

Вестник зоологии

Отдельный выпуск

№ 25

2011

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ • ОСНОВАН В ЯНВАРЕ 1967 ГОДА • ВЫХОДИТ 6 РАЗ В ГОД • КИЕВ

ЗМІСТ

Передмова	5
Вступ	7
Глобальні зміни клімату як загроза сучасним природоохоронним зусиллям	10
Теоретичні аспекти моделювання екологічної ніші	17
Практичні аспекти моделювання екологічної ніші	26
Застосування DIVA-GIS для моделювання екологічної ніші та ареалів	29
Післямова	57
Література	59
Додаток	
Загальна характеристика програмного забезпечення DIVA-GIS	71
1. Інтерфейс DIVA-GIS	71
2. Меню проекту (<i>Project menu</i>)	76
3. Меню даних (<i>Data menu</i>)	77

4. Меню шарів (<i>Layer menu</i>)	80
5. Меню карта (<i>Map menu</i>)	81
6. Меню аналізу (<i>Analysis menu</i>)	82
7. Меню моделювання (<i>Modeling menu</i>)	84
8. Меню растрових файлів (<i>Grid menu</i>)	89
9. Меню стек (<i>Stack menu</i>)	92
10. Меню інструменти (<i>Tools menu</i>)	93

*Затверджено до друку вченого радою
(протокол № 4, 28.04.2010)*

Адреса редакції:

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01601 Україна

Редактори: Г. А. Городиська, Н. С. Новіченко
Комп'ютерна верстка Т. Я. Кушки

Підписано до друку 21.12.11. Формат 70x108/16. Папір офсетний. Гарн. Таймс.
Ум. друк. арк. 8,4. Обл.-вид. арк. 8,2. Тираж 200 прим. Зам. № 31–67.

Оригінал-макет підготовлено редакцією журналу «Вестник зоологии»

Друкарня Видавничого дому «Академперіодика» НАН України.
01004, Київ, вул. Терещенківська, 4
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 544 від 27.07.2001

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА

В. М. Титар

**АНАЛІЗ АРЕАЛІВ ВИДІВ:
ПІДХІД, ЗАСНОВАНИЙ НА МОДЕЛЮВАННІ
ЕКОЛОГІЧНОЇ НІШІ**

Київ–2011

УДК 591.52

Титар В. М. Аналіз ареалів у видів: підхід, заснований на моделюванні екологічної ніші // Текст: 96 с., укр.; рез.: укр., англ., рос.; 6 + 2 табл., 27 + 8 рис., 224 бібліогр. назв.

На фоні зростаючого антропогенного тиску на біоту та прискорених темпів деградації біологічного різноманіття нагальна потреба є отримання якомога більше інформації про сучасне поширення видів, пояснення його причин та можливі зміни в майбутньому. Оскільки види та окремі елементи біорізноманіття зникають стрімко, ми навряд чи отримаємо вчасно всі необхідні знання про їхне поширення та умови, за яких ця деградація відбувається, якщо і надалі користуватимемося лише традиційними методами. Певним чином цю прогалину можна компенсувати моделюванням за допомогою геоінформаційних систем (ГІС) просторового розподілу придатних для існування виду територій — напряму, який отримав називу «моделювання екологічної ніші». На конкретних прикладах показано, як, користуючись таким підходом, можна краще зрозуміти екологічні потреби видів, зrozуміти особливості ареалів, біogeографії та бар'єрів на шляху розселення видів, віднайти невідомі популяції та види, визначити місця для переселення та реінтродукції, планувати територіальну структуру природно-заповідної та екологічної мережі, прогнозувати потенційне поширення адвентивних видів, сільськогосподарських та лісових шкідників, патогенних організмів та осередків хвороб, прогнозувати вплив кліматичних змін. У додатку розглядаються практичні аспекти використання відповідного програмного забезпечення (DIVA-GIS).

Ключові слова: біорізноманіття, ГІС, екологічна ніша, ареал, комп’ютерне моделювання.

Tytar V. M. Analysis of home ranges in species: an approach based on modeling the ecological niche // Text: 96 p., Ukr.; summary: Ukr., Eng., and Rus.; 6+2 table, 27+8 fig., 224 bibl. items.

Against the backdrop of increasing anthropogenic pressures on the biota and accelerated degradation of biological diversity, the urgent need today is to obtain as much as possible information about the current distribution of species, get an explanation of its causes and possible changes in the future. Since species and elements of biodiversity are disappearing rapidly, we hardly have the time to derive all the necessary knowledge if we continue to use only traditional methods. This gap may be bridged by using geographic information systems (GIS) for modeling the spatial distribution of suitable habitats for species, a novel approach coined “ecological niche modeling”. Using this approach, we show how one can reach a better understanding of the ecological needs of a species and features of its home range, biogeography and barriers setting limits to its distribution and reintroduction, improve spatial planning of protected areas and ecological networks, predict the potential spread of invasive species, agricultural and forest pests, pathogens and foci of disease, project the impact of climate change into the future. In the appendix we discuss practical aspects of using appropriate software (DIVA-GIS).

Key words: biodiversity, GIS, ecological niche, home range, computer modeling.

Титар В. М. Анализ ареалов у видов: подход, основывающийся на моделировании экологической ниши // Текст: 96 с., укр.; рез.: укр., англ., рус.; 6 + 2 табл., 27 + 8 рис., 224 библиогр. назв.

На фоне возрастающего антропогенного давления на биоту и ускоренных темпов деградации биологического разнообразия насущной потребностью является получение как можно больше информации о современном распространении видов, объяснение его причин и возможных изменений в будущем. Поскольку виды и отдельные элементы биоразнообразия исчезают стремительно, мы вряд ли получим вовремя все необходимые знания об их распространении и условиях, при которых наблюдается эта деградация, если и далее будем пользоваться только традиционными методами. Определенным образом этот пробел может быть компенсирован моделированием с помощью геоинформационных систем (ГИС) пространственного распределения пригодных для обитания вида территорий — направления, получившее название «моделирование экологической ниши». На конкретных примерах показано, как, следуя этому направлению, можно лучше понять экологические потребности видов, понять особенности ареалов, биогеографии и барьеров на пути расселения и реинтродукции, планировать территориальную структуру природно-заповедной и экологической сети, прогнозировать потенциальное распространение адвентивных видов, сельскохозяйственных и лесных вредителей, патогенных организмов и очагов болезней, прогнозировать влияние климатических изменений. В приложении рассматриваются практические аспекты использования соответствующего программного обеспечения (DIVA-GIS).

Ключевые слова: биоразнообразие, ГИС, экологическая ниша, ареал, компьютерное моделирование.

ПЕРЕДМОВА

Науковий інтерес до глобальних змін навколошнього середовища викликається тим потенційно негативним впливом, який він може мати на суспільство та екосистеми, на базі яких люди будують свій добробут. Ми всі залежимо прямо чи опосередковано від продуктивності та належного функціонування екосистем. Тому важливим завданням науки є надання суспільству обґрунтованої (наскільки дозволяє сучасний рівень знань та технічне оснащення) інформації про імовірні наслідки впливу глобальних змін на екосистеми, де найскоріше такий вплив може статися, яким буде його характер, і що треба робити, щоб бути готовими до очікуваних змін і мінімізувати їхні можливі негативні наслідки.

Екологія має справу зі складним комплексом взаємовідносин поміж живими організмами та довкіллям. В природних чи більш-менш незайманих екосистемах більшість екологічних процесів тримається на негативних зворотних зв'язках, що виконують стабілізуючу функцію. На жаль, ще до кінця не відомо, наскільки дієвими лишалися ці зв'язки за умов експоненціального наростання антропогенного тиску.

Наслідки глобальних змін для суспільства мають комплексний характер. Деякі райони світу та види господарської діяльності тільки виграють від глобальних змін, інші ж можуть постраждати та зазнати збитків. Є побоювання, що очікувані зміни досягнуть такого рівня, що умови навколошнього середовища погіршуватимуться і становитимуть загрозу суспільству та його господарській діяльності, а організми просто не встигнуть належною мірою відреагувати на різку зміну ситуації. За цих умов ми маємо захистити не лише суспільство і людей, але й біологічне різноманіття, яке є незамінним ресурсом для медицини, сільського господарства та запорукою спроможності екосистем реагувати на зміни та адаптуватися до нових умов. Для цього треба хоча б на окремих модельних видах провести екологічні дослідження, які покликані передбачити та мінімізувати наслідки глобальних змін. Потрібно визначити ризики вимирання окремих популяцій та видів. Через коеволюцію одних видів з іншими вимирання одного певного виду може привести до каскадного ефекту як серед окремих угруповань, так і цілих екосистем. Щоб краще передбачити реакцію популяцій на майбутні виклики, треба знати де вони зустрічаються, якими є їхні елементарні вимоги до умов довкілля. На жаль, навіть на ці прості питання не завжди є відповідь.

Певним чином відповісти на поставлені питання можна за допомогою комп'ютерних моделей, що базуються на зв'язках між місцем перебування конкретного виду та параметрами навколошнього середовища (температураю, вологостю, рослинністю, характером ґрунту тощо) у даному місці. При цьому успішно використовуються геоінформаційні системи (ГІС). Звісно моделі є певними абстракціями, але вони дають підстави для різних, іноді конкуруючих, гіпотез, надають «точки відліку» тощо.

