

УДК 574.9 574.38

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА ПАРАМЕТРОВ АРЕАЛОВ (НА ПРИМЕРЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *RANA*)

© 2011 г. Ю. Г. Пузаченко, С. Л. Кузьмин, Р. Б. Сандлерский

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
119071 Москва, Ленинский проспект, 33
e-mail: puzak@orc.ru, ipe51@yahoo.com, srobert_landy@mail.ru

Поступила в редакцию 19.01.2011 г.

Рассмотрен количественный метод анализа “точечных” ареалов видов, обеспечивающий интерполяцию распространения вида на всю территорию на основе его отношения к переменным климата и рельефа. Показано, что применение классических статистических методов интерполяции не корректно. Предложенный подход основывается на отображении по “точкам” обнаружения видоспецифичных отношений к внешним переменным и их интерполяции на всю территорию. Основным методом для решения этой задачи является факторный анализ. В рамках анализа рассматриваются методы количественного отображения отношения вида к конкретным переменным климата и рельефа. Эффективность анализа демонстрируется на примере трех видов бурых лягушек: *Rana temporaria*, *R. arvalis* и *R. amurensis*.

Анализ географической обусловленности видовых ареалов как функции физико-географических условий (климата, рельефа и положения на земной поверхности) – традиционная задача биогеографии. Она включает в себя (Толмачев, 1962) определение происхождения ареала с выявлением его генетического центра, выявление физических, климатических, эдафических и биотических факторов, определяющих его границы, возможные темпы расселения и его ограничения. В настоящее время с анализом ареала связывают задачи прогноза возможной реакции видов на глобальное изменение климата.

Экологический аспект анализа ареала связан с представлениями об экологической нише в смысле Гринелла, т.е. отношения вида к территории с ее свойствами. Его основополагающая работа, опубликованная в 1917 г. (Grinnel, 1991), была выполнена на основе логического сравнительного анализа ареалов трех видов пересмешников в их отношении к климату территории. Понятие же многомерной экологической ниши по Хатчинсону (Hutchinson, 1957) близко к понятию видовой местообитания (habitat) как среды, пригодной для особей вида в ее пространственном отображении. Разница между нишами Гринелла и Хатчинсона сводится к тому, что в модели последнего ниша является собственным свойством вида, а не определена средой как в модели Гринелла. В модели Гринелла ниша задана как бы априори, а в мо-

дели Хатчинсона о ней можно говорить только в отношении конкретных видов (Пузаченко и др., 2010).

Появление персональных компьютеров позволило перейти от логического к количественному анализу ареалов. Основой для него стали мелко- и средномасштабные растровые цифровые карты климатических переменных. Спутники дали возможность построить для всего земного шара цифровые модели рельефа с разрешением от 90×90 м в пикселе и оценить биологическую продукцию на основе нормированного дифференцированного вегетационного индекса (NDVI). Стало возможным оперативное использование различных методов статистического анализа, позволяющих количественно исследовать отношения ареалов с множеством переменных среды. Для этого разработаны специальные программные средства, прямо связанные с ГИС ареалов и характеристиками среды: BioGeomancer (BioGeomancer Working, 2007); DIVA (DIVA-GIS, 2009); DesktopGarp (Stockwell et al., 2006), Biomapper (Hirzel et al., 2002), WhyWhere (Stockwell, 2006; WhyWhere, 2009), GEOLocate (Tulane University Museum..., 2009).

В современной практике анализа размещения видов используется практически весь арсенал статистических методов: методы группировки на основе многомерной дистанции, метод максимизации энтропии, многомерная регрессия, фактор-

ный анализ, логистическая регрессия, дискриминантный анализ, нейронные сети, генетический алгоритм. Каждый из методов обладает своими достоинствами и недостатками, а его эффективность во многом определяется характером связи вида с задаваемыми исследователем внешними переменными. Проведено большое число прямых сравнений сходства результатов и эффективности различных методов (Manel et al., 1999, 2001; Engelhard et al., 2003; McPherson et al., 2004; Peterson, 2006, и др.).

Для корректного применения статистических методов необходимо, чтобы ареал был представлен двумя подмножествами: точками с “наличием” и точками с “отсутствием” вида. При этом последние должны быть документированы реальными наблюдениями. Такой анализ естественен для традиционного отображения ареала как некоторой площади, для которой допускается повсеместное наличие вида, противопоставляемое всей остальной рассматриваемой территории. Но статистические методы анализа неприменимы для точечных ареалов, широко используемых в биогеографии (Тупикова, 1996; Тупикова и др., 1998, 2000; Кучерук, 1977, и др.). В этом отображении нет формальной альтернативы “наличию” и, следовательно, нет вероятностного пространства. Если в первом случае количественный анализ на основе связи ареала с условиями среды позволяет скорректировать границу, то во втором эту границу необходимо определить. При этом очевидно, что области границы в вероятностном пространстве почти всегда соответствует территория с вероятностью обнаружения вида, близкой к нулю.

Настоящая работа посвящена демонстрации подхода к количественному анализу точечных ареалов на примере трех видов бурых лягушек рода *Rana*, снимающего проблему документирования “отсутствия” вида. Из них остромордая (*R. arvalis*) и травяная (*R. temporaria*) лягушки имеют евроазиатские ареалы, но первая заходит дальше на восток (до Центральной Якутии). Сибирская лягушка (*R. amurensis*) – азиатский вид, обитающий преимущественно в Сибири, но также в северной Монголии, Маньчжурии и на Дальнем Востоке России.

МАТЕРИАЛ

Анализируемый точечный ареал получен на основе информации из базы данных “Земноводные СССР” (®0229803415, Государственный регистр баз данных РФ). Точки находок переведены по географическим координатам в ГИС MapInfo.

В соответствие точкам находок поставлены средние значения за 1950–2000 гг. климатических переменных из базы данных WORDCLIM (Wordclim..., 2009) с разрешением 8 км на местности: среднесуточная температура, средняя дневная температура, число часов солнечного освещения, число дней со средней температурой меньше нуля, сумма осадков, число дней с осадками, средняя относительная влажность воздуха, нормированный дифференцированный индекс растительности (NDVI) для каждого месяца (GLCF, 2009). Кроме того, в анализ включены специализированные переменные, рекомендуемые для решения подобных задач в рамках программы BIOCLIM (BIOCLIM project, 2009): средняя температура за год, амплитуда температур за каждый месяц, стандартное отклонение температур, максимум температуры самого теплого месяца, минимум температуры самого холодного месяца, годовая амплитуда температуры, средняя температура самой влажной и самой сухой четверти (сезона) года, отношение амплитуды температуры за месяц к амплитуде за год, годовая сумма осадков, сумма осадков в самый влажный и самый сухой месяц, коэффициент вариации осадков, сумма осадков во влажные и сухие, теплые и холодные четверти года.

Всего в анализ включено 108 климатических переменных и 12 значений NDVI. Рельеф представлен высотой, освещенностью с юга и запада, уклоном, градиентом, лапласианом и профильной кривизной поверхности для четырех иерархических уровней его организации, полученных на основе спектрального анализа рельефа Восточной Европы (Котлов, Пузаченко, 2006).

МЕТОДЫ АНАЛИЗА И ИНТЕРПОЛЯЦИИ

Предположим, что существуют обобщенные независимые переменные, отражающие пространственное варьирование всех климатических переменных и рельефа для всей рассматриваемой территории. В данном случае рассматривается территория бывшего СССР. Область, описываемая этими переменными, можно определить как многомерное пространство среды или как экологическое пространство. Точки встреч вида соответствуют определенной подобласти этого общего пространства. Эту подобласть можно определить как видоспецифичную. Очевидно, что по смыслу она близка экологической нише, данной в наблюдениях. Следовательно, нужно отобразить через внешние переменные эту подобласть и аппроксимировать ее на всю территорию, определив тем самым пространственные границы видовой

экологической ниши. В результате исходное пространство будет преобразовано в пространство, соответствующее “восприятию” среды рассматриваемым видом. У каждой, определенной таким способом “видовой” переменной существуют области, в пределах которых вид встречается с вероятностью, близкой к единице и к нулю. Поскольку отображение восприятия видом переменной среды воспроизводится как непрерывное, то можно допустить существование функции, связывающей значения переменной с вероятностью обнаружения вида. Если примем равномерную функцию от максимального значения видовой переменной до минимального, то получим проекцию фундаментальной экологической ниши на эту переменную. Многомерная фундаментальная ниша соответствует области пересечения всех этих проекций, т.е. их произведению. Проекцию фундаментальной экологической ниши можно рассматривать как потенциальный ареал вида. Если допустить, что функция отображения видовой переменной имеет нормальное распределение с математическим ожиданием ноль и средним квадратическим отклонением, охватывающим всю амплитуду области существования вида, то многомерная ниша описывается вероятностью обнаружения вида с параметрами нормального распределения. Проекция этого многомерного пространства на территорию даст потенциальный ареал с внутренней структурой, в котором каждой “точке” земной поверхности ставится в соответствие вероятность обнаружения вида. Если принять эту схему решения задачи, то необходимо пройти следующие этапы:

