

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ НИШ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ПРИМЕРЕ *MYODES GLAREOLUS* В МОЗАИЧНЫХ ЮЖНО-ТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ

© 2023 г. С. Г. Михалап*, @, А. В. Истомина**, ***

* Псковский филиал ФГБНУ «ВНИРО», ул. М. Горького, 13, Псков, 180007 Россия

** Псковский государственный университет, пл. Ленина, 2, Псков, 180000 Россия

*** Центрально-Лесной государственный заповедник, пос. Заповедный,
Нелидовский район, Тверская область, 172521 Россия

@E-mail: smihalap@mail.ru

Поступила в редакцию 13.10.2023 г.

После доработки 14.10.2023 г.

Принята к публикации 16.10.2023 г.

На основании многолетних (2010–2014 гг.) исследований, выполненных в лесных экосистемах Центрально-Лесного биосферного заповедника, при помощи факторного анализа (ENFA) построены две модели пространственной ниши рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber, 1780). Модели с достаточным уровнем качества характеризуют особенности ниши вида. Результаты моделирования позволяют на разных уровнях (масштабах) организации пространства описать структуру оптимального местообитания для рыжей полевки в мозаичных южно-таежных лесах.

Ключевые слова: рыжая полевка, пространственная ниша, факторный анализ, ENFA, Центрально-Лесной заповедник, моделирование

DOI: 10.31857/S1026347023600875, **EDN:** GPOJIO

Понятие экологической ниши активно обсуждается с начала 20 века. На новый уровень осмысления его вывел Джордж Эвелин Хатчинсон еще в 1957 году. Общеизвестно, что ниша Хатчинсона — это “n-мерный гиперобъем”, где измерениями являются различные условия среды и ресурсы, которые определяют требования индивида или вида для осуществления своего образа жизни. “Гиперобъем”, таким образом, определяет многомерное пространство ресурсов, доступных организмам. Несомненным преимуществом подхода Хатчинсона является возможность более детального математического описания параметров экологической ниши, что открывает широкие возможности для их моделирования. При моделировании экологической ниши в этом “гиперобъеме” все виды, кроме тех, которые рассматриваются, также считаются частью системы координат (Шитиков и др., 2021). Вместе с тем, необходимо отметить, что получение данных для построения экологической ниши Хатчинсона — сложный процесс, который едва ли достижим в природных условиях в полной мере (Миркин, 2012).

В последние годы, в связи с совершенствованием технологий дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ), методов сбора, хранения, передачи, анализа эколого-географических данных и разра-

боткой алгоритмов их визуализации, бурное развитие получил целый ряд направлений экологического моделирования пространственного распределения видов (Шитиков и др., 2021). Моделирование экологических ниш (Ecological Niche Modeling, ENM) и пригодности местообитаний (Habitat Suitability Modeling, HSM) являются важнейшими инструментальными возможностями для поиска взаимосвязей организмов со средой их обитания и позволяют уточнять особенности их распределения практически в любом пространственном масштабе (Guisan, Zimmerman, 2000; Guisan, Thuiller, 2005; Шитиков и др., 2021 и др.).

Моделирование экологических ниш и ареалов может быть эффективным инструментом проведения современных исследований, который позволяет существенно расширить биологические представления об экологии видов и перевести их на строгую количественную и верифицируемую основу. В том числе появляется возможность оценивать скорость распространения инвазивных видов (Di Cola *et al.*, 2017); рассматривать динамику биопродуктивности; исследовать механизмы сосуществования животных; выявлять специфические пространственные закономерности организации метапопуляций и сообществ в рамках крупномасштабных экосистем (Шитиков и др., 2021);

понимать особенности формирования иерархической структуры популяций, осуществлять выделение статистически значимых изолированных зон, на границе которых происходит сукцессионная смена видового состава и т.д.

Необходимость внедрения методов моделирования в экологические исследования объясняется также невозможностью полного учета в природных условиях, как числа особей исследуемых видов, так и совокупности всех переменных среды (Guisan, Zimmermann, 2000; Пузаченко, 2004; Austin *et al.*, 2006; Peterson, Soberón, 2012; Огурцов, 2020). Помимо этого, с помощью процедур моделирования можно выявлять некоторые скрытые особенности организации и функционирования популяций и сообществ организмов, которые невозможно изучить при помощи сугубо натурных исследований или это изучение потребует значительных временных и организационных затрат (Пузаченко, Кузнецов, 2003; Шитиков и др., 2021).

В исследованиях, направленных на оценку конфигурации экологической ниши организма, целесообразно выбирать такие виды, которые тесно связаны с разнообразными элементами экосистемы и активно вовлечены в биогеохимические процессы. В данном контексте, многовидовые группы мелких млекопитающих представляют собой весьма перспективные объекты. Они характеризуются достаточно высокой численностью в природе, тесными связями с окружающей средой, ограниченными масштабами мобильности и различными адаптациями, которые позволяют им эффективно приспосабливаться к изменяющимся условиям окружающей среды (Истомин, 2007, 2008, 2014; Истомин, Михалап, 2012 и др.). Один из значимых плюсов использования представителей микромаммалия заключается в возможности проведения всесторонних исследований на разных уровнях организации биологических систем. Это делает их почти идеальными объектами для экологических исследований (Ивантер, 2008; Истомин, 2008 и др.). С учетом указанных преимуществ, данная группа используется для биоиндикации состояния экосистем Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (Истомин, 2007, 2008, 2014 и др.). В том числе предпринимались попытки с использованием данных ДЗЗ оценить пригодность местообитаний, описать экологические ниши и построить картографические модели для некоторых ценозообразующих видов (Истомин, Михалап, 2019; Istomin, Mikhalap, 2019; Огурцов, Михалап, 2021). Данная работа является логическим продолжением по апробации методов моделирования экологических ниш и выяснению особенностей пространственного распределения видов в условиях мозаичных южно-таежных лесов заповедной территории. В качестве модельного объекта привлечена рыжая полевка (*Myodes glareolus* Schreber, 1780), населяющая все

