

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 574.9

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДОВ ГЕОСТАТИСТИКИ ДЛЯ МОДЕЛИРОВАНИЯ АРЕАЛОВ ВИДОВ (НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ РОДА SPHAGNUM)

С. Ю. Попов

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова

Методы геостатистики позволяют изучать распределение объектов в пространстве и выявлять закономерности их распределения. Одним из мощных методов изучения пространственного распределения и создания непрерывных поверхностей является кригинг. Он позволяет на основе точечного слоя, содержащего данные о встречаемости вида, создавать статистические поверхности встречаемости. 168 точек изучения локальных бриофлор были наложены на карту Восточно-Европейской равнины и Восточной Фенноскандии. Для шести видов сфагновых мхов – *Sphagnum palustre*, *S. centrale*, *S. magellanicum*, *S. papillosum*, *S. austini*, *S. affine* – составлены непрерывные покрытия их встречаемости. Для создания непрерывных покрытий по каждому виду был проведен анализ характера размещения точек методом анализа площадей полигонов Тиссена и распределения дисперсии значений между точками. Для каждого вида по этим точкам были составлены GRID-покрытия встречаемости с разрешением 10 км в 1 пикселе. Покрытия составлялись методом ординарного кригинга со сферической вариограммой. Задание параметров кригинга производилось методом исследования экспериментальных вариограмм по каждому виду. Проведена верификация непрерывных покрытий методом кросс-валидации. Переклассификация непрерывных покрытий, составленных методом кригинга, в целочисленный вид позволила определить зоны встречаемости (оптимума и пессимума) видов. Определен алгоритм создания карт ареалов видов с применением методов геостатистики.

Ключевые слова: геостатистика; биогеография; *Sphagnum*; кригинг; непрерывные покрытия.

S. Yu. Popov. MODELING THE SPECIES DISTRIBUTION RANGE USING GEOSTATISTICAL TECHNIQUES (EXAMPLE OF SPHAGNUM MOSSES)

Geostatistical techniques allow studying the distribution of objects in space and detecting the patterns of their spatial distribution. Among others, the kriging method is a powerful technique. The method allows creating continuous surfaces using point layers containing data on species occurrence. 168 points where local bryofloras have been inves-

tigated were placed on the map of the East European Plain and Eastern Fennoscandia. Continuous surfaces of *Sphagnum palustre*, *S. centrale*, *S. magellanicum*, *S. papillosum*, *S. austini*, *S. affine* occurrence were compiled. The occurrence of a species was determined on a 6-point scale: 0 – species absent, 1 – very rare, 2 – rare, 3 – sporadic, 4 – frequent, 5 – common, widespread. The types of the points' spatial distribution were determined by analyzing Thiessen polygons and values of variance between points. GRID-covers were constructed from these points for each of the species on the basis of values on the occurrence scale. The spatial resolution of the covers is 10 km per 1 pixel. GRID-covers were made by the method of ordinary kriging with spherical variogram. The integer scale of species occurrences was automatically translated into a continuous scale after the kriging procedure, and each pixel received a value. Kriging parameters were defined by the study of the experimental variograms for each species. The resultant continuous surfaces were verified by cross-validation. Reclassification of kriging-generated continuous surfaces in the integer form allowed to determine the species occurrence zones (optimum and pessimum). Zones of occurrence have identified for each of the mentioned species. Statistical and biological reliability of the simulated surfaces was estimated. The algorithm of mapping species ranges by geostatistical methods was described.

Key words: geostatistics; biogeography; Sphagnum; kriging; continuous surface.

Введение

Закономерности пространственного распространения биологических объектов на поверхности Земли активно изучаются с применением ГИС-технологий. Одним из способов такого изучения являются методы геостатистики.

Известно три возможных способа размещения объектов в пространстве: контактный (кластерный, групповой), регулярный и нерегулярный (случайный). Последние два способа размещения можно назвать равномерными, в то время как контактный будет представлять неравномерный тип размещения объектов. Геостатистические методы позволяют на основании сети точек, расположенных на определенной площади по значениям их X- и Y-координат, построить статистическую непрерывную поверхность значений Z-координаты. В случае изучения распределения видов в пространстве в качестве Z-координаты можно рассматривать численность, встречаемость, обилие.

Как правило, в природе виды распределены контактно, потому что популяции сосредотачиваются вокруг определенного ресурса. Другими словами, вид имеет не сплошное распространение, а биотопическое. Такой тип распределения не годится для составления статистических поверхностей [Каневский и др., 1999], но хорошо подходит для изучения распространения вида по космическим снимкам, когда на основе физических свойств снимка (яркостей пикселей в различных каналах) рассчитываются различные вегетационные индексы, позволяющие устанавливать связь между характеристиками местообитаний видов и факторами окружающей среды. На этой основе выявляется

биотопическое распространение вида на изучаемой площади [Sergio et al., 2007; Phillips, Dudik, 2008; Дудов, 2016]. Входными данными для изучения распространения вида в этом случае являются данные присутствия особей или популяций в точках наблюдений (учетов) без вычисления количественных характеристик (численности, встречаемости, активности и т. п.). Для установления размещения популяций вида в пространстве применяется метод максимальной энтропии, который позволяет по количественным характеристикам снимков и цифровой модели рельефа аппроксимировать значения вероятности присутствия вида в каждом пикселе синтезированного изображения [Phillips, Dudik, 2008; Elith et al., 2011]. При этом область с вероятностью присутствия вида близкой к нулю будет определять границу его распространения [Пузаченко и др., 2011].

Если распределение точек равномерное, то с математической точки зрения можно предположить, что нет существенного механизма, определяющего размещение объектов в пространстве, или он изменяется сходным образом. Именно из этого предположения мы исходим, создавая регулярную или нерегулярную, но более или менее равномерную сеть точек для изучения численных показателей, на основе которых предполагается создание мелко-масштабной карты пространственного распространения вида и ее статистический анализ. Такой подход позволяет перейти от анализа ареала вида по местообитаниям к выявлению его географического распространения и количественной оценке зон максимального и минимального распространения вида (оптимума и пессимума), т. е. экологической ниши.