1. Снизить размерность пространства внешних переменных.
2. Определить параметры положения вида в пространстве внешних переменных с пониженной размерностью и вычислить их значения.
3. Рассчитать, используя метод множественной регрессии, значения видоспецифических переменных для всего пространства.
4. Рассчитать по принятой модели распределения вероятности обнаружения вида по каждой переменной и их произведение для всего многомерного пространства.
5. Для детализации влияния климатических переменных и переменных рельефа, используя статистические критерии, нечувствительные к нелинейности, выделить ведущие, но взаимно независимые исходные переменные и установить форму их связи с вероятностью обнаружения вида.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Снижение размерности пространства внешних переменных

Внешними переменными в нашем случае являются свойства климата и рельефа. В силу различной ожидаемой формы влияния климата и рельефа на распределение вида снижение размерности осуществляется для них отдельно. Методы снижения размерности или определения параметров порядка применительно к конкретной задаче описаны в ряде работ (Пузаченко, 2004; Кренке, Пузаченко, 2008). В данном случае наиболее эффективно использовать метод главных компонент с определением размерности пространства на основе критерия “осыпи” с последующей ротацией полученных компонент – обобщенных переменных. Четыре первые базовые компоненты описывают 81% варьирования 104 климатических переменных и 12 переменных нормализованного дифференциального вегетационного индекса. Первый параметр определяет 25.8% (рис. 1, а) варьирования всех климатических переменных, и его положительная область индицируется в первую очередь варьированием влажности воздуха, числом дней с осадками, амплитудой дневных температур за месяц и числом часов солнечного освещения. Светлому тону на рисунке соответствуют территории с высокой влажностью воздуха, большим числом дней с осадками, малым числом дней солнечного сияния, относительно низкой месячной и межсезонной амплитудой дневных температур. Можно полагать, что эта обобщенная переменная отражает континентальность климата, в основном зимой, и чем меньше его значение, тем она больше.

Второй климатический параметр описывает 23.2% варьирования всех переменных (рис. 1, б). Светлому тону на рисунке соответствуют территории с относительно высокими средними температурами года, средними температурами, числа дней с температурой меньше 0 °С и осадками осени, зимы, весны (с октября по март). Третий параметр климата (14.8%) индицируется месячными суммами осадков за май – сентябрь (рис. 1, в) и NDVI за те же месяцы. Светлому тону соответствуют территории с наибольшими осадками. Наконец, четвертый параметр (16.9%) отражает в основном средние температуры летних месяцев (рис. 1, г). Таким образом, четыре климатических параметра в целом отражают варьирование увлажнения и температуры по двум сезонам года. Большим значениям первой переменной соответствуют относительно мягкие условия с низкой континентальностью. Второй – собственно тепло-

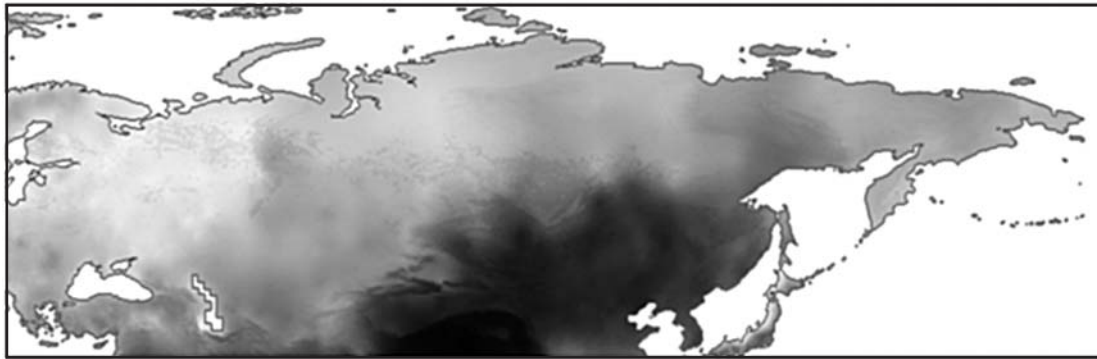
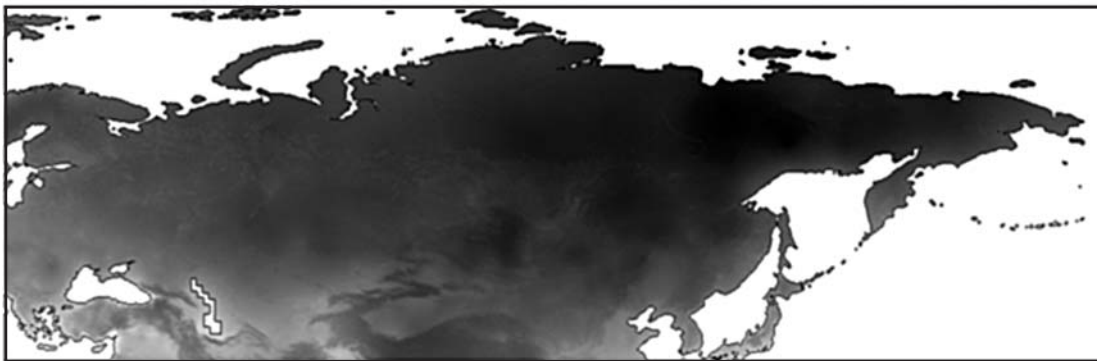
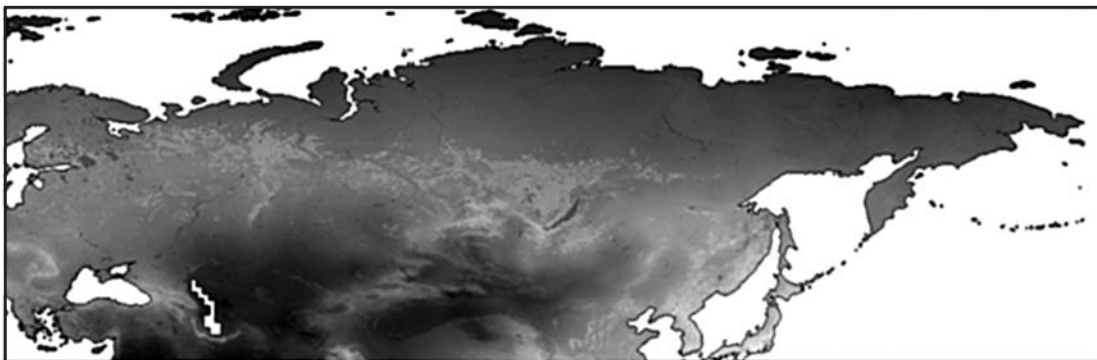
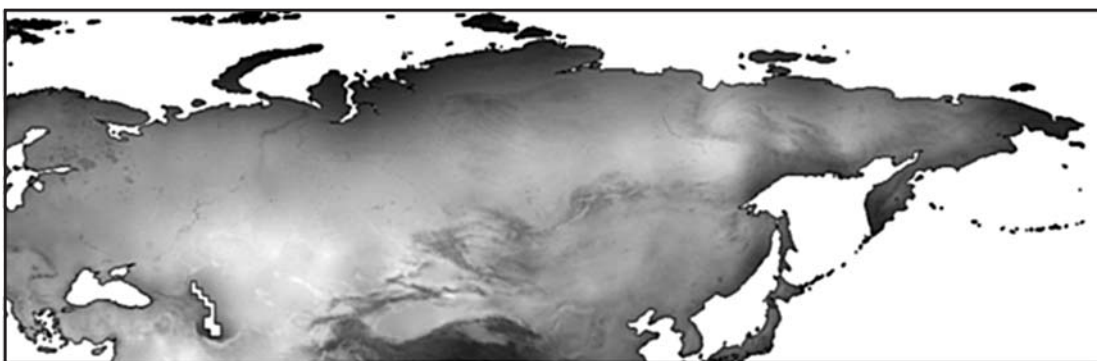
*a**б**в**г*

Рис. 1. Отображение четырех обобщенных базовых переменных:
a – континентальность климата (чем светлее тон, тем ниже континентальность), *б* – тепло-влагообеспеченность осени, зимы и весны (чем светлее тон, тем теплее), *в* – летний режим увлажнения (чем светлее, тем влажнее), *г* – температура лета (чем светлее, тем теплее).

влагообеспеченность зимы, третьей – летний режим увлажнения, а четвертой – температурные условия лета.

Четыре параметра определяют 70% варьирования 36 переменных, описывающих рельеф. Первая компонента рельефа (28.7% варьирования всех переменных) отражает его экспозиционную организацию на всех иерархических уровнях (рис. 2, а). Светлому тону на рисунке соответствуют поверхности, ориентированные на юго-восток. Вторая компонента (22.5%) в основном отражает уклон поверхности: светлым тонам соответствуют территории с относительно большими уклонами. Третья компонента (10.1%) – чередование возвышенных и низменных территорий на всех уровнях организации. Светлому тону соответствуют наиболее возвышенные территории. Четвертая компонента (8.7%) отражает форму поверхности, и светлому тону соответствуют выпуклые формы.