лесные экосистемы Центрально-Лесного заповедника. В отличие от работ, выполненных ранее, для анализа использованы переменные, полученные путем прямого геоботанического и микроклиматического описания учетных площадок, на которых производились отловы вида, чтобы внести определенную детализацию в описание его экологической ниши. А основной акцент сделан на выяснение предпочтений в условиях оптимальной для вида среды, что практически не удается определить с использованием традиционных методов сбора и анализа полевого материала.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Центрально-Лесной заповедник располагается в центре Главного водораздела Русской равнины (Тверская область, Россия). Территория заповедника представляет собой слабовсхолмленную моренную равнину Валдайского оледенения с высотами 230–310 м над уровнем моря. Регион относится к подзоне южной тайги. Почвенный покров характеризуется высокой мозаичностью и сложностью пространственной структуры (Пузаченко и др., 2016). Растительный покров в основном представлен ельниками южно-таежного типа и их производными. На слабо расчлененных водоразделах распространены бореальные еловые леса. Хорошо дренированные склоны водоразделов заняты неморальными ельниками. На слабодренированных склонах распространены ельники переходных типов (рис. 1).

В июле – августе 2010–2014 гг. особенности пространственного размещения мелких млекопитающих в мозаичных лесных экосистемах изучали с использованием протяженной “градиентной” ловушко-линии (Истомин, Михалап, 2011, 2012), которая была привязана к трансекте, организованной сотрудниками лаборатории биогеоценологии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. Трансекта длиной 2280 м пересекала различные типы экосистем, в первую очередь, ельники разного генезиса. Трансекта размечена 114 визированными точками в системе координат WGS 84 (UTM Zone 36 North). Расстояние между соседними точками составляет 20 метров. Точки имеют подробные геоботанические описания на площадях 20 × 20 и 5 × 5 м. Описания включают 275 переменных фитоценотической среды, показателей микрорельефа и микроклимата.

В каждой точке с использованием ловушек Геро в течение 2–4 суток облавливалась круговая площадка с радиусом 5 м. При этом центральная ловушка устанавливалась в визированной точке, а четыре другие располагались крестообразно на расстоянии 5 м от нее. Всего за пять полевых сезонов было отработано 10488 ловушко-суток и отловлено 2096 экземпляров мелких млекопитающих, принадлежащих к 13 видам, из них 1520 –

