailed development of ecological niche models using Maxent // PeerJ. V. 7. P. e6281.
- Conrad O., Bechtel B., Bock M., Dietrich H., Fischer E. et al., 2015. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4 // Geosci. Model Dev. V. 8. № 7. P. 1991–2007.
- Cord A.F., Klein D., Gernandt D.S., Rosa J.A.P., de la, Dech S., 2014. Remote sensing data can improve predictions of species richness by stacked species distribution models: A case study for Mexican pines // J. Biogeogr. V. 41. № 4. P. 736–748.

- Daru B.H., Park D.S., Primack R.B., Willis C.G., Barington D.S. et al., 2018. Widespread sampling biases in herbaria revealed from large-scale digitization // *New Phytol.* V. 217. № 2. P. 939–955.
- Deblauwe V., Droissart V., Bose R., Sonké B., 2016. Remotely sensed temperature and precipitation data improve species // *Glob. Ecol. Biogeogr.* V. 25. № 4. P. 443–454.
- Domisch S., Amatulli G., Jetz W., 2015. Near-global freshwater-specific environmental variables for biodiversity analyses in 1 km resolution // *Sci. Data.* V. 2. P. 1–13.
- Dormann C.F., Bobrowski M., Dehling D.M., Harris D.J., Hartig F. et al., 2018. Biotic interactions in species distribution modelling: 10 questions to guide interpretation and avoid false conclusions // *Glob. Ecol. Biogeogr.* V. 27. № 9. P. 1004–1016.
- Eklundh L., Jönsson P., 2017. TIMESAT 3.3 with Seasonal Trend Decomposition and Parallel Processing. Software Manual. Sweden: Lund and Malmo Univ. 92 p.
- El-Gabbas A., Dormann C.F., 2018. Improved species-occurrence predictions in data-poor regions: Using large-scale data and bias correction with down-weighted Poisson regression and Maxent // *Ecography.* V. 41. № 7. P. 1161–1172.
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E., Yates C.J., 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // *Divers. Distrib.* V. 17. № 1. P. 43–57.
- Fick S.E., Hijmans R.J., 2017. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas // *Int. J. Climatol.* V. 37. № 12. P. 4302–4315.
- Fois M., Cuena-Lombraña A., Fenu G., Bacchetta G., 2018. Using species distribution models at local scale to guide the search of poorly known species: Review, methodological issues and future directions // *Ecol. Model.* V. 385. P. 124–132.
- Fourcade Y., Besnard A.G., Secondi J., 2018. Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics // *Glob. Ecol. Biogeogr.* V. 27. № 2. C. 245–256.
- Franklin J., 2013. Species distribution models in conservation biogeography: Developments and challenges // *Divers. Distrib.* V. 19. № 10. P. 1217–1223.
- Gaston K.J., 2003. *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges.* Oxford: Oxford Univ. Press. 280 p.
- Gaston K.J., Fuller R.A., 2009. The sizes of species' geographic ranges // *J. Appl. Ecol.* V. 46. № 1. P. 1–9.
- Gavin D.G., Fitzpatrick M.C., Gugger P.F., Heath K.D., Rodríguez-Sánchez F. et al., 2014. Climate refugia: Joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography // *New Phytol.* V. 204. № 1. P. 37–54.
- Giannini T.C., Chapman D.S., Saraiva A.M., Alves-dos-Santos I., Biesmeijer J.C., 2013. Improving species distribution models using biotic interactions: A case study of parasites, pollinators and plants // *Ecography.* V. 36. № 6. P. 649–656.
- Gilfillan D., Joyner T.A., Scheuerman P., 2018. Maxent estimation of aquatic *Escherichia coli* stream impairment // *PeerJ.* V. 6. P. e5610.
- Guillera-Arroita G., Lahoz-Monfort J.J., Elith J., Gordon A., Kujala H. et al., 2015. Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications: Matching distribution models to applications // *Glob. Ecol. Biogeogr.* V. 24. № 3. P. 276–292.
- Guisan A., Thuiller W., 2005. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models // *Ecol. Lett.* V. 8. № 9. P. 993–1009.
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E., 2017. *Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R.* Cambridge: Cambridge Univ. Press. 478 p.
- Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R., Hancher M., Turubanova S.A. et al., 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change // *Science.* V. 342. № 6160. P. 850–853.
- He K.S., Bradley B.A., Cord A.F., Rocchini D., Tuanmu M.N. et al., 2015. Will remote sensing shape the next generation of species distribution models? // *Remote Sens. Ecol. Conserv.* V. 1. № 1. P. 4–18.
- Hengl T., Mendes de Jesus J., Heuvelink G.B.M., Ruiperez Gonzalez M., Kilibarda M. et al., 2017. SoilGrids250m: Global gridded soil information based on machine learning // *PLoS One.* V. 12. № 2. P. e0169748.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // *Int. J. Climatol.* V. 25. № 15. P. 1965–1978.
- Hijmans R.J., Phillips S., Leathwick J., Elith J., Hijmans M.R.J., 2017. Package 'dismo' // *Circles.* V. 9. № 1. P. 1–68.
- Hijmans R.J., Guarino L., Bussink C., Mathur P., Cruz M. et al., 2012. DIVA-GIS: A geographic information system for the analysis of species distribution data // *Versão.* V. 7. P. 476–486.
- Hirzel A.H., Hausser J., Chessel D., Perrin N., 2002. Ecological niche factor analysis: How to compute habitat suitability maps without absence data? // *Ecology.* V. 83. № 7. P. 2027–2036.
- Hutchinson G.E., 1957. Concluding remarks // *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* V. 22. P. 415–427.
- IPCC, 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis* / Eds Stocker T.F., Qin D., Plattner G.-K., Tignor M., Allen S.K. et al. N.Y.: Cambridge Univ. Press. 1535 p.
- Kalashnikova Y.A., Karnaukhov A.S., Dubinin M.Y., Poyarkov A.D., Rozhnov V.V., 2019. Potential habitat of snow leopard (*Panthera uncia*, Felinae) in south Siberia and adjacent territories based on the maximum entropy distribution model // *Зоол. журн.* T. 98. № 3. C. 332–342.
- Karger D.N., Conrad O., Böhner J., Kawohl T., Kreft H. et al., 2017. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas // *Sci. Data.* V. 4. P. 1–20.
- Kearney M.R., Isaac A.P., Porter W.P., 2014. microclim: Global estimates of hourly microclimate based on long-term monthly climate averages // *Sci. Data.* V. 1. P. 140006.
- Kerr J.T., Ostrovsky M., 2003. From space to species: Ecological applications for remote sensing // *Trends Ecol. Evol.* V. 18. № 6. P. 299–305.
- Kohli B.A., Fedorov V.B., Waltari E., Cook J.A., 2015. Phylogeography of a Holarctic rodent (*Myodes rutilus*): Testing high-latitude biogeographical hypotheses and the dynamics of range shifts // *J. Biogeogr.* V. 42. № 2. P. 377–389.

