

Пространственная оценка климатической ниши даурской пищухи

Н. Г. БОРИСОВА¹, А. И. СТАРКОВ¹, А. В. ЛИЗУНОВА¹, С. В. ПОПОВ¹, М. А. ЕРБАЕВА²

¹Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
E-mail: nboris@list.ru

²Геологический институт СО РАН
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6а

Статья поступила 20.02.2020

После доработки 30.03.2020

Принята к печати 01.04.2020

АННОТАЦИЯ

Одна из базовых задач, определяющих природоохранную деятельность в условиях быстрого изменения климата, – это установление степени уязвимости видов для конкретного вектора изменений климата. В настоящей работе с помощью программы Maxent 3.4.1 смоделирована климатическая ниша даурской пищухи на основе 273 точек современного обитания вида и сделана попытка оценить, каким образом может измениться пространственное расположение этой ниши при крайних сценариях развития климата в 2070 г. Показано, что лучшие с точки зрения статистической валидации модели неудовлетворительно прогнозируют ареал ниши вида на территориях, не использованных при построении модели, могущих служить суррогатом климата в другие временные периоды. Для проецирования в будущее выбрана модель, статистически наилучшим образом прогнозирующая ареал ниши на других территориях. Наибольший вклад в построение модели оказали переменные – среднегодовая температура и коэффициент вариации осадков. Валидация построенной модели прямой проверкой ее проекций проведена двумя способами: 1. Проверка присутствия пищухи в трех не обследованных ранее локалитетах, где согласно модели климатические условия пригодны для обитания даурской пищухи, показала присутствие вида только в одном. В двух других позже установлено несоответствие других абиотических факторов требованиям вида. 2. Сопоставлением проекций ареала для временных отрезков 140–120, 21 и 6 тыс. лет назад с костными остатками вида в соответствующие периоды установлено, что все известные на сегодняшний день местонахождения находятся внутри прогнозируемых моделью ареалов. Ожидаемые климатические изменения не ведут к критичным изменениям распространения условий для *Ochotona dauurica*, но могут привести к заметным изменениям кружева их ареала, особенно выраженным при сценарии развития RCP 8.5, когда наблюдается наибольшее отклонение от существующего распространения, снижение пригодности современных местообитаний и увеличение их фрагментации.

Ключевые слова: *Ochotona dauurica*, климатическая ниша, Maxent, валидация, проекции в будущее и прошлое.

Одной из национальных задач России в рамках реализации Всемирного стратегического плана сохранения и устойчиво-го использования биоразнообразия на период 2011–2020 гг. [Aichi Biodiversity Targets, 2010] являются разработка и осуществление

комплекса мероприятий по адаптации живой природы к изменениям климата в ряде особенно уязвимых для климатических перестроек регионов, в том числе в степных экосистемах [www.cbd.int/nbsap/targets/default.shtml]. Разработка природоохранных мероприятий базируется на оценке жизнеспособности (=уязвимости) популяций отдельных видов дикой природы [Жизнеспособность..., 1989; Population Viability Analysis, 2002]. До проявления современных изменений климата эта оценка проводилась для относительно статичных ситуаций, в которых в качестве динамического параметра выступало только воздействие человека. В настоящее время оценка жизнеспособности должна включать прогнозы изменений параметров внешней среды, причем сразу по многим осям экологической ниши вида. Поскольку к текущему моменту количественные характеристики экологических ниш установлены для небольшого количества видов, предложено концентрировать исследовательские и финансовые ресурсы на так называемых биотических мультипликаторах климатических изменений [Zarnetske et al., 2012; Urban et al., 2017] – видах, которые чувствительны к климатическим изменениям и/или играют ключевые роли в экосистемах.

В ходе настоящих исследований мы пытаемся оценить уязвимость животных степных экосистем Байкальского региона для изменений климата. В регионе, являющемся северной окраиной степного биома Монгольского плато, зарегистрировано довольно существенное потепление: на территории Бурятии в последние 30–35 лет среднегодовая температура росла со скоростью 3,6 °C/10 лет [Куликов и др., 2014], в Монголии в период с 1950 по 2010 г. – со скоростью 1,3 °C/10 лет [GISS Surface Temperature Analysis]. Что касается осадков, то за последние 65 лет отмечается их незначительное снижение в лесостепной и степной зонах на территории Бурятии и на 8,7–12,5 % – в Монголии [Потемкина и др., 2016].

В качестве биотического мультипликатора для степных экосистем региона мы выбрали даурскую пищуху (*Ochotona dauurica* Pall., 1776), играющую, с одной стороны, ключевую роль в данных экосистемах [Старков и др., 2016] и, с другой стороны, физиологически адаптированную к холоду [Weiner, Górecki,

1981] и поэтому, вероятно, особо чувствительную к потеплению климата.

На сегодняшний день не разработано единой схемы проведения оценки уязвимости видов животных для климатических изменений. На наш взгляд, целесообразно сначала спрогнозировать географическое расположение пригодных климатических условий. Соотношение будущего ареала и нынешнего определит матрицу для дальнейшего анализа жизнеспособности [Oliver, 2012]. Такой пошаговый подход, по нашему мнению, диктуется не только соображениями экономии времени и ресурсов, но и тем, что если для моделирования климатической ниши может быть достаточно знаний о точках присутствия вида (которые можно почерпнуть из самых разных источников), то моделирование других параметров экологической ниши требует иных методов моделирования с привлечением и точек отсутствия вида, а следовательно, специального сбора материала [Yackulic et al., 2013].

Климатические условия, пригодные для обитания даурской пищухи, количественно не установлены. В работе польских авторов [Weiner, Górecki, 1981] на основе исследования метаболизма отловленных в природе зверьков сделан вывод о том, что даурская пищуха проявляет четкие признаки адаптации к жизни в холодных условиях. Наиболее точные способы определения климатической ниши вида связаны с проведением физиологических экспериментов, которые в настоящее время по этическим соображениям практически запрещены, либо с моделированием биофизических и физиологических процессов, которые для большинства видов на сегодняшний день не изучены. Увеличение мощностей вычислительной техники и создание баз климатических данных посредством генерации интерполированных климатических поверхностей [Hijmans et al., 2005] с пространственным разрешением приблизительно 1 км² практически для всей поверхности Земли сделали самым распространенным способом моделирования климатической ниши на основе коррелирующей геолокализированных точек присутствия вида с характеристиками климатических переменных в этих точках.

Этот подход использован нами для моделирования климатической ниши даурской пищухи с помощью одной из самых популярных

программ (ПО) Maxent [Phillips et al., 2006; Phillips, Dudik, 2008], реализующей алгоритм получения максимальной энтропии на основе машинного научения и максимальной вероятности на основе спектра обобщенных линейных моделей [Merow, Silander, 2014]. Maxent обладает рядом преимуществ для экологических исследований: позволяет использовать в качестве зависимой переменной точки присутствия; имеет дружественный интерфейс; в нем реализованы возможности анализа разных типов связей между зависимой и независимыми переменными (линейная, квадратичная и т. д.), в том числе взаимодействиями последних в разных сочетаниях; получение результирующей зависимости в разных форматах; возможность использования коэффициента мультипликации и т. д. Немаловажно, что для этого ПО разработан целый ряд процедур, направленных на повышение надежности проецирования ареалов на другие времена и на другие территории (см., например, [Elith et al., 2010; Wenger, Olden, 2012]), являющегося, собственно говоря, основной задачей моделирования ареалов.

Мы провели валидацию сконструированной модели климатической ниши на независимых (не использованных при построении модели) выборках точек присутствия поселений даурской пищухи в Байкальском регионе и на выборке точек обнаружения ископаемых остатков вида в регионе. Для последнего построены проекции распространения пригодных для обитания вида климатических условий в прошлом (6, 21 и 140–120 тыс. лет назад).

С помощью валидированной модели климатической ниши провели проецирование ареала пригодных для обитания даурской пищухи климатических условий в 2070 г. при двух сценариях развития репрезентативных траекторий концентраций антропогенных выбросов в атмосферу: RCP2.6 и RCP 8.5 [van Vuuren et al., 2011]. Выбранные сценарии – наиболее контрастны, первый построен исходя из предположения, что глобальные годовые выбросы парниковых газов достигнут пика между 2010–2020 гг., после чего существенно снизятся, второй – что выбросы будут расти в течение всего XXI в., увеличение температуры в 2100 г. составит 0,2–1,8 и 2,6–4,8 °C соответственно.

Таким образом, задачами данной работы было: выявить климатическую нишу даур-

ской пищухи; установить, какие изменения пространственного расположения (в дальнейшем изложении – ареала) этой ниши можно ожидать при крайних сценариях изменений климата, а также описать протокол применения ПО Maxent с акцентом на обязательные требования для корректного моделирования. Дружественный интерфейс данного ПО создает видимость крайней легкости процесса моделирования, в результате чего строятся многочисленные модели зачастую без указания необходимой для их оценки информации, либо использующие параметры, установленные по умолчанию, что ставит под сомнение пригодность таких моделей [Merow et al., 2013; Morales et al., 2017].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Моделирование проведено с помощью ПО Maxent 3.4.1 [Phillips et al., 2019].

Базы данных

В Maxent используются 3 базы данных (БД): 1) точки присутствия вида, 2) факторы окружающей среды (предикторы присутствия), 3) точки фона (background).