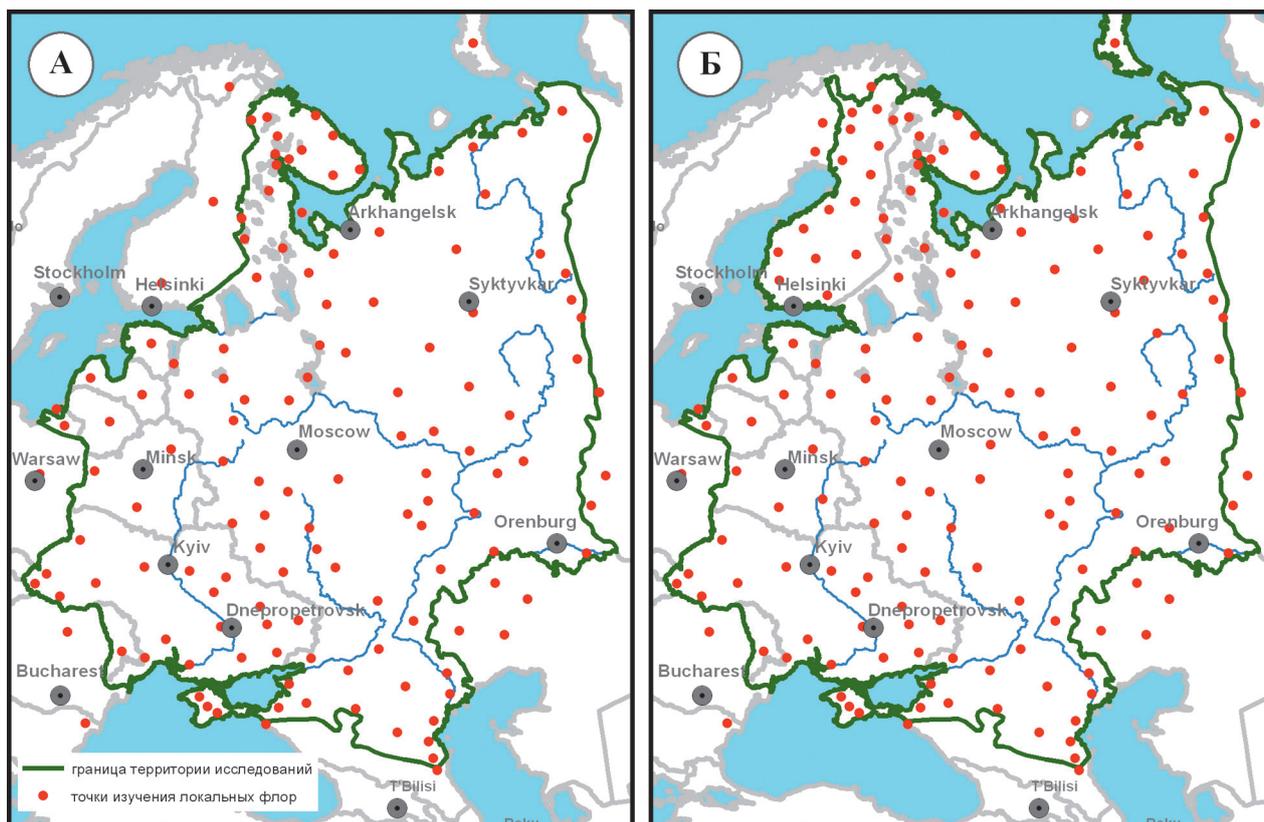


Рис. 1. Границы исследуемой территории и точки локальных бриофлор, изучавшихся разными авторами, на территории Восточно-Европейской равнины и Фенноскандии:

А – выборка 138 точек; Б – выборка 168 точек

Размещая на исследуемой площади точки равномерным способом и задавая каждой точке численное значение обилия или частоты встречаемости вида, в том числе и точки с нулевым значением (отсутствие вида), можно от дискретного точечного покрытия перейти к растровому непрерывному покрытию, в котором значения каждого пикселя аппроксимируются на основе значений исходных точек. Существует несколько методов такой аппроксимации, из которых наиболее мощным, дающим адекватные результаты при моделировании распределения числовых данных является кригинг [Савельев и др., 2012]. Он основан на вычислении значений каждого пикселя непрерывного покрытия по значениям исходных точек, взвешенным по расстоянию между точками и значениям соседних точек. В отличие от метода обратных взвешенных расстояний (ОВР) кригинг учитывает статистическую взаимосвязь между точками наблюдений – дисперсию, ковариацию и математическое ожидание [Демьянов, Савельева, 2010; Лурье, 2010; Савельев и др., 2012]. Он позволяет, так же как и ОВР, выявлять общий тренд изменения поверхности, но кроме того выявляет и локальные вариации пространственных данных, что делает его

особенно привлекательным для моделирования распространения биологических объектов.

На примере изучения распространения сфагновых мхов на Восточно-Европейской равнине (ВЕР) нами был отработан метод составления ареалов видов на основе точечных данных о встречаемости путем составления grid-покрытий. Ранее этим методом нами были составлены карты распространения шести видов сфагновых мхов – *Sphagnum palustre*, *S. centrale*, *S. magellanicum*, *S. papillosum*, *S. affine* и *S. austinii* на Восточно-Европейской равнине [Popov, 2016]. Путем наложения непрерывных покрытий встречаемости видов на grid-покрытия значений климатических факторов (таких как сумма осадков по месяцам, средняя месячная температура, относительная влажность воздуха по месяцам и др.) была показана четкая связь между увеличением значений факторов увлажнения и встречаемостью видов методами корреляционного и регрессионного анализов на уровне значимости $p < 0,001$. На территории Восточно-Европейской равнины факторы увлажнения и встречаемости видов своих максимальных значений достигают в западных регионах: Западная Украина, Беларусь, Прибалтика, Ленинградская область,

Карелия. Подробнее это излагается в процитированной статье [Роров, 2016]. Поскольку в статье, посвященной биологическим вопросам, мы не смогли остановиться на подробном рассмотрении методики создания и верификации grid-покрытий для воссоздания ареалов видов, данная статья посвящена именно этому вопросу.

Материалы и методы

Для изучения распространения видов сфагнов по территории Восточно-Европейской равнины были проанализированы литературные данные, в которых приводятся аннотированные списки конкретных бриофлор разных регионов ВЕР (европейская часть РФ, Прибалтика, Украина, Белоруссия, Молдавия) и Восточной Фенноскандии. В аннотированных списках обычно указываются географические координаты района работ, его площадь, частота встречаемости видов. Все эти данные собирались в реляционную базу данных, созданную на основе MS ACCESS. По географическим координатам точки сбора мхов были наложены на карту ВЕР (рис. 1). Встречаемость в списках разных авторов оценивается либо по числу гербарных образцов каждого вида, либо по числу встреч, отмеченных коллектором, либо по общим впечатлениям коллектора. Имея все это в виду, мы при наборе нашей БД оценивали встречаемость каждого вида по 6-балльной шкале:

- 0 – отсутствие вида;
- 1 – единично (1–2 встречи, very rare);
- 2 – редко (3–7 встреч, rare);
- 3 – спорадически (более 7 встреч, но не повсеместно, sporadic);
- 4 – часто (обычный вид, но иногда отсутствующий в подходящих фитоценозах, frequent);
- 5 – широко распространен (обычный и фитоценотически активный вид в районе работ, common).

Баллы встречаемости представляют собой, таким образом, порядковую шкалу, которую можно анализировать с количественной точки зрения.

Итак, был сформирован точечный слой для создания на его основе непрерывных покрытий встречаемости видов. Поскольку в данной статье, к сожалению, нет места для перечисления ссылок на конкретные работы авторов, изучавших локальные бриофлоры, скажем лишь, что общее число работ, использовавшихся для создания точечного слоя, составило 114. Все они перечисляются в опубликованной ранее статье [Роров, 2016]. В настоящей статье добавлены

точки изучения локальных бриофлор, описанные в следующих работах: [Laine et al., 2009; Vellak et al., 2013; Lapshina et al., 2016; Kozhin et al., 2016; Белкина, Лихачев, 2016].

Для анализа было выбрано шесть видов рода *Sphagnum* – *S. magellanicum*, *S. centrale*, *S. palustre*, *S. papillosum*, *S. austinii*, *S. affine*.

Подбор точек осуществлялся таким образом, чтобы он удовлетворял следующим требованиям для создания непрерывных покрытий:

1. Выборка точек должна выходить за границы интересующей области или на ее границах должно происходить сгущение точек. Это необходимо для предотвращения ошибок экстраполяции на границах.
2. Точки должны быть размещены более или менее равномерно.
3. Плотность точек должна быть такой, чтобы зон неопределенности интерполяции (зон с максимальной дисперсией) было как можно меньше.

Сначала для территории ВЕР был подобран набор 138 точек изучения локальных бриофлор (рис. 1, А) [Роров, 2016], в том числе и с нулевыми значениями (т. е. точек, в бриофлорах которых сфагновые мхи отсутствуют). Предварительное изучение точечного покрытия показало, что оно может считаться более или менее равномерным, но смещено в сторону контактно-го. Поэтому была проведена декластеризация покрытия [Демьянов, Савельева, 2010; Савельев и др., 2012], число точек было увеличено до 168 за счет добавления новых пунктов исследования локальных флор, дублирования точек, относящихся к слишком большим областям (таким как Коми, Архангельская область и некоторые другие), и расширения территории за счет присоединения Финляндии (рис. 1, Б), поскольку эта страна, по предварительным исследованиям, оказалась ареной проявления максимальной встречаемости сфагновых мхов [Роров, 2016].

Как видно из рисунка 1, точки исследованных бриофлор подобраны таким образом, чтобы множество точек выходило за границы территории исследований или происходило их сгущение на границах. Так, нам пришлось анализировать бриофлоры смежных стран – Чехии, Словакии, Польши, Венгрии и восточного макросклона Уральских гор. Такой запас «лишних» точек необходим для предотвращения ошибок на границах экстраполируемой области.

