

ОТ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ К ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШЕ: ВОПРОСЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ В РАМКАХ КОРРЕЛЯЦИОННОГО ПОДХОДА

© 2023 г. Р. Х. Пшегусов®

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, ул. И. Арманд, 37а, Нальчик, 360051 Россия

®E-mail: p_rustem@inbox.ru

Поступила в редакцию 25.09.2023 г.

После доработки 29.09.2023 г.

Принята к публикации 02.10.2023 г.

Одной из важнейших задач в современной теории экологии является формализация экологической ниши. Развитие методов пространственного анализа и доступность глобальных баз данных по биоразнообразию и параметрам окружающей среды предоставляют беспрецедентную возможность для комплексного учета компонентов экологической ниши в рамках корреляционного подхода к моделированию. В работе представлены способы формализации биотических, пространственных (доступность среды) и антропогенных ограничений распространения биологических объектов (компонентов экологической ниши) при построении SDM (Species distribution modeling) и ENM (Ecological niche modeling) моделей.

Ключевые слова: корреляционный подход, моделирование, экологическая ниша, ВАР-диаграмма, SDM, ENM

DOI: 10.31857/S1026347023600802, **EDN:** HMUECB

Пространственный анализ в общем виде — это подход к количественному изучению закономерностей и объяснению явлений с использованием методов математической статистики в обработке данных, имеющих географическую привязку. Включает методы геокодирования (сохранение координат объектов в соответствующем формате), картографирования (нанесение на карты и сопоставление положений объектов исследования), районирования (пространственная дифференциация территории по определенному признаку) и пространственного моделирования (изучение пространственных связей и закономерностей, объясняющих характер процессов и свойства объектов) (Окунев, 2020). В последнем случае одним из динамично развивающихся направлений является моделирование пространственного распределения видов (Species distribution modeling, SDM). Этот наукоемкий метод использует учет биологических объектов (точек присутствия и отсутствия видов, видовое богатство и т.п.) в качестве зависимой переменной, а географические слои экологической информации (ландшафтные, климатические, почвенные) в качестве независимых предикторов для прогнозирования потенциального распространения видов и их местообитаний в пространстве и времени (Elith *et al.*, 2006; Elith, Franklin, 2013; Duarte *et al.*, 2019; Zurell, Engler, 2019; и др.). Такой подход, ос-

нованный на нахождении статистических зависимостей между данными о встречаемости и наборами экологических переменных, называется корреляционным (коррелятивным) (Soberón, Peterson, 2005; Шитиков и др., 2021). Согласно мнению ряда исследователей (Sillero *et al.*, 2021), построение SDM моделей является биогеографическим аналогом моделирования экологических ниш (Ecological niche modeling, ENM), акцентирующим внимание на пространственном распределении биологических объектов под влиянием факторов среды. В свою очередь, ENM модели представляют собой эмпирические или математические приближения к экологической нише видов (Sillero *et al.*, 2021). В целом, концепция экологической ниши вида является теоретической основой для SDM/ENM моделирования (Elith, Leathwick, 2009; Franklin, 2010; Miller, 2010). При этом считается, что модели SDM оценивают фундаментальную нишу, а модели ENM реализованную нишу вида (Franklin, 2010; Barve *et al.*, 2011; Peterson, Soberón, 2012).

Интенсивное развитие и применение методов SDM/ENM моделирования приводит к накоплению огромного массива результатов биоэкологических исследований, способствующих развитию научных идей и экологии как науки в целом. Эффективность данных методов при оценке географического распространения подтверждена мно-

гочисленными исследованиями различных видов растений и животных, для которых предсказанные географические ареалы соответствовали фактическому распространению и эколого-биологическим характеристикам (Ebeling *et al.*, 2008; Carvalho *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2017; Zurell, Engler, 2019; Bowen, Stevens, 2020). SDM/ENM моделирование широко применяют также для прогнозирования динамики пригодности местообитаний на фоне климатических изменений (Thakuri *et al.*, 2019; Shabani *et al.*, 2020; и др.), при выявлении коридоров инвазий (Li *et al.*, 2017; Yan *et al.*, 2019), для понимания экологических процессов разделения ниш между видами (Peterson *et al.*, 2011) и т.п.

На текущий момент развиваются два основных подхода к пространственному моделированию: механистический и корреляционный. *Механистический* подход основан на прямых измерениях переменных среды с последующим выводом из них диапазонов пригодных значений (часто эмпирическим путем) и отображением географических территорий с положительной приспособленностью с помощью ГИС-технологий (Guisan, Zimmermann, 2000). Данный подход игнорирует биотические взаимодействия и способность видов к расселению (Soberón, Peterson, 2005), а его развитие во многом сдерживается большим объемом необходимых данных о признаках видов и нехваткой доступных инструментов с открытым исходным кодом (Sillero *et al.*, 2021).

В рамках *корреляционного* подхода соотнесение наблюдений видов в природе и характеристик местообитаний осуществляется на основе машинного обучения и статистической обработки данных. Из анализируемого набора переменных среды выделяются экологические предикторы (абиотические, биотические, антропогенные), наиболее тесно связанные с наблюдаемым присутствием видов, и проводится экстраполяция для определения географических территорий, с экологической точки зрения аналогичных тем, где встречаются виды. Это позволяет решить основные задачи SDM моделирования: выделить основные экологические детерминанты потенциального распределения видов и составить карты их прогнозируемого распространения (Zurell, Engler, 2019), картировать диапазон условий и ресурсов, которые необходимы видам для выживания и размножения (Elith, Leathwick, 2009). Кроме того, корреляционный подход предоставляет возможность учета компонентов экологической ниши в рамках ENM моделирования, что является важнейшей фундаментальной задачей в теории экологии.