БД по точкам присутствия даурской пищухи (географические координаты в системе WGS 84) сформирована следующим образом:

- собраны точки обнаружения вида из всех доступных источников (собственные данные, музейные коллекции, публикации, интернет-ресурсы);

- из получившейся БД отобраны точки, имеющие точную географическую привязку и актуальные для промежутка 1950–2000 гг. (аналогично охвату климатических данных);

- из этой выборки взяты по одной точке на квадрат размером 1 км² (соответствующий ячейке (пикселю) растров климатических слоев).

В итоговую БД вошли 273 точки. Во избежание влияния автокорреляции и агрегированного расположения точек на построение модели проведено прореживание БД точек присутствия: отобраны точки, находящиеся на расстоянии не менее 20 км друг от друга, что привело к сокращению выборки до 238 точек.

Климатическую БД составили значения 19 биоклиматических переменных (табл. 1),

Диапазоны значений биоклиматических переменных, подходящие для обитания даурской пищухи

Обозначение	Расшифровка переменных	Диапазон, соответствующий подходящим условиям
БИО 1	Среднегодовая температура, °С	-2 ... +7
БИО 2	Среднесуточная амплитуда, °С	12,5-15,8
БИО 3	Изотермичность	23-37
БИО 4	Стандартное отклонение температур	685-1650
БИО 5	Максимальная температура наиболее теплого месяца, °С	20,5-30
БИО 6	Минимальная температура наиболее холодного месяца, °С	-33 ... -10
БИО 7	Годовая амплитуда температур, °С	36-58
БИО 8	Средняя температура наиболее влажного квартала, °С	-13 ... +22
БИО 9	Средняя температура наиболее сухого квартала	-20 ... -3
БИО 10	Средняя температура наиболее теплого квартала, °С	13-23
БИО 11	Средняя температура наиболее холодного квартала, °С	-20 ... -3
БИО 12	Годовые осадки, мм	100-600
БИО 13	Количество осадков в наиболее влажный месяц, мм	50-250
БИО 14	Количество осадков в наиболее сухой месяц, мм	1-10
БИО 15	Сезонность осадков	90-125
БИО 16	Количество осадков в наиболее влажный квартал, мм	150-300
БИО 17	Количество осадков в наиболее сухой квартал, мм	0-20
БИО 18	Количество осадков в наиболее теплый квартал, мм	100-350
БИО 19	Количество осадков в наиболее холодный квартал, мм	0-20

характеризующие период с 1950 по 2000 г., с пространственным разрешением в 30 с (~1 км), загруженные из WorldClim-Global Climate database, версия 2.0 [<http://www.worldclim.org>]. Из загруженных растров были извлечены данные внутри прямоугольной географической области (экстент геообработки), границы которой определены на основе размещения всех точек присутствия вида. Для установления климатической ниши вида использовали область, границы которой определялись диапазоном широт от 20°00' до 70°00' с. ш. и долгот от 75°00' до 140°00' в. д., превосходящую по охвату известный современный ареал пищухи не менее чем на 1000 км по долготе и широте. Такой экстент нужен для того, чтобы для каждой переменной в выборке был представлен достаточный спектр значений, значительно превосходящий пределы толерантности вида [Støa et al., 2018]. Процедуры

извлечения по маске проведены в ПО DIVA-GIS. Для построения генерализованной модели климатической ниши (экстраполируемой как на другие времена, так и другие территории [Vaughan, Ormerod, 2005]) применили другой экстент, сузив выборку до буферных зон вокруг каждой точки присутствия радиусом в 50 км с помощью программы SDMtoolbox 2.0 [Brown et al., 2017]. Такое уменьшение территории анализа проводится с целью предотвращения влияния смещений в выборке точек присутствия (приуроченности сборов к дорогам и т. п.).

Для проецирования ареалов пригодных климатических условий в прошлом и будущем использовали значения отдельных биоклиматических переменных, загруженные из WorldClim-Global Climate database, версия 1.4 [<http://www.worldclim.org>], характеризующие периоды: 140-120 тыс. лет назад; 21 тыс.

лет назад; 6 тыс. лет назад; 2070 г. со сценариями RCP 2.6 и 8.5, полученные на основе модели Community Climate System Model (CCSM4) [Gent et al., 2011]. Эта модель и была выбрана, поскольку в ряде исследований [Fuentes-Hurtado et al., 2016] показано ее преимущество по сравнению с моделью Model for Interdisciplinary Research on Climate (MIROC-ESM 2010) [Watanabe et al., 2011]. Все выборки имели пространственную локализацию с разрешением в 30 с (~1 км), за исключением выборок на период 21 тыс. лет назад, для которых разрешение составляло 2,5 мин (~5 км). Выборки были также сокращены до области, использованной для построения генерализованной модели климатической ниши.

БД фоновых точек (географические координаты) формировалась случайным образом при каждом повторе в Maxent 3.4.1 с применением опции создания распределенных случайным образом 10000 точек внутри анализируемой географической области.

Моделирование

1. Для определения климатической ниши провели моделирование распространения вида с использованием 19 биоклиматических переменных. В соответствии с актуальными рекомендациями [Merow et al., 2013; Philips et al., 2019] выбраны следующие параметры моделирования: процесс включал 500 повторностей, формат выходных значений пригодности обитания для каждого пикселя (output) был задан как cloglog. Остальные параметры установлены по умолчанию, в том числе связь между предикторами и зависимыми переменными (при количестве точек присутствия больше 80 ПО автоматически тестирует все возможные виды связей: линейные, квадратичные и т. д.). Диапазоны климатических переменных, пригодных для обитания даурской пищухи, установлены на основе анализа влияния на вероятность присутствия вида каждой из переменных, взятой по отдельности.

2. В соответствии с рекомендациями, направленными на преодоление чрезмерной специализации модели (слишком сильного соответствия модели используемой выборке по распространению вида), для построения генерализованной модели климатической ниши выполнены следующие действия:

а) сначала удалили коллинеарность предикторов, оставив из сонаправленных по одному. Сонаправленными считали те переменные, коэффициент корреляции Спирмена которых был $\geq +0,85$. Расчет коэффициентов проведен в Statistica 13.0. Из коррелирующих между собой переменных экспертно, на основе знания и понимания биологии даурской пищухи, выбирали только одну;

б) провели процедуру дополнительного сокращения количества переменных по результатам jackknife-тестов вклада переменных в построение модели;

в) с отобранными переменными провели моделирование, изменяя мультипликатор регуляризации β от 1 до 5 с шагом 0,5. Выявили коэффициент регуляризации, при котором модель имела наименьшее значение информационного критерия Akaike, скорректированного для небольшого размера выборки, AICc, рассчитанного в программе ENM Tools 1.4.4 [Warren et al., 2010];

г) с этим мультипликатором создали 93 модели, в которых использовали разное количество переменных (обязательно из обеих групп, характеризующих температуру и осадки) в разных сочетаниях. Из этих моделей выбрали лучшие, с наименьшим AICc, в программе ENM Tools 1.4.4;

д) далее разделили выборку точек присутствия на три приблизительно равные части по параллелям, соответствующие условно северной (выше 48,0° с. ш.), центральной (от 43,0° до 48,0° с. ш.) и южной (ниже 43° с. ш.) частям ареала. Используя опцию "sub-sample", указывали в качестве тестовой выборки попеременно одну из трех частей БД точек присутствия, используя БД оставшихся двух частей для обучения модели. На основе AUC выбрали набор переменных, моделирование с которыми наилучшим образом прогнозирует распространение пищухи во всех трех частях ареала.

Для отображения и дальнейшего анализа географической проекции подходящих климатических условий мы импортировали результаты моделей Maxent, предсказывающих присутствие даурской пищухи, в ArcGIS 10.6. На основе сопоставления с современным ареалом и руководства по Maxent классифицировали диапазоны вероятности присутствия следующим образом: неподходящие условия для

обитания – от 0 до 0,47; слабо подходящие – от 0,47 до 0,67; подходящие – от 0,67 до 0,83; оптимальные – от 0,83 до 1,0.

Валидация модели

Валидация проведена статистически: по AUC (площади под ROC) и по стандартному отклонению между моделями разных повторностей. Значения AUC от 0,9 до 1 интерпретируются как отличная предсказательная способность модели на тестовой выборке, от 0,8 до 0,9 – хорошая, от 0,7 до 0,8 – средняя, от 0,6 до 0,7 – слабая, ниже 0,6 – неудовлетворительная. Чем меньше стандартное отклонение, тем стабильнее и, следовательно, надежнее модель.

Валидация модели также проведена посредством полевых обследований участков, где согласно проекции модели климатические условия обитания были оптимальны и где ранее систематические поиски даурской пищухи не проводились. Обследования осуществляли летом, утром в часы активности пищух по линейным трансектам: наблюдатели шли параллельно на расстоянии 10 м друг от друга, искали норы и слушали звуковые сигналы.

