

Опыт применения алгоритма MaxEnt к анализу распределения видов мхов

MaxEnt algorithm applying to moss species distribution analysis

Писаренко О. Ю.

Pisarenko O. Yu.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: o_pisarenko@mail.ru

Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

Реферат. На примере мохообразных протестированы возможности применения метода биоклиматического моделирования MaxEnt к объектам, занимающим микроместообитания. Обсуждаются варианты организации данных и полученные результаты.

Ключевые слова. Биоклиматическое моделирование, география растений, мхи, экология.

Summary. Bioclimatic modeling method MaxEnt is tested on objects occupying micro-habitats on the example of mosses. Data organizing options and the results are discussed.

Key words. Bioclimatic modeling, ecology, mosses, plant geography.

Выявление закономерностей распределения видов – один из ключевых вопросов современных ботанических исследований. Возможным подходом к решению данной задачи является анализ взаимосвязей между местами обитания видов и факторами окружающей среды. В качестве эффективного алгоритма моделирования экологии и пространственного распространения видов все большую популярность набирает метод максимальной энтропии MaxEnt (Phillips, Dudik, 2008; Phillips, 2017). Метод был создан для исследования распространения диких родичей культурных растений и за прошедшее десятилетие активно использовался как для изучения современного распространения видов/сообществ, так и для прогнозирования потенциальных возможностей распространения. На сегодня обширная литература посвящена моделированию экологических ниш и потенциальных ареалов животных и, в меньшей степени сосудистых растений; показана перспективность использования метода для прогнозирования распространения типов растительных сообществ. MaxEnt является методом биоклиматического моделирования и оперирует с климатическими данными “Global climate and weather data” (www.worldclim.org), полученными путем интерполяции среднемесячных климатических данных метеостанций планеты. Для организмов малого размера, приуроченных к микроместообитаниям (что может нивелировать влияние климатических факторов), возможности использования методов биоклиматического моделирования не является очевидной.

Применимость MaxEnt к мохообразным была протестирована на примере *Crossidium squamiferum* (Viv.) Jur. (Sandanov, Pisarenko, 2018); в результате сделан вывод, что, по крайней мере для некоторых видов мхов использование биоклиматических переменных в преломлении MaxEnt имеет хорошую предсказательную силу закономерностей распространения.

В развитие обозначенной темы была предпринята попытка проанализировать с помощью MaxEnt закономерности распространения еще серии видов мхов. Данные по мировому распространению были взяты в GBIF.org и дополнены на основе литературных и собственных материалов. Для подобранных массивов данных в MaxEnt 3.3.3k (Phillips, Dudik, 2008) выполнено несколько вариантов анализа:

1) для тестовых видов сходной и контрастной экологии выполнен единообразный анализ – 19 биоклиматических переменных BIOCLIM с разрешением 5 arc-minutes на пиксель, усредненных за период 1950–2000 гг. (www.worldclim.org);

2) для одних и тех же выборок тестовых видов выполнен анализ 19 биоклиматических переменных BIOCLIM в разном разрешении – 5 arc-min и 2,5 arc-min.

3) анализ 19-и биоклиматических переменных BIOCLIM с разрешением 5 arc-min выполнен для различающихся по объему выборок локалитетов («полной» и «урезанной») одних и тех же видов.

4) для тестового вида выполнены «планетарный» и «региональный» анализ, различавшиеся организацией выборок локалитетов, наборами переменных и размерностью растров.

Проиллюстрирую полученные для каждого варианта результаты на нескольких примерах.

1) В таблице представлены результаты обсчета 19 биоклиматических переменных BIOCLIM с разрешением 5 arc-minutes на пиксель, полученные для четырех аридных видов (*Crossidium squamiferum*, *Indusiella thianschanica* Broth. et Müll. Hal., *Jaffueliobryum latifolium* (Lindb. et Arnell) Ther., *Tortula atrovirens* (Sm.) Lindb.) и контрастного к ним по экологии вида с преимущественно восточно-азиатским распространением *Myuroclada maximowiczii* (G. G. Borshch.) Steere et W. B. Schofield. Для всех построенных моделей показатель AUC > 0,91 – т. е. все модели являются достоверными. Максимальные значения переменных для каждого вида выделены жирным шрифтом. Дополнительно для каждого вида серой заливкой выделены переменные, которые согласно тесту "jackknife", в одиночку наиболее эффективно предсказывают распределение локалитетов.