*Определение параметров положения вида
в пространстве внешних переменных
и их вычисление*

Для подмножества точек с наличием вида методом главных компонент рассчитываем базовые переменные (компоненты) от независимых переменных пространства “среды”. Осуществляя операцию “ротация”, выравниваем вклад видоспецифичных факторов в описание варьирования всех переменных и в результате приводим их к максимально однозначному соответствию базовым переменным среды. В табл. 1 приведены значения нагрузок, отражающих максимальную корреляцию внешних базовых переменных с одной из координат видоспецифичных подпространств, и константы, отражающие центр проекции видовых подпространств на каждую из них. “Нагрузка” показывает значение соответствующей внешней переменной в определении положения ареала вида, а знак – направление ориентации видоспецифичной переменной относительно внешней. Значение константы получено через уравнение регрессии каждой внешней переменной от видоспецифичных. Константа в этих уравнениях соответствует центру тяжести проекции многомерной области ареала на соответствующую внешнюю переменную. Эта операция фактически выделяет видовой оптимум, а параметры дают основу для общего сравнения отношения видов к внешним переменным. В данном случае получаем, что наиболее континентальную область занимает *R. amurensis*, а наименее континентальную – *R. temporaria*, при этом ареалы обоих видов

ориентированы в область с меньшей континентальностью. Ареал *R. arvalis* занимает промежуточное положение, но имеет противоположную ориентацию. Отношение трех видов к зимним условиям вполне очевидно, и *R. amurensis* занимает наиболее холодную часть территории. Требования трех видов к летним осадкам, в общем, близки, но ареал *R. temporaria* ориентирован в область меньших осадков. *R. arvalis* занимает область с наиболее высокими летними температурами и по этому параметру более теплолюбива, а *R. amurensis* – область с наиболее низкими, при одинаковой ориентации всех ареалов в область высоких температур.

По отношению к переменным рельефа все виды тяготеют к вогнутым формам рельефа с минимальными уклонами, и только ареал *R. arvalis* ориентирован в сторону больших уклонов. При этом *R. amurensis*, в отличие от других видов, предпочитает хорошо выраженные низменности, а два других вида более связаны с равнинами и возвышенностями. *R. arvalis* тяготеет к юго-восточным экспозициям, а центры тяжести ареалов двух других видов занимают среднее положение, но имеют различную ориентацию.

Таким образом, получаем, что “наиболее холодостойким” видом является *R. amurensis*, а “наименее холодостойким” – *R. temporaria*. Но вместе с тем *R. arvalis* наиболее “теплолюбива” по отношению “летним” температурам.

Определение видоспецифичных переменных

В табл. 2 приведены параметры независимых видоспецифичных переменных для *R. arvalis*. Оптимум вида с наибольшей вероятностью его обнаружения по каждой переменной соответствует среднему значению параметра, которое по условию равно нулю. Максимумы и минимумы дают границы проекции, оцениваемые по выборке. В области границ при нормальном распределении вероятность обнаружения вида близка к нулю. Параметры варьирования при гипотезе нормального распределения позволяют оценить вероятность обнаружения вида как функцию от значения переменной. Эти видоспецифичные переменные с помощью многомерной регрессии однозначно описываются от переменных среды. Используя многомерное уравнение регрессии, можно рассчитать значения видоспецифичных переменных для всей территории. На рис. 3 приведены распределения значений одной из переменных в целом для территории и для точек ареала. Очевидно, что распределение значений

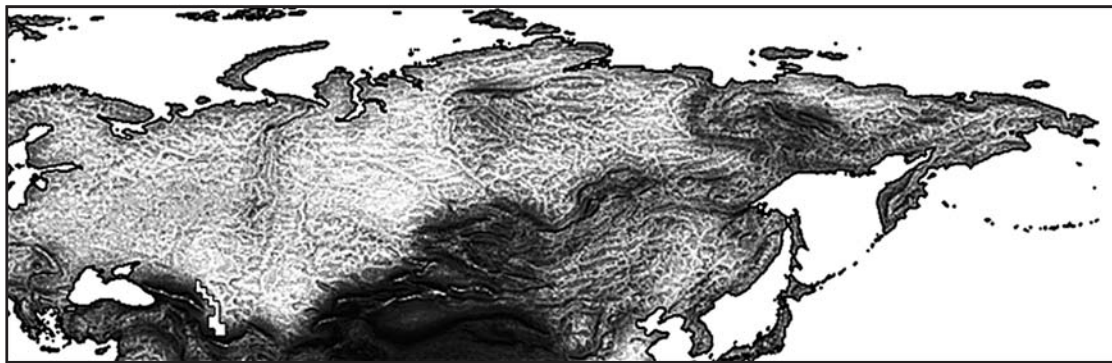
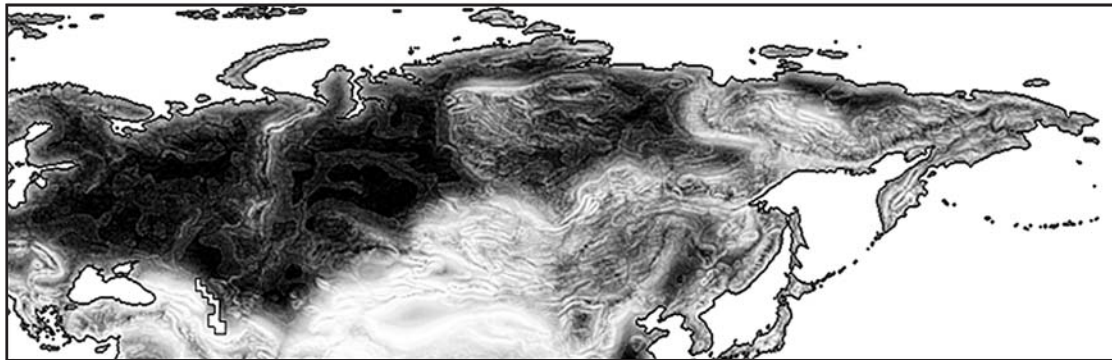
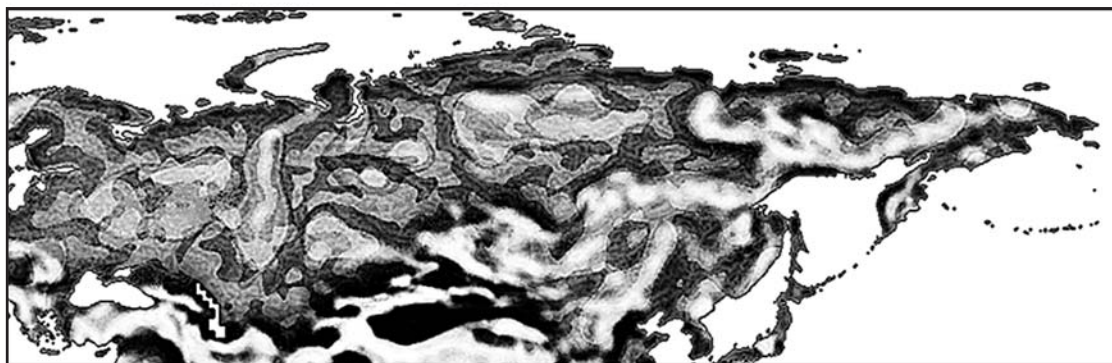
*a**б**в**г*

Рис. 2. Отображение четырех обобщенных факторов рельефа: *a* – экспозиция поверхности (светлые тона – юго-восточные экспозиции), *б* – уклон поверхности (светлые тона – большие уклоны), *в* – иерархическая организация рельефа (светлые тона – высокие уровни), *г* – форма поверхности (светлые тона – выпуклые формы).

Таблица 1. Параметры отношения видоспецифичных подпространств к базовым переменным

Базовые переменные (факторы)	<i>R. arvalis</i>		<i>R. temporaria</i>		<i>R. amurensis</i>	
	нагрузка	константа	нагрузка	константа	нагрузка	константа
Континентальность	-0.800	0.808	0.706	0.965	0.623	-0.476
Теплообеспеченность зимой, весной и осенью	-0.715	0.352	-0.757	0.548	-0.850	-0.348
Летние осадки	-0.557	0.602	0.705	0.701	-0.812	0.888
Температура летних месяцев	0.655	0.412	0.670	0.147	0.835	0.089
Генеральная экспозиция	0.576	0.201	0.728	0.059	-0.731	0.000
Уклон	0.728	-0.569	-0.735	-0.634	-0.610	-0.165
Иерархия поверхности	0.625	0.107	-0.704	0.174	-0.732	-0.352
Форма поверхности	0.597	-0.025	0.726	-0.026	0.711	-0.027

Таблица 2. Статистические параметры переменных подпространства *R. arvalis*, определенные методом главных компонент с вращением относительно многомерного пространства климата и рельефа (объем выборки – 3497 точек ареала)

Видоспецифичные переменные (факторы)	Среднее значение параметра	Границы проекции		Параметры варьирования	
		минимум	максимум	1/6 амплитуды	среднеквадратическое
Переменная 1	-0.000	-9.148	1.798	1.824	1.041
Переменная 2	0.000	-2.799	4.878	1.279	1.010
Переменная 3	0.000	-3.002	3.420	1.070	1.001
Переменная 4	0.000	-0.936	8.817	1.626	1.006
Переменная 5	0.000	-4.176	4.958	1.522	1.005
Переменная 6	-0.000	-4.545	3.179	1.287	1.012
Переменная 7	-0.000	-3.423	3.546	1.161	0.978
Переменная 8	-0.000	-5.567	1.559	1.188	0.948

переменной по выборке существенно отлично от нормального. Нормальное распределение со среднеквадратическим параметром в правой части распределения не включает реальные данные, которые отражают имеющие место, но редкие события с вероятностью больше нуля. Все точки на переменной, рассчитанной для всей территории, лежащие в интервале минимум – максимум значений для выборки, соответствуют области существования вида. Присвоив этому интервалу значение “единица” (сигнал-функция), а области вне его – “ноль”, получим область определения вида (проекцию фундаментальной ниши) на рассматриваемую видоспецифичную переменную (рис. 4).