Мы попытались дополнительно проверить модель путем сопоставления точек обнаружения костных остатков даурской пищухи с ареалами пригодных для обитания вида климатических условий в прошлом: 140–120 тыс. лет назад, 21 тыс. лет назад и 6 тыс. лет назад. Для этого мы систематизировали местонахождения костных остатков даурской пищухи позднего плейстоцена и начала голоцена из литературных данных и собственных материалов одного из авторов (М. А. Ембаева), установив их точное географическое положение и определив как можно более узкие временные интервалы их захоронения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Количественная характеристика климатической ниши

В табл. 1 приведены диапазоны значений климатических переменных, которым соответствуют вероятности встречаемости даурской пищухи от 67 до 100 %. На рис. 1 для примера показаны некоторые из кривых от-

клика (вероятности встречаемости вида) в зависимости от биоклиматических переменных (пунктирная линия) и встречаемость значений этих переменных в анализируемой географической области (сплошная линия, в абсолютных значениях количества ячеек размерами 1 км²). Паттерны отклика унимодальны для всех проанализированных переменных, что говорит о приуроченности даурской пищухи к определенным климатическим условиям. В то же время встречаемость значений переменных говорит о том, что в анализируемой географической области представлен широкий спектр значений соответствующих переменных, достаточный для выявления предпочтений вида.

Генерализованная модель климатической ниши

Для моделирования мы выбрали переменные BIO7, BIO10, BIO11, BIO12 и BIO19 из коррелирующих между собой групп и BIO1, BIO2, BIO3 и BIO15, не коррелирующие ни с одной другой. Вклад переменной BIO7 был низок, ее неиспользование практически не ухудшало модель, поэтому мы удалили ее из базы предикторов. По результатам сравнения AICc пяти моделей, включающих 8 климатических предикторов, но с разными значениями коэффициента регуляризации (β), для дальнейшего моделирования выбрали коэффициент регуляризации 2. Лучшие (имеющие наименьшие значения AICc) 10 из 93 моделей, содержащих разное количество из 8 переменных в разных комбинациях, приведены в табл. 2.

Наборы переменных этих 10 моделей использованы в моделировании для оценки возможности экстраполяции создаваемых моделей. Тестовые выборки северной или южной частей ареала показали AUC ниже 0,7, для средней части ареала – около 0,85. Проанализировав различия переменных между частями ареала, мы решили добавить в набор предикторов переменную BIO18, так как в разных регионах степень корреляции среднего количества осадков в самую теплую четверть года и максимального количества осадков в самый влажный месяц года различается. Из 10 моделей наилучшей переносимостью обладала модель, включающая переменные BIO1, BIO10,

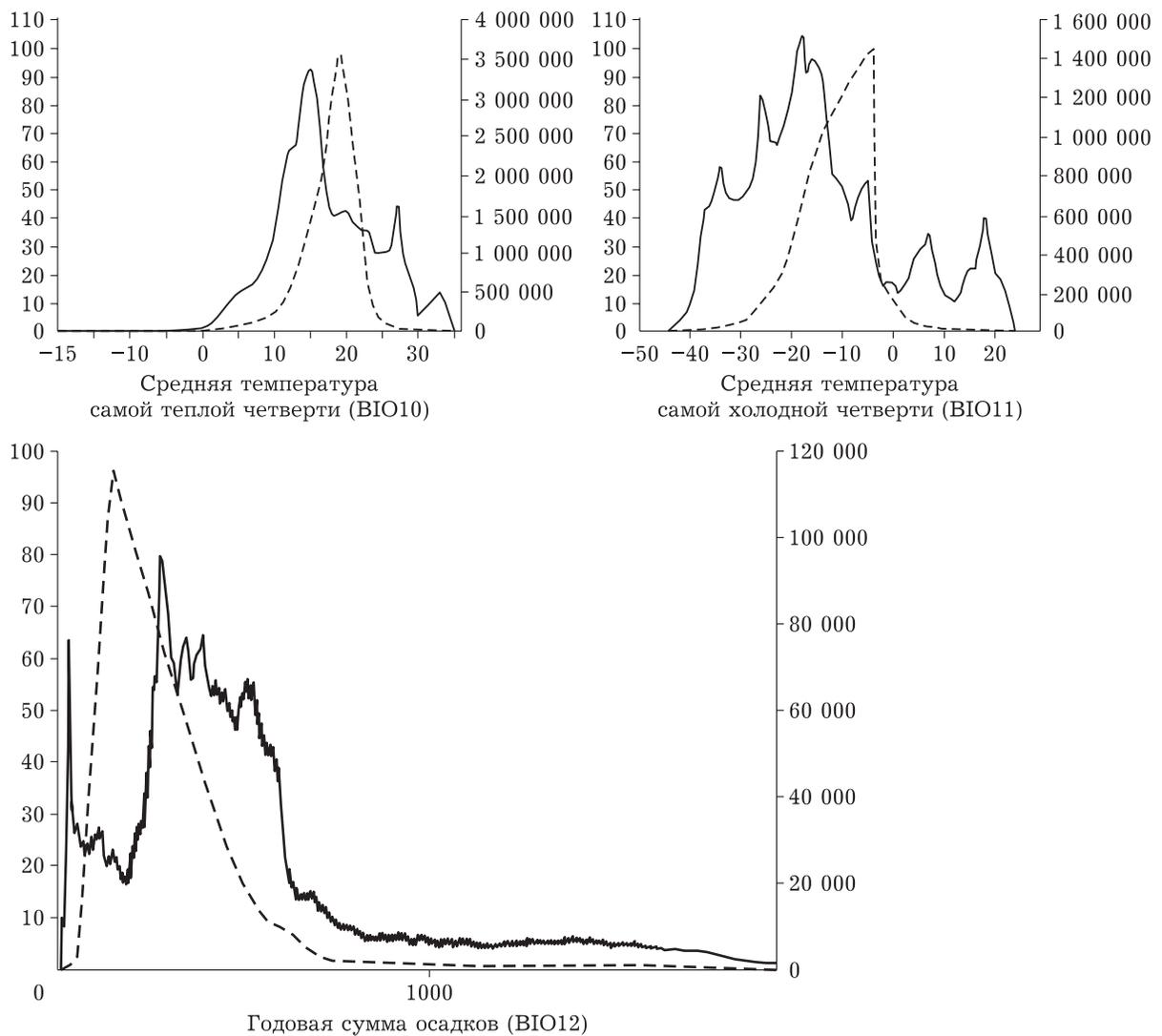


Рис. 1. Кривые отклика (вероятности встречаемости вида, предсказанной моделью) и частоты встречаемости значений биоклиматических переменных.

По оси абсцисс – значения в единицах измерения соответствующих переменных: °С для температурных, мм – для годовой суммы осадков. По оси ординат слева для пунктирной линии – значения предсказанной вероятности присутствия даурской пищухи в ячейке исследуемой территории (кумулятивный формат) от 0 до 100 (безразмерные величины); справа – абсолютное количество ячеек размером 1 км² внутри исследуемой территории (штук)

BIO11, BIO3, BIO15, BIO18: для северной части AUC составил 0,8, для средней – 0,9, для южной – 0,72. Эту модель мы использовали для проецирования ареалов, благоприятных для обитания даурской пищухи климатических условий в другие временные периоды.

AUC модели равно 0,914. Модель достаточно стабильна – стандартное отклонение AUC составляет 0,044. Наибольший вклад в построение модели оказывают две переменные: среднегодовая температура (BIO1) и коэффициент вариации осадков (BIO15). При этом последняя содержит наибольшее количество уникальной

информации, не содержащейся в других переменных.

Согласно модели в настоящее время территория подходящих для обитания даурской пищухи климатических условий практически непрерывна, но внутри есть пятна климатически непригодных биотопов – это участки на хребтах Хангай, Хэнтей, Наньшань, а также в Южной (Алашанской) Гоби (рис. 2, а).

Проецирование климатической ниши даурской пищухи на период 6 тыс. лет назад (в оптимум голоцена) показывает, что зона подходящих условий меньше по площади

Значения АICс по моделям биоклиматической ниши даурской пищухи с разными предикторами

Модель (номера переменных-предикторов)	AICc	$\Delta AICc$
1-2-3-11-13-15	8792,6252	0,0000
1-2-11-13-15-19	8795,7454	3,1202
1-3-11-13-15-19	8797,1826	4,5574
1-2-3-11-13-15-19	8804,0636	11,4384
1-2-10-11-13-15	8811,4157	18,7905
1-2-3-7-10-11-13-15-19	8814,5041	21,8789
1-3-10-11-13-15	8817,5746	24,9494
1-2-3-10-11-13-15	8822,1284	29,5032
1-10-11-13-15-19	8834,9159	42,2907
1-2-10-11-13-15-19	8846,8193	54,1941

по сравнению с современным ареалом, особенно на западе Монголии, и практически полностью отсутствует на Алтае (рис. 2, б). Однако в ряде мест, например на востоке Монголии (с заходом по р. Онон в Забайкальский край), она шире. Очень небольшие участки оптимальных условий располагаются в Тибете.