Таблица 1

Вклад биоклиматических переменных в модели распределения четырех видов мхов

Переменн.	<i>Crossidium squamiferum</i>		<i>Indusiella thianschanica</i>		<i>Jaffueliobryum latifolium</i>		<i>Tortula atrovirens</i>		<i>Myuroclada maximowiczii</i>	
	PC	PI	PC	PI	PC	PI	PC	PI	PC	PI
bio1	7,8	6,7	19,8	4,1	9,4	6,6	6,8	0,5	5	12,6
bio2	4,1	3	6,5	1,7	25	1,4	0,7	1,4	1,2	1
bio3	44,5	68,3	3,5	3,6	4	20	17	36	21,4	0
bio4	6,7	0,6	5,1	11,6	5,9	24	22	15	7,3	1,8
bio5	0	0	4,4	2,1	0,8	0,7	0,5	6,8	4,5	1,2
bio6	0	1,6	2,8	8,5	3,8	6,8	2,3	0,3	1,6	7
bio7	0	0	1,7	0	11	4,8	0,2	1,7	3,3	0,9
bio8	11,2	5,6	0	0,7	11	3,7	1,7	1,1	2,7	0,3
bio9	0,5	2,7	11,6	0	0,6	7,5	1,3	14	3	4,8
bio10	0,6	2,1	4,3	20,3	0,1	0,5	1,7	3,1	1,8	4,6
bio11	6,4	0	0	0	1,5	0,8	28	5,4	0,2	5,7
bio12	1,3	1,5	0	0	1,4	2,2	1,1	2,5	5,3	28,9
bio13	0,3	0,3	0,4	9,0	3,9	1,3	6,4	1,2	1,3	6,9
bio14	0,9	4,3	0,2	0,0	0	0,2	0,2	0	0,1	0
bio15	5,1	2,9	27,0	30,7	9,4	7,6	0,1	1,1	1,6	15,9
bio16	3,2	0,1	0	0	0,5	0	0,3	0,6	0,5	1,5
bio17	0,1	0,2	0	0	1,7	0,4	1,4	1,4	1,2	0,5
bio18	6,5	0	0,5	0,6	6,6	10	5,4	5,9	37,4	5
bio19	0,7	0	12,0	6,8	3,6	2,1	2,4	1,3	0,5	1,4

Примеч.: PC – вклад переменной, %; PI – важность при пермутации.

Переменные: **bio1** – Т ср. годовая; **bio2** – амплитуда Т ср. суточная; **bio3** – изотермичность (bio1/bio7) * 100; **bio4** – стандартное отклонение температур; **bio5** – Т max самого тёплого месяца года; **bio6** – Т min самого холодного месяца; **bio7** - годовая амплитуда Т (bio5 - bio6); **bio8** – Т ср. самой влажной четверти года; **bio9** – Т ср. самой сухой четверти года; **bio10** – Т ср. самой тёплой четверти; **bio11** – Т ср. самой холодной четверти; **bio12** – сумма осадков годовая; **bio13** – сумма осадков в самом влажном месяце года; **bio14** – сумма осадков в самом сухом месяце; **bio15** – коэффициент вариации осадков; **bio16** – сумма осадков во влажной четверти года; **bio17** – сумма осадков в сухой четверти; **bio18** – сумма осадков в самой тёплой четверти; **bio19** – сумма осадков в самой холодной четверти года.

Для *Myuroclada maximowiczii* полученные посредством MaxEnt результаты соответствуют общему представлению об экологии вида (табл. 1): критичной является сумма осадков в теплый квартал года при условии относительно малой амплитуды годовых температур (причем, согласно кривой отклика, вероятность присутствия вида на территории растет пропорционально количеству осадков до уровня 500 мм, а затем выходит на плато).

Для четырех сравниваемых аридных видов MaxEnt в качестве наиболее значимых выделил разные наборы переменных (табл. 1). Сходство экологии этих видов в преломлении MaxEnt имеет негативный характер: для них для всех bio 12 (годовая сумма осадков) оказалась незначимой; в целом для рассматриваемых аридных видов термические показатели выделены как более важные, нежели показатели влагообеспечения. Этот парадокс, вероятно, можно объяснить тем, что потребности аридных видов мхов в воде вполне удовлетворяются конденсатом, получаемым в результате суточного перепада температур.

2) Построенные MaxEnt модели для 19 биоклиматических переменных в разрешении 5 arc-min и 2,5 arc-min для одних и тех же выборок тестовых видов оказались различными (табл. 2).

Таблица 2.