Равномерность распределения точек обеспечивалась подбором такого количества литературных данных (мест исследований бриофлоры), чтобы одна точка описывала территорию размером с небольшую административную область в центре европейской части России

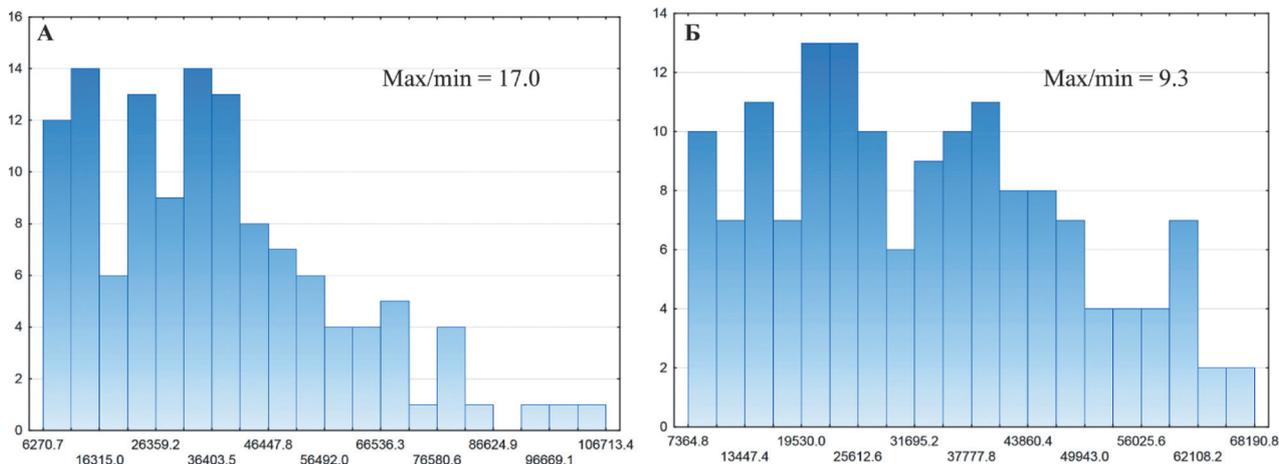


Рис. 2. Диаграммы плотности для выборки 138 (А) и 168 (Б) точек. По горизонтальной оси – площадь полигонов Тиссена (км²), по вертикальной – число полигонов

(например, как Тульская, Московская и т. д.). Обычно аннотированные списки и составляются для отдельных областей [например, Игнатов, Игнатова, 1994]. Если в цитированной работе изучалась площадь большая, чем одна административная область [например, Попова, 2002], или исследованная территория была значительно крупнее «средней» административной области (например, Республика Коми), а в работе приводились точечные карты находок видов по территории исследований, на этой территории ставилось несколько точек на карту, а встречаемость вида определялась в соответствии с плотностью точек на приводимых авторами картах [например, Железнова, 1994; Söderström, 1998]. Бриофлоры заповедников и национальных парков экстраполировались на ту административную область, в которой они находятся (если по территории области не проходит граница природных зон), поскольку площадь ООПТ в России достаточно велика и приближается к размерам площади выявления конкретной флоры (ареал-минимум), разнообразие которой можно экстраполировать на более широкие, но климатически и ландшафтно однородные регионы [Юрцев, 1975, 1982; Шмидт, 1984].

Проверка равномерности распределения точек осуществлялась методом учета площадей полигонов Тиссена, составленных на основе точечного слоя [Демьянов, Савельева, 2010; Лурье, 2010]. Полигоны Тиссена (Вороного) – это так называемые области влияния, площадь которых более или менее одинакова при равномерном распределении точек. Диаграмма плотности (по горизонтальной оси – площадь полигонов, по вертикальной – число полигонов) будет также выглядеть равномерно, а отношение максимального значения площади

полигонов Тиссена к минимальному стремится к 1. Как правило, оно характерно для регулярных покрытий. Для контактиозного покрытия диаграмма плотности будет резко смещена влево (число полигонов с минимальной площадью значительно больше числа крупных полигонов), а отношение $\max/\min \gg 20$. Если значение отношения максимальной площади к минимальной находится в пределах от 1 до 20, такое распределение считается более или менее равномерным. Как правило, это нерегулярное распределение. Столбцы диаграммы плотности его выглядят в виде «забора» с незначительными колебаниями высоты столбцов, если значение \max/\min ближе к 1, или такой «забор» слегка смещается влево, если \max/\min ближе к 20.

Диаграммы плотности для созданных нами слоев из 138 и 168 точек для территории ВЕР и Фенноскандии показаны на рисунке 2. Как видим, оба слоя точек имеют более или менее равномерное нерегулярное распределение, но выборка из 138 точек (рис. 2, А) ближе к контактиозному распределению. На ее основе были составлены статистически достоверные и биологически обоснованные карты распространения шести видов сфагновых мхов [Роров, 2016]. Тем не менее, поскольку нам удалось создать выборку с типом распределения в 2 раза более близким к равномерному ($\max/\min = 9,3$), в данной статье будут приведены уточненные карты ареалов изучаемых видов. Увеличение выборки точек (со 138 до 168) производилось методом декластеризации с присвоением весов точкам [Демьянов, Савельева, 2010; Савельев и др., 2012].

Исследование значений дисперсии между точками на изученной территории показало, что декластеризация точечного покрытия привела к значительному уменьшению зон неопределенности интерполяции (рис. 3). В результате

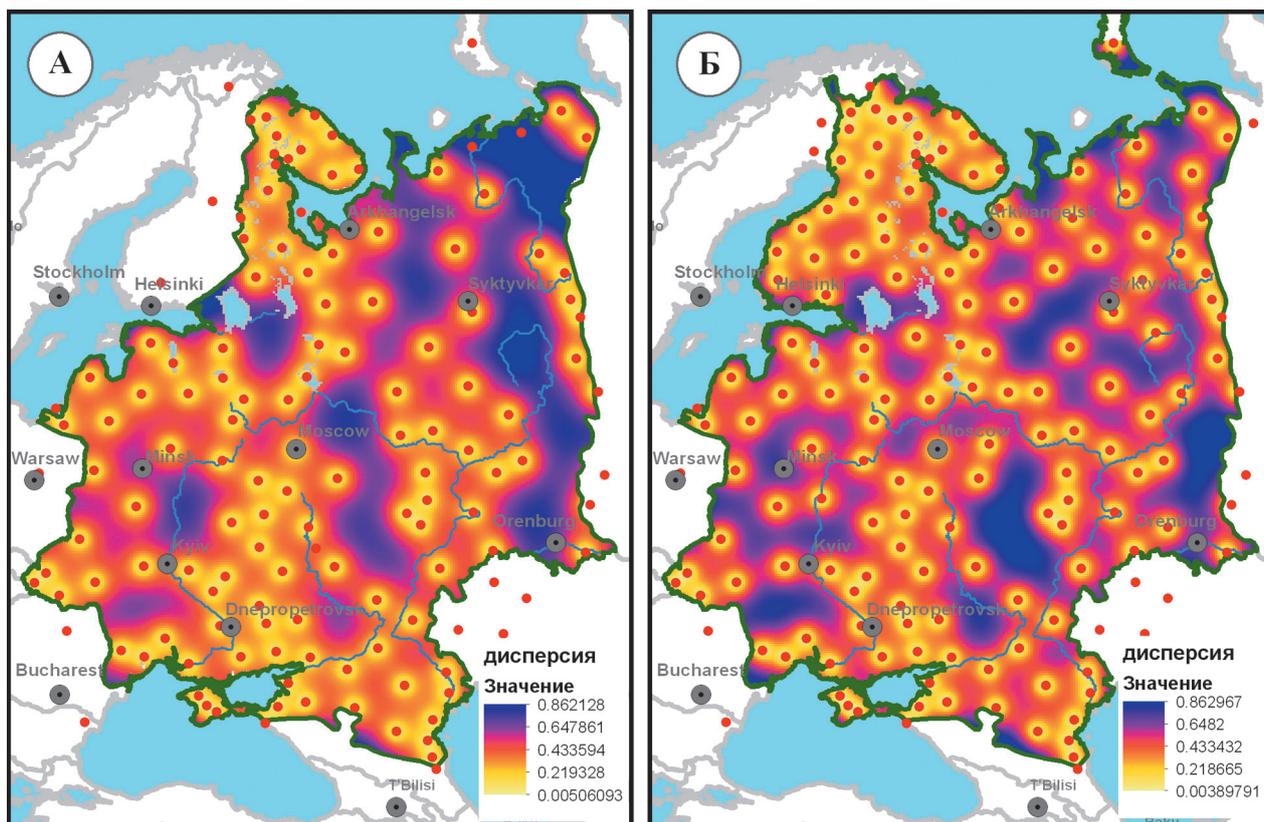


Рис. 3. Пространственное распределение дисперсии значений между точками для выборки из 138 (А) и 168 (Б) точек

добавления точек исчезла большая дисперсия в зоне Полярного и Среднего Урала, к северо-востоку от Москвы и на востоке Ленинградской области. Оставшиеся зоны неопределенности на Южном Урале и между Доном и Волгой невозможно заполнить данными без потери биологической достоверности состава локальных флор, поэтому они были оставлены для аппроксимации (рис. 3).