В проекции на период максимального (сартанского) оледенения (21 тыс. лет назад) зоны

подходящих климатических условий в северной и частично в южной части ареала сдвинуты на восток по сравнению с современным ареалом (рис. 2, в). Большая часть территории Монголии и все Забайкалье в лучшем случае (в бассейне р. Селенги, по р. Онон и южнее оз. Буир-Нур) малоприспособлены для обитания даурской пищухи. Участки оптимальных местообитаний располагаются в Китае, хотя их мно-

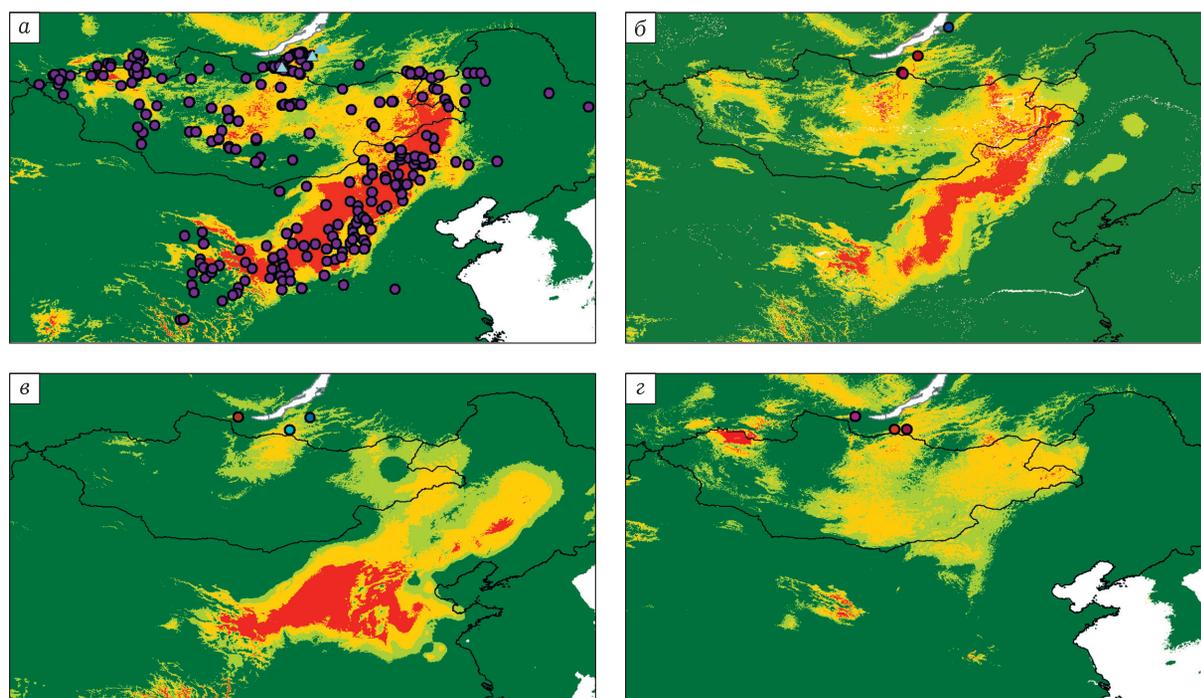


Рис. 2. Проекция ареалов климатических условий, пригодных для обитания даурской пищухи, в разные временные периоды:

а – настоящее время; б – 6 тыс. лет назад; в – 21 тыс. лет назад; з – 140–120 тыс. лет назад. Красным цветом обозначены территории с оптимальными, желтым – с подходящими, светло-зеленым – с малоподходящими климатическими условиями. Кружки — точки присутствия (а) и точки обнаружения костных остатков (б–з), треугольники – точки независимых полевых обследований

Находки костных остатков *Ochotona dauurica* в позднем плейстоцене и голоцене

Местонахождение, регион, слой	Геологический возраст	Источник информации
Шарагол, верхний слой	?*	Ербаева, 1970
Боци, Зырянское	~100–90 тыс. лет назад	Ербаева, 1970; Алексеева, 2005
Дубинино	~60 тыс. лет назад	Erbajeva et al., 2012
Еланка, Тазовское	~R II	Неопубликованные данные
Каменка, стоянка, Каргинское	35,9–31 тыс. лет назад	Khenzykhenova, 1996; Алексеева, 2005
Тункинская долина, стоянка Туяна, Каргинское	~50–45 тыс. лет назад	Shchetnikov et al., 2019
Тологой-3, глубина 4 м	33,9 тыс. лет назад (OSL) теплый	Zech et al., 2017
Тологой-3, глубина 2,7 м, Сартанское	12,6 тыс. лет назад (Бёллинг-Аллеред) холодный	Zech et al., 2017
Усть-Кяхта-17, Сартанское	~13–11 тыс. лет назад	Khenzykhenova, 1996; Алексеева, 2005
Новоникольское	?	Неопубликованные данные
Эдермэг, Мухоршибирский район	?	Неопубликованные данные
Усть-Гуджиртуй, долина р. Чикой	?	Неопубликованные данные
Черёмушки	~21–11 тыс. лет назад	Khenzykhenova, 1996
Харьяска-1 и 2	?	Хензыхенова и др., 1991
Черноярово	Поздний палеолит	Хензыхенова и др., 1991
Подзвонкая, стоянка	Поздний палеолит	Хензыхенова, лич. сообщ.
Ошурково, стоянка	Поздний палеолит	Хензыхенова, лич. сообщ.
Усть-Обор, Забайкальский край	?	Неопубликованные данные
Ножий, Забайкальский край	?	Неопубликованные данные
Вороний Яр	?	Алексеева, 2005
Нижний Цасучей, слой 3	?	Алексеева, 2005
Ноцуй	?	Неопубликованные данные
Чоукоутянь, Верхняя пещера, Китай	(Upper Cave)	Pei W., 1940
Тологой-3	6500 (оптимум голоцена)	Zech et al., 2017
Баргузинская долина, Уржил	9300	Ербаева, 1988; Erbajeva, Alexeeva, 2000
Клочнево-1, 4, долина р. Итанцы	?	Erbajeva et al., 2012
Кибалино	Неолит	Хензыхенова, лич. сообщ.
Аршан Кундуй – юг Кяхты	Неолит	Хензыхенова, лич. сообщ.
Инкино	?	Erbajeva et al., 2012
Творогово	?	Erbajeva et al., 2012
Байкало Кудара	?	Erbajeva et al., 2012
Кяхта (окрестности)	?	Erbajeva et al., 2012
Усть-Киран	?	Erbajeva et al., 2012
Наушки	?	Erbajeva et al., 2012
Хара Бусун	?	Erbajeva et al., 2012
Дурёны	?	Erbajeva et al., 2012
Дырестуй	?	Erbajeva et al., 2012
Михайловка	?	Erbajeva et al., 2012

* Нет датировки.

го меньше в горных областях по сравнению с современностью; значительные по площади участки присутствуют на Великом Лессовом плато, в долине р. Хуанхэ, ближе к устью, в Северо-Восточном Китае, в Восточном Тибете. В примыкающих к Монголии участках, где в современности располагается зона оптимальных местообитаний, условия являются просто подходящими.

Резко отличается от других временных периодов проекция распространения пригодных климатических условий в период последнего плейстоценового (казанцевского) межледниковья 140–120 тыс. лет назад (рис. 2, з) – прежде всего тем, что площадь оптимальных местообитаний очень мала: участки располагаются только близ оз. Куку-Нор, в среднем течении р. Хуанхэ, к югу от оз. Буир-Нур и по р. Онон, заходя на юг Восточного Забайкалья, а также тем, что большая часть ареала пищухи располагается в Монголии, а не в Китае, как в более поздние времена. В Убсунурской котловине (современные Монголия и пограничные районы Тувы) и на примыкающих с запада хребтах располагается обширный и монолитный участок оптимальных условий (длиной около 200 км), чего не было во все времена позже, кроме, возможно, современности.

Валидация модели

Мы проверили присутствие пищухи в трех локалитетах, не обследованных нами ранее на территории Бурятии (см. рис. 2, а), где, согласно модели, климатические условия пригодны. В местности близ с. Дырестуй (Джидинский район Республики Бурятия) обследована территория размером 10 км², близ с. Шабур (Заиграевский район РБ) – 17 км², по правобережью р. Уды – около 100 км². Поселения даурской пищухи обнаружены только близ с. Шабур.

подавляющая часть костных остатков даурской пищухи известна из местонахождений на территории Байкальского региона (табл. 3) благодаря детальным исследованиям одного из авторов (М. А. Ербаева). Все они, к сожалению, на сегодняшний день не имеют абсолютной датировки, за единственным исключением – возраст ископаемого материала из долины р. Баргузин (местонахождение

Улжир) по результатам радиоуглеродного анализа установлен в 9300 лет. Мы нанесли данный локалитет на карту пригодных климатически территорий, смоделированных для периода 6 тыс. лет назад (см. рис. 2, б). В 2016 г. в местонахождении Туяна в Тункинской долине найдены остатки даурской пищухи, датированные от 50 до 45 тыс. лет назад (см. табл. 3). Эта точка тоже располагается внутри участка подходящих условий в Тункинской долине, прогнозируемого для всех прошлых периодов. Все остальные палеонаходки, имеющие биостратиграфические датировки, нанесены на проекции соответствующих временных периодов (см. рис. 2), и все попадают внутрь моделируемых ареалов.

Стабильность ареала

Наложение ареалов пригодных климатических условий во все 4 временных отрезка показало, что неизменно сохранялись условия для обитания даурской пищухи в 4 участках современного ареала: наименьший по размерам располагается в Туве и прилегающей части Монголии, немного крупнее – в Центральном Китае, близ оз. Куку-Нор, следующий по размеру расположен в долинах рек Селенга и Орхон и самый большой – в восточной части Монголии и в прилегающей части Внутренней Монголии. На всех этих участках в настоящее время обитают даурские пищухи.