- Kummerow C., Barnes W., Kozu T., Shiue J., Simpson J., 1998. The tropical rainfall measuring mission (TRMM) sensor package // *J. Atmos. Ocean. Technol.* V. 15. № 3. P. 809–817.
- Lanier H.C., Olson L.E., 2013. Deep barriers, shallow divergences: Reduced phylogeographical structure in the collared pika (Mammalia: Lagomorpha: *Ochotona collaris*) // *J. Biogeogr.* V. 40. № 3. P. 466–478.
- Lisovsky A.A., 2015. A new subspecies of Manchurian pika *Ochotona mantchurica* (Lagomorpha, Ochotonidae) from the Lesser Khinggan Range, China // *Russ. J. Theriol.* V. 14. № 2. P. 145–152.
- Lisovsky A.A., Obolenskaya E.V., Deyan G., Yang Q., 2017. Phylogeny and distribution of Palearctic chipmunks *Eutamias* (Rodentia: Sciuridae) // *Hystrix.* V. 28. № 1. P. 107–109.
- MacArthur R.H., Wilson E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton Univ. Press. 203 p.
- Mackey B.G., Lindenmayer D.B., 2001. Towards a hierarchical framework for modelling the spatial distribution of animals // *J. Biogeogr.* V. 28. № 9. P. 1147–1166.
- Mateo R.G., Broennimann O., Normand S., Petitpierre B., Araújo M.B. et al., 2016. The mossy north: An inverse latitudinal diversity gradient in European bryophytes // *Sci. Rep.* V. 6. P. 25546.
- Merow C., Smith M.J., Edwards T.C., Guisan A., McMahon S.M. et al., 2014. What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? // *Ecography.* V. 37. № 12. P. 1267–1281.
- Miller J.A., Holloway P., 2015. Incorporating movement in species distribution models // *Prog. Phys. Geogr. Earth Environ.* V. 39. № 6. P. 837–849.
- Mori E., Menchetti M., Zozzoli R., Milanese P., 2019. The importance of taxonomy in species distribution models at a global scale: The case of an overlooked alien squirrel facing taxonomic revision // *J. Zool.* V. 307. № 1. P. 43–52.
- Naimi B., Araújo M.B., 2016. sdm: A reproducible and extensible R platform for species distribution modelling // *Ecography.* V. 39. № 4. P. 368–375.
- Obolenskaya E.V., Lisovsky A.A., 2015. Regional zoogeographical zoning using species distribution modelling by the example of small mammals of South-Eastern Transbaikalia // *Russ. J. Theriol.* V. 14. № 2. P. 171–185.
- Padalia H., Srivastava V., Kushwaha S.P.S., 2014. Modeling potential invasion range of alien invasive species, *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. in India: Comparison of MaxEnt and GARP // *Ecol. Inform.* V. 22. P. 36–43.
- Pearson R.G., Dawson T.P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? // *Glob. Ecol. Biogeogr.* V. 12. № 5. P. 361–371.
- Peterson A.T., Soberón J., Pearson R.G., Anderson R.P., Martínez-Meyer E. et al., 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions* (MPB-49). Princeton: Princeton Univ. Press. 328 p.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecol. Model.* V. 190. № 3–4. P. 231–259.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Dudík M., Schapire R.E., Blair M.E., 2017. Opening the black box: An open-source release of Maxent // *Ecography.* V. 40. № 7. P. 887–893.
- Porter C., Morin P., Howat I., Noh M.J., Bates B. et al., 2018. ArcticDEM. Harvard Dataverse. <https://doi.org/10.7910/DVN/OHHUKH>.
- Robinson N., Regetz J., Guralnick R.P., 2014. EarthEnv-DEM90: A nearly-global, void-free, multi-scale smoothed, 90m digital elevation model from fused ASTER and SRTM data // *ISPRS J. Photogramm. Remote Sens.* V. 87. P. 57–67.
- Rosauer D.F., Catullo R.A., VanDerWal J., Moussalli A., Moritz C., 2015. Lineage range estimation method reveals fine-scale endemism linked to Pleistocene stability in Australian rainforest herpetofauna // *PLoS One.* V. 10. № 5. P. e0126274.
- Rozhnov V.V., Yachmennikova A.A., Hernandez-Blanco J.A., Naidenko S.V., Chistoplova M.D. et al., 2019. Study and Monitoring of Big Cats in Russia. Moscow: KMK Scientific Press. 138 p.
- Santoro M., Kirches G., Wevers J., Boettcher M., Brockmann C. et al., 2017. Land cover CCI. Product User Guide Version 2.0. http://maps.elie.ucl.ac.be/CCI/viewer/download/ESACCI-LC-Ph2-PUGv2_2.0.pdf.
- Sbrocco E.J., Barber P.H., 2013. MARSPEC: Ocean climate layers for marine spatial ecology // *Ecology.* V. 94. № 4. P. 979–979.
- Shangguan W., Hengl T., Mendes de Jesus J., Yuan H., Dai Y., 2017. Mapping the global depth to bedrock for land surface modeling // *J. Adv. Model. Earth Syst.* V. 9. № 1. P. 65–88.
- Siefert A., Ravenscroft C., Althoff D., Alvarez-Yépiz J.C., Carter B.E. et al., 2012. Scale dependence of vegetation-environment relationships: A meta-analysis of multivariate data // *J. Veg. Sci.* V. 23. № 5. P. 942–951.
- Souza Muñoz M.E., de, Giovanni R., de, Siqueira M.F., de, Sutton T., Brewer P. et al., 2011. openModeller: A generic approach to species' potential distribution modelling // *GeoInformatica.* V. 15. № 1. P. 111–135.
- Staniczenko P.P.A., Sivasubramaniam P., Suttle K.B., Pearson R.G., 2017. Linking macroecology and community ecology: Refining predictions of species distributions using biotic interaction networks // *Ecol. Lett.* V. 20. № 6. P. 693–707.
- Štípková Z., Romportl D., Černocká V., Kindlmann P., 2017. Factors associated with the distributions of orchids in the Jeseníky mountains, Czech Republic // *Eur. J. Environ. Sci.* V. 7. № 2. P. 135–145.
- Sulla-Menashe D., Friedl M.A., Krankina O.N., Baccini A., Woodcock C.E. et al., 2011. Hierarchical mapping of Northern Eurasian land cover using MODIS data // *Remote Sens. Environ.* V. 115. № 2. P. 392–403.
- Thuiller W., Georges D., Engler R., Breiner F., 2019. bioMod2: Ensemble platform for species distribution modelling. R package version 3.3–7.1. <https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2>.
- Title P.O., Bemmels J.B., 2018. ENVIREM: An expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling // *Ecography.* V. 41. № 2. P. 291–307.
- Tuanmu M.N., Jetz W., 2014. A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modelling // *Glob. Ecol. Biogeogr.* V. 23. № 9. P. 1031–1045.
- Tuanmu M.N., Jetz W., 2015. A global, remote sensing-based characterization of terrestrial habitat heterogene-