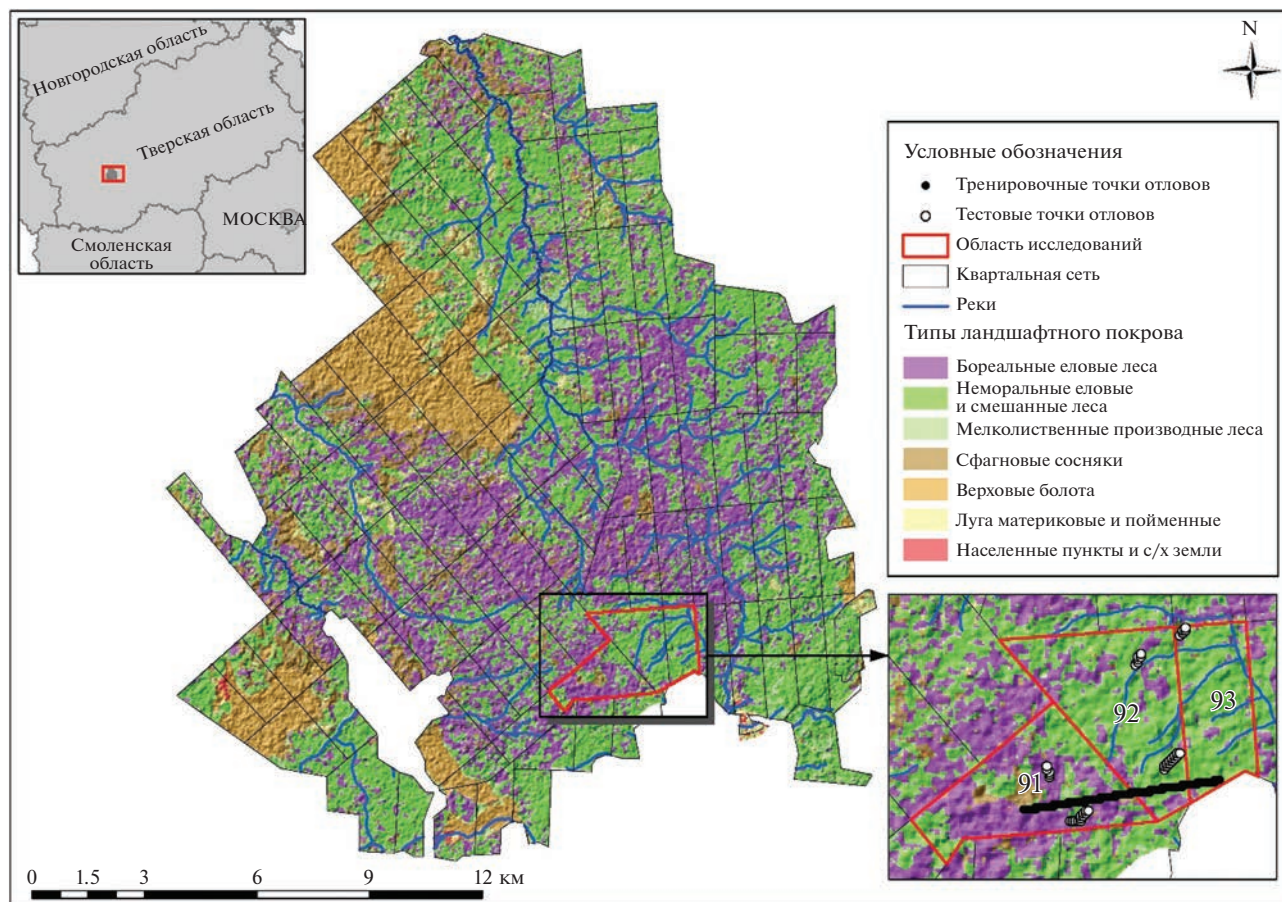


Рис. 1. Основные типы ландшафтного покрова Центрально-Лесного биосферного заповедника.

рыжие полевки, которые являются на этой территории доминирующим видом во всех типах лесных местообитаний.

В ходе проведенного анализа были построены две ENFA-модели.

1. Общая генерализованная модель (**GFMG**) для описания особенностей ниши рыжей полевки, включающая характеристики ярусной структуры древесной растительности, особенности травяно-кустарничкового яруса, рельефа и микроклиматические характеристики среды, выявленные на трансекте.

2. Модель, основанная на микромозаике местообитаний (**MMG**), при построении которой были исключены переменные, описывающие ярусную структуру древесной растительности, а также характеристики, являющиеся индикаторами неоптимальных для вида местообитаний (бореальные ельники, заболоченные сосняки). В модели **MMG** были включены показатели травяно-кустарничкового яруса, состав и структура валежа, а также основные характеристики микроклимата на исследуемых площадках (температура, влажность воздуха, влажность почвы и т.д.).

Анализ, обработку и визуализацию статистических данных осуществляли в программном пакете R 4.0.5 при помощи оболочки RStudio 2023.03.0.

Для определения оптимального числа переменных, необходимых для описания положения рыжей полевки в экологическом пространстве использовали VIF-тест (Variance Inflation Factor) или тест на мультиколлинеарность (Galparsoro *et al.*, 2009; Dormann *et al.*, 2013). Данный метод анализа помогает определить, насколько сильно факторы (переменные) в модели коррелируют между собой. В контексте анализа ENFA (Ecological Niche Factor Analysis), это может быть полезным для оценки того, как экологические факторы влияют на распределение видов и какие из них могут быть скоррелированы. Всего в конечном варианте анализа использованы 32 переменные среды для модели **GFMG**, и 38 переменных для модели **MMG**, которые имеют наименьшую связь друг с другом и их условно можно считать взаимно независимыми.

Поскольку анализ ENFA является одним из методов редукции данных, на выходе мы получаем оси (шкалы), которые создают для описания

Таблица 1. Результаты моделирования экологических ниш в ENFA для *M. glareolus* ($p < 0.05$)

Модель	Число осей	Процент объясняемой информации	Индекс маргинальности	Индекс толерантности
GFMG	2	75.2	1.03	0.86
MMG	2	41.6	0.80	0.94

новую систему координат. ENFA различает два вида информации, измеряемой в системе “ниша-среда”: маргинальность и специализация. Маргинальность — это мера различия между распределениями пространственных ресурсов, которые вид использует (в нашем случае — площадки, на которых обнаружена рыжая полевка), и всем перечнем доступных пространственных ресурсов (всех исследованных площадок вне зависимости от того, была там встречена рыжая полевка или нет). Маргинальность измеряет, насколько ниша вида отклоняется в экологическом пространстве от средних доступных условий, а также определяет величину и направление этого отклонения. Если индекс маргинальности больше 1, это указывает на то, что ниша вида сильно отличается от средних условий доступной среды, и его оптимум находится в пограничном (маргинальном) состоянии по сравнению со средними условиями доступного пространства (Hirzel *et al.*, 2002; Огурцов, Михалап, 2021).

Специализация — это мера ширины ниши относительно распределения доступных пространственных ресурсов. Этот параметр может колебаться от 1 до бесконечности, и его интерпретация может быть довольно сложна. В связи с этим более удобным может выступать показатель толерантности (величина, обратная специализации, т.е. $1/S$, где S — величина специализации), который определяет, насколько вид выбирает определенные ресурсы относительно всех доступных. Этот показатель колеблется от 0 до 1, и чем он ближе к 1, тем менее специализирован вид в выборе ресурсов (в нашем случае пространственных ресурсов). Низкие значения толерантности указывают на то, что вид специализируется в выборе местообитаний, а высокие — на то, что вид является генералистом, т.е. обладает значительной устойчивостью к изменяющимся условиям среды (Calenge, Basille, 2008).

Для определения статистической значимости собственных значений моделей проводился тест Монте-Карло с использованием процедуры рандомизации с созданием 999 итераций (Caruso *et al.*, 2015). Такая же процедура тестирования была выполнена для оценки значимости индексов маргинальности и специализации (Fonderflick *et al.*, 2015; Zimaroeva *et al.*, 2015; Préau *et al.*, 2018). Для оценки качества моделей использовался непрерывный индекс Бойса, вычисленный с при-

менением метода скользящего окна с шириной $W = 0.1$ ($B_{\text{cont}(0.1)}$) (Hirzel *et al.*, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основные параметры полученных моделей GFMG и MMG представлены в табл. 1.