С другой стороны, как верно подметили Петерсон и Анамза (Peterson, Anamza, 2015), существует множество свидетельств неправильного использования и откровенного злоупотребления методами и инструментами SDM/ENM, некор-

ректной интерпретации полученных результатов. В отдельных случаях подобные ошибки связаны с методологическими ловушками, в других с пренебрежением достаточно строгими деталями использования методов. В ряде работ (Лисовский, Дудов, 2020; Лисовский и др., 2020; Peterson, Anamza, 2015; Sillero *et al.*, 2021 и др.) описаны основные ограничения, проблемы и вопросы, с которыми сталкиваются исследователи при моделировании экологических ниш и/или потенциального географического распределения видов с использованием корреляционного подхода. В частности, при *сборе данных о распространении видов* нередко возникает проблема искажения картины потенциального пространственного распределения из-за избирательности в обследовании территорий и неравномерности сбора точек (регистрация координат в наиболее доступных для обследования участках). Излишняя пространственная плотность точек присутствия при использовании географических записей из баз данных по биоразнообразию (GBIF, iNaturalist и др.), обусловленная наибольшими «поисковыми усилиями», также может привести к увеличению значимости конкретной территории. При *выборе набора переменных окружающей среды* перед исследователем стоит проблема неточности данных, представляющих собой не прямые измерения, а модели климата, рельефа, распределения почв и т.д., а также проблема неравномерности расположения сети метеорологических станций, сведения которых используются для анализа и экстраполяции на более обширные территории. Кроме того, использование отдельных баз данных невозможно или затруднительно для решения частных задач, например, моделирования климатогенной динамики видов. Также актуальна задача определения размерности экологической ниши, т.е. необходимого и достаточного числа факторов для ее описания. *Проблема коллинеарности переменных* может привести к неоднозначности и даже ошибочности полученных результатов моделирования. Последние будут чрезмерно подогнаны, а кривые отклика будут представлять не конкретную переменную, а взаимодействия с другими коррелирующими предикторами. *Выбор порогов пригодности местообитаний*, используемых для преобразования непрерывных вероятностей в дискретные прогнозы присутствия/отсутствия. При этом идеального способа определить наилучший порог для подходящих местообитаний найдено не было (Glover-Kapfer, 2015). *Выбор масштаба территории для моделирования* является сложной задачей при том, что закономерности пространственно-временной динамики видов, установленные для крупных территориальных единиц, могут быть неприменимы для объяснения характера распределения видов в локальных и региональных масштабах. Сложность *оценки и учета в моделировании антропогенного фактора*, которые в основном

сводятся к учету наличия объектов антропогенной инфраструктуры и расчету расстояний до них, учету плотности дорог и населенных пунктов.

В данной работе мы акцентировали внимание на ряде актуальных вопросов моделирования пространственного распределения и экологических ниш, а также представили подход к формализации и комплексному учету компонентов экологической ниши в рамках корреляционного подхода к моделированию.

КОНЦЕПЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ В ПРОСТРАНСТВЕННОМ МОДЕЛИРОВАНИИ. ВАМ-ДИАГРАММА

Большинство из многочисленных определений термина “экологическая ниша” так или иначе касаются понятия пространственно-временного положения организма в экосистеме или географическом пространстве и предусматривают наличие абиотического и биотического компонентов. Так, Гриннелл (Grinnell, 1914), с именем которого во многом связано становление концепции, для выявления основных детерминант распространения видов сравнивал условия среды в пределах и за пределами их ареалов, концентрируясь в основном на абиотическом компоненте экологической ниши. В дальнейшем автор также признал значение межвидовых взаимодействий и фактора расселительной способности видов в разрабатываемой концепции (Grinnell, 1917).

В формализованной модели ниши Хатчинсона (Hutchinson, 1957) основной упор сделан на эффекты межвидовых взаимодействий, определяющих реализованную нишу как часть многомерной фундаментальной ниши вида, ограниченную биотическими факторами. Фундаментальная (потенциальная) ниша по Хатчинсону (Hutchinson, 1957) представляет собой гиперпространство, охватывающее весь диапазон условий, необходимых для существования и воспроизведения вида (популяции). Оси данного теоретического пространства представляют переменные среды, так или иначе влияющие на вид. Реализованная (фактическая) ниша описывает ситуацию, когда вид исключается из части своей фундаментальной ниши из-за биотических взаимодействий. По мнению Пирсона и Доусона (Pearson, Dawson, 2003), фундаментальную и реализованную ниши Хатчинсона можно использовать для формализации абиотических и биотических ограничений распространения видов.