- ity for biodiversity and ecosystem modelling // *Glob. Ecol. Biogeogr.* V. 24. № 11. P. 1329–1339.
- Varela S., Lobo J.M., Hortal J., 2011. Using species distribution models in paleobiogeography: A matter of data, predictors and concepts // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* V. 310. № 3–4. P. 451–463.
- Velazco S.J.E., Galvão F., Villalobos F., Marco P., de, 2017. Using worldwide edaphic data to model plant species niches: An assessment at a continental extent // *PLoS One.* V. 12. № 10. P. 1–24.
- Wallace A.R., 1876. *The Geographical Distribution of Animals with a Study of the Relations of Living and Extinct Fauna as Elucidating the Past Changes of the Earth's Surface.* 1st ed. N.Y.: Harper and Brothers. 503 p.
- Wan J.-Z., Wang C.-J., Yu F.-H., 2019. Effects of occurrence record number, environmental variable number, and spatial scales on MaxEnt distribution modelling for invasive plants // *Biologia.* V. 74. № 7. P. 757–766.
- Wan Z., Dozier J., 1996. A generalized split-window algorithm for retrieving land-surface temperature from space // *IEEE Trans. Geosci. Remote Sens.* V. 34. № 4. P. 892–905.
- Ward G., Hastie T., Barry S., Elith J., Leathwick J.R., 2009. Presence-only data and the EM algorithm // *Biometrics.* V. 65. № 2. P. 554–563.
- Williams H.F., Bartholomew D.C., Amakobe B., Githiru M., 2018. Environmental factors affecting the distribution of African elephants in the Kasigau wildlife corridor, SE Kenya // *Afr. J. Ecol.* V. 56. № 2. P. 244–253.
- Williams J.N., Seo C., Thorne J., Nelson J.K., Erwin S. et al., 2009. Using species distribution models to predict new occurrences for rare plants // *Divers. Distrib.* V. 15. № 4. P. 565–576.
- Wilson A.M., Jetz W., 2016. Remotely sensed high-resolution global cloud dynamics for predicting ecosystem and biodiversity distributions // *PLoS Biol.* V. 14. № 3. P. 1–20.
- Yu H., Zhang Y., Liu L., Qi W., Li S., Hu Z., 2015. Combining the least cost path method with population genetic data and species distribution models to identify landscape connectivity during the late Quaternary in Himalayan hemlock // *Ecol. Evol.* V. 5. № 24. P. 5781–5791.