Проекция в будущее

По климатическому сценарию 2070 г. с RCP 2.6 ареал климатически пригодных условий близок к тому, что был спроецирован для периода 6 тыс. лет назад, но больше по площади как в целом (за счет Тибетского плато), так и по площади оптимальных местообитаний (за счет расширения в Центральной и Западной Монголии). При сценарии RCP 8.5 площадь приемлемых для обитания даурской пищухи местообитаний также должна расширяться, при этом ареал оптимальных местообитаний в Китае сильно фрагментируется и смещается к западу и на юго-запад – в предгорья Тибета, а большая часть современных оптимальных территорий переходит в категории подходящих и слабо подходящих. В Монголии происходит дальнейшее

расширение и объединение участков, а также повышение степени их пригодности. В Байкальском регионе прогнозируются смещения зон с разной степенью пригодности – область оптимальных местообитаний сокращается, в то же время зона подходящих местообитаний расширяется в северо-восточном направлении. При этом все ожидаемые смещения географически непрерывно связаны с современным ареалом.

ОБСУЖДЕНИЕ

Климатическая ниша

Наиболее корректным способом установления климатических требований вида являются, как упоминалось выше, физиологические эксперименты или моделирование биофизических процессов функционирования организмов. Характеристики, полученные таким образом, отражают потенциальную климатическую нишу вида. Их использование при проецировании местообитаний дает большие ареалы, чем модели, построенные на корреляции точек присутствия, поскольку в последнем случае проявляются ограничения, накладываемые другими абиотическими параметрами экологической ниши, биотическими взаимодействиями (хищничеством, конкуренцией и пр.) и возможностями расселения вида. Однако в отношении даурской пищухи, как и других видов, являющихся конструкторами экологических ниш [Laland et al., 2016], ситуация может быть иной. Создавая норы, пищуха существенным образом модифицирует для себя влияние климатических факторов, поэтому зверек может обитать в районах, где температура окружающей среды перекрывает пороги его физиологической переносимости. Так, по нашим данным, в июне в 14 ч температура в норе на расстоянии 35 см от входного отверстия, на глубине 20–25 см составляла +19 °С, при этом температура на высоте 7–10 см от поверхности была на уровне +35 °С [Старков, 2014]. Мы полагаем, что для конструкторов экологической ниши (как и для использующих чужие или природные укрытия) корреляционный подход может быть более релевантным, поскольку учитывает опосредованное влияние климата на животных. Конечно, в так называемые механистические модели

климатической ниши (модели процессов) тоже можно вводить изменения условий в укрытиях и т. п., однако это существенно усложнит моделирование.

Результаты моделирования показывают, что даурская пищуха может жить и размножаться при среднегодовой температуре от –10 °С до +17 °С, при максимальных температурах летом в среднем около +27 °С (максимум до +34 °С) и минимальных зимой в среднем –12 °С (минимум до –45 °С). Физиологически все обследованные на данный момент виды пищух – американская (*O. princeps* Richardson, 1828), афганская (*O. rufescens* Gray, 1867), даурская, ганьсуйская (*O. cansus* Lyon, 1907) и черногубая (*O. curzoniae* Hodgson, 1858) – адаптированы к холоду [Smith et al., 2018]. У американской пищухи в эксперименте установлена смерть от гипертермии после 6-часового экспонирования (без возможности поведенческой регуляции) при температуре 25,5 °С [Smith, 1974], после 2-часового – при температуре 28 °С [MacArthur, Wang, 1973]. Тем не менее в настоящее время в Байкальском регионе наибольший отход зверьков в природе в отсутствие катастрофических событий, по нашим данным, наблюдается в течение зимы. Это обусловлено воздействием в этот период таких негативных факторов, как отсутствие питания, низкие температуры при малом количестве снега, образование наста и пр.

Что касается осадков, то наиболее благоприятны для даурской пищухи биотопы, где выпадает от 100 до 600 мм в год. Требования к осадкам, возможно, отражают не столько потребности самих животных, сколько их кормовых растений. Мы ни разу не наблюдали, чтобы зверьки пили воду – ни в естественной среде, ни при содержании в лаборатории. Тем не менее обильные осадки (как в виде дождя, так и тающий снег) могут приводить к затоплению нор. Снежный покров, с одной стороны, обеспечивает термоизоляцию нор, но в то же время по мере роста его высоты и плотности ухудшаются условия для передвижения зверьков под снегом и увеличивается вероятность образования наста, как погребенного, так и поверхностного, что может быть губительным для пищух. Снижение содержания кислорода под снеговым покровом, по-видимому, не является для вида

лимитирующим фактором [Johnston et al., 2019].

Насколько нам известно, попытки пространственного моделирования экологической ниши сделаны только для двух видов пищух: рыжеватой и черногубой [Sahneh et al., 2014; Wu et al., 2019]. Однако, к сожалению, методические недочеты и/или неясности при проведении моделирования в обеих работах, а также другая цель исследования во второй из них не позволяют использовать результаты данных работ при обсуждении нашей модели.

Корректность построения модели

Для построения корректной модели определяющее значение имеет база данных по точкам присутствия вида.

Моделирование с использованием в качестве БД компиляции из доступных источников предполагает, что объект должен быть легко обнаружим в природе. Присутствие даурской пищухи устанавливается в степи по наличию отверстий нор и фекалий. Для территорий Монголии и Китая есть вероятность неточного определения видовой принадлежности поселений пищух, поскольку там встречаются разные виды в одних и тех же биотопах: например, даурская и палласова (*O. pallasii* Gray, 1867) в Монголии [Nikol'skii et al., 1989]; даурская и черногубая или ганьсуйская в Китае [Smith et al., 2018]. Различить виды пищух в полевых условиях возможно по вокализациям при специальной подготовке экспертов, а только визуально – довольно сложно. В отсутствие метаданных по точкам присутствия можно ожидать наличия определенных ошибок в видовой идентификации для этих территорий. Несколько точек присутствия вида из использованной нами БД располагаются за пределами географической проекции смоделированного ареала (см. рис. 2, а). Эти точки взяты из GBIF [www.gbif.org], для них невозможно проверить правильность ни видовой идентификации зверьков, ни географической привязки. Кстати, после обнаружения нами несоответствий мы вошли в БД GBIF, чтобы еще раз проверить верность данных, и увидели, что самая южная точка уже удалена из БД. Вообще считается, что алгоритм Maxent хорошо справляется с такими “выбросами”.

В идеале для корректного моделирования ареала БД должна соответствовать следующим требованиям:

1) равномерно охватывать ареал вида и, с другой стороны, пропорционально охватывать диапазоны важных для обитания предикторов;

2) точки присутствия должны быть собраны в местах, где вид постоянно живет и размножается.

Соответствие этим условиям довольно трудно проверить при формировании выборки из различных источников, поскольку метаданные приводятся далеко не всегда. Что касается использованной в работе БД по точкам присутствия даурской пищухи, то здесь можно сделать несколько следующих комментариев. На территории Юго-Западного Забайкалья сбор осуществлялся авторами по специально разработанной схеме, включающей разные параметры окружающей среды, поэтому здесь БД удовлетворяет обоим условиям. Для территории Монголии большая часть точек получена по результатам работы Совместной Российско-Монгольской (ранее Советско-Монгольской) комплексной биологической экспедиции, где обследования проводились по специально разработанной схеме, направленной на равномерный охват всей территории страны, все сборы хранятся в музеях [Павлов и др., 2004]. В монгольской выборке могут присутствовать точки вне мест резидентного обитания вида, поскольку обловы осуществлялись очень широко. Кроме того, для этой выборки трудно оценить, присутствует ли здесь смещение вследствие концентрации исследовательских усилий возле определенных объектов (поселений, дорог и пр.). На сегодняшний день у нас нет возможности оценить релевантность выборки точек для территории Китая.

Преодолению отклонений от первого требования разработчиками ПО Maxent уделено много внимания: предлагаются процедуры прореживания данных (охват ареала) и сокращения анализируемой области (воздействие смещений). Для преодоления смещения выборок предлагается также использовать в качестве точек фонового слоя (точек псевдоотсутствия) реальные точки отсутствия либо точки присутствия других, близких по экологическим требованиям видов [Ponder et al.,

2001; Anderson, 2003]. Мы использовали в работе только процедуры прореживания выборки точек присутствия и сокращения анализируемой области. Точки отсутствия животных в природе получить вообще сложно, по даурской пищухе они есть только для небольшой части ареала вида (собственные данные). Использование точек присутствия других видов в качестве точек отсутствия даурской пищухи, на наш взгляд, невозможно, потому что невозможно идентифицировать исследования, объектом которых были бы все сходные по размерам виды млекопитающих открытых пространств, причем обнаружимые теми же методами, что и даурская пищуха. Мы сами, например, при попадании в живоловки других зверьков не вносим эти данные в какие-либо БД и т. п.

К возможным источникам ошибок при моделировании уже собственно экологической ниши на основе только распространения (помимо влияния биотических факторов и доступности для расселения) относится влияние человека. Под посевы сельскохозяйственных культур, например, используются территории с определенными абиотическими характеристиками. Поскольку даурские пищухи не живут на распахаемых территориях и не встречаются в зоне по периметру посадок, если там применяются гербициды (личные наблюдения), то оценить пригодность условий на этих участках для обитания вида невозможно. Смещение выборки может быть весьма существенным для территории Китая из-за повышенного здесь антропогенного влияния.