Привабливість цих моделей (особливо для біологів та біогеографів) зумовлюється тим, що найважливішою ланкою в них визнаються окремі організми та види з їхніми екологічними потребами, в цих моделях організми та види самі «вибирають» місце перебування і знаходяться іноді зовсім не там де їм «вкажуть» спеціалісти, наприклад, з фізичної географії. На наше переконання, наголос на

видовому рівні повністю відповідає предмету біогеографії, базисними поняттями якого є вид та його ареал, а не різноманітні «надбудови» у вигляді «фауністичних комплексів» тощо. Тут можна провести певну аналогію з розвитком пануючих парадигм в екології (Гиляров, 2005) та протистоянням інтегративного та редукціоністичного підходів у цій науці, яке було закладене ще на початку ХХ століття Ф. Клеменсом та Г. Глізоном. Якщо прибічники інтегратизму основним своїм завданням ставили вивчення якихось інтегрованих систем (біоценозів, аналогів «фауністичних комплексів» у біогеографії тощо), які ще треба виділити, домовившись про необхідні для цього критерії (що, зазначимо, майже неможливо), то редукціоністи намагались оперувати більш елементарними (а головне — більш реальними) об'єктами — окремими популяціями та видами. Тому логічно припустити, що у біогеографії чільне місце мають посіти вид та його ареал. Можна очікувати, що розумна міра редукціонізму виведе біогеографічну науку вперед, як це сталося з сучасною екологією, де, зокрема, гіпотеза про нейтральність екологічних ніш (яка вже набуває риси теорії) змусила переглянути уявлення про конкуренцію та співіснування видів, врешті-решт про засади еволюції (Hubbell, 2001; Гиляров, 2007).

Протягом останніх 10–15 років моделі видових ареалів (*species distribution models*) та моделі екологічної ніші (*ecological niche models*) широко використовуються для побудови гіпотетичних ареалів окремих видів та з'ясування їхніх основних екологічних вимог. Розроблені на основі цих моделей підходи спрямовуються на краще розуміння окремих аспектів біогеографії, відкриття нових, досі невідомих науці, популяцій та видів, вибір територій для реінтродукції видів, прогнозування поширення шкідників та патогенних організмів, адвентивних видів, планування територіальної структури об'єктів природно-заповідного фонду тощо.

Ця робота, власне, і присвячена питанням моделювання екологічної ніші та ареалів та іншим аспектам, які за умов глобальних змін довкілля є актуальними і можуть стати дієвим інструментом зоолога та ботаніка, еколога та біогеографа при вивченні як сучасного стану біологічного різноманіття, так і його майбутнього, та допоможуть вчасно розробити відповідні заходи для його захисту.

Сподіваюся, що українські дослідники зацікавляться цим науковим напрямком, будуть використовувати його для аналізу своїх власних даних, і «моделі видових ареалів» та «моделі екологічної ніші» набудуть належного розвитку в Україні.

Автор вдячний колективу відділу еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України на чолі з його керівником С. В. Межжеріним за увагу до цієї роботи, а також З. Л. Берест та О. О. Байдашнікову за плідну співпрацю. Також автор вдячний науковому редактору В. О. Харченку за зроблені зауваження та виправлення.

ВСТУП

Людська діяльність зараз відіграє ключову роль у глобальних перетвореннях довкілля, є головною рушійною силою сучасного етапу деградації та зміни біологічного різноманіття на Землі (Lambin et al., 2001). Темпи вимирання окремих видів стали випереджати темпи утворення нових. Так, наприклад, за різними оцінками (Chapin et al., 2000; Root et al., 2003), сучасні темпи вимирання видів рослин та тварин прискорилися у 100–1000 разів порівняно з фоновим. Відповідно до Червоного списку МСОП (IUCN..., 2000), майже 10% видів тварин та 14% видів рослин перебувають у критично загрозливому стані.

Глобальний характер антропогенних перетворень навколошнього середовища призвів до того, що на Землі майже не залишилося місць, де біологічне різноманіття не зазнало втрат через них. Всесвітній фонд охорони дикої природи (WWF) визначив 233 так звані «гарячі точки», які репрезентують усі біотопи Землі і концентрують переважну частину її біологічного різноманіття (Saether et al., 2000). Сьогодні 47% з них є у критичному стані, а ще 29% загрожує небезпека від людського втручання.

Особливо небезпечним для природних біотопів і відповідно біорізноманіття є розширення сільгоспугідь за рахунок зведення лісів. Тепер у цих угіддях, які займають майже третину поверхні Землі, формується 40% валової первинної продукції планети (Vitousek et al., 1997). Половина з них була створена протягом останнього століття. Зараз суцільні лісові масиви (де проективне покриття дерев складає не менше 40%) займають 29% поверхні планети. Вважається, що з кінця останнього льодовикового періоду через людську діяльність втрачено приблизно половину площин лісів (Kapos, 2000). Зростання з 1850 р. вмісту в атмосфері Землі вуглекислого газу на 33% пов’язують саме із зведенням лісів.

Відносно недавно проведене ранжування різних типів антропогенного впливу на біоту (Sala et al., 2000) показало, що як і зараз, в майбутньому провідне значення матимуть землекористування (включно з сільським господарством, будівництвом тощо), зміни клімату, надходження у навколошнє середовище надлишків азоту, біотичний обмін та підвищений вміст CO₂ в атмосфері, але вони матимуть різну частку впливу на біологічне різноманіття головних біомів Землі, зокрема наземних (табл. 1). За цими досить приблизними розрахунками найбіль-

Таблиця 1. Вплив головних факторів зміни та деградації біорізноманіття в провідних наземних біомах Землі за прогнозом на 2100 р. (за: Sala et al., 2000)*

Table 1. Impact of a large change in each driver on the biodiversity of each biome as projected by 2100 (according to Sala et al., 2000)

Фактор	Арктичний	Альпійський	Бореальний	Степовий	Саванний	Середземно-морський	Пустельний	Лісовий північної помірної зони	Лісовий південної помірної зони	Тропічний
Землекористування	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0
Клімат	4,0	4,0	3,5	3,0	3,0	3,0	4,0	2,0	2,0	3,0
Надходження N	3,0	3,0	3,0	2,0	2,0	2,0	1,0	3,0	3,0	1,0
Біотичний обмін	1,0	1,0	1,0	2,0	2,0	3,0	2,0	1,5	3,0	1,5
Атмосферний CO ₂	1,0	1,0	1,0	3,0	3,0	2,0	2,0	1,5	1,5	1,0

* Вплив фактору відображенено за 5-балльною системою.

ші зміни в характері біологічного різноманіття відбудуться в Степу та Середземномор'ї, а це безпосередньо стосуватиметься України, насамперед її степової зони та Криму. У Карпатах на біорізноманіття, крім землекористування, очевидно впливатимуть ще й кліматичні зміни.

Звісно, землекористування має і матиме вирішальне значення у перетворенні біологічного різноманіття, бо через зростання населення та економічний розвиток вилучається все більше ділянок суші (та й моря) для господарських потреб. Прогнозується, що лише для сільськогосподарських потреб до 2050 року використовуватиметься 45% поверхні суходолу (Tilman et al., 2001). Продовжується скорочення площі лісів. Щороку площа тропічних дощових лісів скорочується на 140 тис. км². Це призводить до скорочення площ придатних для життя того чи іншого виду живих організмів, відбувається фрагментація ареалів, при якій спостерігається зменшення чисельності популяцій та збіднення генетичного різноманіття. Відчутної шкоди фрагментація завдає міграції та розселенню живих організмів, вона ізоляє популяції одну від одної. Саме через землекористування порушується цілісність та єдність ареалів видів, угруповань та екосистем, і це є найбільшою загрозою (Шеляг-Сосонко, 1999).

Велику загрозу існуючому біологічному різноманіттю несе т. з. біотичний обмін. Розселення видів рослин та тварин з рідних для них місць відбувалося завжди, проте це особливо характерно для останніх кількох століть, коли люди і товари стали частіше і швидше пересуватися по планеті. Зараз чужорідні види всіх таксономічних груп, які перетинають природні біогеографічні бар'єри та проникають до аборигенних екосистем, становлять загрозу біологічному різноманіттю в глобальному масштабі. Поширення і масове розмноження інтродукованих видів порушує генетичну ізоляцію представників корінних угруповань, які пройшли тривалий шлях коєволюції. В США вважається, що 42% з 958 видів, занесених до національного Червоного списку, потрапили до нього через той чи інший вплив чужорідних видів, а з 40 північноамериканських прісноводних видів риб, які вимерли протягом ХХ ст., 70% стали жертвами інтродукованих видів (Неронов, Лущекина, 2001).