После того как все требования к входному слою точек были учтены, на основе шкалы встречаемости каждого вида по этим точкам были составлены GRID-покрытия встречаемости с разрешением 10 км в 1 пикселе. Покрытия составлялись методом ординарного кригинга со сферической вариограммой. При интерполяции методом кригинга значений порядковой шкалы, установленной для отдельных точек, она автоматически переводится в непрерывную числовую шкалу, значения которой присваиваются каждому пикселю. Задание параметров кригинга производилось методом исследования экспериментальных вариограмм по каждому виду [Демьянов, Савельева, 2010]. Для всех видов функция для интерполяции была представлена квадратичными уравнениями регрессии.

Построенные с применением метода кригинга непрерывные покрытия верифицировались

методом кросс-валидации [Демьянов, Савельева, 2010; Савельев и др., 2012]. Он заключается в том, что из сети точек временно изымается одна точка. С использованием оставшихся точек производится интерполяция значений на регулярной основе. Исходное значение выбранной точки сравнивается с его интерполированным значением. Затем эта точка возвращается в выборку, а другая – изымается. Такая процедура повторяется для всех точек исходной сети пространственных данных. Результаты кросс-валидации непрерывных покрытий, полученных методом кригинга, для шести видов сфагновых мхов приведены на рисунке 4. Из рисунка видно, что угол наклона кривой регрессии для четырех видов – *Sphagnum centrale*, *S. palustre*, *S. magellanicum*, *S. papillosum* – составляет около 45° (коэффициент регрессии близок к 1), что является показателем высокого качества кросс-валидации. Для *S. austini* и *S. affine* линия регрессии имеет меньший угол наклона (коэффициент регрессии 0,54 и 0,74), что указывает на статистическую недостоверность непрерывных покрытий, созданных для данных видов (рис. 4). Это объясняется тем, что, во-первых, область присутствия этих двух видов смещена на периферию изучаемой площади, во-вторых, диапазон значений встречаемости этих видов

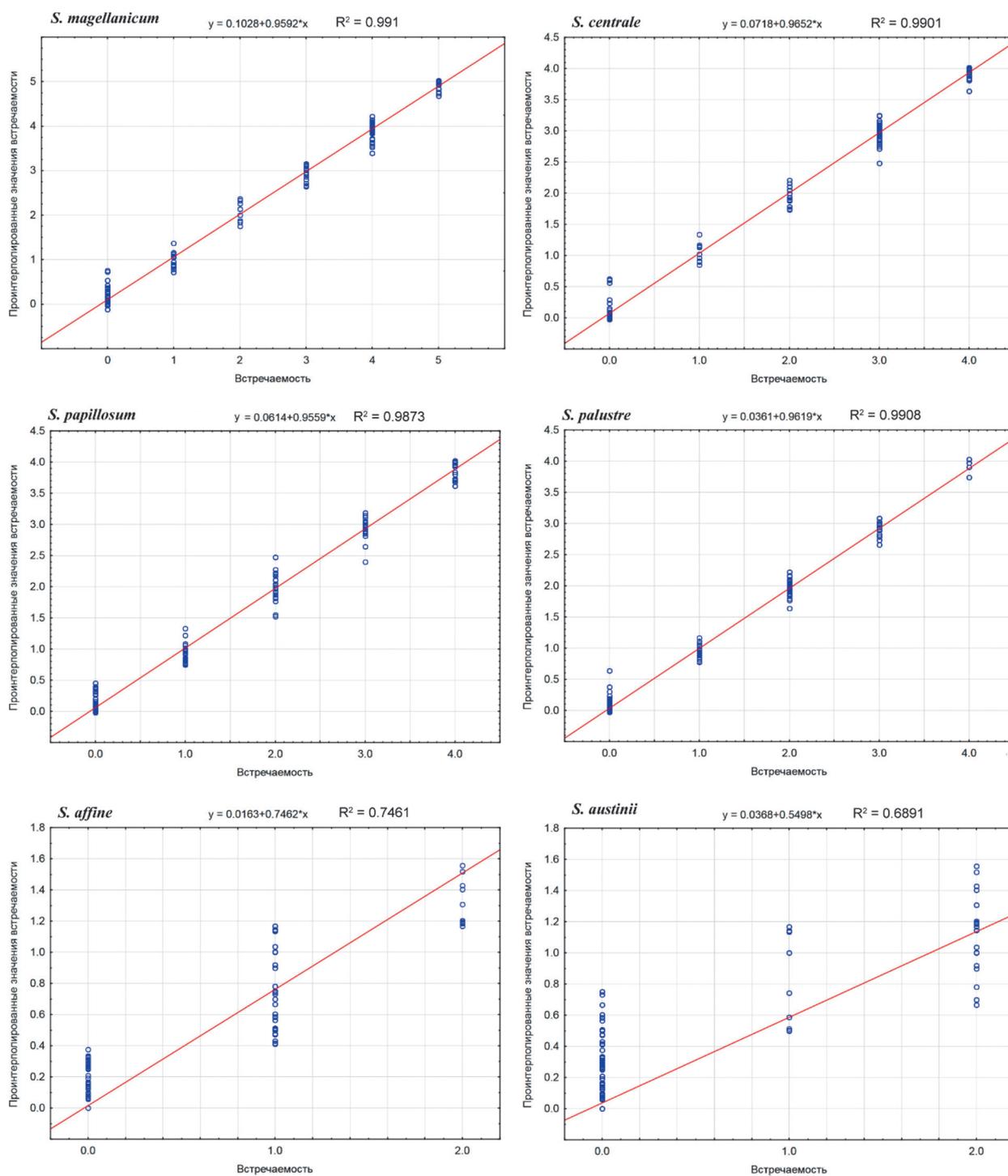


Рис. 4. Результаты кросс-валидации непрерывных покрытий шести видов сфагновых мхов, полученных по выборке 168 точек

(по вышеприведенной шкале) крайне узок – он колеблется от 0 до 2 (то есть указанные виды даже в местах своего распространения имеют крайне низкую встречаемость). Эти условия и определяют низкое качество кригинга. Видимо, для того чтобы его повысить, необходимо рассмотреть для *S. austinii* и *S. affine* область их распространения в Западной Европе.

Другим критерием оценки качества кросс-валидации считается коэффициент детерминации R^2 , который ведет себя сходным образом для изученных шести видов (рис. 4).

Верифицированные непрерывные покрытия с плавающей точкой, полученные методом кригинга, переклассифицировались в целочисленные GRID-покрытия. Преобразование



Рис. 5. Блок-схема этапов работы по созданию карт ареалов видов

в целочисленный вид осуществлялось по методу «естественных интервалов» (граница между классами устанавливается в том месте, где достигается наилучшая группировка близких значений и максимальная разница значений между классами), и таким образом определялись границы между зонами встречаемости видов. Все описанные операции были выполнены в программах ArcGIS и SAGA GIS.

Общая схема этапов работы по созданию карт ареалов методами геостатистики и их анализа показана на рисунке 5.