Так как эта область определена по выборке, то нет гарантии того, что в природе не существует точек, лежащих за ее границей. Их можно предсказать на основе модели распределения для выборки. К сожалению, эти распределения могут иметь самую разную форму, не поддающуюся описанию какой-либо известной функци-

ей. При такой неопределенности остается только принять нормальное распределение. Когда распределение не имеет значительного эксцесса и асимметрии, размах распределения хорошо описывается среднеквадратическим отклонением. В противном случае в качестве среднеквадратической можно принять шестую часть амплитуды варьирования. На рис. 4 приведены результаты такого преобразования для распределений из рис. 3.

В качестве параметра варьирования для нормального распределения принята 1/6 амплитуды. Несмотря на это, нормальное распределение на границе области существования (сигнал-функция) в области максимума отличается от нуля на ничтожно малую величину и, напротив, предсказывает существование вида с вероятностью 0.08 в области минимума. В этой области нормальное распределение предсказывает существование вида с вероятностью больше нуля за границей, определенной реальными данными.

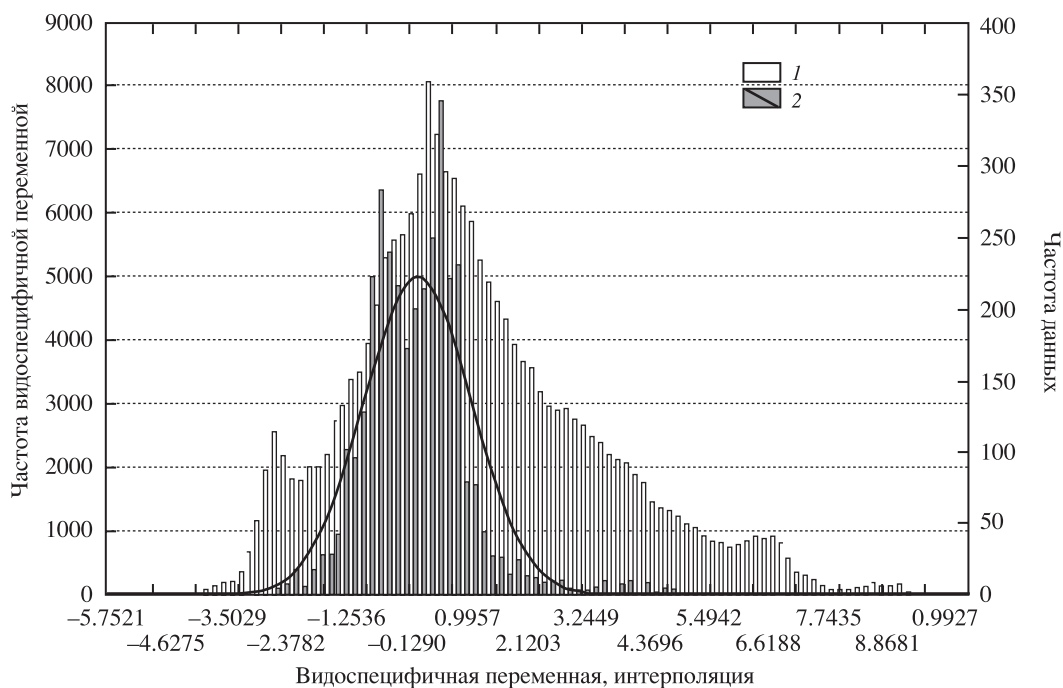


Рис. 3. Пример распределения значений одной из переменных для точек ареала: 1 – данные, 2 – в целом для территории (интерполяция); сплошная линия – нормальное распределение для точек ареала

Нормальное распределение, безусловно, хорошо описывает общие закономерности отношения вида к соответствующей внешней переменной, но в области границы с редкими событиями неизбежно существует неопределенность.

Многомерное отображение ареала

На рис. 5–7 показаны проекции фундаментальной ниши: ареал на основе сигнал-функции “наличие – отсутствие” и ареал с внутренней структурой на основе предсказываемой вероятности обнаружения. В результате получаем две формы отображения ареала. Ареалы, построенные на основе сигнал-функции, включая все точки обнаружения, интерполируют возможное размещение вида на существенно большую территорию с подобным климатом и рельефом. Полученные отображения можно определить как потенциальный ареал. Соответствующие вероятностные модели ареалов в большинстве случаев определяют эти крайние области очень низкой вероятностью обнаружения и практическим отсутствием вида.

Существуют и обратные отношения. Так, собственно воспроизведенный ареал *R. amurensis* не относит Русскую равнину к пригодным территориям. Но интерполяция с использованием нормального распределения показывает, что эта территория с довольно высокой вероятностью пригодна для вида. Весьма характерно, что внутри ареала

R. arvalis в Сибири существуют пустые области, определяемые особенностями отношения вида к рельефу. В вероятностной модели для них предсказывается относительно низкая встречаемость. Очевидно, что структура ареала отражает рельеф территории, что указывает на его влияние как на распространение видов, так и на вероятность их обнаружения.

Характер влияния физических переменных на распространение видов

Анализ основных параметров ниши давал возможность оценки различий отношения видов к условиям среды. Получив отображение ареалов, можно усилить эту составляющую анализа.

Общей оценкой взаимоположения видов в экологическом пространстве может быть оценка пересечения их ареалов на основе, например, непараметрической корреляции Спирмена (табл. 3), так как параметрическая корреляция Пирсона, не учитывающая нелинейные соотношения между ареалами, дает искаженные оценки. Очевидно, что ареалы *R. arvalis* и *R. temporaria* при всех условиях довольно сходны. Подобие отношений видов к климатическим переменным и характеристикам рельефа можно оценить на основе значений критерия Фишера, рассчитанных для каждой переменной по отношению к дискретным

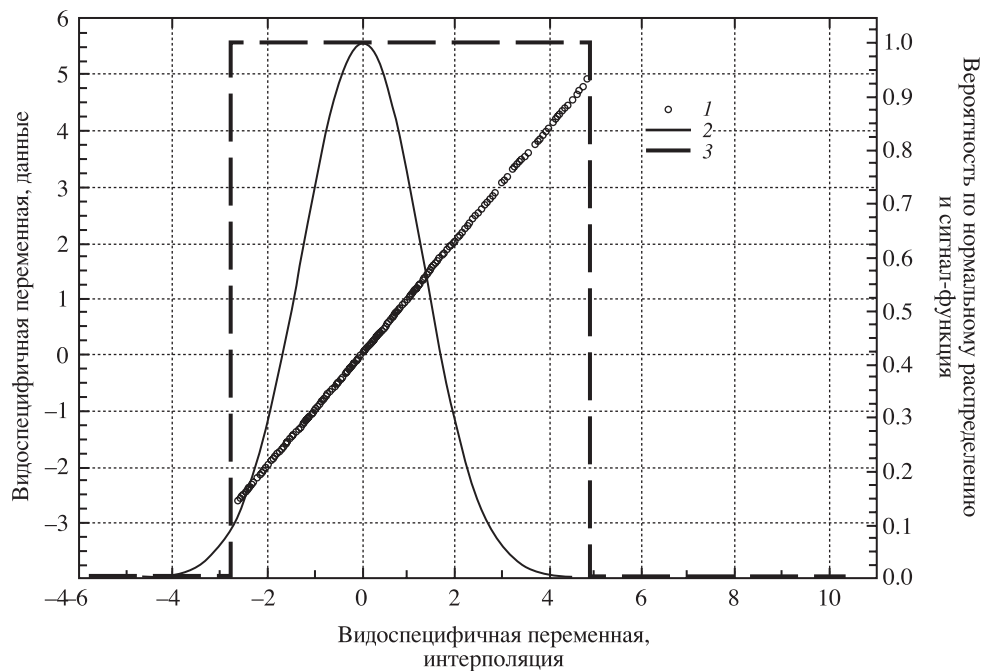


Рис. 4. Проекция на видоспецифичную переменную. 1 – данные, 2 – нормальное распределение (реализованная экологическая ниша), 3 – сигнал-функция (фундаментальная экологическая ниша).

градациям вероятности встречаемости видов в одномерном дисперсионном анализе.

Из табл. 4 следует, что все три вида весьма подобно воспринимают свойства рельефа. Чувствительность к климатическим переменным у остромордой и травяной лягушек подобна и существенно отлична от таковой у сибирской.