Стратегії охорони живої природи, що існували донедавна, враховують саме вплив землекористування на біорізноманіття, як найбільш загрозливого фактора, тому природоохоронні зусилля спрямовуються насамперед на індивідуальну та територіальну охорону, перш за все окремих видів. Саме через це види, що зникають і потребують охорони, їх заносять до так званих «червоних списків», а також створюють мережу природно-заповідних територій. В Україні у 1992 р. було прийнято постанову Верховної ради України про Червону книгу України, до третього видання якої внесено 542 видів тварин та 826 видів рослин та грибів. Територіальна ж охорона біорізноманіття започаткована в Україні у 1898 р. з організацією першого в країні заповідника «Асканія-Нова». Зараз сучасна мережа природно-заповідного фонду (ПЗФ) в Україні (станом на листопад 2009 р.) складається з понад 7200 територій та об'єктів загальною площею 2,8 млн га, що становить 4,5% території держави.

Але ці зусилля не забезпечують відтворення цілісності біосфери. У Конвенції про біорізноманіття (1992 р.) було вперше вказано про необхідність збереження всіх інших форм організації живих істот, екосистем і ландшафтів, з огляду на те, що існуючі природно-заповідні мережі носять острівний, локалізований характер. Тому в рамках Всеєвропейської стратегії збереження біологічного та ландшафтного різноманіття (1995 р.) було прийнято рішення про створення всеєвропейської екологічної мережі. Ідея екомережі пов'язана з підтриманням та відновленням біогеохімічних циклів, забезпеченням панмікії, неперервності ділянок територій, збереженням і відновленням екотопів. В Україні створення

екомережі започатковано Загальнодержавною програмою формування національної екомережі на 2000–2015 рр. (2000 р.) та Законом про екологічну мережу (2004 р.). Основною метою програми є збільшення площі земель України з природними ландшафтами до рівня, достатнього для збереження, близького до притаманного їм природного стану різноманіття, та формування територіальної єдиної системи, побудованої відповідно до забезпечення можливості природних шляхів міграції та поширення видів рослин і тварин. Виконання програми має сприяти збереженню природних екосистем, видів рослинного і тваринного світу та їхніх популяцій, збалансованому та невиснажливому використанню біоресурсів у господарській діяльності та інтеграції до Всеєвропейської екомережі.

У той же час нарощують загрози, спричинені наближенням обсягів діяльності людства, як геологічної сили (що передбачив В. І. Вернадський) до меж стійкості екосистем та біосфери Землі. Це пов’язано як із руйнуванням екосистем та біосфери у цілому, так і з надлишковим видобутком та використанням мінеральних ресурсів, особливо викопних видів палива. Внаслідок цього формується якісно новий контекст суспільно-економічного розвитку людства (Дейлі, 2002). За таких обставин є потреба у якісному переході досліджень біологічного різноманіття та практичної діяльності у сфері його збереження до принципів запобігання та впровадження стратегічної оцінки довкілля.

Глобальна тенденція деградації біорізноманіття відбувається на фоні такого ж масштабу змін клімату, які в свою чергу стають фактором впливу на біорізноманіття. Тому актуально розглянути питання, які пов’язані саме з кліматичними змінами.

ГЛОБАЛЬНІ ЗМІНИ КЛІМАТУ ЯК ЗАГРОЗА СУЧASNIM ПРИРОДООХОРОННИМ ЗУСИЛЯМ

Протягом останніх 100 років температура планети зросла щонайменше на 0,6°C і це безпосередньо пов'язане з використанням викопних видів палива, зведенням лісів та іншими видами людської діяльності. В масштабах геологічної історії це нечуваний стрибок. Очікується, що протягом поточного століття температура підвищиться на 1,4–5,8°C (IPCC, 2001).

Зі зміною клімату екосистеми безперечно реагуватимуть на відповідні зміни температури та опадів, а також на зміни концентрації CO₂ в атмосфері. Ці зміни можуть виявитися сприятливими для одних видів та несприятливими для інших, що може відбитися на конкурентних відносинах та спричинити поширення видів-«генералістів» (Walker, Steffen, 1997). Існує ризик, що кліматичні зміни відбудутимуться швидше, аніж до них можуть адаптуватися живі істоти, а міграціям можуть перешкодити як штучно створені бар'єри, так і природні — гори, річки, океани тощо (Malcolm, Markham, 2000). В результаті можливі масштабні вимирання. Аналіз системи «гарячих точок» (див. вище) показує, що у 80% цих багатих на біологічне різноманіття місць планети очікуються втрати видів рослин та тварин через зміни клімату, а темпи трансформації відповідних біотопів перевищуватимуть у 10 разів аналогічні темпи, які спостерігалися на початку голоцену після танення останнього льодовика (Malcolm et al., 2002, 2006). Прогнозується, що розвиток багатьох природних екосистем переайде у стан характерний для початкових стадій сукцесії і біосфера стане більш «бур'янистою» (за рахунок інвазійних видів), а її структура — спрошеною (Walker, Steffen, 1997).

Глобальні зміни клімату все частіше розглядаються як загроза охороні природи (Markham, 1996; Halpin, 1997; Sala et al., 2000). Оцінки, які зроблено за результатами комп'ютерного моделювання та палеоекологічних досліджень минулих кліматичних змін, разом з тривалими експериментальними дослідами, показали, що більшість екосистем можуть постраждати за будь-якого сценарію зміни клімату (IPCC, 1996).

Клімат має загалом далекосяжний вплив на види та екосистеми (Дажо, 1975; Леме, 1976). Механізми безпосереднього впливу температури на фізіологію організмів докладно вивчені (Шмідт-Нильсен, 1982), але часом цей вплив може бути несподіваним і створити загрозу локального вимирання. Наприклад, у розмальованої черепахи (*Chrysemys picta* (Schneider, 1783)) за умов підвищеної температури з яєць формуються самці, тоді як протилежна стать формується за прохолодніших умов (Janzen, 1994). Тому, за різними сценаріями зміни клімату у цього виду виникнуть демографічні проблеми через відхилення від нормального співвідношення статей.

Клімат може і опосередковано впливати на живі організми, спричинюючи зміни їхніх трофічних зв'язків та біотопів. Так, зростання випадання снігу взимку на одному з арктичних островів Канади змусило вовків (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) для успішного полювання збиратися у більші зграй, які суттєво зниζили тут чисельність лося (*Alces alces* (Linnaeus, 1758)), а це в свою чергу сприяло крашому зростанню та поширенню хвойних, зокрема бальзамічної ялиці (*Abies balsamea* (Linnaeus) Miller 1768) (Post et al., 1999).

Потепління за останнє століття сприяло зростанню чисельності певних видів. Істотно зросла чисельність пронурка (*Cinclus cinclus* Linnaeus, 1758) в Норвегії через теплі зими та тривалий доступ до незамерзаючих струмків, де птах живиться (Saether et al., 2000); у Німеччині та Фінляндії відзначається довготривале зростання репродуктивного успіху у строкатої мухоловки (*Ficedula hypoleuca* Pallas, 1764), яке пов'язується з весняним потеплінням у Німеччині на $1,3^{\circ}\text{C}$ (Jarvinen, 1994; Winkel, Hudde, 1997). У той же час середній розмір кладки у гусей, які гніздяться в канадській Арктиці, помітно зменшився за період потепління з 1951 по 1986 рр. (MacInnes et al., 1990).

Нешодавні зміни клімату призвели до зростання чисельності одних видів, і її зменшення у інших. Найбільшу стурбованість викликатиме різке скорочення чисельності видів, які занесено до «червоних списків». Прогнози показують, що без упереджуvalної стратегії охорони біорізноманіття саме це і може відбутися (McCarty, 2001; Usher, 2005), а місце цих видів займуть агресивні екзоти (Bergstrom, Chown, 1999; Dukes, Mooney, 1999), переносники хвороб (Lindgren et al., 2000) та сільськогосподарські шкідники (Cammell, Knight, 1992; Whittaker, Tribe, 1998; Tenow et al., 1999).

Вплив глобальних змін клімату на біоту розглядається у великій кількості праць. Найпомітніше просування видів птахів, денних метеликів, бабок на північ (у Північній півкулі), більш ранні строки прильоту та гніздування у птахів, нересту у амфібій та риб тощо. У Великій Британії між 1971 та 1995 рр. відзначено більш ранні строки гніздування 78% птахів з 65 видів, які спостерігали протягом 60 років (Crick et al., 1997). Багаторічний моніторинг строків появи денних метеликів у Великій Британії теж виявив зміни, які узгоджуються з відповідними кліматичними змінами (Sparks, Carey, 1995; Sparks, Yates, 1997), а 17-річні спостереження нересту жаб та тритонів показали, що їхня міграція до водойм та початок нересту відбувається останніми роками на 2–7 тижнів раніше, ніж у попередні (Beebee, 1995). Добре документована і перша поява сільськогосподарських шкідників. За 25-річними даними Ротамстедської біостанції в Англії період льоту 5 видів попелиць наступає раніше на 3–6 діб (Fleming, Tatchell, 1995). Для бабок із Британії (Odonata) показано (Hassall et al., 2007), що за період сучасного потепління клімату їхній літ, особливо весняний, що відбувається за рахунок видів, личинки яких перезимовують в останній перед метаморфозом стадії і які, за П. С. Корбетом (Corbet, 1954), отримали назву «весняних», починається раніше в середньому на $3,08 \pm 1,16$ діб при підвищенні на один градус середньорічної температури. Подібних даних для України немає, проте порівнюючи сучасні строки появи деяких видів бабок на Трухановому острові, розташованому на Дніпрі в центрі Києва, зі строками появи цих видів тут майже століття тому (Шарлемань, Артоболевский, 1915), можна констатувати, що зараз перший весняний пік реєстрації бабок припадає на першу декаду травня (Титар, 2003), тоді як на початку минулого століття він припадав тут на останню.