Поскольку нивелировать воздействия на результат моделирования некоторых из перечисленных выше смещений в выборке точек присутствия вида можно не во всех случаях, то особое значение имеет валидация полученных моделей.

Валидация и переносимость модели

В корреляционном моделировании (когда неизвестны процессы, определяющие феномен) выбор лучшей модели осуществляется на основе соответствия определенным критериям, установленным самими модельерами. Насколько применение этих критериев способно обеспечить возможность экстраполяции моделей на другие времена и терри-

тории, если именно это является конечной целью предпринимаемого моделирования, остается открытым вопросом. Для проецирования на другие времена мы выбрали модель с наилучшей статистической переносимостью на другие территории, где могут встречаться не только другие диапазоны предикторов, но и иные их комбинации [Bloisa et al., 2013]. Сопоставление географических проекций современного ареала, построенных с помощью двух моделей – самой переносимой и лучшей на основе критерия АICс, показало, что обе модели дают примерно одинаковые контуры ареалов, но с различной степенью пригодности располагающихся внутри территорий. Согласно имеющимся данным, даурская пищуха в настоящее время не обитает в Приангарье, в Тункинской и Баргузинской долинах, на Тянь-Шане, в западной части Тибета и в северо-восточной части Китая (см. рис. 2, а). Мы предполагаем, что некоторые из прогнозируемых пригодными участков могли быть ранее заселены пищухами, но после вымирания в них (по разным причинам) участки не были реколонизированы – возможно, и из-за созданных человеком преград. Так, по данным одного из авторов (М. А. Ербаевой), в 50-е годы прошлого столетия самой северной точкой обитания даурской пищухи в Юго-Западном Забайкалье была местность близ с. Сотниково. Позже эта и прилегающие территории к югу были распаханы или застроены, и в настоящее время самая северная точка расположена южнее в 30 км. В настоящее время мы регистрируем интенсивное продвижение границы распространения пищухи на север, но восточнее – только там, где в настоящее время земли не обрабатываются. Мы не нашли поселения пищухи в двух из трех не обследованных ранее локалитетов, где климатические условия, согласно модели, пригодны для обитания вида. Такое расхождение не неожиданно, поскольку климатические требования представляют собой самую широкую рамку экологических требований вида. Мы установили, что правобережье р. Уда (недоступно в настоящее время для перемещений пищухи из-за поселений человека) и местность Дырестуй (доступна для расселения) могли быть и изначально непригодны для обитания пищух из-за повышенной каменистости грунта (наши данные). Валида-

ция моделей современными выборками имеет достаточно много ограничений. С одной стороны, БД с точками присутствия, собранными в разные временные периоды, должны сопоставляться с климатическими БД, собранными в те же временные рамки, такая сопряженность БД крайне редка. Кроме того, для валидации во избежание автокорреляции предикторов желательно использовать территории, как можно более удаленные от тех, где были собраны БД для моделирования, что тоже редко встречается на практике. Еще одно ограничение для такого рода валидации, это то, что мы пока не имеем данных о скорости реагирования биоты на климатические изменения, что делает затруднительным выбор релевантных временных рамок сопряженности данных по климату и точкам присутствия животных.

Релевантным представляется анализ переносимости модели с помощью БД по костным остаткам животных – в этом случае у нас в явном виде присутствуют неаналогичные климаты. Основное допущение, принимаемое при этом способе валидации, – положение о том, что за определенный промежуток времени климатическая ниша вида не изменилась. Насколько это верно, проверить на настоящем этапе не представляется возможным, хотя предпринимаются попытки проецирования современных ареалов посредством моделей, построенных на основе БД костных остатков и соответствующих климатических данных. Очевидно, что это можно сделать только для очень небольшого количества видов, получаемые модели страдают из-за малого размера выборки точек присутствия и невозможности оценить степень их репрезентативности. Кроме того, даже в самых удачных случаях степень генерализации полученных выводов вряд ли может быть велика из-за отсутствия знаний о видовой специфике процессов эволюции ниши.

Как видно из рис. 3, все условно отнесенные нами к соответствующим периодам костные остатки обнаружены в местах, где модель предсказывает существование пригодных для обитания вида условий. К сожалению, оказалось, что для валидации модели с помощью остатков в настоящее время не хватает точной датировки последних. Установлено, что климат в плейстоцене до периода 1,25–

0,7 млн лет назад менялся с периодичностью в 41 000 лет, позднее – в 100 000 лет [Willeit et al., 2019]. Большинство датировок костных остатков даурской пищухи на настоящий момент имеют разрешение в 200–400 тыс. лет [Алексеева, 2005], что, конечно, не позволяет для большинства окаменелостей соотнести их с прогнозируемыми в работе периодами. Кроме того, все местонахождения на территории Бурятии находятся внутри проецируемых на разные временные периоды ареалов. Поэтому для валидации модели бóльший интерес представляет датировка местонахождений в Монголии и Китае – причем из определенных временных промежутков и определенных географических областей, а именно оттуда, где климатические условия прогнозируются как неподходящие.

Весьма перспективной выглядит возможность валидации модели с помощью генетических данных. Поскольку молекулярные маркеры могут идентифицировать генетические линии во временных масштабах, охватывающих от одного до тысяч поколений, то с их помощью можно установить центры происхождения линий/популяций, их точное географическое местоположение, проследить возможные пути миграции, выявить демографические изменения отдельных линий. В проецируемых в прошлое ареалах имеются изолированные фрагменты в распространении благоприятных для обитания пищухи условий в периоды 140–120 тыс. и 21 тыс. лет назад и изменения в степени пригодности условий обитания. Если потомки пищух, обитавших в те времена в этих изолятах, сохранились до настоящего времени, то с помощью анализа локусов, мутирующих с разной скоростью, можно обнаружить признаки дивергенции и характер демографических изменений в соответствующие временные периоды и таким образом подтвердить пригодность модели. В пользу существования разрыва в пригодных местообитаниях даурской пищухи в период 21 тыс. лет назад между селенгино-орхонской и восточно-монгольской частями ареала (см. рис. 2, в) и, следовательно, валидности нашей модели косвенно может свидетельствовать установление примерной географической границы между подвидами длиннохвостого суслика (вида, часто совместно обитающего с даурской пищухой) в Монголии

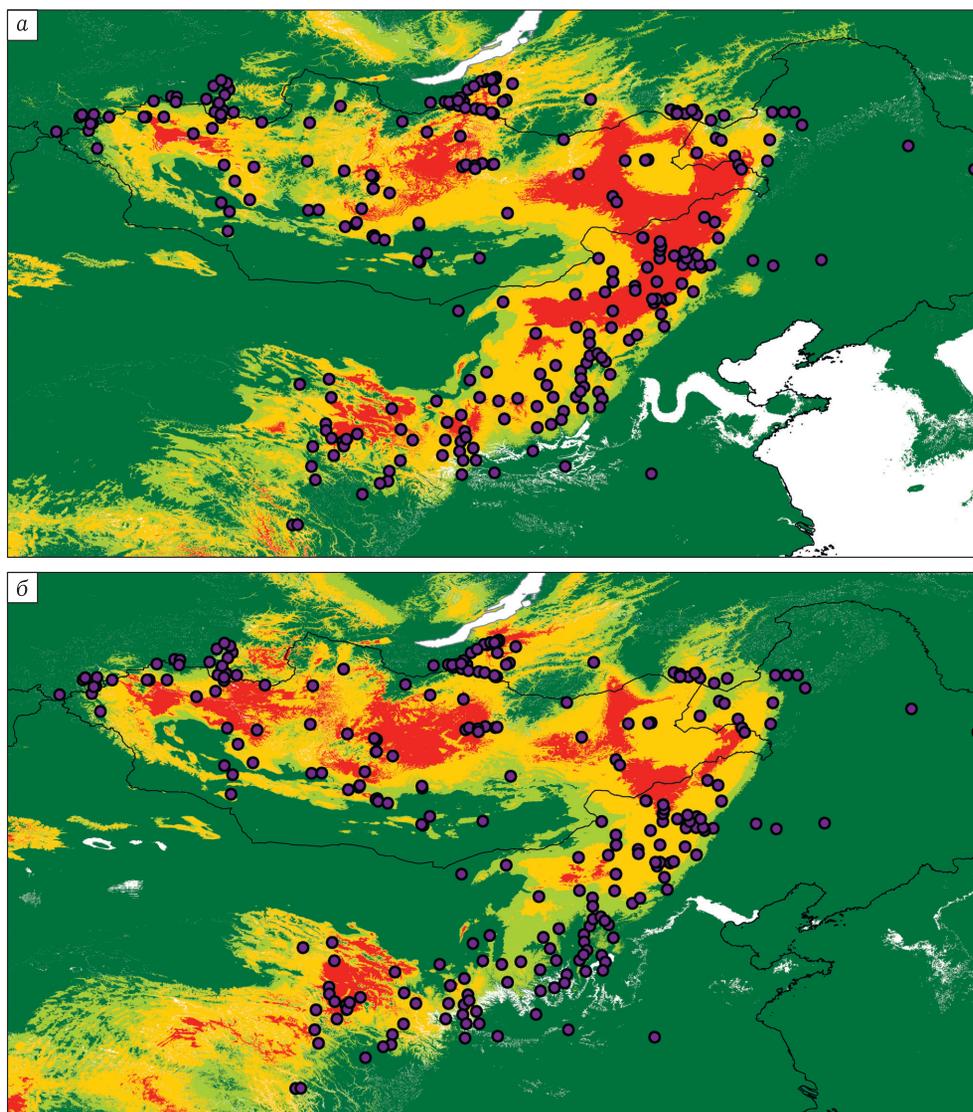


Рис. 3. Проекция ареала пригодных для обитания даурской пищухи климатических условий на 2070 г.:

a – при сценарии развития RCP 2.6; *б* – при сценарии развития RCP 8.5. Красным цветом обозначены территории с оптимальными, желтым – с подходящими, светло-зеленым – с мало подходящими климатическими условиями. Кружки – точки современного присутствия вида