Ведущее влияние на все виды оказывает биологическая продукция (NDVI) в летние месяцы. Эта переменная соответствует третьей базовой компоненте, отражающей осадки летнего периода. Но прямое отношение летних осадков со встречаемостью видов статистически менее значимо, чем с NDVI. В целом рассматриваемые виды связаны с территориям с высоким NDVI (рис. 8). Особенно жестка эта связь у *R. amurensis*.

Следующий по значимости показатель – число дней с осадками в ноябре, отражающий первую компоненту – континентальность климата (рис. 9). Как видно из рисунка, его влияние на *R. amurensis* невелико, в то время как два другие вида предпочитают условия с осадками, типичными для умеренно континентального климата. Условия строго морского и строго континентального климата для них неблагоприятны.

Высокая связь *R. amurensis* фиксируется с годовой амплитудой температуры, связанной с компонентой теплообеспеченности зимы (рис. 10).

Она занимает территории с наибольшими амплитудами температуры, в то время как два других вида – со средними. При этом граница ниши этих двух видов в области низких амплитуд температур очень резкая, в то время как в область больших амплитуд относительно постепенная. Климатические переменные четвертой компоненты имеют достоверные, но не высокие связи с вероятностью обнаружения лягушек.

Приведенные графики показывают, что отношение *R. arvalis* и *R. temporaria* к климатическим переменным в пределах рассматриваемой территории подобны, но толерантность первого вида во всех случаях существенно выше. Это согласуется с тем, что *R. arvalis* идет на восток дальше *R. temporaria*.

Детали различий в отношении к климатическим переменным можно оценить, сравнив их средние значения для области с вероятностью обнаружения видов более 0.8 (область оптимума). На рис. 11 показан сезонный ход температуры и осадков для оптимума трех сравниваемых видов. Очевидно, что *R. temporaria* в сравнении с *R. arvalis* предпочитает более теплую зиму, но более прохладное лето с большим количеством осадков в осенние месяцы. Характерно, что *R. amurensis*, выдерживая очень низкие зимние температуры, предпочитает наиболее теплое и влажное лето (июль, август). Эти соотношения

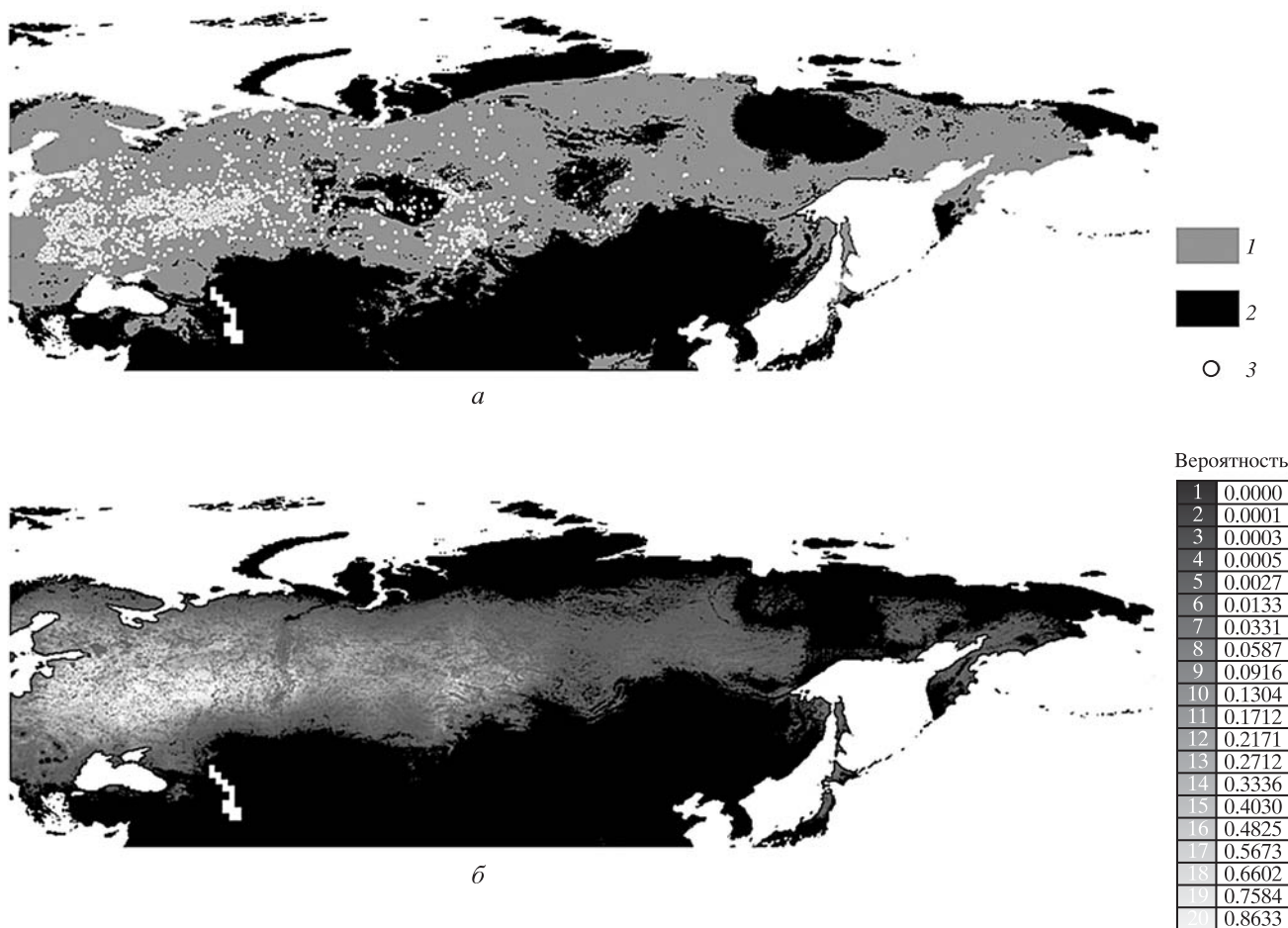


Рис. 5. Отображение ареала *R. arvalis*: а – ареал на основе сигнал-функции, б – ареал на основе нормального распределения. 1 – наличие вида, 2 – отсутствие вида, 3 – точки обнаружения.

довольно очевидны и приведены как демонстрация этого варианта анализа.

Переменные рельефа достоверно связаны с встречаемостью, но уровень их значимости существенно ниже, чем для климатических. Вместе с тем и здесь можно выделить характерные предпочтения. Так, на уровне очень крупных форм рельефа (рис. 12) все виды предпочитают выровненные поверхности. *R. amurensis* и *R. temporaria* тяготеют к низменностям, а *R. arvalis* – к несколько большим высотам, но при минимальных уклонах. Два других вида на этом уровне предпочитают малые высоты, но с большими уклонами, т.е. с большей расчлененностью. В дополнение можно отметить, что *R. arvalis* предпочитает выпуклые формы рельефа в долинообразных понижениях с линейными размерами около 400 км, в то время как два других вида – ровные поверхности на всех уровнях организации рельефа. Таким образом, рельеф вносит некоторую дифференциацию в размещение

видов, создавая основу для разделения территории *R. arvalis* и *R. temporaria*. Первая тяготеет в целом к возвышенностям, вторая – к долинам.

Сведения об экотопическом размещении рассматриваемых видов в целом согласуются с результатами анализа ареала. Так, *R. temporaria* уходит на зимовку несколько позже, а выходит из зимовки и размножается обычно несколько раньше, чем *R. arvalis* (различия могут достигать недели и больше), что соответствует полученным отношениям к летним условиям. Такие данные для выхода из зимовки и начала размножения получены для Белоруссии (Пикулик, 1985), Карелии (Кутенков и др., 1990) и Московской обл. (наши данные). По этому параметру *R. arvalis* по отношению к условиям вегетационного периода является “более теплолюбивой”, чем *R. temporaria*. Последняя предпочитает для размножения менее закисленные водоемы, чем *R. arvalis* (Северцов и др., 1998). Эмбрионы и личинки *R. temporaria*