Нешодавно проведений аналіз впливу глобальних наслідків кліматичних змін на фенологію видів (із залученням даних стосовно 203 видів різних таксонів, поширеніх у Північній півкулі) показав, що найістотніше змістилися строки розмноження на більш ранні у амфібій ($7,6 \pm 3,09$ діб за десятиліття), причому майже утричі порівняно з видами дерев, птахами та денними метеликами (відповідні показники $3,3 \pm 0,87$ та $3,7 \pm 0,78$ днів за десятиліття). Тривожним може бути те, що денні метелики виявляють тенденцію з'являтися раніше, ніж розпочинається цвітіння рослин. Загалом для усіх 203 видів відповідні фенологічні події змістилися на більш ранні строки — в середньому на $2,8 \pm 0,35$ діб за десятиліття (Parmesan, 2007).

Навіть за незначних фенологічних змін їхне поглиблення може призвести до порушення усталених кореляцій з іншими важливими екологічними факторами. Біотичні взаємодії, зокрема запилення та розповсюдження насіння рослин, теж можуть постраждати, оскільки вони залежать від їхньої синхронності у різних видів. У багатьох екосистемах одночасність процесів можна зберегти природним чином (Buse, Good, 1996), але її порушення не приведе до негативних наслідків. У Нідерландах, незважаючи на тривалий період потепління, велика синиця (*Parus major* Linnaeus, 1758) не стала гніздитися раніше, а пік чисельності комах, якими цей птах тут живиться, змістився на 9 діб раніше (Visser et al., 1998). Подібні порушення значно зменшать шанси на виживання видів, що знаходяться під загрозою.

Безперечно, що аналіз лише сучасних географічних та екологічних умов не дозволяє пояснити поширення живих істот. Цей розподіл виник у результаті три-валого процесу їхньої еволюції на фоні одночасних змін географічних та екологічних умов, тому для пояснення утворення ареалів, якими ми бачимо їх сьогодні, потрібно враховувати історичні фактори. Так, величезний вплив на сучасне поширення окремих видів живих організмів в Євразії та Північній Америці мали плейстоценові зледеніння та теплі межичасся між ними, які викликали пульсацію ареалів (Марков и др., 1968). У період найбільшого потепління між двома зледеніннями 125 тис. років тому болотна черепаха — *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) — просунулась до півдня Британії, що на 500 км північніше сучасної межі ареалу цього виду (West, 1968).

Під час плейстоценових зледенінь багато європейських видів значно скоротили свої ареали, відступивши на південь, а Південна Європа та Мала Азія послужили величезним рефугіумом, звідки потім відбулося заселення територій, які згодом звільнілися від льодовика. Водночас там сформувалося та збереглося до цього часу надзвичайно велике генетичне різноманіття, притаманне широкому колу таксонів — від короткокрилого коника, *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt, 1821), до бурого ведмедя, *Ursus arctos* (Linnaeus, 1758) (Hewitt, 2000; Babik et al., 2004; Babik et al., 2005; Ursenbacher et al., 2006). Але сучасне безпрецедентне потепління клімату може знищити це різноманіття, суттєво знизвивши еволюційний потенціал низки видів.

Це потепління вже зараз призвело до просування у Північній півкулі на північ багатьох видів, перш за все птахів та денних метеликів. За даними порівняння періодів 1968–1972 та 1988–1991 рр., відзначено просування на північ ареалів 59 видів птахів, півдня Британії, у середньому на 19 км (Thomas, Lennon, 1999). Аналіз поширення європейських денних метеликів за останні 30–100 років виявив, що 34 з 52 видів просунули межу свого ареалу на північ, і лише один вид відступив на південь (Parmesan et al., 1999). Моніторинг та складання кадастру рослин і тварин Великої Британії дозволили провести аналіз поширення 16 таксономічних груп: бабок (Odonata), прямокрилих (Orthoptera), сітчастокрилих (Neuroptera), денних метеликів (Rhopalocera), павуків (Araneae), земноводних та лускатих (Amphibia, Squamata), прісноводних риб (Teleostei), ссавців (Mammalia), мокриць (Isopoda), турунів (Carabidae), вусачів (Cerambycidae) та інших груп жуків (Canthariodea, Buprestoidea), сінокосців (Opiliones), багатоніжок (Diplopoda) та водних клопів (Heteroptera) (Hickling et al., 2006). З 329 видів, які було взято до розгляду, 275 просунулись на північ, 52 — на південь. Загалом поширення на північ склало 31–60 км. Цікаво, що у добре вивчених груп (які найчастіше фігурують в літературі) — денних метеликів, ссавців та птахів — просування меж їхнього поширення на північ склало 30–32 км, тоді як у менш відомих груп це просування виявилось більш показовим — 32–66 км.

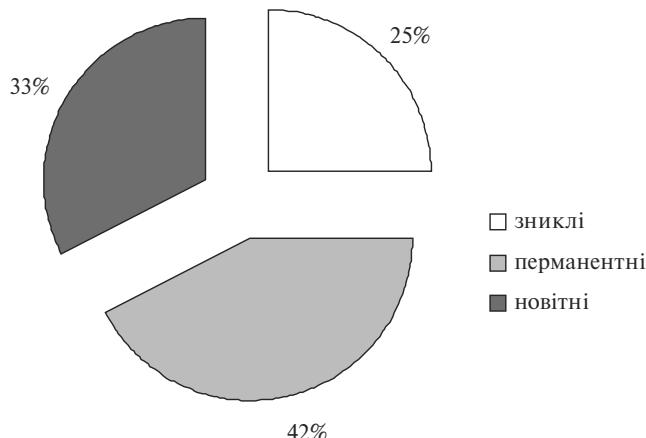


Рис. 1. Кількісні зміни одонатофауни острова Труханів за період з 1915 по 2003 рр.

Fig. 1. Quantitative changes in the composition of the fauna of *Odonata* found at Trukhanov Island in 1915 and 2003.

В Україні подібного моніторингу немає, а кадастр тваринного світу щойно склали (Костюшин, Хоменко, 2005), але дані щодо поширення окремих груп та видів (наприклад, за останні 50–100 років) можуть бути отримані з окремих публікацій. Так, на початку ХХ ст. на Трухановому острові, який вже згадувався, зареєстровано 27 видів бабок (Шарлемань, Артоболевский, 1915). Обстеження острова у 2000–2002 рр. виявило тут 30 видів (Титар, 2003). Спільними в обох випадках є 17 видів або 42% теперішньої одонатофауни острова (рис. 1). Серед вказаних для початку століття видів біля 25% з великою ймовірністю можна вважати зниклими. Треба зазначити, що і на той час більшість (а саме 7) з цих видів рідко траплялися на території острова, проте бабка металічна, *Somatochlora metallica* (Vander Linden, 1825), зустрічалася тут в той час у великій кількості. Нове обстеження острова виявило новітні види бабок, яких тут раніше не реєстрували (разом третина місцевої одонатофауни).

Такий склад свідчить про певне просування та натуралізацію теплолюбних видів бабок з півдня, які раніше на півночі України або ніколи не зустрічалися (наприклад, шафранка — *Crocothemis erythraea* (Brulle, 1832), яка у своєму поширенні на північ уже досягла Сумської області (Хрокало, 2000)), або траплялися рідко (як, наприклад, малий дозорець — *Anax parthenope* Selys, 1839 чи червоноочка зелена — *Erythromma viridulum* (Charpentier, 1840)). Щікаво, що подібний процес спостерігається у Західній Європі (De Knijf, 1995; Ott, 1996; Wasscher, 1999; De Knijf et al., 2003) і пов’язується зі змінами клімату.