Вклад биоклиматических переменных в модели разного разрешения для двух видов мхов (включены переменные со вкладом более 10 % хотя бы в одном случае)

Переменн.	<i>Indusiella thianschanica</i>				<i>Jaffueliobryum latifolium</i>			
	5 arc-min/пикс.		2,5 arc-min/пикс.		5 arc-min/пикс.		2,5 arc-min/пикс.	
	PC	PI	PC	PI	PC	PI	PC	PI
bio1	19,8	4,1	2,2	12,5	9,4	6,6	4,8	1,2
bio2	6,5	1,7	5,3	0,3	25	1,4	5,7	0,4
bio3	3,5	3,6	28	4,7	4	20	1,9	33,9
bio7	1,7	0	9,1	0,2	11	4,8	0,1	0,1
bio8	0	0,7	23	24	11	3,7	6,7	16
bio9	11,6	0	13	7,8	0,6	7,5	29,5	10,5
bio11	0	0	0	0	1,5	0,8	12,7	0,8
bio15	27,0	30,7	10,4	21,8	9,4	7,6	7	8,2
bio18	0,5	0,6	0,9	0	6,6	10	13,4	0
bio19	12,0	6,8	0	0	3,6	2,1	1,5	1

Так, например, для *Indusiella thianschanica* в разрешении 5 arc-minutes наибольшим вкладом выделяются переменные bio1 и bio15, а в разрешении 2.5 arc-minutes – bio3 и bio8; аналогично для *Jaffueliobryum latifolium* в разрешении 5 arc-minutes – bio1 и bio2, а в разрешении 2.5 arc-minutes – bio9 (табл. 2). Т. е. при моделировании MaxEnt отдельной проблемой может являться выбор разрешения, в котором интерпретация данных оказывается наиболее адекватной.

3) На примере *Crossidium squamiferum* было показано, что модели, построенные MaxEnt для сильно различающихся по объему наборов данных, тоже различаются (Sandanov, Pisarenko, 2018). Т. е., хотя метод создан для моделирования при неполноте исходных данных, он остается зависим от набора этих самых данных. Причем в случае неравномерно изученной территории большой массив агрегированных данных скорее вносит шум, чем уточняет модель; в таком случае отбрасывание части близко расположенных локалитетов позволяет получить более адекватную модель.

4) Попытка сопоставить результаты приложения алгоритмов MaxEnt для выборок планетарного и регионального масштаба была предпринята на примере *Rhizidium rugosum* (Hedw.) Kindb. (Писаренко, Макунина, 2019). Результаты MaxEnt-моделирования на региональном уровне оказались наиболее интересными. Выборка из 556 местонахождений вида в пределах Алтае-Саянской горной области и прилегающей части Западно-Сибирской равнины была разбита на четыре подвыборки согласно основным типам местообитаний вида: каменистых степей, горных тундр, лесов, скальных обнажений. Для

построения региональных моделей на территорию Алтае-Саянской горной области и прилегающей части Западно-Сибирской равнины создана серия растровых слоев разрешением 90м-пиксель: *биоклиматические переменные BIOCLIM (19 растров), *месячные средние температуры (12 растров), *месячное количество осадков (12 растров), *месячная солнечная радиация (12 растров), *гипсометрические показатели (3 растра: высота, экспозиция, крутизна), *индексы NDVI (3 растра: май, июль, сентябрь). Созданные переменные проанализированы для выделенных подвыборок, что позволило выявить факторы, определяющие присутствие вида в рассматриваемых экотопах. Было показано, что занимаемые *R. rugosum* экотопы разнятся, что в разных частях рассматриваемого региона и эта разница может быть отображена на карте (Писаренко, Макунина, 2019).

Таким образом, применение методов биоклиматического моделирования к объектам, связанным с микроместообитаниями, не лишено смысла и позволяет получить интерпретируемые результаты. По нашему опыту, больший интерес представляет применение MaxEnt для построения моделей регионального, нежели планетарного масштаба.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 18-14-00121.

ЛИТЕРАТУРА

- Писаренко О. Ю., Макунина Н. И.** *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. на юге Сибири: трактовка Maxent // Современная наука о растительности: Тезисы докладов Всеросс. конф., посвящ. 90-летию кафедры геоботаники биол. ф-та МГУ (10–13 октября 2019, г. Москва – Звенигородская биостанция МГУ). – М., 2019. – С. 102–103.
- GBIF Occurrence Download *Jaffueliobryum latifolium*. DOI: 10.15468/dl.l9tnmx (Accessed 26.03.2019).
- GBIF Occurrence Download *Tortula atrovirens*. DOI: 10.15468/dl.4irios (Accessed 26.03.2019).
- GBIF Occurrence Download *Myuroclada maximowiczii*. DOI: 10.15468/dl.m3iddc (Accessed 06.02.2019).
- GBIF Occurrence Download *Indusiella thianschanica*. DOI: 10.15468/dl.qyszab (Accessed 28.01.2019).
- Global climate and weather data. URL: <http://www.worldclim.org> (Accessed 28.01.2019).
- Phillips S. J.** A Brief Tutorial on Maxent, 2017. URL: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/
- Phillips S. J., Dudik M.** Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*, 2008. – Vol. 31. – Pp. 161–175.
- Sandanov D. V., Pisarenko O. Yu.** Bioclimatic modeling of *Crossidium squamiferum* (Viv.) Jur. (Pottiaceae, Bryophyta) distribution // *Arctoa*, 2018. – Vol. 27. – Pp. 29–34.