Представление об экологической нише как о многомерном гиперобъеме позволило исследователям сосредоточить внимание на изучении отдельных абиотических и/или биотических факторов в структуре экологической ниши видов, а также разработать методы оценки ширины и степени перекрытия ниш (Хлебосолов, 2002). Данные ме-

тоды предоставили возможность проанализировать уровень экологического сходства между видами (MacArthur, Levins, 1967) и оценить степень их специализации (Levins, 1968; Schoener, 1968) без привлечения большого числа частных признаков. Изучение отдельных факторов в структуре экологических ниш видов привело к накоплению большого объема информации об использовании видами ресурсов и особенностях конкурентных отношений, однако, по мнению Е.И. Хлебосолова (2002), было малоприменимым для понимания и описания экологической ниши как целостной структуры. Научные поиски в данном направлении были нацелены на выявление взаимосвязи и соподчиненности между отдельными компонентами в попытке создать концепцию иерархической ниши (MacArthur, 1972; Schoener, 1989; и др.). Строго говоря, данный подход был ранее реализован в концепции Хатчинсона (Hutchinson, 1957), предусматривающей иерархическое соподчинение абиотического и биотического компонентов экологической ниши вида его фундаментальной и реализованной ниш.

Возможность формализации представлений об экологической нише как о местообитании (условия среды), о трофических отношениях, о конкуренции, об отношении к площади (островной аспект, подвижность) и ко времени указана в монографии Ю.Г. Пузаченко (2004). По мнению Петерсона и Анамзы (Peterson, Anamza, 2015), с которым мы в целом согласны, наиболее ясно и сбалансированно в данном отношении теория экологической ниши представлена *концепцией ВАМ* (Biotic-Abiotic-Movement) Соберона и Петерсона (Soberón, Peterson, 2005). Известно, что для формирования и поддержания устойчивых популяций на конкретной территории необходимо соблюдение трех основных условий: 1) вид должен добраться до участка и расселиться по нему, 2) абиотические условия среды должны быть экофизиологически подходящими для вида, 3) биотические условия должны быть подходящими для вида (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012; Guisan *et al.*, 2017). Концепция ВАМ учитывает данные три набора факторов (компонентов экологических ниш) в их иерархической взаимосвязи: абиотические (А, Abiotic), биотические (В, Biotic), фактор перемещения (М, Movement способность вида к расселению или доступность территорий). Графически ВАМ-модель представляет собой три в той или иной степени пересекающиеся области А, В, и М (рис. 1).

Область А отображает территории в географическом пространстве с подходящими абиотическими условиями и ресурсами. Абиотические факторы (климатические, топографические, почвенные компоненты экологических ниш) накладывают “физиологические ограничения” (Soberón, Peterson, 2005) на способность видов существовать на иссле-

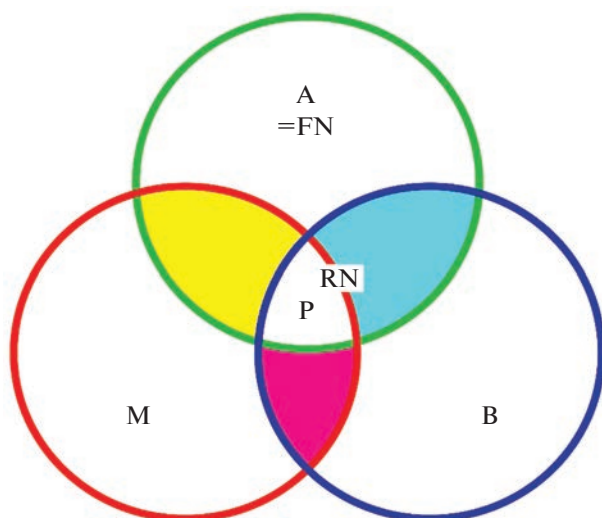


Рис. 1. ВАМ-диаграмма (по Соберону, Питерсону (Soberón, Peterson, 2005)). Область А территории с подходящими абиотическими условиями (географическое выражение фундаментальной ниши, FN); область В территории с подходящими биотическими взаимодействиями; область М территории, “доступные” для вида без препятствий для передвижения; пересечение $A \cap B$ территории с подходящими абиотическими условиями и межвидовыми взаимодействиями (географическое выражение реализованной ниши, RN); пересечение $A \cap B \cap M$ доступные территории с необходимым набором абиотических и биотических факторов (географическое распространение вида, P).

дуемой территории. Абиотическая пригодность местообитания подразумевает комбинацию переменных среды, необходимых виду для роста и поддержания жизнеспособной популяции, и составляет основу моделирования пригодности местообитания (Guisan, Zimmermann, 2000). Область А можно рассматривать как географическое выражение фундаментальной экологической ниши вида в рамках модели Хатчинсона (Hutchinson, 1957) или базовый набор обитаемых территорий (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, 2006; Peterson *et al.*, 2011; Peterson, Soberón, 2012; Peterson, Anamza, 2015).

Область В представляет собой географические районы, в которых биотические взаимодействия с другими видами благоприятны для присутствия исследуемого вида (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012). Зона пересечения областей А и В соответствует географическому выражению реализованной ниши вида в рамках модели Дж. Хатчинсона (Hutchinson, 1957) территория с подходящими абиотическими условиями и межвидовыми взаимодействиями, которые “не препятствуют положительной приспособленности вида” (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012). Многие исследования, посвященные SDM/ENM моделированию, учитывают только абиотические

факторы в рамках так называемого биоклиматического моделирования (bioclimatic envelope modeling). В то же время, конкуренция, хищничество, мутуализм, комменсализм и другие взаимодействия существенно влияют на пространственное распределение биологических объектов. Для того чтобы результат исследований имел биологический смысл, моделирование пространственного распределения и, особенно, экологических ниш видов должно включать анализ биотических факторов (Keane, Crawley, 2002; Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012; Wisz *et al.*, 2013; Guisan *et al.*, 2017; Simões, Peterson, 2018).