Модель GFMG

Для интерпретации значений осей маргинальности и специализации был проведен анализ с использованием коэффициента корреляции Спирмена (табл. 2). Ось маргинальности в наибольшей степени положительно коррелировала с сомкнутостью первого яруса древостоя и проективным покрытием подроста широколиственных пород, что свидетельствует о том, что среди всего доступного пространства вид предпочитает зрелые растительные ассоциации с полноценно развитыми первым ярусом древостоя с большим количеством подроста и деревьев третьего яруса из широколиственных пород. Высокие отрицательные корреляции со всеми мелколиственными производными, а также с подростом сосны указывают на избегание видом участков с сукцессионным восстановлением фитоценозов (ветровальных окон), а также заболоченных сосняков.

Первая ось специализации в наибольшей степени связана с ярусной структурой травянистой растительности. Ключевое значение имеет наличие на участках низкотравной растительности третьего травяного яруса, в то время как участки с выраженным первым травяным ярусом являются наименее предпочитаемыми. Вторая ось специализации указывает на связь рыжей полевки с проективным покрытием травянистой растительности третьего яруса.

При анализе результатов следует учитывать, что знак перед коэффициентом корреляции имеет значение только для оси маргинальности. Для осей специализации значение имеет только сила связи, а не ее направление.

Таким образом, модель GFMG четко иллюстрирует генерализованные предпочтения рыжей полевки на исследуемой территории, которые достаточно хорошо согласуются с результатами, полученными ранее традиционными методами исследований с вычислениями коэффициентов

Таблица 2. Коэффициенты корреляции Спирмена (R) для переменных окружающей среды по результатам ENFA для модели экологической ниши *M. glareolus* MMG ($p < 0.05$). Жирным шрифтом выделены коэффициенты со значением выше 0.4. ПП – проективное покрытие

Обозначение	Расшифровка обозначения	Маргинальность	1 ось специализации	2 ось специализации
H_20	Средняя высота древостоя	0.46	−0.18	−0.10
CH	Высота 3 яруса древостоя	0.46	−0.23	0.27
BD	Средний диаметр 2 яруса древостоя	0.30	−0.12	0.15
SOM_A	Сомкнутость 1 яруса	0.53	−0.18	−0.06
SOM_B	Сомкнутость 2 яруса	0.31	−0.10	0.01
SOM_C	Сомкнутость 3 яруса	0.48	−0.26	0.18
A_PICEA	Высота ели в 1 ярусе	0.45	−0.18	0.04
A_PINUS	Высота сосны в 1 ярусе	−0.23	0.15	−0.32
A_POPULU	Высота осины в 1 ярусе	0.28	−0.15	0.04
B_BETULA	Высота березы во 2 ярусе	−0.69	0.39	−0.32
B_PICEA	Высота ели во 2 ярусе	0.08	0.00	−0.12
B_SORBUS	Высота рябины во 2 ярусе	0.28	−0.17	0.07
C_ALNUS	Высота ольхи в 3 ярусе	0.14	−0.09	0.09
C_BETULA	Высота березы в 3 ярусе	−0.59	0.29	0.22
C_SORBUS	Высота рябины в 3 ярусе	0.56	−0.33	0.31
C_TILIA	Высота липы в 3 ярусе	0.51	−0.30	0.17
C_ULMUS	Высота вяза в 3 ярусе	0.39	−0.24	0.07
PP_PODL_	ПП подлеска	0.38	−0.13	−0.10
PP_ACER	ПП подлеска клена	0.73	−0.28	0.26
PP_BETUL	ПП подлеска березы	−0.68	0.24	−0.06
PP_LONIC	ПП жимолости	0.46	−0.22	0.17
PP_PINUS	ПП подлеска сосны	−0.49	−0.20	0.19
PP_RIBES	ПП смородины	0.30	−0.14	0.01
PP_RUBUS	ПП малины	0.61	−0.37	0.22
PP_SORBU	ПП подлеска рябины	0.55	−0.18	0.18
PP_TILIA	ПП подлеска липы	0.69	−0.31	0.21
A_HER	ПП 1 яруса травянистой растительности	−0.30	−0.44	0.11
B_HER	ПП 2 яруса травянистой растительности	0.35	−0.08	−0.18
C_HER	ПП 2 яруса травянистой растительности	0.63	0.40	0.46
CORYLUS	ПП орешника	0.51	−0.19	0.14
LONICERA	ПП жимолости	0.25	−0.09	0.01
RHAMNUS	ПП крушины	0.09	−0.05	0.08

верности биотопу (Истомин, 2008) и при построении ENFA-модели по данным ДЗЗ (Огурцов, Михалап, 2021).

Графическое представление размещения *M. glareolus* наглядно иллюстрирует особенности ниши вида (рис. 2). Биплоты проекции позволяют наглядно увидеть, какие экологические факторы важны для *M. glareolus*, и как они влияют на ее размещение в экологическом пространстве.

В GFMG-модели реализованная ниша *M. glareolus* находится внутри центральной части

экологического пространства и совпадает с границами доступного пространства, а центр проекции экологической ниши располагается близко к геометрическому центру проекции. Это может означать, что реализованная ниша *M. glareolus* располагается в пространстве, близком к оптимальным требованиям вида.