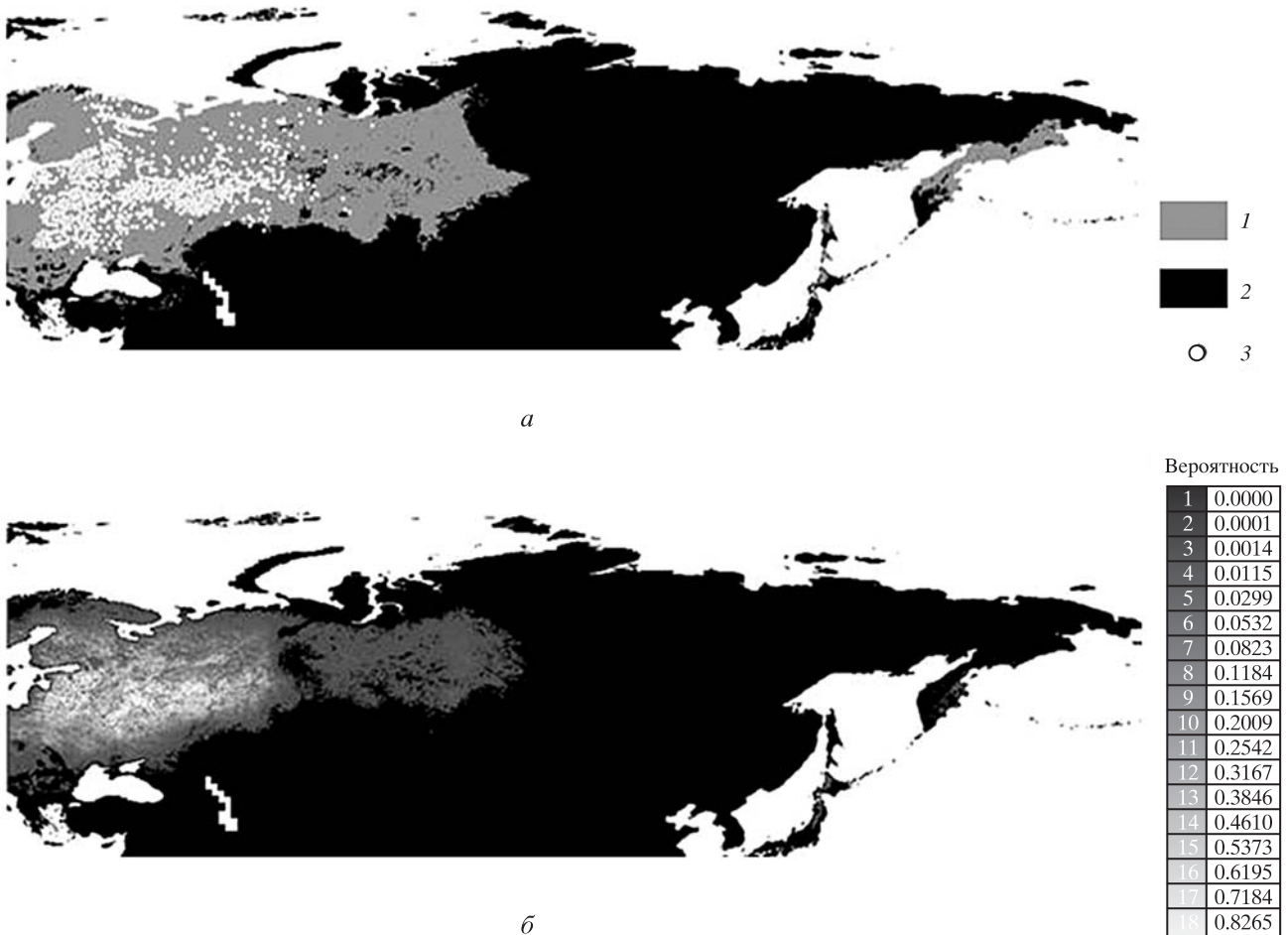


Рис. 6. Отображение ареала *R. temporaria*: *a* – ареал на основе сигнал-функции, *б* – ареал на основе нормального распределения. 1 – наличие вида, 2 – отсутствие вида, 3 – точки обнаружения.

более чувствительны к высокой кислотности воды, чем *R. arvalis*. Соответственно первую лимитирует нехватка водоемов там, где большие площади болот: Западная Сибирь, Белорусское Полесье; меньше ее там, где большие разливы рек (Кутенков, 2009). Этот фактор не получил явного отражения в анализе факторной природы ареала. Взрослые *R. arvalis* более засухоустойчивы, чем *R. temporaria* (Северцов и др., 1998), что находит отражение в отношении этих двух видов к рельефу. На юге ареала *R. temporaria* предпочитает наиболее влажные места, в частности, биотопы с выходами подземных вод (Гаранин, 1968; Бакиев, Файзулин, 2002; наши данные).

На европейском северо-востоке России *R. temporaria* также предпочитает наиболее увлажненные типы лесов (Ануфриев, Бобрецов, 1996). В Республике Коми *R. temporaria* многочисленна в горах и предгорьях Урала в отличие от *R. arvalis*, обитающей на равнине (Ануфриев, Бобрецов, 1996). К югу ареала в Центральной и Восточной

Европе *R. temporaria* все более и более ограничивается горными районами, а на самом юге ареала обитает только в горах (Grossenbacher, 1997). Эти факты, в общем, укладываются в предпочтение этим видом поверхностей с несколько большими уклонами и, следовательно, более расчлененного рельефа. Конечно, ни в коем случае нельзя ожидать, что отношения к условиям среды, полученные на основе анализа всего ареала, будут объяснять размещение и численность вида на биотопическом уровне. На этом уровне проявление физиологических, биохимических и поведенческих адаптаций может существенно отличаться от общевидовой нормы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

География многих свойств животных и растений представлена или представима в форме, подобной точечным ареалам. Биогеографический анализ позволяет установить их соотношение

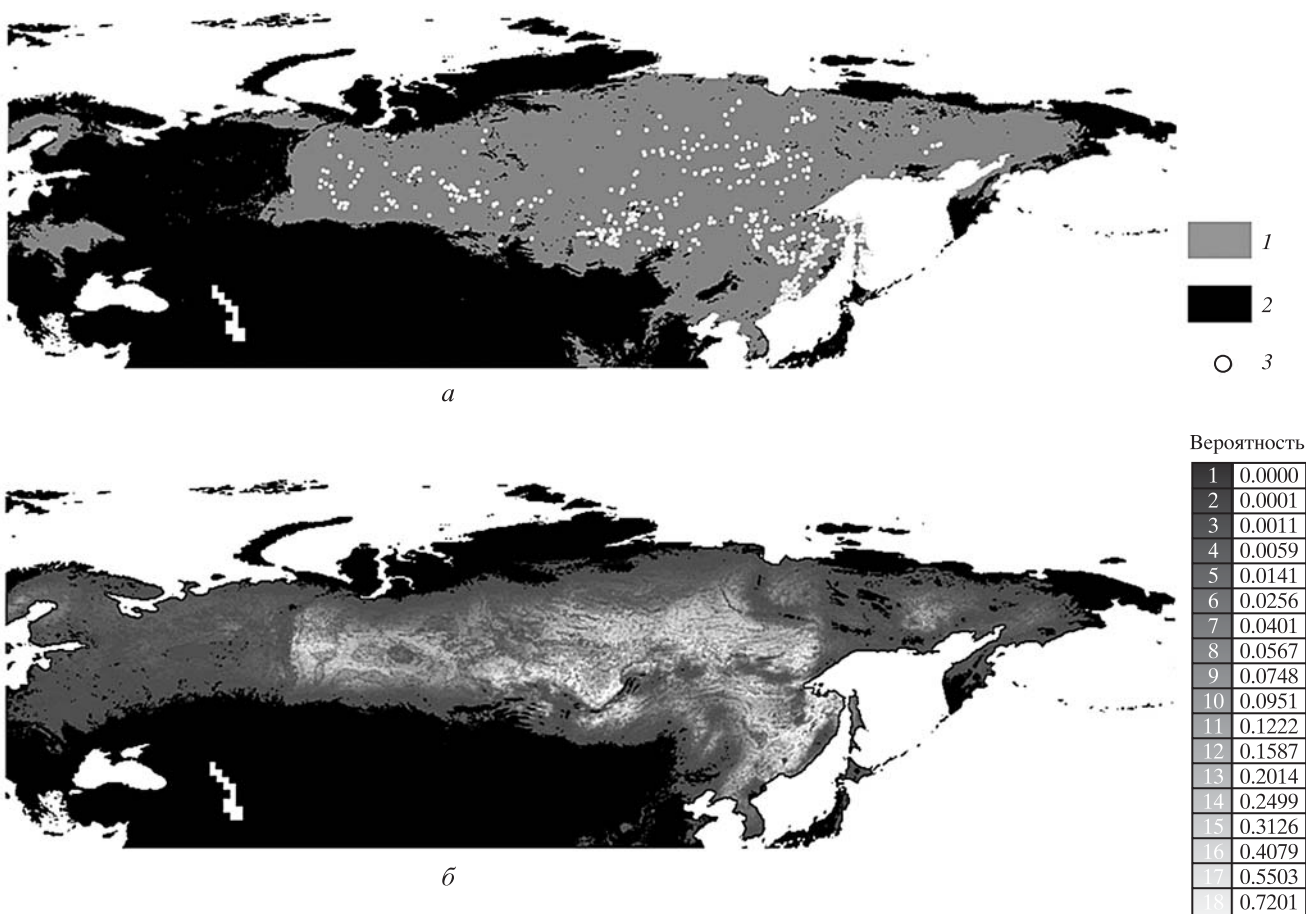


Рис. 7. Отображение ареала *R. amurensis*: а – ареал на основе сигнал-функции, б – ареал на основе нормального распределения. 1 – наличие вида, 2 – отсутствие вида, 3 – точки обнаружения.