Результаты

Полученные на основе слоя из 168 точек методом кригинга модельные карты распространения шести изученных видов сфагновых мхов представлены на рисунке 6. Полученные путем их переклассификации карты ареалов с зонами встречаемости представлены на рисунке 7. Для *S. affine* и *S. austinii* карты ареалов не составлялись, поскольку, как показали результаты кросс-валидации, для изученной территории они не могут считаться достоверными. Оценка качества непрерывных покрытий по коэффициенту детерминации (R^2) для *S. centrale* составляет 99,0 %, для *S. magellanicum* – 99,1 %, для *S. palustre* – 99,1 %, для *S. papillosum* – 98,7 %, для *S. austinii* – 68,9 %, для *S. affine* – 74,6 %. Ранее нами были составлены такие же карты для тех же видов на основе слоя из 138 точек, в распределении которых наблюдалась некоторая кластерность [Поров, 2016]. Оценка качества покрытий по этой выборке составила для *S. centrale* 81,3 %, для *S. magellanicum* – 83,7 %,

для *S. palustre* – 90,7 %, для *S. papillosum* – 89,3 %, для *S. austinii* – 65,5 %, для *S. affine* – 71,2 %. Как видим, декластеризация исходного точечного слоя значительно повысила точность интерполяции. Поэтому приводимые в данной статье на рисунках 6 и 7 карты для шести изученных видов следует считать исправленными картами их распространения на территории Восточно-Европейской равнины и Восточной Фенноскандии.

Из рисунков 6 и 7 видно, что разные виды имеют несколько различающиеся ареалы, но для всех них характерна общая тенденция – виды увеличивают свою встречаемость в западных и северо-западных районах исследованной территории. Это объясняется тем, что именно на указанные районы приходится область с максимальным количеством осадков и максимальной относительной влажностью воздуха в августе–октябре [Поров, 2016]. Этот период биологически важен для сфагновых мхов, поскольку в это время происходит их активная вегетация после перерыва в середине лета [Грабовик, 1994; Грабовик, Антипин, 1982, 2015].

Sphagnum magellanicum и *S. centrale* заходят в более континентальные районы, чем *S. palustre* и *S. papillosum* (рис. 7). Первые два вида довольно распространены в таежной зоне, а границы их зон встречаемости параллельны границам растительных зон и летним изотермам [Поров, 2016]. Про *S. palustre* и *S. papillosum* можно сказать, что они более требовательны к факторам увлажнения, особенно к влажности воздуха, поэтому отсутствуют между Уралом и центральными районами России, а границы

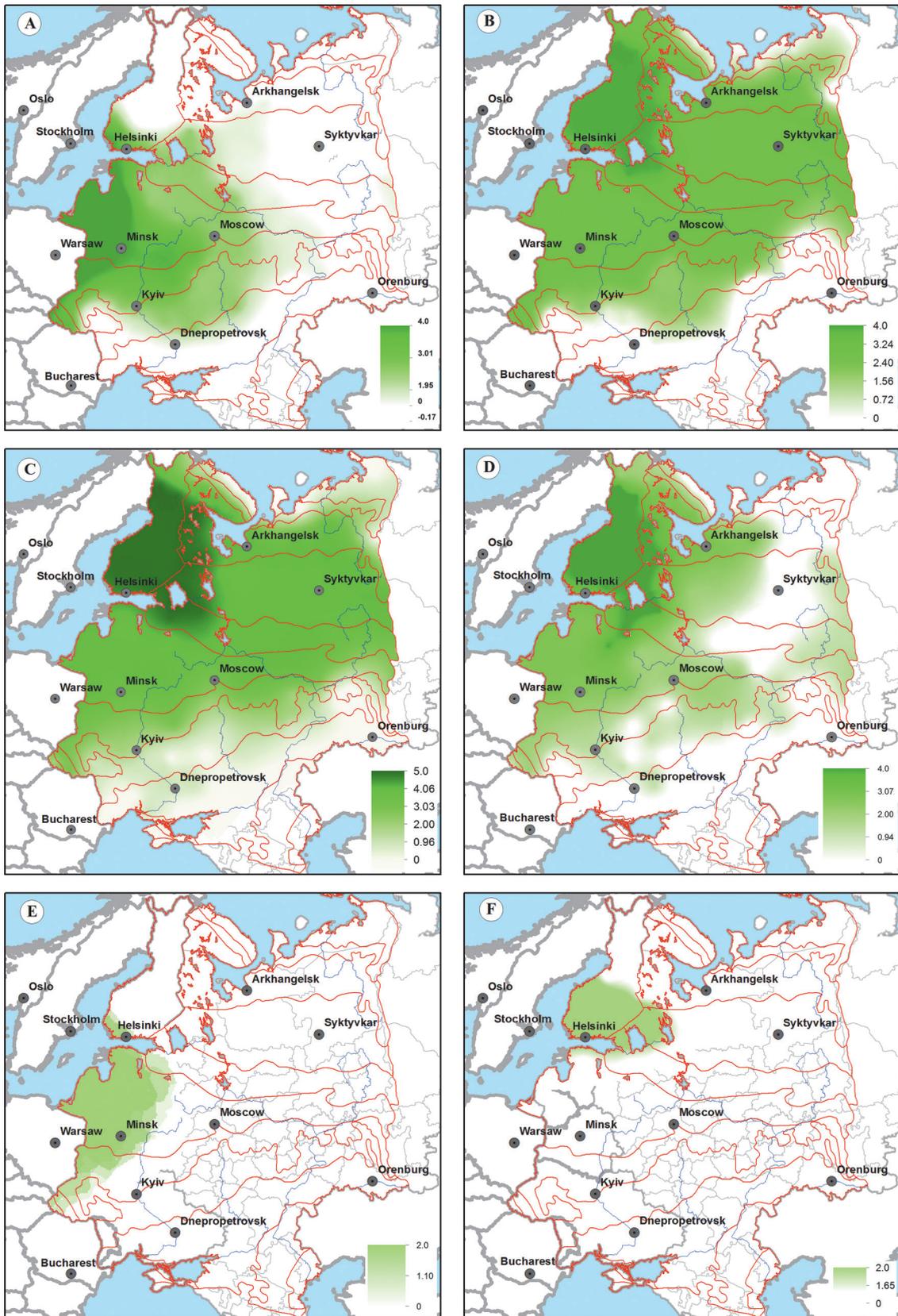


Рис. 6. Модельные карты распространения видов секции *Sphagnum* в Восточной Европе, полученные методом кригинга. Столбики легенд отражают встречаемость, выраженную непрерывным числовым рядом. А – *S. palustre*; В – *S. centrale*; С – *S. magellanicum*; D – *S. papillosum*; E – *S. austinii*; F – *S. affine*.

Красными линиями показаны границы растительных зон С. Ф. Курнаева [1973]