Из биплота проекции видно, что векторы, представляющие переменную PP Pinus (проективное покрытие сосны) и C_betula (доля березы третьего яруса), имеют наибольшую длину и

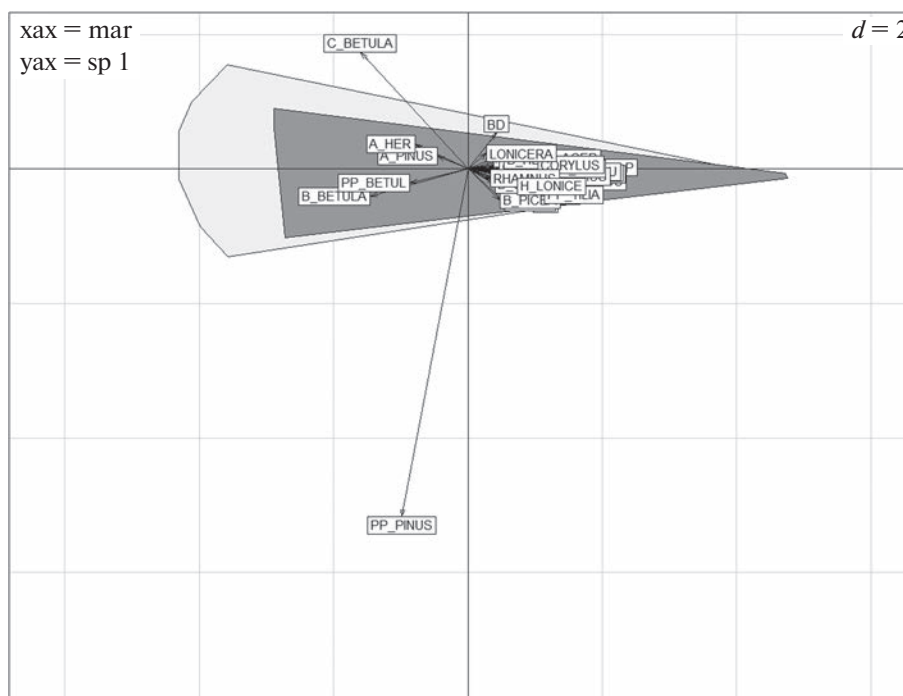


Рис. 2. Биплот проекции ниши *M. glareolus* в факториальном пространстве осей маргинальности (ось абсцисс) и первой оси специализации (ось ординат) GFMG-модели. Светло-серая область — доступное экологическое пространство; темно-серая — реализованная ниша. Остальные обозначения см. в табл. 2 и 3.

близки к вертикальной оси (оси специализации). В то же время наиболее близкие к оптимальным условиям обитания вида переменные сосредоточены у геометрического центра проекции ниши.

Выполненная оценка достоверности GFMG-модели с помощью непрерывного индекса Бойса показала, что она имеет хорошее качество (значение индекса 0.47).

Модель MMG

Для выяснения предпочтений рыжей полевки на уровне микроместообитаний в ее экологическом оптимуме в качестве переменных были выбраны микроклиматические характеристики учетных площадок, а также особенности травяно-кустарничкового-яруса и “показатели валежа”, который представлен на исследуемых участках стволами, пнями и ветвями разной степени деструкции.

Ярусная структура древесной растительности была исключена из анализа, поскольку она дает очевидные закономерности размещения вида, выявленные в предыдущих наших работах (Истомин, Михалап, 2012; Огурцов, Михалап, 2021) и в ходе создания GFMG-модели. Для моделирования в ENFA было оставлено 2 оси, которые объясняли в сумме 41.6% полученной информации (см. табл. 1). Индекс маргинальности составил 0.80, а толерантности — 0.94. Согласно проведенному тесту Монте-Карло, статистически значи-

мым ($p < 0.05$) оказался только индекс маргинальности.

Экологическая специализация такого эври-топного вида, как рыжая полевка, в наибольшей степени проявляется при добавлении в анализ детальных особенностей пространственной структуры фитоценозов, а именно особенности видового состава и структуры травяно-кустарничкового яруса и микроклиматические особенности.

Ось маргинальности в наибольшей степени коррелировала с проективным покрытием целого ряда видов травяно-кустарничкового яруса, приуроченных к увлажненным ельникам с плодородными почвами, на которых формируются фитоценозы с наибольшим видовым разнообразием и продуктивностью (табл. 3). Часть из этих видов являются пищевыми объектами для рыжей полевки, другие — индикаторными видами ассоциаций, оптимальных для ее обитания.

Первая ось специализации связана с проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса, выраженного через величину листового индекса растительности (Leaf Area Index, LAI), который представляет собой количественную меру покрытия поверхности земли растительностью.

Вторая ось специализации связана с высотой третьего яруса травянистой растительности.

Таким образом, MMG — модель отражает предпочтения рыжей полевки в ее экологическом

Таблица 3. Коэффициенты корреляции Спирмена (R) для переменных окружающей среды по результатам ENFA для модели экологической ниши *M. glareolus* MMG ($p < 0.05$). Жирным шрифтом выделены коэффициенты со значением выше 0.4. ПП – проективное покрытие