Advantages and limitations of application of the species distribution modeling methods. 1. A general approach

A. A. Lisovsky^{a, *}, S. V. Dudov^{b, **}, E. V. Obolenskaya^{a, ***}

^aLomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Zoological Museum
Bolshaya Nikitskaya, 2, Moscow, 125009 Russia

^bLomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Geobotany
Leninskiye Gory, 1, Moscow, 119234 Russia

*e-mail: andlis@zmmu.msu.ru

**e-mail: serg.dudov@gmail.com

***e-mail: obolenskaya@zmmu.msu.ru

For a long time, investigations of distribution of living beings in geographical space were performed using empirical methods only. Understanding of a species distribution as a projection of Hutchinsonian ecological niche into geographical space formed a discipline of ecological or species distribution modeling that switched faunistics/floristics to research course with experiment planning and hypotheses testing. Besides, modeling had enriched methodology of several adjacent biological disciplines. Different methods of species distribution modeling allow analyzing distributional patterns of biological species in geographical space, dealing with a set of methodological challenges such as non-randomness of occurrence data, inhomogeneity of collecting efforts, landscape heterogeneity in different scales. Results of species distribution modeling represent spatially continuous data of habitat suitability. This information is valuable not only for the studies of species distribution but for a wide range of ecological and geographical disciplines.