За умови глобальних кліматичних змін відбуваються і вертикальні зміщення. Оскільки в горах градієнт температури міняється швидше, ніж на рівнині (ІПСС, 1996), можна очікувати тут більш розючих змін поширення живих істот. Так, в Швейцарських Альпах за останні 40–90 років багато гірських (альпійських) видів рослин піднялись вгору з темпами просування у 1–4 м за десятиліття (Grabherr et al., 1994). Змінами клімату пояснюють також відмирання гірських лісів (Hamburg, Cogbill, 1988; Fisher, 1997). Досить докладно вивчено стан вологих гірських лісів Коста-Рики за умови кліматичних змін (Still et al., 1999), де втрати вологи призвели до заселення схилів видами з прилеглих територій та значного зменшення притаманного їм біорізноманіття (Pounds et al., 1999). Помітного вертикального зміщення зазнали і патогенні організми разом з переносниками, які становлять загрозу здоров’ю людини. Малярійний плазмодій (*Plasmodium falciparum* Welch, 1897) в горах Нової Гвінеї зустрічається з 1997 р. на висоті до

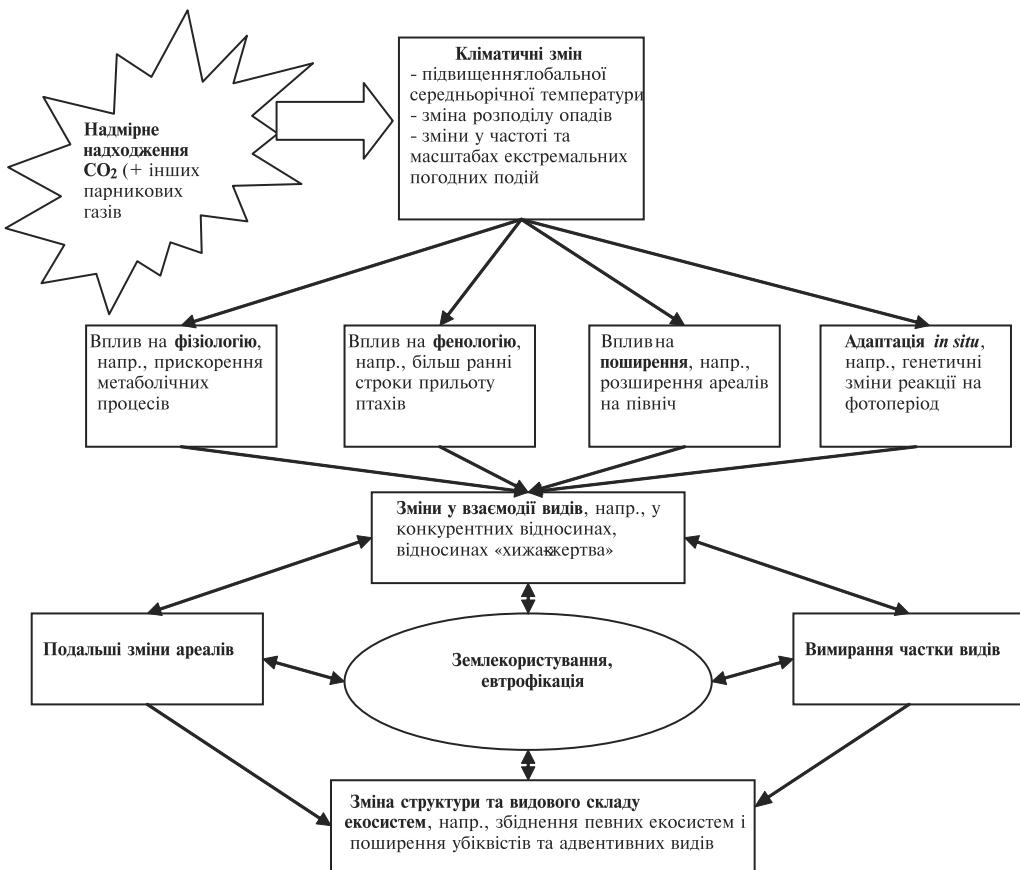


Рис. 2. Загальний вплив кліматичних змін на біоту (за: Hughes, 2000, зі змінами).

Fig. 2. General impact of climate changes on the biota (according to Hughes, 2000, with changes).

2100 м, подібні зміни зареєстровані у Східній Африці, на Мадагаскарі, в Афганістані; лихоманка денге, поширення якої в тропіках раніше обмежувалось висотою у 1000 м, у Мексиці відзначена на висоті 1700 м, а комар, що її переносить (*Aedes aegypti* Linnaeus, 1762), виявлений на висоті у 2200 м в Колумбії (Epstein et al., 1998; Chaves, Koenraadt, 2010).

Загалом (за: Hughes, 2000) вплив кліматичних змін на біоту можна представити наступним чином (рис. 2). Підвищення глобальної середньорічної температури, зміна розподілу опадів та зміна частоти та сили екстремальних погодних подій вплинути на:

- фізіологію організмів;
- фенологію видів;
- поширення видів та їхніх угруповань;
- можуть викликати еволюційну адаптацію до зміни навколошніх умов.

Зміни, викликані цими факторами та їхніми наслідками, в свою чергу мінятимуть характер взаємодії між видами на ценотичному рівні, зокрема, у конкурентних відносинах, відносинах хижак-жертва, паразит-хазяїн, рослина-фітофаг тощо. Спільно з рештою основних факторів, що тиснуть на біологічне різноманіття, це призведе до подальших змін ареалів, вимирань та в кінцевому підсумку до трансформації екосистем, можливо і в небажаному напрямку.

Прикладів імовірних наслідків впливу глобальних змін клімату на характер взаємодії між видами доволі багато, проте досить показовими є шкідники лісу.

Разом з підвищеннням середньорічної температури в Європі їхня чисельність може зрости. Це припущення підкріплюється палеонтологічними свідченнями істотного зростання різноманіття комах та заподіяної ними шкоди під час глобального потепління на межі палеоцену та еоцену (Wilf, Labandeira, 1999). Поширення шкідників на нові території створює нові асоціації між комахами та рослинами. Це спостерігалось у випадку з походним шовкопрядом — *Thaumetopoea pityocampa* (Denis et Schiffermüller, 1775), занесеним у Південні Альпи, де він завдав великої шкоди гірській сосні (*Pinus mugo* Turra, 1765) через відсутність у неї захисних механізмів проти нового шкідника та, мабуть, і паразитів, які були б здатні регулювати чисельність цих комах (Benigni, Battisti, 1999; Hodar et al., 2003). Підвищений вміст CO₂ у повітрі може мати вплив на фітофагів через зміну балансу вуглецю та азоту в тканинах рослин, які стають менш поживними при зменшенні вмісту азоту. Рівень хімічного захисту рослин теж може зазнати змін за умови підвищеного вмісту CO₂ у повітрі. Певним видам комах доведеться інтенсифікувати живлення рослинними тканинами, поглиблюючи цим шкоду, яку вони завдають; інші зазнаватимуть значних втрат у результаті росту смертності та функціональних розладів (Battisti, 2008).

За умов глобального потепління просунуться на північ і активізуються інфекційні та паразитарні хвороби — малярія, тиф, гепатит, чума, енцефаліти, тропічні лихоманки тощо. Природні осередки чуми знаходяться в зоні так званих великих пустель та степів між 50° північної широти та 40° південної широти, утворюючи своєрідний «чумний пояс». Потенційними носіями захворювання є понад 180 видів гризунів. На перший погляд вплив потепління на імовірність захворювання людей обумовлюється лише можливим розширенням ареалу гризунів, проте блохи, переносники чуми, також і ще більшою мірою зазнають впливу кліматичних факторів. Для спалаху захворювання потрібна сприятлива температура повітря, рівень опадів та їхній сезонний розподіл. Сьогодні імовірність утворення сприятливого для розвитку захворювання співвідношення цих факторів збільшується. Цьому сприяє зростаюча частота екстремальних погодних подій. У 2001 р. російськими вченими зареєстровано відновлення Зауральського осередку чуми (Ревич, Малеев, 2003), розширення меж Прикаспійського осередку чуми у північно-західному напрямку (Попов и др., 2007).

Вплив глобальних змін клімату на вимирання видів залежатиме від швидкості, з якою вони зможуть адаптуватися до них. Протягом останніх 40 років розширення видових ареалів супроводжується зміною поведінки, морфології чи фізіології відповідно до нових умов за рахунок модифікаційної мінливості (Hughes, 2000). Проте глобальні кліматичні зміни привели таки і до генетичних змін живих організмів, що було показано на прикладі чорноголової кропив'янки — *Sylvia atricapilla* (Linnaeus, 1758), білки *Tamiasciurus hudsonicus* (Layne, 1954) та комара *Wyeomyia smithii* Coquillett, 1901 (Bradshaw, Holzapfel, 2006). Цікаво, що в усіх цих випадках генетичні зміни були реакцією (через зміну вектору добору) не так на підвищення середньої температури, як на подовжений вегетаційний сезон за рахунок тепліших умов взимку та навесні і необхідності, зокрема, керуватися більш коротким критичним фотoperіодом.

У цілому сучасні кліматичні зміни є додатковим стресом для видів, які знаходяться під загрозою, і це посилює ризик їхнього вимирання. Особливе занепокоєння викликають амфібії, які дуже чутливі до вологості. Першою жертвою сучасного глобального потепління клімату стала вимерла золотиста ропуха — *Bufo periglenes* Savage, 1967, яка населяла вологі гірські ліси Коста-Рики (Pounds et al., 1999). Опосередковано з глобальним потеплінням, в результаті якого зросла інтенсивність ультрафіолетового випромінення, може бути пов'язане скорочення чисельності амфібій у світі (Blaustein et al., 1995) та поширення хитріді-

мікузу (Ron, 2005). Разом з тим прогноз майбутніх кліматичних змін в Європі показує, що для багатьох амфібій можуть скластися сприятливі умови в північній половині континенту, де пануватимуть оптимальні для них співвідношення тепла та вологості, і їхні ареали відповідно мають зміститися (Araujo et al., 2006). Але подібне може відбутися лише за умови неперервності територій, придатних для існування амфібій, які, на жаль, зараз фрагментовані. Отже через відсутню дієву екологічну мережу вимирань не уникнути.