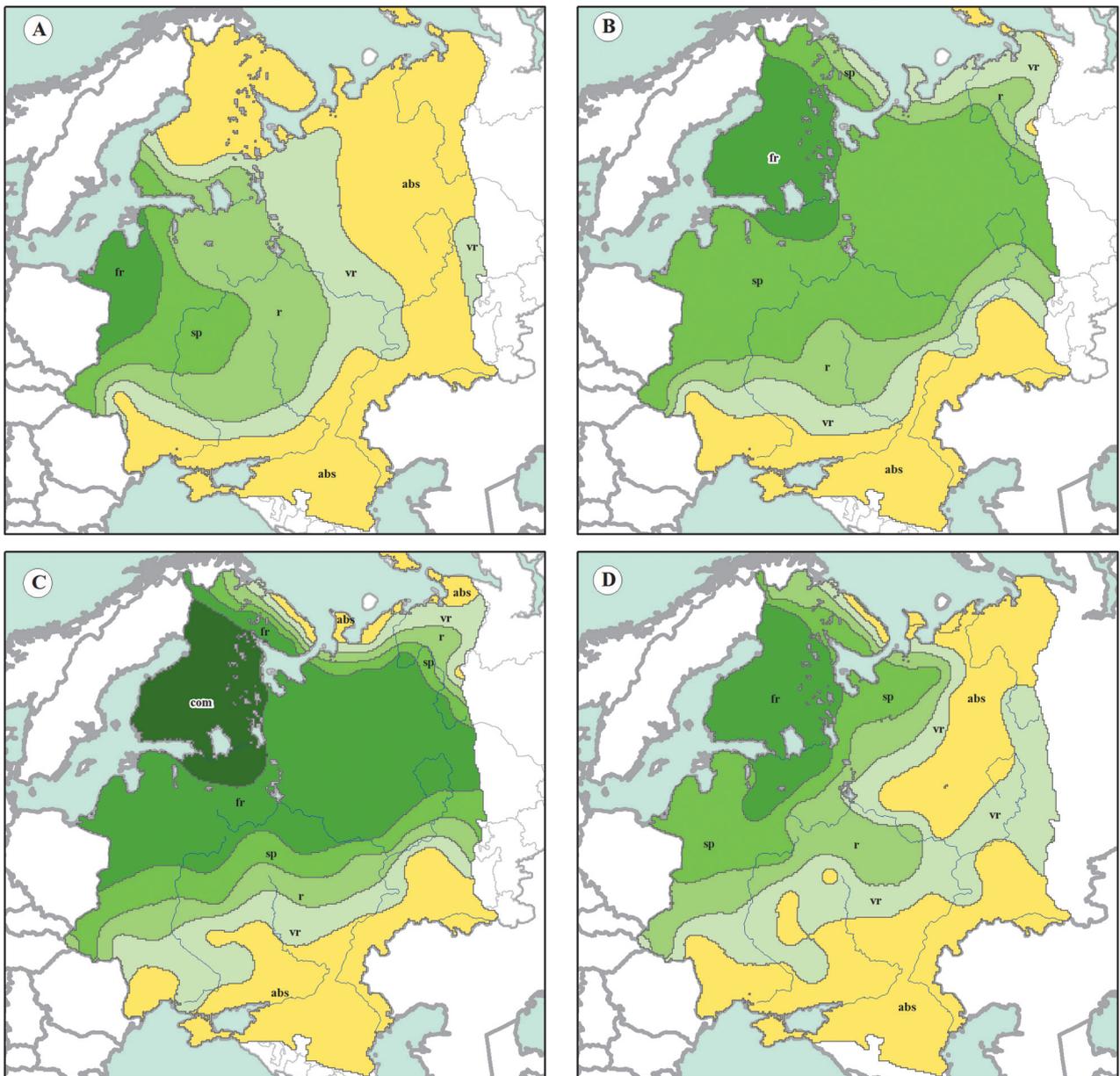


Рис. 7. Зоны встречаемости видов, полученные переклассификацией по методу «естественных интервалов»: abs – вид отсутствует; vr – очень редко; r – редко; sp – спорадически; fr – часто; com – обычен, или широко распространен.

A – *S. palustre*; B – *S. centrale*; C – *S. magellanicum*; D – *S. papillosum*

их зон встречаемости проходят в субмеридиональном направлении, параллельно изолиниям относительной влажности воздуха и суммы осадков в осенне-летний период [Поров, 2016].

Территория же между Уралом и центральными регионами Европейской России характеризуется наиболее сухим воздухом в первой половине лета. Кроме того, она является ареной вторжения арктических холодных воздушных масс, которые еще не успевают смешиваться с атлантическими циклонами. Это происходит западнее – в центральных областях России [Алисов, 1956]. Кроме того, с юга в Предуралье

вторгается сильно прогретый воздух из Казахстана [Алисов, 1956]. Все это способствует установлению здесь режима большей континентальности климата по сравнению с другими регионами Восточно-Европейской равнины. Для *S. papillosum* «перемычка» в зоне полного его отсутствия (рис. 7, D) приходится на среднее течение Волги. А из рисунка 7, C видно, что *S. magellanicum* заходит довольно далеко на юг в степную зону вдоль Днепра. И в том и в другом случае засушливые условия смягчаются влиянием крупных водоемов (таких как Волга и Днепр), где сфагны могут встречаться

в пойменных болотах и водоемах или на сфагновых болотах по террасам рек [Благовещенский, Благовещенская, 1982; Бойко, 2009].

Таким образом, *S. papillosum* и *S. palustre*, как виды, более требовательные к увлажненности, тяготеют к прибалтийскому району. Видимо, в эту группу можно также отнести *S. austinii* и *S. affine*. Несмотря на то что для них не удалось получить статистически достоверных данных, тем не менее, судя по отсутствию их в континентальных районах, эти виды нуждаются в высокой увлажненности. Такие условия можно найти вокруг Балтийского моря. Анализ распространения этих двух видов в Европе – на Азорах, во Франции и Сицилии – только подтверждает сказанное [Ros Espin et al., 2013].

Обращает на себя внимание и факт отсутствия или крайне низкой встречаемости видов секции *Sphagnum* в тундрах (рис. 6 и 7). Поскольку в тундре вегетационный период очень короткий, очевидно, что здесь, в отличие от более южных регионов, для сфагновых мхов важны температура и влажность первых двух месяцев лета. Анализ распределения относительной влажности воздуха, суммы месячных осадков и среднемесячной температуры на исследованной территории показывает, что в тундрах в летние месяцы при высокой влажности воздуха наблюдаются минимальные для ВЕР значения осадков и температуры [Роров, 2016]. Поэтому данные факторы можно считать лимитирующими в распространении видов секции *Sphagnum* на Севере. Также можно утверждать, что наименьшей чувствительностью к низким температурам в течение лета из шести видов секции обладают *Sphagnum centrale* и *S. magellanicum* (рис. 7).

Выводы

Тенденции распространения видов сфагновых мхов, выявленные по картам, построенным с применением методов геостатистики, вполне совпадают с выявленными ранее закономерностями распространения мхов вдоль градиента влажности (а не термического градиента, как это характерно для высших растений) [Ignatov, 1993]. Таким образом, составленные карты ареалов изученных видов прошли двойную верификацию – как методами геостатистики, так и методом изучения распределения видов в зависимости от изменения климатических факторов.

Методы геостатистики можно использовать для создания мелкомасштабных карт распространения видов на независимой от других пространственных показателей основе. Для этого должен быть соблюден ряд требований. Поскольку непрерывные покрытия,

создаваемые методом кригинга, в основе имеют точечный слой, этот последний должен быть составлен корректно и удовлетворять следующим требованиям:

1. Распределение точек, по возможности, не должно быть кластерным.
2. Количество точек должно быть таким, чтобы на исследуемой территории не возникало больших зон неопределенности интерполяции (зон максимальной дисперсии).
3. Выборка точек, используемая для кригинга, должна выходить за границы исследуемой области во избежание ошибок экстраполяции (пограничного эффекта).
4. Точки должны иметь Z-координату показателя численности вида. При этом должны учитываться и нулевые значения (вид отсутствует).
5. Z-координата точек может быть основана на целочисленном (а не непрерывном) числовом ряде, но тогда интервал значений этого ряда должен быть достаточно большим (не менее 4–5 единиц). Интервал шкалы в 3 единицы (как было показано выше) дает неоднозначные и статистически недостоверные результаты.

Требования, предъявляемые в этом случае к самим непрерывным покрытиям, можно сформулировать следующим образом:

1. Из различных методов интерполяции лучше выбирать ординарный кригинг со сферической вариограммой, поскольку этот метод рассчитан на его использование при изучении пространственного распределения независимо от измеренных данных и позволяет оценить достоверность интерполяции на статистической основе.
2. Входные параметры кригинга должны устанавливаться на основе анализа экспериментальной вариограммы.
3. Непрерывные покрытия, полученные методом кригинга, должны проходить верификацию методом кросс-валидации.

Создаваемые непрерывные покрытия с плавающей точкой в дальнейшем могут использоваться для двух целей: построения карты ареалов с зонами встречаемости и изучения распространения видов в зависимости от пространственного распределения средовых количественных факторов методами многомерного анализа.

Помимо верификации полученных покрытий методами геостатистики имеет смысл проверять их путем установления соответствия пространственного распределения вида распределению на той же площади того или иного климатического фактора.