Обозначение	Расшифровка обозначения	Маргинальность	1 ось специализации	2 ось специализации
LAI_HERB	Листовой индекс травянистой растительности	-0.13	0.51	0.11
T_SOIL	Температура почвы на глубине 0.15 м	-0.06	-0.40	0.29
pH_708	pH почвы	0.24	-0.22	0.20
TDR_708	Влажность почвы	-0.51	-0.12	0.19
VIVAL	ПП вывала	-0.10	0.38	-0.11
V_D_ACER	ПП вывала клена	0.29	-0.05	0.03
V_D_BETU	ПП вывала березы	-0.09	0.17	-0.07
V_D_POPU	ПП вывала осины	0.14	-0.07	-0.07
V_D_TILI	ПП вывала липы	0.34	0.00	0.03
V_D_NA	ПП неопределенного вывала	0.14	-0.05	-0.06
PP_HER_2	ПП второго травяного яруса	0.24	0.00	0.27
AEGOPOD	ПП сныти	0.55	-0.08	0.01
ANGELICA	ПП дудника	0.47	-0.05	0.06
CAREX	ПП видов рода Carex	-0.65	0.19	-0.03
CIRCAEA	ПП видов рода Circaea	0.44	-0.06	0.11
CREPIS	ПП скерды кровельной	0.25	0.064	0.029
EPILO_RO	ПП иван-чая узколистного	0.036	0.013	0.024
EQUISET	ПП хвоща лесного	0.66	-0.10	0.02
FESTUCA	ПП овсяницы	0.46	-0.12	0.13
FRAGARIA	ПП земляники	0.20	-0.03	0.01
GALIUM	ПП видов рода Galium	0.17	-0.01	0.04
GYMNDRYO	ПП голокучника обыкновенного	0.62	-0.10	0.09
IMPATIE	ПП недотроги	0.27	0.02	0.12
LINNAEA	ПП линей северной	0.08	-0.08	0.02
LYCOPOD	ПП растений рода плаун	0.14	-0.03	-0.02
MILIUM	ПП бора развесистого	0.41	-0.12	0.05
PARIS	ПП вороньего глаза четырехлистного	0.49	-0.12	0.02
RHEGOPCO	ПП буковника обыкновенного	0.69	-0.11	0.19
POLYGONA	ПП купены	0.32	-0.04	0.09
RUBUS_S	ПП костяники	0.54	-0.16	0.09
STACHY_S	ПП чистеца болотного	0.08	0.00	0.02
STELL_LO	ПП звездчатки длиннолистной	0.43	-0.12	0.12
STELL_NE	ПП звездчатки дубравной	0.58	-0.08	0.15
VACC_UL	ПП голубики	-0.27	-0.19	0.28
A_HER	ПП первого яруса травянистой растительности	-0.34	-0.20	0.03
A_H_HER	Высота первого яруса травянистой растительности	0.21	-0.17	0.19
B_H_HER	Высота второго яруса травянистой растительности	0.13	0.01	-0.01
C_H_HER	Высота третьего яруса травянистой растительности	0.33	0.00	0.79

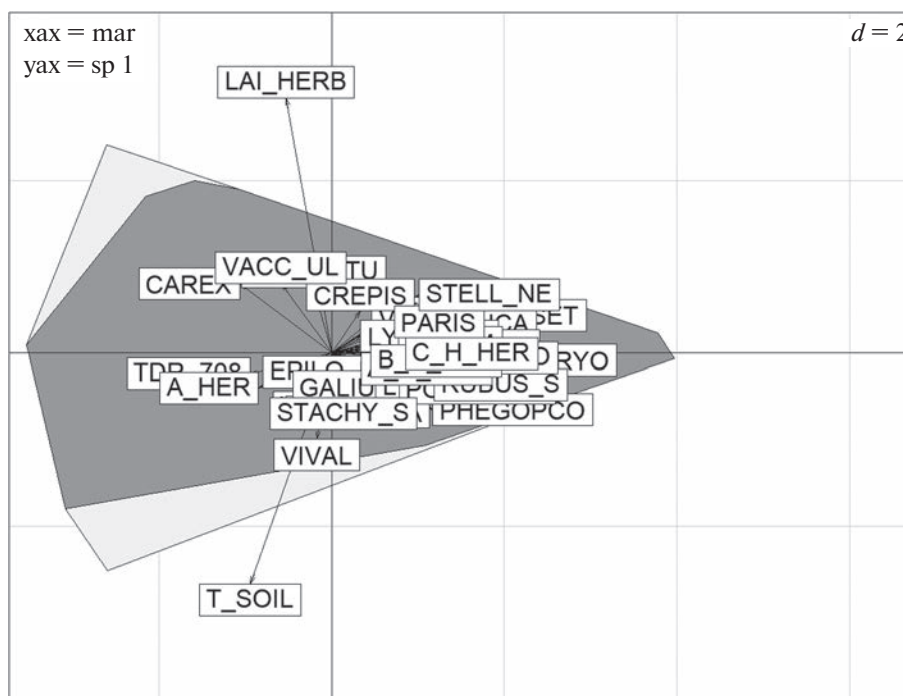


Рис. 3. Биплот проекции ниши *M. glareolus* в факториальном пространстве осей маргинальности (ось абсцисс) и первой оси специализации (ось ординат) MMG-модели. Светло-серая область — доступное экологическое пространство; темно-серая — реализованная ниша. Остальные обозначения см. в табл. 2 и 3.

оптимуме. Об этом свидетельствует высокий коэффициент толерантности. Однако даже в этих оптимальных условиях у рыжей полевки существуют определенные требования к среде обитания.

В биплоте MMG — модели (рис. 3) темно-серая область занимает почти все доступное для обитания вида пространство, что свидетельствует о том, что при данных сочетаниях переменных использование пространства наиболее эффективно и границы реализованной ниши и доступного пространства практически совпадают. Ключевыми переменными среды, влияющими на размещение вида, являются индекс листовой мозаики травянистой растительности (LAI) и температура поверхностного слоя почвы.