Зміщення видових ареалів, зокрема, на північ, за умов кліматичних змін відбудуватиметься частково за рахунок імовірного вимирання популяцій, розташованих поблизу його південних меж. Справедливість такого сценарію продемонстрована на прикладі метелика *Euphydryas editha* (Boisduval, 1852) (Parmesan, 1996). На заході Північної Америки існує ряд окремих дискретних популяцій цього виду, які час від часу вимирають та знову відроджуються за рахунок реколонізації територій. Аналіз музеїчних даних, публікацій та польове обстеження 151 популяції показали, що за умови сучасних безповоротних змін клімату темпи вимирання південних популяцій та популяцій з передгір'я посилилися, відповідно реколонізація вже не спостерігається. Результатом такого процесу стало вертикальне зміщення ареалу метелика вгору на 124 м та широтне на північ на відстань майже у 92 км (Parmesan, 1996; Parmesan et al., 1999; Parmesan, 2003).

Останній приклад наочно свідчить про важливість популяційної динаміки в процесах зміщення ареалів у видів, бо при цьому загальна чисельність виду може залишатися і без істотних змін. Це особливо важливо в природоохоронній практиці, оскільки переважаюча сучасна стратегія збереження біорізноманіття все ще базується на індивідуально-територіальних принципах збереження видів, діє локально, тому глобальні зміни клімату можуть стати катастрофічними для сучасної мережі природоохоронних територій та об'єктів, у тому числі і для природно-заповідного фонду України. Локальних вимирань можуть зазнати і «звичайні» види, які відіграють важливу роль у функціонуванні місцевих екосистем, наприклад, беруть участь в процесах біологічного очищення води, ґрунтоутворення, запилення рослин тощо. Наслідки таких вимирань зовсім непередбачувані. Існує висока імовірність того, що місце вимерлих видів займуть різноманітні екзоти та адвентивні види (Dukes, Mooney, 1999) або особини з інших популяцій тих самих видів з цілковито іншими біологічними властивостями.

ТЕОРЕТИЧНІ АСПЕКТИ МОДЕЛЮВАННЯ ЕКОЛОГІЧНОЇ НІШІ

Дія основних чинників, серед яких зростаючу роль впливу на біологічне різноманіття відіграють глобальні кліматичні зміни, багато в чому супроводжується зміною ареалів, оскільки поширення організмів завжди обмежується їхніми вимогами до навколошнього середовища, поміж яких вимоги до температури та вологості є одними з найважливіших для наземних організмів. Прогнози, що складаються виходячи з загально біологічних міркувань, як правило, свідчать про можливість вертикального або горизонтального зміщення ареалів у напрямку полюсів Землі. Це, власне, зараз і відбувається, хоча дійсна картина все частіше виявляється більш складною. Проте таке занадто широке (хоча в загальних рисах правильне) бачення процесу не дає змоги прогнозувати відносну чисельність конкретного виду — основи екологічних чи біогеографічних угруповань.

Певним чином цю прогалину можна компенсувати моделюванням за допомогою геоінформаційних систем (ГІС) просторового розподілу придатних для існування виду територій — напрямок, який отримав назву «моделювання екологічної ніші» (Pearson, Dawson, 2003).

Прогноз поширення видів на основі моделей останнім часом став важливим компонентом у плануванні природоохоронної роботи. Розроблені різноманітні підходи та алгоритми, які знайшли своє втілення у відповідному програмному забезпеченні (Guisan, Thuiller, 2005). У більшості випадків ці моделі базуються на так званому кореляційному підході, що враховує особливості зв'язків між параметрами навколошнього середовища в відомих місцях перебування виду. При цьому з'ясовується комплекс умов завдяки яким певний вид може існувати, а просторовий розподіл місць, де умови складаються саме в такий комплекс, розглядається як модель ареалу цього виду. Території можна ранжувати за ступенем відповідності місцевих умов вимогам виду. Можна моделювати не лише видові ареали, але й інші об'єкти біологічного різноманіття — від окремих алергій та генотипів до різновидових та надвидових угруповань.

Кореляційною логікою успішно користувалися ще до появи комп'ютерного моделювання. Так, вивчення клімаграм (графіків температури та кількості опадів) давало змогу з'ясовувати можливості поширення та адаптації певних видів. Порівнянням умов, необхідних для існування середземноморської плодової мухи, *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824), з клімаграмами різних метеостанцій було визначено райони потенційного поширення цього шкідника (Bodenheimer, 1938).

Зараз у при аналізі видових ареалів та їхньої динаміки під впливом глобальних і локальних змін навколошнього середовища моделювання екологічної ніші застосовується все ширше (Peterson, 2006). Проте, як у будь-якої моделі, тут є свої переваги та недоліки, умови, які впливають на те, яким чином ці моделі можна інтерпретувати. При цьому багато в чому залежить від розуміння поняття «екологічна ніша».

Термін «екологічна ніша» запропоновано Дж. Гріннеллем (Grinnell, 1914) та Ч. Елтоном (Elton, 1927). Автори розуміли під екологічною нішою місце певного виду в екосистемі. При цьому Дж. Гріннелл, який займався інвентаризацією фауни, акцентував увагу на відносному просторовому розподілі видів, а

Ч. Елтон — на становище виду в ланцюгах живлення. Подальший розвиток уявлень про нішу та міжвидову конкуренцію пов'язаний з ім'ям Дж. Гатчінсона (Hutchinson, 1957), який запропонував багатомірну модель екологічної ніші. Ідея цієї моделі досить проста: якщо на ортогональних осіх відкладти значення інтенсивності окремих факторів середовища, а з точок, які відповідають межам толерантності організмів, що розглядаються, до того чи іншого фактору, провести перпендикуляри, то обмежений ними простір і буде відповідати екологічній ніші даного виду.

Іншими словами, екологічна ніша будь-якого конкретного виду — це область таких комбінацій значень різних факторів середовища, в межах якої даний вид може існувати необмежено довго. На рисунку 3 наведено схему двомірної екологічної ніші: на осіх можуть бути відкладені, наприклад, величини температури (F_1) та вологості (F_2), межі толерантності до яких позначено t_{min} та t_{max} . Саме цю логіку закладено в алгоритм комп’ютерного моделювання екологічної ніші, а оскільки з факторів середовища в моделях найчастіше фігурують біокліматичні параметри (див. нижче) і обмежений на рисунку простір має вигляд поштового конверта, тому в цілому цей алгоритм отримав назву «біокліматичний конверт» (Carpenter et al., 1993). Подібну схему можна легко перетворити у тримірну, у подальшому в n-мірну, а обмежений n-факторний простір буде представлено гіпероб’ємом, де комбінуються значення різних факторів довкілля, у межах яких вид може існувати. Сучасні комп’ютерні потужності дають змогу за умов цього алгоритму використовувати значення сотень таких факторів, іноді понад 300.

Екологічну нішу, яка визначається фізіологічними потребами організмів, Дж. Гатчінсон назвав фундаментальною, а ту, в межах якої вид реально зустрічається у природі — реалізованою. Реалізована ніша начебто вкладена в фундаментальну через наявність біотичних факторів взаємодії (хижакства та конкуренції тощо), які призводять до того, що в деяких місцях даний вид не може існу-

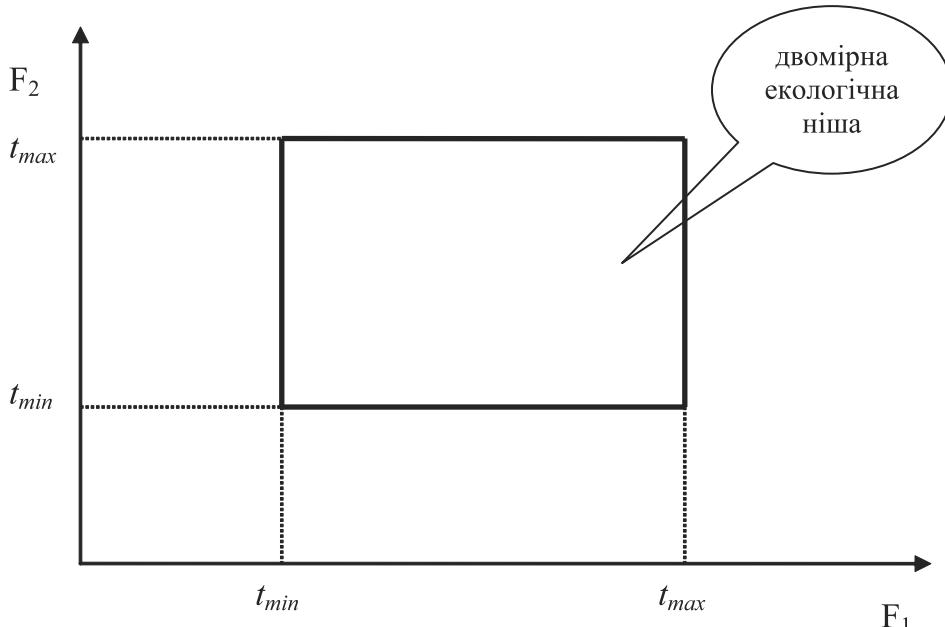


Рис. 3. Схема двомірної екологічної ніші.

Fig. 3. A sketch of a 2-dimensional niche.