Литература

- Алисов Б. П. Климат СССР. М.: Изд-во МГУ, 1956. 126 с.
- Благовещенский И. В., Благовещенская Н. В. Некоторые данные о распространении сфагновых мхов Ульяновского Предволжья // Ботанический журнал. 1982. Т. 67, № 7. С. 993–996.
- Белкина О. А., Лихачев А. Ю. Мхи побережья Лумбовского залива (Кольский полуостров, Россия) // *Arctoa*. 2016. Vol. 25, no. 2. С. 393–407. doi: 10.15298/arctoa.25.32
- Бойко М. Ф. Мохоподібні степової зони України. Херсон: Айлант, 2009. 264 с.
- Грабовик С. И. Влияние климатических условий на линейный прирост сфагновых мхов в Карелии // Ботанич. журн. 1994. Т. 79, № 4. С. 81–86.
- Грабовик С. И., Антипин В. К. Линейный прирост и величина живой части некоторых видов сфагновых мхов и их связь с гидрометеорологическими показателями // Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1982. С. 195–203.
- Грабовик С. И., Антипин В. К. Тренды многолетней динамики годичного прироста сфагновых мхов в Карелии // Материалы международной бриологической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Анастасии Лаврентьевны Абрамовой. 2015. СПб.: СПбГЭТУ «ЛЭТИ». С. 47–50.
- Демьянов В. В., Савельева Е. А. Геостатистика: теория и практика. М.: Наука, 2010. 327 с.
- Дудов С. В. Моделирование распространения видов по данным рельефа и дистанционного зондирования на примере сосудистых растений нижнего горного пояса хр. Тукурингра (Зейский заповедник, Амурская область) // Журн. общ. биол. 2016. Т. 77, № 2. С. 122–134.
- Железнова Г. В. Флора листостебельных мхов Европейского Северо-Востока. СПб.: Наука, 1994. 149 с.
- Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Материалы к познанию бриофлоры Московской области // Флористические исследования в Московской области. М.: Наука, 1994. С. 121–179.
- Каневский М. Ф., Демьянов В. В., Савельева Е. А., Чернов С. Ю., Тимонин В. А. Элементарное введение в геостатистику // Проблемы окружающей среды и природных ресурсов. № 11. М.: ВИНТИ, 1999. 135 с.
- Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 203 с.
- Лурье И. К. Геоинформационное картографирование. Методы геоинформатики и цифровой обработки космических снимков. М.: КДУ, 2010. 424 с.
- Попова Н. Н. Бриофлора Среднерусской возвышенности. I // *Arctoa*. Vol. 11, 2002. P. 101–168.
- Пузаченко Ю. Г., Кузьмин С. Л., Сандлерский Р. Б. Количественная оценка параметров ареалов (на примере представителей рода *Rana*) // Журн. общ. биол. 2011. Т. 72, № 5. С. 339–354.
- Савельев А. А., Мухарамова С. С., Пилюгин А. Г., Чижилова Н. А. Геостатистический анализ данных в экологии и природопользовании (с применением пакета R). Казань: Казанский университет, 2012. 120 с.
- Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л.: ЛГУ, 1984. 288 с.
- Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 1. С. 69–83.
- Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, № 4. С. 3–22.
- Elith J., Phillips S. J., Hastie T., Dudik M., Chee Y. E., Yates C. J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // *Divers. Distrib.* 2011. Vol. 17. P. 43–57.
- Ignatov M. S. Moss diversity patterns on the territory of the former USSR // *Arctoa*. 1993. Vol. 2. P. 13–47. doi: 10.15298/arctoa.02.02
- Kozhin M. N., Belkina O. A., Likhachev A. Yu., Ignatova E. A. Moss flora of the Ainov Island, Barents Sea // *Arctoa*. 2016. Vol. 25, no. 2. P. 408–419. doi: 10.15298/arctoa.25.33
- Laine J., Harju P., Timonen T., Laine A., Tuittila E.-S., Minkkinen K., Vasander H. The Intricate Beauty of Sphagnum Mosses: A Finnish Guide for Identification. University of Helsinki, Department of Forest Ecology Publications 39, 2009. 190 p.
- Lapshina E. D., Noskova M. G., Skuchas Yu. V. Sphagnum mosses in vegetation cover of highlands in the Sub-Polar Ural, Khanty-Mansiysk Autonomous District // *Arctoa*. 2016. Vol. 25, no. 1. P. 177–182. doi: 10.15298/arctoa.25.16
- Phillips S. J., Dudik M. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. Vol. 31. P. 161–175.
- Popov S. Yu. The climatic patterning of Sphagnum sect. Sphagnum species distribution in the East European Plain // *Arctoa*. 2016. Vol. 25, no. 2. P. 298–317. doi: 10.15298/arctoa.25.26
- Ros Espín R. M., Mazimpaka V., Abou-Salama U., Alef-Fi M., Blockeel T. L., Brugués M., Cros R. M., Dia M. G., Dirkse G. M., Draper I., El-Saadawi W., Erdag A., Gane-Va A., Gabriel R., González-Mancebo J. M., Granger C., Herrnstadt I., Hugonnot V., Khalil K., Kürschner H., Losada-Lima A., Luís L., Mifsud S. D., Privitera M., Puglisi M., Sabovljevic M. S., Sérgio C., Shabbara H. M., Sim-Sim M., Sotiaux A., Tacchi R., Vanderpoorten A., Werner O. Mosses of the Mediterranean, an annotated check-list // *Cryptogamie Bryologie*. 2013. Vol. 34, no. 2. P. 99–283. doi: 10.782/cryb.v34.iss2.2013.99
- Sérgio C., Figueira R., Draper D., Menezes R., Sousa A. J. Modelling bryophyte distribution based on ecological information for extent of occurrence assessment // *Biological Conservation*. 2007. No. 135. P. 341–351. doi: 10.1016/j.biocon.2006.10.018
- Söderström L. (ed.) Preliminary distribution maps of bryophytes in Northwestern Europe. Vol. 3 (Musci J.-Z.). Mossornas Vännar, Trondheim, 1998. 72 p.
- Vellak K., Ingerpuu N., Karofeld E. The Sphagnum mosses of Estonia. Tartu: University of Tartu Press, 2013. 136 p.