В целом, MMG-модель характеризуется вполне удовлетворительным качеством (значение непрерывного индекса Бойса 0.34).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты моделирования пространственной ниши рыжей полевки подтверждают, что вид достаточно устойчив к изменениям среды и способен обитать в любых условиях лесных экосистем данной территории. На это указывает высокое значение индекса толерантности, близкое к своему наибольшему пределу. Однако, несмотря на известную эвритопность и доминирование во всех лесных экосистемах исследуемой террито-

рии, вид имеет некоторые особенности пространственной специализации, что проявляется даже в оптимальных типах местообитаний. Это стало возможным выяснить только с использованием более детализированной информации о среде обитания. Индекс маргинальности как для GFMG-, так и для MMG-моделей имеет более высокое значение по сравнению с индексом, полученным при ранее использованных переменных ДЗЗ. Это свидетельствует о том, что условия среды, которые предпочитает рыжая полевка, отличаются от средних доступных условий сильнее, чем при использовании в анализе более генерализованных переменных.

Результаты выполненного моделирования позволяют на разных уровнях (масштабах) организации пространства описать структуру оптимального местообитания для рыжей полевки.

В более общем случае (GFMG-модель) идеальным местообитанием будет участок с развитым древостоем первого яруса, состоящим из ели и широколиственных пород деревьев, а также хорошо представленным третьим ярусом и подростом, состоящим преимущественно из липы, клена, жимолости и орешника. Важной характеристикой является развитие нижнего яруса травянистой растительности.

По результатам моделирования, включающего только показатели микромозаики травяно-кустар-

ничкового яруса и микроклиматических характеристик (ММГ-модель), оптимальным местообитанием для рыжей полевки служат увлажненные затененные участки с хорошо представленным многовидовым сообществом травянистых растений с высоким проективным покрытием в липново-ясенниковых ельниках с пятнами ильмово-пролесниковых ассоциаций. Достаточно важным итогом данной модели является обнаружение видов растений, с которыми не связаны трофические предпочтения рыжей полевки, но которые, по-видимому, могут быть индикаторами ассоциаций, оптимальных для ее обитания.

Таким образом, результаты разномасштабного по использованным переменным моделирования не противоречат, а дополняют друг друга. Некоторое снижение предсказательной способности ММГ-модели объясняется, прежде всего, высокой степенью эвритопности рыжей полевки.

Более детализированная структура ниши вида в условиях обитания, близких к экологическому оптимуму, может быть выявлена путем привлечения для моделирования переменных, отражающих особенности внутривидовой организации вида (Истомин, Михалап, 2021) и переменных, являющихся ресурсно-необходимыми для его существования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ивантер Э.В. К популяционной организации политического вида (на примере рыжей полевки — *Clethrionomys glareolus* Shreb) // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер.: Естественные и технические науки. 2008. № 1. С. 39–60.
- Истомин А.В. Климатические флуктуации и популяционная динамика ценозообразующих видов в эталонных лесных экосистемах Главного Русского водораздела // Вестник Псковского государственного педагогического университета. Серия естественные и физико-математические науки. Выпуск 2. Псков, 2007. С. 45–61.
- Истомин А.В. Мелкие млекопитающие в региональном экологическом мониторинге (на примере Каспийско-Балтийского водораздела). Псков, 2008. 278 с.
- Истомин А.В. Мелкие млекопитающие в биомониторинге лесных экосистем: комплексный подход // Вестник Тверского государственного университета. Серия “Биология и экология”. 2014. № 4. С. 95–113.
- Истомин А.В., Михалап С.Г. Градиентный подход и ГИС-анализ при изучении пространственной динамики популяций и сообществ организмов // Вестник Псковского государственного университета. Серия “Естественные и физико-математические науки”. № 1. Псков: Изд-во ПсковГУ, 2012. С. 49–55.
- Истомин А.В., Михалап С.Г. Использование “градиентных” ловушко-линий при изучении мелких млекопитающих в природных условиях // Материалы международной конференции. Актуальные проблемы охраны природы. Чебоксары. 2011. С. 6–7.
- Истомин А.В., Михалап С.Г. Картографическая модель пригодности местообитаний для красной полевки на территории Центрально-Лесного биосферного заповедника // Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии, Ростов-на-Дону, 17–19 апреля 2019 года. Ростов-на-Дону: Общество с ограниченной ответственностью Товарищество научных изданий КМК, 2019. С. 97–100.
- Истомин А.В., Михалап С.Г. Анализ пространственной внутривидовой организации мелких млекопитающих с использованием градиентного подхода и многомерного шкалирования // Принципы экологии. 2021. № 3. С. 42–53. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2021.11822>
- Миркин Б.М. Современное состояние основных концепций науки о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова. Уфа: Гилем, 2012. 488 с.
- Огурцов С.С. Моделирование экологической ниши и пригодности местообитаний бурого медведя (*Ursus arctos*) в подзоне южной тайги с помощью метода факторного анализа GNESFA // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2020. Т. 5 (3). С. 86–113.
- Огурцов С.С., Михалап С.Г. Моделирование экологических ниш и пригодности местообитаний двух видов лесных полевок в условиях южной тайги // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2021. V. 6 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-1-4>
- Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях: учеб. пособие для студ. вузов, обучающихся по географии и экологич. специальностям. М.: Academia, 2004. 408 с.
- Пузаченко Ю.Г., Кузнецов Г.В. Экологическая дифференциация грызунов сезонновлажных лесов Южного Вьетнама // Зоол. журн. Т. 77. Вып. 1. 1998. С. 117–132.
- Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Козлов Д.Н., Кораблев Н.П., Федяева М.В., Пузаченко М.Ю., Сиунова Е.В. Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник. Тверь. 2016. Печатня. 82 с.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Экологические ниши, их современная интерпретация и перспективы моделирования. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 30 (4). 2021. С. 80–88.
- Шитиков В.К. Экологические ниши, их современная интерпретация и перспективы моделирования / В.К. Шитиков, Г.С. Розенберг, Т.Д. Зинченко // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2021. Т. 30. № 4. С. 80–88. EDN LZFJBP. <https://doi.org/10.24412/2073-1035-2021-10427>
- Austin M., Belbin L., Meyers J., Doherty M., Luoto M. Evaluation of statistical models used for predicting plant species distributions: role of artificial data and theory. Ecological Modelling. 2006. V. 199. P. 197–216.
- Calenge C. Exploratory analysis of the habitat selection by the wildlife in R: the ‘adehabitatHS’ package. Saint Benoist, 2011. 60 p.