вати, хоча абіотичні умови в них і не виходять за межі фундаментальної ніші. Розуміння відмінностей між фундаментальною та реалізованою нішою важливе для інтерпретації та практичного застосування моделей екологічних ніш (Pulliam, 2000; Soberon, Peterson, 2005; Martinez-Meyer, 2005). Модель Гатчинсона містить низку припущень.

По-перше, припускається, що реакція популяції на один фактор не залежить від дії іншого фактору. У дійсності реакція окремого організму чи популяції на будь-який окремий фактор завжди в тій чи іншій мірі залежить від того, сприятливі чи ні решта факторів, тобто важливо наскільки «комфортним» є комплекс умов, за яких можливе перебування виду. Ситуація ускладнюється ще й тим, що температура та вологість як головні екологічні фактори у своїй дії на організми найчастіше модифікують одна одну, тому існують умови оптимумів температури та вологості, при яких спостерігається найнижча смертність, найбільша тривалість життя та плодючості, найшвидші темпи розвитку тощо (Дажо, 1975). Це ускладнення певним чином можна компенсувати використанням в якості параметрів довкілля біокліматичних показників, які мають біологічний сенс та поєднують фактори температури та вологості (наприклад, «середня температура наймокрішого кварталу», «опади найтеплішого кварталу» тощо). Крім того, серед біокліматичних показників є і такі, екологічне значення яких є беззаперечним, як, наприклад, «ізотермічність», «температурна сезонність», «сезонність опадів» тощо. В комп’ютерних моделях екологічної ніші зараз широко застосовуються 19 подібних показників (Hijmans et al., 2005), які у відповідній електронній базі (WorldClim) доступні для загального он-лайн користування (табл. 2).

По-друге, вважається, що простір ніші є однорідним, але насправді це не так: біжче до центру умови більш сприятливі, ніж на периферії, що витікає з «закону толерантності, або оптимуму» Шелфорда (Дажо, 1975). Щоправда, комп’ютерні моделі цей аспект можуть врахувати.

Таблиця 2. Біокліматичні показники (BIO) з електронної бази WorldClim

Table 2. Bioclimatic parameters (BIO) in the WorldClim database

Показник	Умовне позначення
Середньорічна температура	BIO1
Середній місячний температурний діапазон	BIO2
Ізотермічність ($[2/7]*100$)	BIO3
Температурна сезонність ($STD*100$) ¹	BIO4
Максимальна температура найтеплішого місяця	BIO5
Мінімальна температура найхолоднішого місяця	BIO6
Річний температурний діапазон	BIO7
Середня температура наймокрішого кварталу	BIO8
Середня температура найсухішого кварталу	BIO9
Середня температура найтеплішого кварталу	BIO10
Середня температура найхолоднішого кварталу	BIO11
Середньорічна опадів	BIO12
Спади наймокрішого місяця	BIO13
Опади найсухішого місяця	BIO14
Сезонність опадів (CV) ²	BIO15
Опади наймокрішого кварталу	BIO16
Опади найсухішого кварталу	BIO17
Опади найтеплішого кварталу	BIO18
Опади найхолоднішого кварталу	BIO19

¹ STD — стандартне відхилення.

² CV — коефіцієнт варіації.

По-третє, ця модель ніші припускає незалежність самих факторів один від одного, що відзеркалюється ортогональним розташуванням осей нішового простору. Насправді різні фактори середовища між собою часто корелують. В таких випадках структура ніші може бути спрощена, оскільки деякі параметри середовища (після відповідного кореляційного аналізу) можна не розглядати. Іноді фактори в цілому можна замінити, наприклад, головними компонентами (в результаті проведення відповідних математико-статистичних процедур) або залишити лише ті параметри, які найбільшою мірою пов'язані з ними. Для цього можна використати будь-який пакет статистичних програм для персонального комп'ютера, наприклад, *Statistica* в модулі факторний аналіз.

Разом з тим поширення виду, конфігурація його ареалу залежать не лише від особливостей його екологічної ніші, а сама теорія ніші є недостатньою для пояснення географічного поширення видів, бо вона не має справу з історичними факторами, які реалізуються скоріше у географічному просторі, ніж в екологічному, а саме: біогеографічні бар'єри, різна здатність видів до розселення тощо (Martinez-Meyer, 2005). Ареал виду є комплексним вираженням його екології та еволюційної історії (Brown, 1995) і формується різноманітними чинниками, які діють з різною інтенсивністю і кожний у своєму масштабі (Gaston, 2003; Pearson, Dawson, 2003). Ці чинники можна об'єднати у чотири групи (Soberon, Peterson, 2005). Коротко зазначимо їхнє значення при моделюванні видових ареалів.

1. Абіотичні фактори (клімат, фізико-хімічні показники середовища, едафічні умови тощо), які накладають обмеження на фізіологічну здатність виду існувати на певній території. Ця група є основою для моделювання екологічної ніші і видових ареалів, але завжди існує небезпека того, що побудовані за їхньою допомогою моделі не відповідатимуть дійсності, бо якісь впливові фактори не були взяті до уваги.

2. Біотичні фактори — комплекс зв'язків з іншими видами, які модифікують здатність виду існувати на певній території. Без урахування біотичних факторів (а це досить складна справа як з теоретичного боку, так і з боку його практичного втілення у відповідні електронні шари, придатні для використання у ГІС) моделі можуть не відхилятись від дійсності. Разом з тим не виключена така ситуація, коли поширення видів, які складають (у найпростішому випадку) ценотичну пару, наприклад «комаха-фітофаг — рослина», визначається тотожним або ж дуже подібним комплексом абіотичних факторів. У такому разі можна вважати, що біотичні фактори опосередковано враховуються через абіотичні параметри, які використовувались для побудови відповідних (тобто окремо для комах та для рослин) моделей видових ареалів.

3. Територіальні фактори — наявність доступних для заселення територій та відсутність (або, навпаки, присутність) відповідних фізико-географічних перешкод. Урахування цих факторів дозволяє відрізняти реальне поширення виду від потенційного. Останнім часом це стало особливо актуальним у зв'язку з поширенням адвентивних видів.

4. Еволюційна здатність видових популяцій адаптуватися до нових умов. Це явище, як правило, не береться до уваги, або вважається, що ним можна знехтувати. Прикладів генетичної адаптації до нових умов, зокрема змін клімату, як вказувалося, дійсно небагато (Bradshaw, Holzapfel, 2006). Крім того, як виявилось (хоча питання є досі дискусійним), структура екологічної ніші у споріднених видів є досить консервативною, що було показано на прикладі низки сестринських пар видів у Мексиці, представлених ссавцями, птахами та денними метеликами (Peterson et al., 1999; Wiens, Graham, 2005). Тому моделі, які прогнозують зміни ареалів у перспективі (наприклад, до 2050 р.), не враховують еволюційний

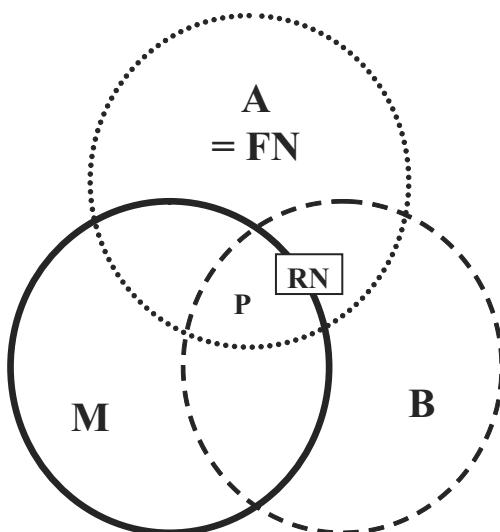


Рис. 4. Діаграма Венна: взаємодія абіотичних, біотичних та територіальних факторів. Круг А представляє географічну область, де складаються сприятливі абіотичні умови для виду, тому її можна вважати географічним вираженням фундаментальної ніші (FN); круг В представляє область, де сприятливим чином складаються біотичні відносини; перетин А та В представляють географічний простір реалізованої ніші (RN); круг М представляє собою ту частину світу, яка «доступна» виду в екологічному сенсі (без урахування фізико-географічних бар'єрів на шляху розселення виду); спільний перетин А, В та М (=Р) відповідає області реального географічного поширення виду, бо тут присутні як відповідні абіотичні, так і біотичні умови, і вся вона доступна для розселення виду.

Fig. 4. Venn diagram: the interaction of abiotic, biotic and territorial factors. The circle A represents the geographic region with the appropriate set of abiotic factors for the species, and may be regarded as the geographic expression of the Fundamental Niche (FN). Circle B is the region where the right combination of interacting species occurs, which may or may not overlap extensively with A. The intersection of A and B represents the geographic extent of the Realized Niche (RN) of the species. Circle M is composed of those parts of the world “accessible” to the species in some ecological sense, without barriers to movement and colonization; the intersection of A, B and M = P is the region that has the right set of biotic and abiotic factors and that is accessible to the species, and is equivalent to the geographic distribution of the species.

фактор, припускаючи також, що глобальні зміни відбуваються такими швидкими темпами, що в еволюційному плані види не встигають пристосуватися до них.

Немає сумніву у тому, що всі ці фактори взаємодіють між собою і разом впливають на те, що ми називаємо географічним поширенням видів. Ця взаємодія може бути представлена графічно у вигляді діаграми Венна (рис. 4) (Soberon, Peterson, 2005).