[McLean et al., 2018] на основе анализа двух генов митохондриальной ДНК (*cytb* и *COI*). Она совпадает с расположением разрыва в проекциях нашей модели. Примечательно, что расположение предполагаемых изолятов, климатически пригодных для местообитаний даурской пищухи, соответствует распространению выделяемых в настоящее время подвидов. С селенгино-орхонским участком совпадает распространение номинативного подвида *O. d. dauurica* Pallas, 1776; с центрально-китайским – *O. d. huangensis* Matschie, 1908;

с тувинским – *O. d. latibullata* [Соколов и др., 1994]. Последний подвид принимается не всеми систематиками из-за смешанного характера ряда признаков, который, возможно, является следствием существенного притока генов извне.

Таким образом, предпринятые нами попытки валидации модели путем анализа рецентных и исторических ареалов даурской пищухи не принесли данных, прямо противоречащих полученным проекциям ареалов.

Прогноз распространения даурской пищухи в будущем

Проецирование ареала климатической ниши даурской пищухи на 2070 г. при двух сценариях развития климата показывает, что при повышении температуры площадь пригодных для обитания вида территорий увеличится, преимущественно в Монголии. В то же время степень пригодности многих современных местообитаний может снизиться. Проекция ареала при сценарии развития RCP 8.5 (при большем потеплении) показывает, что эта ситуация более критична для вида, чем при RCP 2.6, потому что здесь наблюдаются и наибольшее отклонение от существующего распространения, и снижение пригодности современных местообитаний, возрастает их фрагментация. Для новых климатически подходящих для обитания пищухи территорий необходим анализ пригодности других абиотических факторов. Фрагментация местообитаний и прогнозируемое климатологами возрастание частоты катастрофических явлений (как засух, так и наводнений) могут привести к вымиранию даурской пищухи в изолированных участках, даже значительных по размеру. Мы предполагаем, что именно поэтому в настоящее время нет пищухи в Баргузинской и Тункинской долинах, где были найдены ее костные остатки и где проецируемые участки подходящих для обитания вида условий присутствовали во все проанализированные временные периоды, но эти фрагменты были изолированы в течение определенного времени от основного ареала. В целом, можно заключить, что ожидаемое повышение температуры и снижение влажности не ведут к критичным изменениям распространения пригодных климатических условий для *Ochotona dauurica*, но могут привести к заметным изменениям кружева их ареала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Моделирование, проведенное в работе, показало, что статистической валидации моделей недостаточно для обеспечения возможности их экстраполяции за пределы используемой БД по точкам встречаемости вида. Наибольшие значения AUC имели модели, наиболее сильно соответствующие использо-

ванным БД и довольно плохо переносимые на другие территории. Поэтому вопрос валидации конструируемых моделей с помощью неиспользуемых при моделировании БД является определяющим для оценки их пригодности. Наиболее перспективной для валидации является проверка проецирования моделей на прошлые временные периоды. Полученные проекции можно тестировать с помощью костных остатков и генетических данных. Имеющиеся на сегодняшний день костные остатки даурской пищухи с более точными датировками их захоронения соответствуют полученным в прогнозах ареалам. Проекция валидированной модели климатических условий, подходящих для обитания даурской пищухи, на 2070 г. показывают, что при сценарии развития RCP 8.5 существенным образом изменится кружево ареала пригодных условий, что требует оценки пригодности неклиматических условий для обитания пищухи на новых территориях и степени изменений пригодности климатических условий в пределах прежнего ареала. Для последнего требуется специальная работа по установлению соответствия между индексами моделируемой и реальной пригодности обитания и установления порогов для разных классов пригодности, что вышло за рамки данной работы. В целом, прогнозное моделирование, проводимое, прежде всего, в целях использования в управлении дикой природой, требует тщательного подхода к выбору параметров для моделирования и к отбору и надежности данных, обязательной валидации конструируемых моделей на независимых данных и понимания процесса моделирования.

Исследование выполнено на средства Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проекты № VI.51.1.2 (AAAA-A17-117011810035-6) и IX.127.1.5. (AAAA-A16-116121550056-9).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева Н. В. Эволюция природной среды Западного Забайкалья в позднем кайнозое (по данным фауны мелких млекопитающих). М.: ГЕОС, 2005. 142 с.
- Ербаева М. А. История антропогенной фауны зайцеобразных и грызунов Селенгинского среднегорья. М.: Наука, 1970. 132 с.
- Ербаева М. А. Пищухи кайнозоя (Таксономия, систематика, филогения). М.: Наука, 1988. 224 с.

- Жизнеспособность популяций (Природоохранные аспекты) / под ред. М. Сулея. М.: Мир, 1989. 224 с.
- Куликов А. И., Убугунов Л. Л., Мангатаев А. Ц. О глобальном изменении климата и его экосистемных следствиях // Аридные экосистемы. 2014. Т. 20, № 3 (60). С. 5–13.
- Павлов Д. С., Шагдарсурэн О., Камелин Р. В., Улзийхутаг Н. 35 лет работы Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ // Аридные экосистемы. 2004. Т. 10, № 24–25. С. 8–16.
- Потемкина Т. Г., Потемкин В. Л., Гусева Е. А. Озерно-речная система оз. Байкал – р. Селенга в условиях изменяющейся окружающей среды // Изв. Сиб. отд. Секц. наук о Земле РАН. 2016. № 2 (55). С. 103–115.
- Соколов В. Е., Иваницкая Е. Ю., Груздев В. В., Гептнер В. Г. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Зайцеобразные. М.: Наука, 1994. 272 с.
- Старков А. И. Экология даурской пищухи *Ochotona dauurica* Pallas, 1776 в Юго-Западном Забайкалье: дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2014. 212 с.
- Старков А. И., Борисова Н. Г., Галиева Г. Р. Даурская пищуха (*Ochotona dauurica* Pallas, 1776) – ключевой вид степных экосистем Юго-Западного Забайкалья // Тр. Третьей Всерос. конф. “Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии”. Улан-Удэ, 2016. С. 270–272.
- Хензыхенова Ф. И., Ендрихинский А. С., Дергаусова М. И. Геология и фауна местонахождения Хаярхьяка и Черноярово // Вопросы геологии кайнозоя Прибайкалья и Забайкалья. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 1991. С. 103–110.
- Aichi Biodiversity Targets, 2010. // www.cbd.int/sp
- Anderson R. P. Real vs. artefactual absences in species distributions: tests for *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae) in Venezuela // J. Biogeogr. 2003. Vol. 30. P. 591–605.
- Blois J. L., Williams J. W., Fitzpatrick M. C., Jackson S. T., Ferrier S. Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity // PNAS. 2013. Vol. 110, N 23. P. 9374–9379.
- Brown J. L., Bennett J. R., French C. M. SDMtoolbox 2.0: the next generation Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses // Peer J. 2017. Vol. 5. e4095.
- Elith J., Kearney M., Phillips S. The art of modelling range-shifting species // Methods in Ecol. Evol. 2010. Vol. 1. P. 330–342.
- Erbajeva M. A., Alexeeva N. V. Pliocene and Pleistocene biostratigraphic succession of Transbaikalia with emphasis on small mammals // Quaternary International. 2000. Vol. 68–71. P. 67–75.
- Erbajeva M. A., Alexeeva N. V., Kisloschaeva T. V. *Ochotona dauurica* Pallas, 1776: Modern and Past Distribution Area in Mongolia and the Transbaikalian Region // Erforschung Biologischer Ressourcen der Mongolei. 2012. Vol. 12. P. 39–45.
- Fuentes-Hurtado M., Hof A. R., Jansson R. Paleodistribution modeling suggests glacial refugia in Scandinavia and out-of-Tibet range expansion of the Arctic fox // Ecol. Evol. 2016. Vol. 6, N 1. P. 170–180.
- Gent P. R., Danabasoglu G., Donner L. J., Holland M. M., Hunke E. C., Jayne S. R., Lawrence D. M., Neale R. B., Rasch P. J., Vertenstein M., Worley P. H., Yang Z.-L., Zhang M. The community climate system model version 4 // J. Clim. 2011. Vol. 24, N 19. P. 4973–4991.
- GISS Surface Temperature Analysis (GISTEMP) / NASA Goddard Institute for Space Studies / 2018. Dataset accessed 09-06-2018 at <https://data.giss.nasa.gov/gistemp>
- Hijmans R., Cameron S., Parra J., Jones P. G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // J. Climatol. 2005. Vol. 25. P. 1965–1978.
- Johnston A. N., Bruggeman J. E., Beers A. T., Beever E. A., Christophersen R. G., Ransom J. I. Ecological consequences of anomalies in atmospheric moisture and snowpack // Ecology. 2019. Vol. 100, N 4. e02638
- Khenzykhenova F. I. Late Pleistocene small mammals from the Baikal region (Russia) // Acta Zool. Cracov. 1996. Vol. 39, N 1. P. 229–234.
- Laland K., Matthews B., Feldman M. W. An introduction to niche construction theory // Evol. Ecol. 2016. Vol. 30. P. 191–202.
- MacArthur R. A., Wang L. C. H. Behavioral thermoregulation in the pika *Ochotona princeps*: a field study using radiotelemetry // Can. J. Zool. 1973. Vol. 52. P. 353–358.
- McLean B. S., Nyamsuren B., Tchabovsky A., Cook J. A. Impacts of late Quaternary environmental change on the long-tailed ground squirrel (*Urocitellus undulatus*) in Mongolia // Zool. Res. 2018. Vol. 39, N 3. P. 1–9.
- Merow C., Silander Jr J. A. A comparison of Maxlike and Maxent for modeling species distributions // Methods in Ecol. Evol. 2014. Vol. 5. P. 215–225.
- Merow C., Smith M. J., Silander J. A. Jr. A practical guide to Maxent for modeling species’ distributions: what it does, and why inputs and settings matter // Ecography. 2013. Vol. 36. P. 1058–1069.
- Morales N. S., Fernández I. C., Baca-González V. Maxent’s parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? A systematic review // Peer J. 2017. Vol. 5. e3093.
- Nikol’skii A. A., Duha J., Sukhbat E. Joint settlement of daurian (*Ochotona dauurica* Pallas, 1776) and mongolian (*Ochotona pallasii* Gray, 1867) pikas: acoustical diagnostics // Biologia (Bratislava). 1989. Vol. 44. P. 585–592.
- Oliver T. N., Smithers R. J., Bailey S., Walmsley C. A., Watts K. A decision framework for considering climate change adaptation in biodiversity conservation planning // J. Appl. Ecol. 2012. Vol. 49. P. 1247–1255.
- Pei W. The Upper Cave Fauna of Choukoutien // Paleontologia Sinica. New Ser. C. 1940. N 10. P. 61.
- Phillips S. J., Dudik M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // Ecography. 2008. Vol. 31. P. 161–175.
- Phillips S. J., Anderson R. P., Dudik M., Schapire R. E., Blair M. E. Opening the black box: an open-source release of Maxent // Ecography. 2017. Vol. 40. P. 887–893.
- Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // Ecol. Modelling. 2006. Vol. 190, N 3–4. P. 231–259.
- Phillips S. J., Dudik M., Schapire R. E. Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1) // [Internet] 2019. Available from url: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/Maxent/ Accessed on 2019-8-23.