- Calenge C., Basille M. A general framework for the statistical exploration of the ecological niche // J. Theoretical Biology. 2008. V. 252. P. 674–685.
- Caruso N., Guerisoli M., Luengos Vidal E.M. et al. Modeling the ecological niche of an endangered population of Puma concolor: First application of the GNESFA method to an elusive carnivore // Ecological Modelling. 2015. V. 297. P. 11–19.
- Di Cola V., Broennimann O., Petitpierre B., Breiner F.T., D'Amen M., Randin C., Engler R., Pottier J., Pio D., Dubuis A., Pellissier R.G., Mateo R.G., Hordijk W., Salamin N., Guisan A. Ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions // Ecography. 2017. V. 40. P. 1–14.
- Dormann C.F., Elith J., Bacher S. et al. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. Ecography. 2013. V. 36(1). P. 27–46.
- Fonderflick J., Azam C., Brochier C. et al. Testing the relevance of using spatial modeling to predict foraging habitat suitability around bat maternity: a case study in Mediterranean landscape // Biological Conservation. 2015. V. 192. P. 120–129.
- Galparsoro I., Borja Á., Bald J. et al. Predicting suitable habitat for the European lobster (*Homarus gammarus*) on the Basque continental shelf (Bay of Biscay), using Ecological-Niche Factor Analysis. Ecological Modelling. 2009. 220. P. 556–567.
- Guisan A., Thuiller W. Predicting Species Distribution: Offering More than Simple Habitat Models // Ecology Letters. 2005. V. 8. P. 993–1009.
- Guisan A., Zimmermann N.E. Predictive habitat distribution models in ecology // Ecological Modelling. 2000. V. 135. P. 147–186.
- Hirzel A.H., Hausser J., Chessel D., Perrin N. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? Ecology. 2002. V. 83(7). P. 2027–2036.
- Hirzel A. H., Le Lay G., Helfer V. et al. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences // Ecological Modelling. 2006. V. 199. P. 142–152.
- Hutchinson G.E. “Concluding remarks”. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. V. 22 (2). P. 415–427.
- Istomin A.V., Mikhalap S.G. Simulation of spatial distribution of rare species in protected natural areas (on the example of the Central Forest Reserve, Russia) // Vide. Tehnologija. Resursi – Environment, Technology, Resources : Proceedings of the 12th International Scientific and Practical Conference, Rezekne, 20–22 июня 2019 года. V. 1. Rezekne: Rēzeknes Tehnoloģiju akadēmija, 2019. P. 75–77.
<https://doi.org/10.17770/etr2019vol1.4098>.
- Nath A., Sinha A., Lahkar B.P., Brahma N. In search of Aliens: Factors influencing the distribution of *Chromolaena odorata* L. and *Mikania micrantha* Kunth in the Terai grasslands of Manas National Park, India // Ecological Engineering. 2019. V. 131. P. 16–26.
- Peterson A.T., Soberón J. Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right // Natureza & Conservação, 2012. V. 10(2). P. 102–107.
- Preau R., Trochet A., Bertrand R., Isselin-Nondedeu F. Modeling potential distributions of three European amphibian species comparing ENFA and MaxEnt // Herpetological Conservation and Biology. 2018. V. 13 (1). P. 91–104.
- Zimaroeva A.A., Zhukov A.V., Ponomarenko A.L., Matsyura A. Ecological niche modelling of *Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758 (common chaffinch) using GIS tools // Romanian J. Biology. Zoology. 2015. V. 60 (2). P. 135–146.

Modeling Spatial Niches of Small Mammals Using the Example of *Myodes glareolus* in Mosaic Southern Taiga Forests

S. G. Mikhalap^{1, #} and A. V. Istomin^{2, 3}

¹ Pskov branch of the Federal State Budgetary Institution “VNIRO”, st. M. Gorkogo, 13, Pskov, 180007 Russia

² Pskov State University, pl. Lenina, 2, Pskov, 180000 Russia

³ Central Forest State Reserve, village. Zapovedny, Nelidovsky district, Tver region, 172521 Russia

[#]e-mail: smihalap@mail.ru

Based on long-term (2010–2014) studies carried out in the forest ecosystems of the Central Forest Biosphere Reserve, two models of the spatial niche of the bank vole (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) were constructed using factor analysis (ENFA). Models with a sufficient level of quality characterize the characteristics of the species' niche. The modeling results make it possible to describe the structure of the optimal habitat for the bank vole in mosaic southern taiga forests at different levels (scales) of spatial organization.

Keywords: bank vole, spatial niche, factor analysis, ENFA, Central Forest Reserve, modeling