Область М представляет фактор расселительной способности видов, которая соответствует географическим районам, доступным для расселения из некоторой исходной территории в течение рассматриваемого периода времени (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012). Это часть физического мира, доступная для вида вне зависимости от способа его расселения. Способность вида к расселению включает его биогеографическую историю, т.е. все факторы, ограничивающие распространение из изначально занятых мест, в том числе барьеры для миграции, биотические и абиотические векторы распространения и т.д. (Guisan *et al.*, 2017). Учет фактора М способствует разграничению потенциального и занятого (фактического) ареалов вида на основе его способности к расселению и конфигурации ландшафта. Данный фактор особенно важен для исследований регионального масштаба на территориях со сложной географией (Soberón, Peterson, 2005; Barve *et al.*, 2011; Peterson, Soberón, 2012).

Географическое выражение пересечения областей В, А, М (область Р) имеет разные названия: “географическое распределение вида” (geographic distribution of the species), “фактическое распределение вида”, “область распространения” (actual distribution of the species, distributional area) (Soberón, Peterson, 2005); “занятая область распространения” (occupied distributional area) (Peterson *et al.*, 2011; Peterson, Soberón, 2012); “фактически занятая область” (actual occupied area) (Jiménez-Valverde *et al.*, 2011); “реализованное распределение” (realized distribution) (Battini *et al.*, 2019). Данная зона характеризуется наличием стабильных популяций вида и наиболее полно отражает его географическое распределение. С позиции ряда авторов (Sillero *et al.*, 2021), область перекрытия трех кругов диаграммы ВАМ и соответствует реализованной нише вида.

Концепция ВАМ подразумевает возможность отдельного изучения эффектов трех компонентов (А, В и М) (Peterson, 2006), а также предусматривает “вложенность отношений” (nested relationship) иерархичность взаимосвязи между фунда-

ментальной нишей А, реализованной нишей В и реально “занятой областью распространения” Р (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012). Применимость теории иерархии в данном контексте объясняется тем, что биотические факторы в основном сильнее ограничивают географическое распространение вида, чем физические факторы, т.е. действуют на более низком уровне иерархии (Pearson, Dawson, 2003; Soberón, Peterson, 2005).

Концепция ВАМ доказала свою эффективность в исследованиях экологических ниш и прогнозирования географического распространения видов с использованием SDM/ENM моделей: обоснование выбора географической области моделирования (Barve *et al.*, 2011; Myers *et al.*, 2015; Banerjee *et al.*, 2019); оценка консерватизма и дифференциации ниш при освоении новых территорий видами (Jiménez-Valverde *et al.*, 2011; Guisan *et al.*, 2014; Battini *et al.*, 2019; Flores-Tolentino *et al.*, 2019); исследование важности биотических факторов в распространении инвазионных видов (Simões, Peterson, 2018) и др.

ФОРМАЛИЗАЦИЯ И УЧЕТ КОМПОНЕНТОВ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ МЕТОДАМИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО АНАЛИЗА

Необходимость учитывать в моделях абиотические, биотические факторы и доступность территорий для объяснения и прогнозирования распространения организмов (Guisan *et al.*, 2017) во многом определила нарастающую популярность концепции ВАМ в пространственном моделировании. При этом изучение биотической компоненты экологической ниши в рамках данной концепции возможно путем включения географии других видов в одновидовые модели (Soberón, Peterson, 2005). Инструментально такую возможность предоставляют современные SDM/ENM методы. В литературе описано несколько способов включения биотических предикторов в модели пространственного распределения и экологических ниш. В их числе использование готовых шейп-файлов распределения видов-консортов, лесных/луговых ценозов из доступных литературных источников (Ebrahimi *et al.*, 2017; Ahmadi *et al.*, 2020; Moradi *et al.*, 2022) или полученных с помощью технологий дистанционного зондирования (Wisz *et al.*, 2013), а также составление карт распределения сопутствующих видов или характерных фитоценозов на основе данных полевых исследований, природоохранных департаментов и опроса местных жителей (Erfanian *et al.*, 2013; Ashrafzadeh *et al.*, 2018; Ghoddousi *et al.*, 2018; Jafari *et al.*, 2018; Khosravi *et al.*, 2021) с последующим расчетом расстояний до выявленных ареалов. Однако при недостатке данных полевых исследований и достоверной информации из литературных/официальных источ-

ников применение подобных методов затруднено (Wisz *et al.*, 2013).

К настоящему времени исследования в области ENM-моделирования только формируют концептуальные подходы к географической спецификации фактора М. Согласно данным обзорных исследований (Barve *et al.*, 2011), доступные для вида территории чаще всего обозначаются: в пределах геополитических единиц без какой-либо биологически значимой основы; в пределах биотических регионов (областей с наборами видов, отличными от других областей); в пределах областей исторического распространения видов, смоделированных по характеристикам их современных экологических ниш. В отдельных работах доступные территории ограничены регионами с ранее выявленными климатическими классами, подходящими для изучаемых видов (Banerjee *et al.*, 2019), или регионами с ископаемыми остатками объектов исследования (Myers *et al.*, 2015). Авторы концепции ВАМ в одном из поздних исследований (Soberón, Osorio-Olvera, 2023) математически обоснованным и вычислительно реализуемым способом представили схему объединения нескольких ключевых идей биогеографии: географическую и экологическую матрицу, нишу Гринелла, способность к рассеиванию и предковую область происхождения групп видов, оценивая М-фактор с помощью списков смежности и графика CSD для матрицы $C_{ij}(t)$, которая представляет все клетки, подходящие или неподходящие, которые могут быть достигнуты из подходящих клеток при заданном параметре рассеивания.