- Ponder W. F., Carter G. A., Flemons P., Chapman R. R. Evaluation of Museum Collection Data for Use in Biodiversity Assessment // *Conservat. Biol.* 2001. Vol. 15, N 3. P. 648–657.
- Population Viability Analysis / eds. S. R. Beissenger, D. R. McCullough. Chicago: The University of Chicago Press, 2002. 593 p.
- Sahneh S. K., Nouri Z., Shabani A. A., Ahmadi M., Dargahi M. D. Bioclimatic Niche Model to predict Afghan Pika (*Ochotona rufescens*) distribution range in Iran // *Biological Forum – An International Journal.* 2014. Vol. 6, N 2. P. 98–109.
- Shchetnikov A. A., Bezrukova E. V., Kazansky A. Yu., Matasova G. G., Ivanova V. V., Danukalova G. A., Filinov I. A., Khenzykhenova F. I., Osipova E. M., Berdnikova N. E., Berdnikov I. M., Rogovskoi E. O., Lipnina E. A., Vorobyeva G. A. Upper Paleolithic site Tuyana – A multi-proxy record of sedimentation and environmental history during the Late Pleistocene and Holocene in the Tunka rift valley, Baikal region // *Quaternary International.* 2019. Vol. 534. P. 138–157.
- Smith A. T. The distribution and dispersal of pikas: influences of behavior and climate // *Ecology.* 1974. Vol. 55. P. 1368–1376.
- Smith A. T., Johnston C. H., Alves P., Hackländer K. Lagomorphs: Pikas, rabbits, and hares of the world. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2018. 265 p.
- Støa B., Halvorsen R., Mazzoni S., Gusarov V. I. Sampling bias in presence-only data used for species distribution modelling: theory and methods for detecting sample bias and its effects on models // *Sommerfeltia.* 2018. Vol. 38. P. 1–53.
- Urban M. C., Zarnetske P. L., Skelly D. Searching for biotic multipliers of climate change // *Integr. Comp. Biol.* 2017. Vol. 57. P. 134–147.
- van Vuuren D. P., Edmonds J., Kainuma M., Riahi K., Thomson A., Hibbard K., Hurtt G. C., Kram T., Krey V., Lamarque J.-F., Masui T., Meinshausen M., Nakicenovic N., Smith S. J., Rose S. K. The representative concentration pathways: an overview // *Climatic Change.* 2011. Vol. 109. N 5.
- Vaughan P., Ormerod S. J. The continuing challenges of testing species distribution // *J. Appl. Ecol.* 2005. Vol. 42, N 4. P. 720–730.
- Warren D. L., Glor R. E., Turelli M. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models // *Ecography.* 2010. Vol. 33. P. 607–611.
- Watanabe S., Hajima T., Sudo K., Nagashima T., Takemura T., Okajima H., Nozawa T., Kawase H., Abe M., Yokohata T., Ise T., Sato H., Kato E., Takata K., Emori S., Kawamiya M. MIROC-ESM 2010: model description and basic results of CMIP5–20c3m experiments // *Geoscient. Model Develop.* 2011. Vol. 4. P. 845–872.
- Weiner J., Górecki A. Standard metabolic rate and thermoregulation in five species of Mongolian small mammals // *J. Comp. Physiol.* 1981. Vol. 145. P. 127–132.
- Wenger S. J., Olden J. D. Assessing transferability of ecological models: an underappreciated aspect of statistical validation // *Methods in Ecol. Evolut.* 2012. Vol. 3. P. 260–267.
- Willeit M., Ganopolski A., Calov R., Brovkin V. Mid-Pleistocene transition in glacial cycles explained by declining CO₂ and regolith removal // *Sci. Adv.* 2019. Vol. 5. eaav7337.
- Wu Y.-N., Ma Y.-J., Liu W.-L., Zhang W.-Z. Modeling the Spatial Distribution of Plateau Pika (*Ochotona curzoniae*) in the Qinghai Lake Basin, China // *Animals.* 2019. N 9. 843.
- Yackulic Ch. B., Chandler R., Zipkin E. F., Royle J. A., Nichols J. D., Campbell Grant E. H., Veran S. Presence-only modelling using MAXENT: when can we trust the inferences? // *Methods in Ecol. Evolut.* 2013. Vol. 4. P. 236–243.
- Zarnetske Ph. L., Skelly D. K., Urban M. C. Biotic Multipliers of Climate Change // *Science.* 2012. Vol. 336. P. 1516–1518.
- Zech W., Andreeva D., Zech M., Bliedtner M., Glaser B., Hambach U., Erbajeva M., Zech R. The Tologoi Record: a terrestrial key profile for the reconstruction of Quaternary environmental changes in semiarid Southern Siberia // *The 3rd Asian Association for Quaternary Research (ASQUA) Conference: Abstract Book.* Lotte City, Republic of Korea. 2017. P. 13.

Spatial evaluation of climatic niche in Daurian Pika

N. G. BORISOVA¹, A. I. STARKOV¹, A. V. LIZUNOVA¹, S. V. POPOV¹, M. A. ERBAJEVA²

¹*Institute of General and Experimental Biology of SB RAS
670047, Ulan-Ude, Sakhjanova str., 6
E-mail: nboris@list.ru*

²*Geological Institute of SB RAS
670047, Ulan-Ude, Sakhjanova str., 6*

Accurate predictions of species' range shifts in response to ongoing climate change is, in our opinion, a key starting point in an assessment of a species vulnerability to climate change. In this study, we used Maxent 3.4.1 to construct a Daurian pika climatic niche distribution model using 273 species presence points throughout its whole distribution range, together with 19 bioclimatic layers, and examined the pika vulnerability to the effects of global climate change under two emission scenarios RCP 2.6 and RCP 8.5. It was found that the models chosen using statistical selection criteria (AUC and AIC) displayed reduced transferability to new territories, which can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity. To obtain more transferable model we used cross-validation in which data were assigned non-randomly to 3 groups that were spatially distinct. The constructed model was validated using two completely independent field-collected datasets. (1) Of the three unexplored previously areas with optimal climatic conditions, only one was inhabited by the pika. Other areas were revealed to have edaphic factors unsuitable for pika living. (2) Comparison of range projections for time periods of 140–120 Ka, 21 Ka and 6 Ka with pika fossil locations in the corresponding periods showed good fitting. The climatic niche range changes in the year 2070 do not look critical for *Ochotona dauurica* due to the significant overlap between current and predicted ranges. However, the internal structure of species' range is predicted to change significantly, especially pronounced in the RCP 8.5 scenario, when the largest deviation from the current distribution is expected along with an increase in fragmentation within the predicted range.

Key words: *Ochotona dauurica*, climatic niche, Maxent, validation, future and past projections.