с условиями среды. Эти соотношения могут иметь как функциональный, так и формальный характер, и биогеографический анализ не может доказать, какие полученные соотношения опре-

Таблица 3. Перекрытие ареалов на основе ранговой корреляции Спирмена

Виды	<i>R. arvalis</i>	<i>R. temporaria</i>	<i>R. amurensis</i>
<i>R. arvalis</i>	1.000	0.906	-0.002
<i>R. temporaria</i>	0.752	1.000	-0.073
<i>R. amurensis</i>	0.538	0.236	1.000

Таблица 4. Подобие отношения видов к физическим переменным среды (коэффициент корреляции Спирмена). Над диагональю – климатические переменные, под диагональю – переменные рельефа

Виды	<i>R. arvalis</i>	<i>R. temporaria</i>	<i>R. amurensis</i>
<i>R. arvalis</i>	1.000	0.877	0.276
<i>R. temporaria</i>	0.965	1.000	0.092
<i>R. amurensis</i>	0.934	0.904	1.000

деляются физическими причинно-следственными связями. Он дает лишь некоторые основания для формулировки соответствующих гипотез, проверка которых лежит в иной методической области исследования. Биогеографический анализ точечного ареала, уменьшая область неопределенности суждений о связях исследуемого признака со средой, традиционно являлся важным методологическим приемом широкого круга исследований. Предложенный метод позволяет количественно измерить отношения “наличия” признака со средой и интерполировать на этой основе ареал признака на всю территорию. Хотя метод использует аппарат статистического анализа (метод главных компонент), но, строго говоря, он не является статистическим, так как отношение многомерного подпространства признака ко всему многомерному пространству “среды” строго детерминировано и вероятность обнаружения вводится на основе модели табулированного нормального распределения. Эта особенность метода определяет и его ограничения. Так, дабы избежать смещения оценок за счет ограниченности

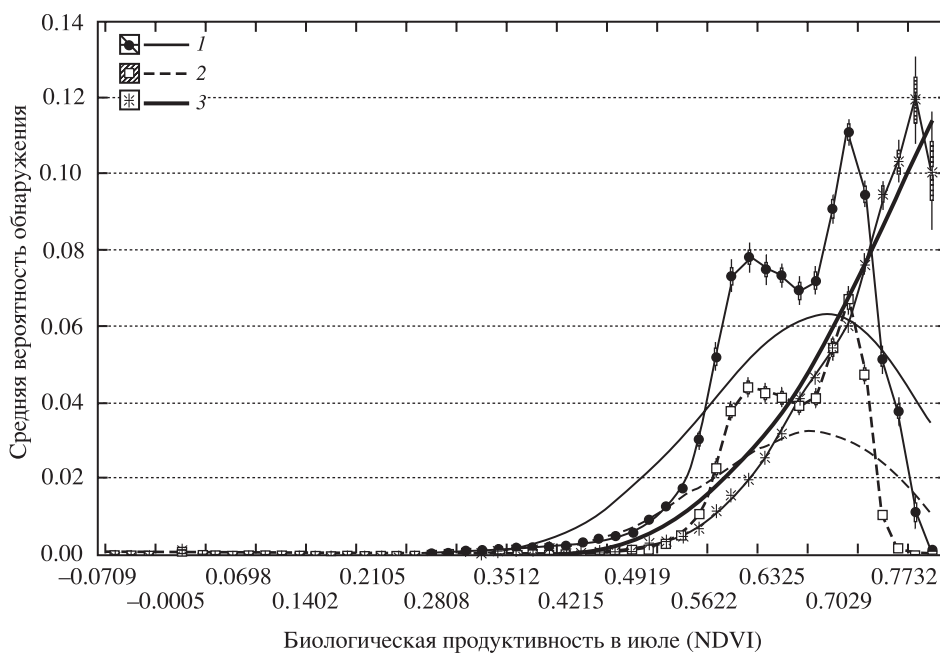


Рис. 8. Соотношение вероятности обнаружения видов (модель нормального распределения) с биологической продуктивностью (NDVI): 1 – *R. arvalis*, 2 – *R. temporaria*, 3 – *R. amurensis*. Линиями обозначены тренды.

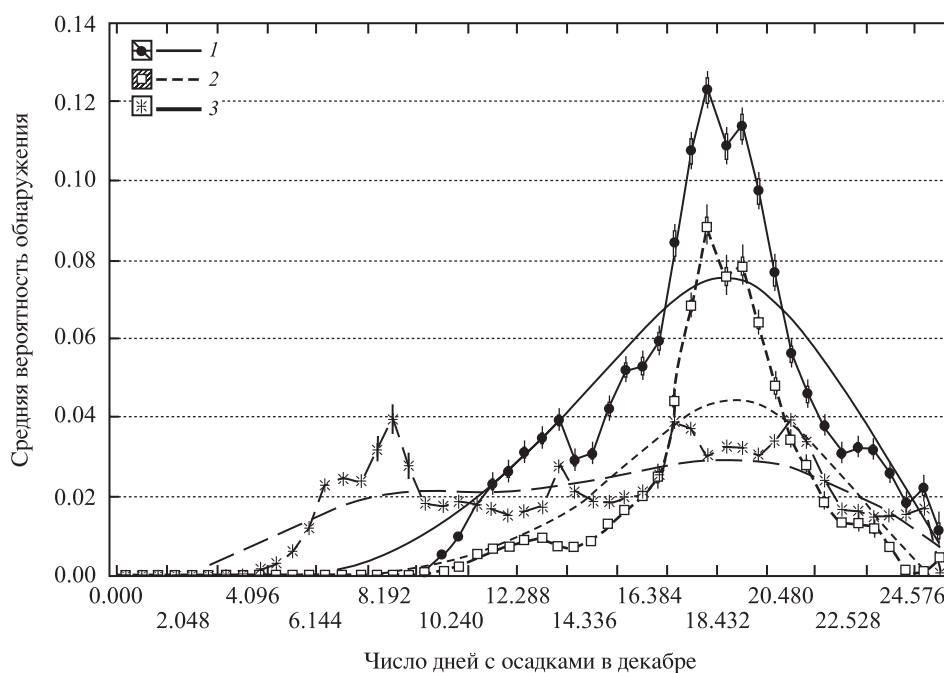


Рис. 9. Соотношение вероятности обнаружения видов (модель нормального распределения) с числом дней с осадками: 1 – *R. arvalis*, 2 – *R. temporaria*, 3 – *R. amurensis*. Линиями обозначены тренды.

рассматриваемой территории, оптимально проводить анализ для всего потенциального ареала или его значительной части. В противном случае необходимо строго связывать полученные отношения с конкретной территорией, включенной в анализ. Естественно, желательно иметь не менее

десяти документированных точек исследуемого признака, понимая, что при столь ограниченной выборке условия среды могут быть уникальны, и эта уникальность в определении распространения признака по территории может не иметь какого-либо физического смысла.

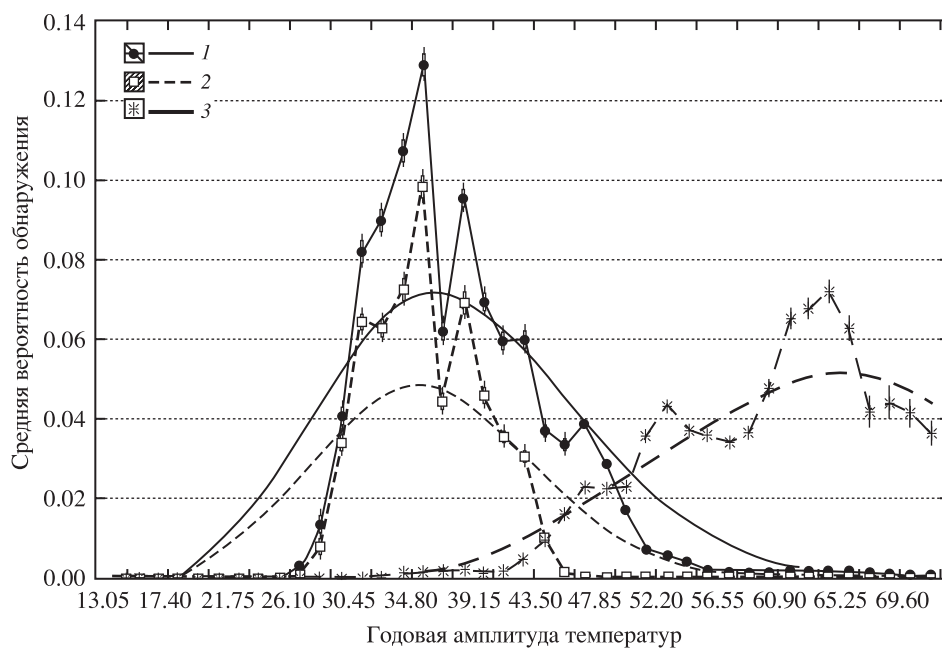


Рис. 10. Соотношение вероятности обнаружения видов (модель нормального распределения) с годовой амплитуды температуры: 1 – *R. arvalis*, 2 – *R. temporaria*, 3 – *R. amurensis*. Линиями обозначены тренды.