Исходя из возможности отдельного изучения эффектов А, В и М компонентов ВАМ-диаграммы и их иерархической взаимосвязи, нами при формализации экологической ниши использован сравнительный анализ SDM/ENM моделей, построенных на разных наборах экологических данных: абиотические переменные для А-моделей; биотические и абиотические факторы для ВА-моделей; абиотические условия, межвидовые взаимоотношения и доступность территорий для ВАМ-моделей (Pshegusov *et al.*, 2022; Pshegusov, Chadaeva, 2023).

Чтобы учесть биотические факторы в ВА-моделях, в соответствии с корреляционным подходом, мы впервые применили подход включения географии одних видов в модели других путем использования SDM/ENM моделей (карт распределения вероятностей обнаружения видов/сообществ) в качестве биотических слоев (Pshegusov *et al.*, 2022; Pshegusov, Chadaeva, 2023). Такими слоями послужили картографические ВАМ-модели видов-консортов (добыча, конкуренты, форофиты) или сообществ, предоставляющих кормовые ресурсы и/или убежища (лесные и луговые ценозы). Преимуществом данного метода является возможность

реализации экосистемного подхода к моделированию экологической ниши объектов с учетом пищевых цепочек, биотопической приуроченности, конкурентных взаимоотношений, и т.п. Обязательными условиями применения данного метода является общность территории произрастания/обитания исследуемых объектов, соблюдение единого подхода к построению SDM/ENM моделей всех анализируемых объектов (основного и его консортов) и строгий контроль биологического смысла полученных результатов.

М-фактор в наших исследованиях (Pshegusov *et al.*, 2022; Pshegusov, Chadaeva, 2023) характеризует скорее не биологические особенности объектов, обуславливающие скорость захвата ими новой территории, а доступность этих территорий в силу наличия/отсутствия экологических, географических и иных барьеров. Данный фактор был формализован нами через расстояние до оптимальных местообитаний (с вероятностью обнаружения вида в ВА-моделях выше 80%), на протяжении которого вероятность обнаружения вида сохраняется выше 50% (50% порог пригодности местообитаний). Полученный растр расстояний использовали в качестве слоя для построения ВАМ-моделей. Таким образом, доступными для вида/сообщества являются пригодные территории, примыкающие к участкам, оптимальным по набору биотических и абиотических условий. Чем больше протяженность таких территорий, тем выше расселительная способность (подвижность, мобильность) видов/ценозов. Особенно важную роль фактор доступности территорий может играть в границах ландшафтов со сложным рельефом и динамичными климатическими условиями (например, горные территории).

В настоящее время *антропогенное воздействие* является неотъемлемой частью экологического окружения большинства природных объектов. Тем не менее, налицо неопределенность положения данного фактора в концепции экологической ниши и связанное с этим пренебрежение антропогенным влиянием при построении SDM/ENM моделей. Вместе с тем, все чаще встречаются исследования, обозначающие целесообразность учета человеческой деятельности при моделировании экологических ниш и пространственной локализации видов. Наиболее распространенным способом формализации антропогенных факторов является расчет расстояний до различных объектов инфраструктуры и ООПТ (Ebrahimi *et al.*, 2017; Ashrafzadeh *et al.*, 2018; Kaboodvandpour *et al.*, 2021; Poursaleh *et al.*, 2021; Moradi *et al.*, 2022; и др.), учет плотности дорог и населенных пунктов (Khosravi *et al.*, 2018) или параметра Human footprint (модель антропогенного следа) (Farhadinia *et al.*, 2019). При этом популярным инструментом является Евклидово расстояние (Euclidean Distance), не учитывающее перепад высот, что при моделировании

распределения объектов в условиях горных территорий может привести к крайне искаженным результатам. Нами использован инструмент расчета путевого расстояния Path Distance, позволяющий определить расстояние в метрах до ближайшего объекта с учетом действительного расстояния по поверхности, а также вертикального и горизонтального факторов (McCoу *et al.*, 2001). Входные данные были представлены классом пространственных объектов и конвертированы в растр, используемый в качестве биотического слоя при построении ВА-моделей (Пшегусов, Чадаева, 2023; Pshegusov, Chadaeva, 2023).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современные методы пространственного анализа предоставляют беспрецедентную возможность для формализации абиотических, биотических и пространственных (доступность среды, особенности расселения) ограничений распространения биологических объектов для понимания и описания экологической ниши как целостной иерархической структуры.

Как подчеркивают Соберон и Петерсон (Soberón, Peterson, 2005), коррелятивный подход всего лишь позволяет найти области, схожие с точки зрения экологических слоев с теми, где расположены точки присутствия видов; основную часть процесса моделирования должна занимать интерпретация результатов со строгим контролем биологического смысла.