Поступила в редакцию 13.01.2017

References

- Alisov B. P. *Klimat SSSR* [Climate of the USSR]. Moscow: MGU, 1956. 126 p.
- Blagoveshchenskii I. V., Blagoveshchenskaya N. V. Nekotorye dannye o rasprostraneniі sfagnovykh mkhov Ul'yanovskogo Predvolzh'ya [Some data on Sphagnum moss distribution in the Pre-Volga area of Ulyanovsk Oblast (Ul'yanovskoe Predvolzh'e)]. *Botanicheskii zhurnal* [Botanical Journal]. 1982. Vol. 67, no. 7. P. 993–996.
- Belkina O. A., Likhachev A. Yu. Mkhi poberezh'ya Lumbovskogo zaliva (Kol'skii poluostrov, Rossiya) [Mosses of the Lumbovsky Gulf Coast (the Kola Peninsula, Russia)]. *Arctoa*. 2016. Vol. 25, no. 2. P. 393–407. doi: 10.15298/arctoa. 25.32
- Boiko M. F. Mokhopodibni stepovoi zoni Ukraini [Bryophytes of the Ukrainian Steppe zone]. Kherson: Ailant, 2009. 264 p.
- Grabovik S. I. Vliyanie klimaticheskikh uslovii na lineinyi prirost sfagnovykh mkhov v Karelii [Climatic conditions impact on linear growth of Sphagnum mosses in Karelia]. *Botanicheskii zhurnal* [Botanical Journal]. 1994. Vol. 79, no. 4. P. 81–86.
- Grabovik S. I., Antipin V. K. Lineinyi prirost i velichina zhivoi chasti nekotorykh vidov sfagnovykh mkhov i ikh svyaz' s gidrometeorologicheskimi pokazatelyami [Linear growth and living cells quantity of some species of Sphagnum mosses and their relation to hydro-meteorological parameters]. *Ekologo-biologicheskie osobennosti i produktivnost' rastenii bolot* [Ecological and Biological Features and Productivity of Plants in Mires]. Petrozavodsk: KF AN SSSR, 1982. P. 195–203.
- Grabovik S. I., Antipin V. K. Trendy mnogoletnei dinamiki godichnogo prirosta sfagnovykh mkhov v Karelii [Trends in long-term dynamics of the annual growth of Sphagnum mosses in Karelia]. *Materialy mezhdunarodnoi briologicheskoi konferentsii, posvyashchennoi 100-letiyu so dnya rozhdeniya Anastasii Lavrent'evny Abramovoi* [Proceed. of the Int. Bryological Conf. Dedicated to the 100th Anniv. of A. L. Abramova]. 2015. St. Petersburg: SPbGETU "LETI". P. 47–50.
- Dem'yanov V. V., Savel'eva E. A. *Geostatistika: teoriya i praktika* [Geostatistics: theory and practice]. Moscow: Nauka, 2010. 327 p.
- Dudov S. V. Modelirovanie rasprostraneniya vidov po dannym rel'efa i distantsionnogo zondirovaniya na primere sosudistykh rastenii nizhnego gornogo poyasa khr. Tukuringra (Zeiskii zapovednik, Amurskaya oblast') [Modeling of species distribution by the topography and remote sensing data: the case of vascular plants of the low mountain belt of the Tukuringra Range (Zeya Nature Reserve, Amurskaya Oblast)]. *Zhurn. obshch. biol.* [Biology Bull. Reviews]. 2016. Vol. 77, no. 2. P. 122–134.
- Ignatov M. S., Ignatova E. A. *Materialy k poznaniyu brioflory Moskovskoi oblasti* [Materials for studying bryoflora of Moscow Oblast]. *Floristicheskie issledovaniya v Moskovskoi oblasti* [Floristic Study in Moscow Oblast]. Moscow: Nauka, 1994. P. 121–179.
- Kanevskii M. F., Dem'yanov V. V., Savel'eva E. A., Chernov S. Yu., Timonin V. A. *Elementarnoe vvedenie v geostatistiku* [Introduction to geostatistics]. *Problemy okruzhayushchei sredy i prirodnykh resursov* [Problems of Environment and Natural Resources]. No. 11. Moscow: VINITI, 1999. 135 p.
- Kurnaev S. F. *Lesorastitel'noe raionirovanie SSSR* [Forest growth zoning of the USSR]. Moscow: Nauka, 1973. 203 p.
- Lur'e I. K. *Geoinformatsionnoe kartografirovanie. Metody geoinformatiki i tsifrovoi obrabotki kosmicheskikh snimkov* [Geoinformational mapping. Methods of geoinformatics and digital processing of satellite images]. Moscow: KDU, 2010. 424 p.
- Popova N. N. *Brioflora Srednerusskoi vozvyshenosti. I* [Bryoflora of the Central Russian Upland. I]. *Arctoa*. 2002. Vol. 11. P. 101–168.
- Puzachenko Yu. G., Kuz'min S. L., Sandlerskii R. B. *Kolichestvennaya otsenka parametrov arealov (na primere predstavitelei roda Rana)* [Quantitative assessment of area parameters (the case of representatives of the genus Rana)]. *Zhurn. obshch. biol.* [Biology Bull. Reviews]. 2011. Vol. 72, no. 5. P. 339–354.
- Savel'ev A. A., Mukharamova S. S., Pilyugin A. G., Chizhikova N. A. *Geostatisticheskii analiz dannykh v ekologii i prirodopol'zovanii (s primeneniem paketa R)* [Geostatistical data analysis in ecology and nature management (using the R package)]. Kazan': Kazanskiy universitet, 2012. 120 p.
- Shmidt V. M. *Matematicheskie metody v botanike* [Mathematical methods in botany]. Leningrad: LGU, 1984. 288 p.
- Yurtsev B. A. *Nekotorye tendentsii razvitiya metoda konkretnykh flor* [Some trends in the development of the concrete flora method]. *Bot. zhurn.* 1975. Vol. 60, no. 1. P. 69–83.
- Yurtsev B. A. *Flora kak prirodnyaya sistema* [Flora as a natural system]. *Byul. MOIP. Otd. biol.* [Bull. of Moscow Soc. of Naturalists. Biol. Series]. 1982. Vol. 87, no. 4. P. 3–22.
- Zheleznova G. V. *Flora listostebel'nykh mkhov Evropeiskogo Severo-Vostoka* [Moss flora of the European North-East]. St. Petersburg: Nauka, 1994. 149 p.
- Elith J., Phillips S. J., Hastie T., Dudik M., Chee Y. E., Yates C. J. *A statistical explanation of MaxEnt for ecologists.* *Divers. Distrib.* 2011. Vol. 17. P. 43–57.
- Ignatov M. S. *Moss diversity patterns on the territory of the former USSR.* *Arctoa*. 1993. Vol. 2. P. 13–47. doi: 10.15298/arctoa. 02.02
- Kozhin M. N., Belkina O. A., Likhachev A. Yu., Ignatova E. A. *Moss flora of the Ainov Island, Barents Sea.* *Arctoa*. 2016. Vol. 25, no. 2. P. 408–419. doi: 10.15298/arctoa. 25.33
- Laine J., Harju P., Timonen T., Laine A., Tuittila E.-S., Minkkinen K., Vasander H. *The Intricate Beauty of Sphagnum Mosses: A Finnish Guide for Identification.* University of Helsinki, Department of Forest Ecology Publications 39, 2009. 190 p.
- Lapshina E. D., Noskova M. G., Skuchas Yu. V. *Sphagnum mosses in vegetation cover of highlands in the Sub-Polar Ural, Khanty-Mansiysk Autonomous District.* *Arctoa*. 2016. Vol. 25, no. 1. P. 177–182. doi: 10.15298/arctoa. 25.16
- Phillips S. J., Dudik M. *Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation.* *Ecography*. 2008. Vol. 31. P. 161–175.

Popov S. Yu. The climatic patterning of Sphagnum sect. Sphagnum species distribution in the East European Plain. *Arctoa*. 2016. Vol. 25, no. 2. P. 298–317. doi: 10.15298/arctoa. 25.26

Ros Espín R. M., Mazimpaka V., Abou-Salama U., Alef-Fi M., Blockeel T. L., Brugués M., Cros R. M., Dia M. G., Dirkse G. M., Draper I., El-Saadawi W., Erdag A., Gane-Va A., Gabriel R., González-Mancebo J. M., Granger C., Herrnstadt I., Hugonnot V., Khalil K., Kürschner H., Losada-Lima A., Luís L., Mifsud S. D., Privitera M., Puglisi M., Sabovljevic M. S., Sérgio C., Shabbara H. M., Sim-Sim M., Sotiaux A., Tacchi R., Vanderpoorten A., Werner O. Mosses of the Mediterranean, an annotated check-list. *Cryptogamie*

Bryologie. 2013. Vol. 34, no. 2. P. 99–283. doi: 10.782/cryb.v34.iss2.2013.99

Sérgio C., Figueira R., Draper D., Menezes R., Sousa A. J. Modelling bryophyte distribution based on ecological information for extent of occurrence assessment. *Biological Conservation*. 2007. No. 135. P. 341–351. doi: 10.1016/j.biocon.2006.10.018

Söderström L. (ed.) Preliminary distribution maps of bryophytes in Northwestern Europe. Vol. 3 (Musci J.-Z.). Mossornas Vännar, Trondheim, 1998. 72 p.

Vellak K., Ingerpuu N., Karofeld E. The Sphagnum mosses of Estonia. Tartu: University of Tartu Press, 2013. 136 p.

Received January 13, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Попов Сергей Юрьевич

старший научный сотрудник, к. б. н.
Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
Ленинские горы, I, стр. 12, Москва, Россия, 119992
эл. почта: sergei.popov.2015@yandex.ru
тел.: 89057601867

CONTRIBUTOR:

Popov, Sergei

M. V. Lomonosov Moscow State University
1–12 Leninskiye Gory, 119992 Moscow, Russia
e-mail: sergei.popov.2015@yandex.ru
tel.: +79057601867