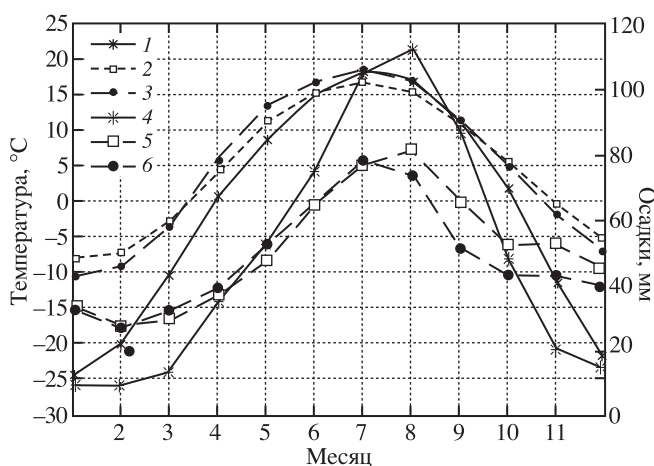


Рис. 11. Сезонный ход температуры и осадков для оптимума трех сравниваемых видов. Температура: 1 – *R. amurensis*, 2 – *R. temporaria*, 3 – *R. arvalis*. Осадки: 4 – *R. amurensis*, 5 – *R. temporaria*, 6 – *R. arvalis*.

Вместе с тем при всех этих ограничениях мы полагаем, что предложенный метод в руках исследователя окажется полезным инструментом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ануфриев В.М., Бобрецов А.В., 1996. Фауна европейского северо-востока России. Т. 4. Амфибии и рептилии. СПб.: Наука. 130 с.
- Бакиев А.Г., Файзулин А.И., 2002. Земноводные и пресмыкающиеся Самарской области. Самара: ИЭВБ РАН. 66 с.

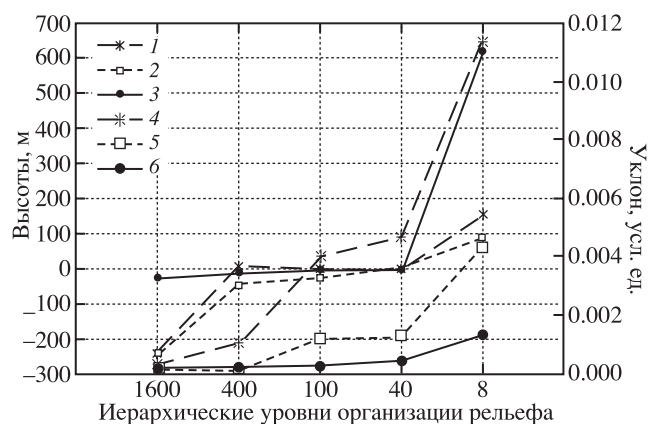


Рис. 12. Предпочитаемые высоты и уклоны для пяти уровней организации рельефа при вероятности обнаружения >0.8 тремя видами лягушек. Высота: 1 – *R. amurensis*, 2 – *R. temporaria*, 3 – *R. arvalis*. Уклон: 4 – *R. amurensis*, 5 – *R. temporaria*, 6 – *R. arvalis*.

Гаранин В.И., 1968. Некоторые закономерности экологической дифференциации земноводных и пресмыкающихся востока Европы // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Казань: Изд-во Казан. ун-та. С. 113–120.

Земноводные СССР. ©0229803415. Государственный регистр баз данных РФ / Сост. Кузьмин С.Л.

Котлов И.П., Пузаченко Ю.Г., 2006. Структура рельефа Русской равнины как ландшафтообразующего фактора // Ландшафтное планирование. Общие основания. Методология. Технология. М.: Изд-во МГУ. С. 166–172.

- Кренке А.Н., Пузаченко Ю.Г., 2008. Построение карты ландшафтного покрова на основе дистанционной информации // Экологическое планирование и управление. № 2. Вып. 7. С. 26–37.
- Кутенков А.П., 2009. Экология травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) на Северо-Западе России. Петрозаводск: Изд-во Петр. ун-та. 138 с.
- Кутенков А.П., Панарин А.Е., Шкляревич Ф.Н., 1990. Экология размножения бесхвостых амфибий Карелии и Кольского полуострова // Наземные позвоночные животные в заповедниках севера европейской части РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохота. С. 54–70.
- Кучерук В.В., 1977. Общие закономерности распространения и типы ареалов песчанок // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М.: Всесоюз. териол. об-во. С. 58–63.
- Пикулик М.М., 1985. Земноводные Белоруссии. Минск: Наука и техника. 191 с.
- Пузаченко Ю.Г., 2004. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Academia. 406 с.
- 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.
- Северцов А.С., Ляков С.М., Сурова Г.С., 1998. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой лягушек (*Rana arvalis* Nilss.) // Журн. общ. биологии. Т. 59. № 3. С. 279–301.
- Толмачев А.И., 1962. Основы учения об ареалах. Л.: Изд-во ЛГУ. 100 с.
- Тушикова Н. В., 1996. Опыт создания карты населения грызунов (*Rodentia*) и пищух (*Ochotona*) территории бывшего СССР: содержание и принципы построения легенды // Успехи соврем. биологии. Т. 116. № 2. С. 243–254.
- Тушикова Н.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А., 1998. Карта и геоинформационная система: “Население грызунов и пищух юга бывшего СССР” // Аридные экосистемы. М. Т. 4. Вып. 8. С. 74–84.
- Тушикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А., 2000. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоол. журн. Т. 79. № 4. С. 480–494.
- Engelhard G.H., Dieckmann U., Godo O.R., 2003. Age at maturation predicted from routine scale measurements in Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus*) using discriminant and neural network analyses // ICES J. Marine Science. № 60. P. 304–31.
- Grinnel J., 1991. The niche-relationships of the California Thrasher // Foundation of Ecology. Chicago.: The Univ. of Chicago Press. P. 118–125.
- Grossenbacher K., 1997. *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 // Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe / Eds. Gasc J.-P., Cabela A., Cernobrnja-Isailovic J. et al. Paris. P. 158–159.
- Hutchinson G.E., 1957. Concluding Remarks // Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology “Population Studies: Animal Ecology and Demography”, V. 22. P. 415–427.
- Hirzel A.H., Hausser J., Chesser D., Perrin N., 2002. Ecological-Niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? // Ecology. V. 83. № 7. P. 2027–2036.
- Manel S., Dias J.M., Ormerod S.J., 1999. Comparing discriminant analysis, neural networks and logistic regression for predicting species distributions: a case study with a Himalayan river bird // Ecol. Modelling. V. 120. № 2–3. P. 337–347.
- Manel S., Williams H.C., Ormerod S.J., 2001. Evaluating presence-absence models in ecology: The need to account for prevalence // J. Applied Ecol. V. 38. № 5. P. 921–931.
- McPherson J.M., Jetz W., Rogers D.J., 2004. The effects of species’ range sizes on the accuracy of distribution models: ecological phenomenon or statistical artefact? // J. Applied Ecol. V. 41. № 5. P. 811–823.
- Peterson A.T., 2006. Ecologic Niche Modeling and Spatial Patterns of Disease Transmission // Emerging Infectious Diseases. V. 12. № 12. P. 1822–1826.
- Stockwell D.R.B. et. al., 2006. The use of the GARP genetic algorithm and Internet Grid computing in the Lifemapper world atlas of species biodiversity // Ecol. Modeling. V. 195. Issues 1–2. P. 139–145.

РЕСУРСЫ ИНТЕРНЕТ

- BIOCLIM project. 2009. <http://www.andra.fr/bioclim/>
- BioGeomancer Working. 2007. <http://classic.biogeomancer.org/>
- DIVA-GIS. 2009. <http://www.diva-gis.org>
- Georeferencing Software for Natural History Collections “GEOLocate”. 2009. <http://www.museum.tulane.edu/geolocate/>
- GLCF. Global Inventory Modeling and Mapping Studies. 2009. <http://ftp.glcfc.umd.edu/data/gimms/>
- Tulane University Museum of Natural History. GEOLocate. A Platform for Georeferencing Natural History Collections Data. 2009. <http://www.museum.tulane.edu/geolocate/default.html>
- WhyWhere 2.0: The Portal of the new WhyWhere 2.0. <http://landshape.org/enm/whywhere-20-server-2/>
- Worldclim – Global Climate Data. 2009. www.worldclim.org/current

**Quantitative estimation of area parameters
(with representatives of genus *Rana* as a case study)**

Yu. G. Puzachenko, S. L. Kuzmin, R. B. Sandlerkiy

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
119071 Moscow, Leninsky pr., 33
e-mail: puzak@orc.ru, ipe51@yahoo.com, srobert_landy@mail.ru*

A quantitative method of species “point” area analysis is considered that provides the interpolation of species distribution to the whole territory on the basis of its relationships with climatic and relief variables. It is shown that application of standart statistical interpolation techniques is incorrect. The proposed approach is based on interpolation onto the whole territory the species-specific relations with environmental variables detected in single “points”. The basic method for the task proves to be the factor analysis. Within the scope of the study, we have considered the methods for quantitative representation of species relationships with climatic and relief variables. The analysis efficiency is demonstrated by an example of three species of brown frogs: *Rana temporaria*, *R. arvalis* u *R. amurensis*.