Корреляционные модели распределения – это фактическая проекция модели экологической ниши в пространстве и времени, формируемые путем описания условий среды в географической сетке на основе их сходства с условиями среды в местах, где наблюдался вид. При всех практических достоинствах, данные модели не учитывают некоторые важнейшие факторы (перемещения и взаимодействия), определяющие распределение. Мы, вслед за Собероном и Осорио-Оливейро (Soberón, Osorio-Olvera, 2023), ожидаем, что объединение ENM-моделей с гипотезами рассеивания и комплексным учетом биотических взаимодействий получит широкое распространение при моделировании потенциальных областей распространения с помощью корреляционных моделей ниш ENM.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лисовский А.А., Дудов С.В., Оболенская Е.В. Преимущества и ограничения использования методов экологического моделирования ареалов. 1. Общие подходы // Журн. общ. биол. 2020. Т. 81(2). С. 123–134. <https://doi.org/10.31857/S0044459620020049>
- Лисовский А.А., Дудов С.В. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареа-

- лов. 2. MaxEnt // Журн. общ. биол. 2020. Т. 81. С. 135–146.
<https://doi.org/10.31857/S0044459620020049>
- Окунев И.Ю. Основы пространственного анализа. М.: Аспект Пресс, 2020. 255 с.
- Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: АСА-DEMIА, 2004. 416 с.
- Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А. Комплексный подход учета экологических факторов в моделях современного распределения и климатогенной динамики *Ambrosia artemisiifolia* L. на Кавказе // РЖБИ. 2023. № 3. С. 149–167.
<https://doi.org/10.35885/1996-1499-16-3-149-167>
- Хлебосолов Е.И. Теория экологической ниши: история и современное состояние // Русский орнитологический журн. 2002. Вып. 203. С. 1019–1037.
- Шутиков В.К., Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. Модели совместного распределения видов на примере донных сообществ малых рек Волжского бассейна // Журн. общ. биол. 2021. Т. 82. № 2. С. 143–154.
<https://doi.org/10.31857/S0044459621020068>
- Ahmadi M., Farhadinia M.S., Cushman S.A., Hemami M.-R., Nezami Balouchi B., Jowkar H., Macdonald D.W. Species and space: a combined gap analysis to guide management planning of conservation areas // Landsc Ecol. 2020. V. 35. P. 1505–1517.
<https://doi.org/10.1007/s10980-020-01033-5>
- Ashrafzadeh M.R., Naghipour A.A., Haidarian M., Khorozyan I. Modeling the response of an endangered flagship predator to climate change in Iran // Mammal Res. 2018. V. 64. P. 39–51.
<https://doi.org/10.1007/s13364-018-0384-y>
- Banerjee A.K., Mukherjee A., Guo W., Ng W.L., Huang Y. Combining ecological niche modeling with genetic lineage information to predict potential distribution of *Mikania micrantha* Kunth in South and Southeast Asia under predicted climate change // GECCO. 2019. V. 20. e00800.
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00800>
- Barve N., Barve V., Jiménez-Valverde A., Lira-Noriega A., Maher S.P., Peterson A.T., Soberón J., Villalobos F. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling // Ecol. Modell. 2011. V. 222. P. 1810–1819.
- Battini N., Farías N., Giachetti C., Schwindt E., Bortolus A. Staying ahead of invaders: using species distribution modeling to predict alien species' potential niche shifts // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2019. V. 612. P. 127–140.
<https://doi.org/10.3354/meps12878>
- Bowen A.K.M., Stevens M.H.H. Temperature, topography, soil characteristics, and NDVI drive habitat preferences of a shade-tolerant invasive grass // Ecol. Evol. 2020. V. 10. P. 10785–10797.
<https://doi.org/10.1002/ece3.6735>
- Carvalho M.C., Gomide L.R., dos Santos R.M., Scolforo J.R.S., de Carvalho, L.M.T., de Mello J.M. Modeling ecological niche of tree species in Brazilian tropical area // CERNE. 2017. V. 23. P. 229–240.
<https://doi.org/10.1590/01047760201723022308>
- Duarte A., Whitlock S.L., Peterson J.T. Species Distribution Modeling // Encyclopedia of biodiversity (second edition) / Ed. Levin S.; Oxford: Academic Press, 2013. P. 189–198.
- Ebeling S.K., Welk E., Auge H., Bruelheide H. Predicting the spread of an invasive plant: combining experiments and ecological niche model // Ecography. 2008. V. 31. P. 709–719.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05470.x>
- Ebrahimi A., Farashi A., Rashki A. Habitat suitability of Persian leopard (*Panthera pardus saxicolor*) in Iran in future // Environ. Earth Sci. 2017. V. 76(20). P. 697–707.
<https://doi.org/10.1007/s12665-017-7040-8>
- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R.J., Huettmann F., Leathwick J.R., Lehmann A., Li J., Lohman L.G., Loiselle B.A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J.M.C.M., Townsend Peterson A., Phillips S.J. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data // Ecography. 2006. V. 29, Iss. 2. P. 129–151.
<https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Elith J., Franklin J. Species distribution modeling // Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition) / Eds Levin S.; Oxford: Academic Press, 2013. P. 692–705.
- Elith J., Leathwick J.R. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time // Annu Rev Ecol Evol Syst. 2009. V. 40(1). P. 677–697.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Erfanian B., Mirkarimi S.H., Mahini A.S., Rezaei H.R. A presence-only habitat suitability model for Persian leopard *Panthera pardus saxicolor* in Golestan National Park, Iran // Wildlife Biol. 2013. V. 19. P. 170–178.
<https://doi.org/10.2981/12-045>
- Farhadinia M.S., McClintock B.T., Johnson P.J., Behnoud P., Hobeali K., Moghadas P., Hunter L.T.B., Macdonald D.W. A paradox of local abundance amidst regional rarity: the value of montane refugia for Persian leopard conservation // Sci Rep. 2019. V. 9. 14622.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-50605-2>
- Flores-Tolentino M., Ortiz E., Villaseñor J.L. Ecological niche models as a tool for estimating the distribution of plant communities // Rev. Mex. Biodivers. 2019. V. 90. e902829.
<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2829>
- Franklin J. Mapping Species distributions: spatial inference and prediction (ecology, biodiversity and conservation). New York: Cambridge University Press, 2010. 338 p.
<https://doi.org/10.1017/S0030605310001201>
- Ghoddousi A., Bleyhl B., Ashayeri D., Moghadas P., Sepahvand P., Shokri Sh., Khaleghi Hamidi A., Soofi M., Kueimmerle T. Integrating remote sensing and interview data for the identification of a leopard corridor in the Alborz Mountains, Iran // Conservation Asia. Bishkek, 2018. P. 65.
- Glover-Kapfer P.A. Training manual for habitat suitability and connectivity modeling using tigers (*Panthera tigris*) in Bhutan as example. Technical Report / Bhutan: WWF, 2015. 144 p.
- Grinnell J. An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley with especial reference to the distributional problems presented / Univ. Colorado Publication in Zoology. 1914. № 12. P. 51–294.

- Grinnell J. The niche relationships of the California thrasher // The Auk. 1917. V. 34. P. 427–433.
- Guisan A., Petitpierre B., Broennimann O., Daehler C., Kueffer C. Unifying niche shift studies: insights from biological invasions // TREE. 2014. V. 29(5). P. 260–269. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.009>
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N. Habitat suitability and distribution models: with applications in R. Cambridge: University Printing House, 2017. 462 p. <https://doi.org/10.1017/9781139028271>
- Guisan A., Zimmermann N.E. Predictive habitat distribution models in ecology // Ecol Modell. 2000. V. 135. P. 147–186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Hutchinson G.E. Concluding Remarks // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. V. 22. P. 415–427.
- Jafari A.A., Zamani-Ahmadmahooodi R., Mirzaei R. Persian leopard and wild sheep distribution modeling using the Maxent model in the Tang-e-Sayad protected area, Iran // Mammalia. 2018. V. 83. P. 84–96. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2016-0155>
- Jiménez-Valverde A., Peterson A.T., Soberón J., Overton J.M., Aragón P., Lobo J.M. Use of niche models in invasive species risk assessments // Biol. Invasions. 2011. V. 13. P. 2785–2797.
- Kaboodvandpour S., Almasieh K., Zamani N. Habitat suitability and connectivity implications for the conservation of the Persian leopard along the Iran–Iraq border // Ecol. Evol. 2021. V. 11(19). 13464–13474. <https://doi.org/10.1002/ece3.8069>
- Keane R.M., Crawley M.J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis // TREE. 2002. V. 17(4). P. 164–170.
- Khosravi R., Hemami M.R., Cushman S.A. Multispecies assessment of core areas and connectivity of desert carnivores in central Iran // Divers. Distrib. 2018. V. 24(2). P. 193–207. <https://doi.org/10.1111/ddi.12672>
- Khosravi R., Hemami M.R., Malakoutikhah S., Ashrafzadeh M.R., Cushman S.A. Cushman Prey availability modulates predicted range contraction of two large felids in response to changing climate // Biol. Conserv. 2021. V. 255. 109018. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109018>
- Levins R. Evolution in changing environments. Monographs in population biology. New Jersey: Princeton University Press, 1968. 120 p.
- Li L., Huiyu L., Lin Z., Jia J., Liu X. Identifying priority areas for monitoring the invasion of *Solidago canadensis* based on Maxent and Zonation // AES. 2017. V. 37(9). P. 3124–3132.
- MacArthur R. Geographical ecology: Patterns in the distribution of species. Princeton: Princeton University Press, 1972. 269 p.
- MacArthur R., Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species // Am. Nat. 1967. V. 101. P. 377–385.
- McCoy J., Johnston K., Kopp S., Borup B., Willison J., Payne B. Using ArcGIS spatial analyst. Redlands: ESRI Press, 2001. 232 p.
- Miller J. Species distribution modeling // Geogr. Comp. 2010. V. 4(6). P. 490–509.
- Moradi S., Ahmadi A., Toranjzar H., Shams-Esfandabad B. Modeling the habitat suitability of Persian leopard (*Panthera pardus saxicolor*) in the conservation areas of Kohgiluyeh and Boyer-Ahmad Province, Iran // ECO-PERSIA. 2022. V. 10. P. 109–119.
- Myers C.E., Stigall A.L., Lieberman B.S. PaleoENM: Applying ecological niche modeling to the fossil record // Paleobiology. 2015. V. 41(2). P. 226–244. <https://doi.org/10.1017/pab.2014.19>
- Pearson R.G., Raxworthy C.J., Nakamura M., Peterson A. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar // J. Biogeogr. 2007. V. 34 P. 102–117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>
- Pearson R.G., Dawson T.P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? // Glob. Ecol. Biogeogr. 2003. V. 12 P. 361–371. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>
- Peterson A.T. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models // Biodivers. Inform. 2006. V. 3. P. 59–72. <https://doi.org/10.17161/bi.v3i0.29>
- Peterson A.T., Soberón J., Pearson R.G., Anderson R., Martínez-Meyer E., Nakamura M., Araújo M. Ecological niches and geographic distributions. 2011. Princeton: Princeton University Press, 314 p. <https://doi.org/10.1644/1545-1542-94.1.241>
- Peterson A., Anamza T. Ecological niches and present and historical geographic distributions of species: A 15-year review of frameworks, results, pitfalls, and promises // Folia Zool. 2015. V. 64(3) P. 207–217. <https://doi.org/10.25225/fozo.v64.i3.a3.2015>
- Peterson A., Soberón J. Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right // Natureza e Conservação. 2012. V. 10(2) P. 1–6. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>
- Poursalem S., Amininasab S.M., Zamani N., Almasieh K., Mardani M. Modeling the distribution and habitat suitability of Persian leopard *Panthera pardus saxicolor* in Southwestern Iran // Biol. Bull. Russ. Acad. Sci. 2021. V. 48. P. 319–330. <https://doi.org/10.1134/S1062359021030122>
- Pshegusov R.H., Tembotova F.A., Chadaeva V.A., Sablirova Y.M., Mollaeva M.Z., Akhomgotov A.Z. Ecological niche modeling of the main forest-forming species in the Caucasus // For. Ecosyst. 2022. Iss. 9. 100019. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-796514/v1>
- Pshegusov R.H., Chadaeva V.A. Modelling the nesting-habitat of threatened vulture species in the Caucasus: an ecosystem approach to formalising environmental factors in species distribution models // Avian Res. 2023. V. 14. 100131. <https://doi.org/10.1016/j.avrs.2023.100131>
- Schoener T.W. Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna // Ecology. 1968. V. 49. P. 704–726.
- Schoener T.W. The ecological niche // Ecological concepts: The contribution of ecology to an understanding of the natural world, symposium British ecological society.

- Cambridge: Blackwell Scientific Publication, 1989. P. 79–113.
- Shabani F., Ahmadi M., Kumar L., Solhjoui F.S., Tehrani M., Shabani F., Kalantar B., Esmaeili A. Invasive weed species' threats to global biodiversity: Future scenarios of changes in the number of invasive species in a changing climate // *Ecol. Indic.* 2020. V. 116. 106436. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106436>
- Sillero N., Arenas-Castro S., Enriquez-Urzelai U., Vale C.G., Sousa-Guedes D., Martínez-Freiría F., Real R., Barbosa A.M. Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling // *Ecol. Modell.* 2021. V. 456. 109671. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109671>
- Simões M.V.P., Peterson A.T. Importance of biotic predictors in estimation of potential invasive areas: the example of the tortoise beetle *Eurypedus nigrosignatus* // *Hispaniola. PeerJ.* 2018. V. 6 e6052.
- Soberón J., Peterson A.T. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas // *Biodivers. Inform.* 2005. V. 2. P. 1–10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Soberón J., Osorio-Olvera L. A dynamic theory of the area of distribution // *J. Biogeogr.* 2023. V. 50. P. 1037–1048.
- Thakuri S.S., Shrestha P., Deuba M., Shah P., Bhandari O.P., Shrestha S. Potential habitat modeling of water hyacinth in lakes of Nepal using maxent algorithm // *ISPRS Annals of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences.* 2019. V. IV-5/W2. P. 103–110. <https://doi.org/10.5194/isprs-annals-IV-5-W2-103-2019>
- Wisn M.S., Pottier J., Kissling W.D., Pellissier L., Lenoir J., Damgaard C.F., Dormann C.F., Forchhammer M.C., Grytnes J.-A., Guisan A., Heikkinen R.K., Høye T.T., Kühn I., Luoto M., Maiorano L., Nilsson M.-C., Normand S., Öckinger E., Schmidt N.M., Termansen M. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling // *Biol. Rev.* 2013. V. 88. P. 15–30. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x>
- Yan H., Feng L., Zhao Y., Feng L., Wu D., Zhu Ch. Prediction of the spatial distribution of *Alternanthera philoxeroides* in China based on ArcGIS and MaxEnt // *GECCO.* 2019. V. 21. e00856. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00856>
- Zurell D., Engler J. Ecological niche modelling // *Effects of climate change on birds.* Oxford: Oxford University Press, 2019. P. 60–73.

From Spatial Distribution to Ecological Niche: Modeling Issues within the Correlation Approach

R. Kh. Pshegusov[#]

Institute of Ecology of Mountain Territories named after. A.K. Tembotov RAS, st. I. Armand, 37a, Nalchik, 360051 Russia

[#]*e-mail: p_rustem@inbox.ru*

One of the most important tasks in modern ecology theory is the formalization of the ecological niche. Advances in spatial analysis techniques and the availability of global databases on biodiversity and environmental parameters provide an unprecedented opportunity to integrate ecological niche components within a correlational modeling approach. The paper presents methods for formalizing biotic, spatial (environmental accessibility) and anthropogenic restrictions on the distribution of biological objects (components of an ecological niche) when constructing SDM (Species distribution modeling) and ENM (Ecological niche modeling) models.

Keywords: correlation approach, modeling, ecological niche, BAM diagram, SDM, ENM