Можна припустити, що вид буде присутній у певному місці, якщо співпадають три умови (1). Абіотичні умови мають бути сприятливими; ці умови трапляються в регіоні А (2). Присутній визначений позитивний набір видів (наприклад, жертви, кормові рослини, запилювачі, мікоризи тощо), а негативний (сильні конкуренти, хвороби, спеціалізовані хижаки тощо) відсутні; ці умови трапляються в регіоні В. Нарешті, (3) вид буде присутній тільки в регіоні (круг М), до якого у нього є фізичний доступ. У такому представленні регіон А являє собою географічне вираження фундаментальної ніші виду, і будь-які обмеження на перебування виду тут можна віднести до біотичних чинників. Регіон В репрезентує область, де міжвидові стосунки складаються у сприятливий бік для виду. Перетин А та В є тією частиною світу, де абіотичні умови (1) сприяють позитивному росту популяцій виду та присутні мутуалісти (2), а конкуренти, хижаки та хвороби не можуть перешкодити цьому позитивному росту; він у такому разі являє собою географічне вираження реалізованої ніші виду. Регіон М являє собою ту частину світу, яка доступна для виду з часу його виникнення, чи куди він може потрапити внаслідок людської діяльності (3). Відповідно до діаграми,

стабільні популяції виду (*source populations*) можуть бути виявлені лише на спільному перетині кругів М, В та А, який позначено Р, хоча є ймовірність того, що окремі тимчасові популяції (*sink populations*) можуть перебувати (за рахунок, наприклад, випадкового потрапляння чи сезонних міграцій тощо) в інших частинах регіона М за межами перетину А та В, тобто реалізованої ніші.

Загалом моделювання ареалів на основі ГІС за відповідними алгоритмами (наприклад, GARP, BIOCLIM, DOMAIN чи FloraMap) є, власне, моделюванням просторового розміщення придатних для існування виду територій. При цьому окремі місцезнаходження виду прив'язуються до певного набору сучасних чи прогнозованих параметрів навколошнього середовища. До комп'ютерної програми вводяться точки місцезнаходжень виду. На основі інформації з окремих шарів карти (а кожний параметр подано окремим шаром) складається модель екологічної ніші, яка відповідає п-мірному підпростору, де комбінуються значення різних факторів навколошнього середовища, в межах яких вид може існувати.

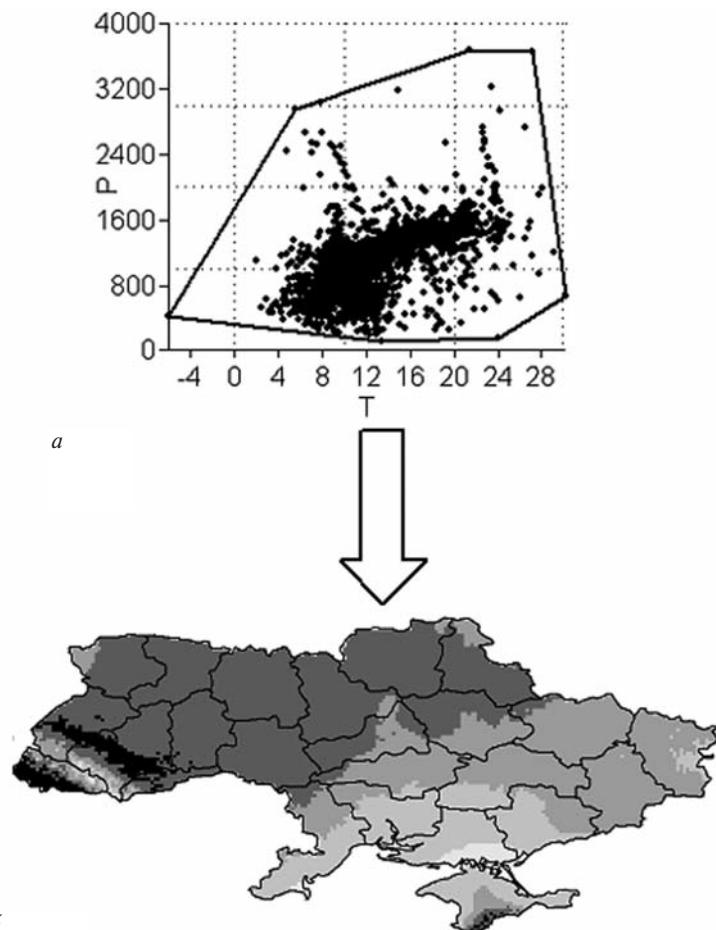


Рис. 5: а — двомірна графічна модель амброзії полинолистої, *Ambrosia artemisiifolia*, в координатах середньорічних температур (Т) та опадів (Р); б — території в Україні, де визначена комбінація Т та Р присутня. Тут і надалі: градації кольору від чорного до світло-сірого вказують (в сторону зростання) на ступінь відхилення параметрів ніші від центральної тенденції.

Fig. 5: а — the 2-dimensional model of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, in coordinates of the annual mean temperature (T) and annual precipitation (P); б — areas in Ukraine with suitable for the species combination of T and P. Hereinafter: gradation of color from black to light gray indicate (in ascending order) the degree of departure of niche parameters from the central trend.

Кожний алгоритм, за відповідними апріорними припущеннями, розробляє певні правила за якими ці межі визначаються. Наприклад, в BIOCLIM у програмному вигляді це правило відповідатиме такій формулі:

IF BIO1 = (12,68) degC AND BIO12 = (906,02) mm THEN SP = PRESENT

Це простий приклад з використанням усього двох біокліматичних параметрів, середньорічних показників температури та опадів, для характеристики екологічної ніші амброзії полинолистої, *Ambrosia artemisiifolia* Linnaeus, 1753, двомірна графічна модель якої в координатах температури (T) та опадів (P) показана на рисунку 5, а.

Далі відбувається пошук на карті території (з урахуванням тематичних шарів), де визначена комбінація (тобто ніша) присутня. Сукупність цих територій і складає модель ареалу. Як приклад на рисунку 5, б показана сукупність територій в межах України, де амброзія полинолиста може зростати в більш чи менш придатних для неї умовах.

Проектуючи модель екологічної ніші на ту ж територію, проте з іншими кліматичними параметрами, які прогнозуються наперед, чи, навпаки, є реконструкцією клімату минулого, ми побачимо, можливо, зміщення ареалу, його скорочення чи розширення у залежності від ступеню оптимального значення умов у повній відповідності із «законом толерантності» Шелфорда. При цьому, якщо умови вийдуть за межі толерантності виду, то він може взагалі зникнути.

Повну послідовність побудови корелятивної моделі поширення виду проілюстровано на діаграмі (рис. 6).

Але що, власне, ми моделюємо — географічне вираження фундаментальної ніші (регіон А) чи справжнє поширення виду (Р)? Дискусії з цього питання тривають і досі (див., наприклад, Martinez-Meyer, 2005), і частина дослідників згодні з тим, що моделювання екологічної ніші підсумовує щось близче до фундаментальної ніші і саме цим пояснюють досить часті випадки прогнозів перебу-



Рис. 6. Потокова діаграма з деталізацією основних кроків, необхідних для побудови та верифікації корелятивної моделі поширення виду.

Fig. 6. Flow chart detailing the main steps in the building and verification of a correlative model of the distribution of a species.

вання виду на території, де його насправді нема (*overprediction*). З іншого боку, важливе значення має те, звідки взяті точкові дані про перебування виду (Soberon, Peterson, 2005). Якщо це точки з місць, де перебувають стабільні популяції виду (у розумінні *source populations*), то вони походять з Р (рис. 4), який одночасно є складовою А та В, тому алгоритм хоча і веде пошук придатних для перебування виду територій за абіотичними критеріями, але насправді користується комбінацією абіотичних та біотичних факторів. З іншого боку, точкові дані можуть представляти і тимчасові популяції (у сенсі *sink populations*), які найімовірніше перебувають у дисбалансі з місцевими екологічними умовами, і випадкові трапляння виду в М, але за межами перетину А та В (тобто, географічним вираженням реалізованої ніші). Нарешті можливі просто помилкові точкові дані або ж взагалі не вистачає інформації. Зважаючи на всі ці ускладнення, треба обережно ставитися до інтерпретації отриманих результатів і всіляко намагатися користуватися репрезентативними та якісними даними.

Хоча на шляху моделювання екологічних ніш та ареалів у видів є багато перешкод, цей багатонадійний напрямок швидко розвивається, діє і живить сучасну екологію, біогеографію і навіть таксономію (Peterson, 2006). Зростаючу популярність цього підходу можна пояснити тим, що він значною мірою задовільняє теперішні наші потреби в інформації про сучасне поширення видів, пояснення його причин та можливі зміни в майбутньому. Головним чином ці потреби полягають у тому, що:

- ми хочемо навчитися прогнозувати перебування того чи іншого виду, створивши модель його ареалу;
- нам потрібно більше знати про взаємовідносини організмів з умовами довкілля і в першу чергу про аутекологічні характеристики видів.

Ці потреби не суто наукові. Викликані колосальними темпами деградації біорізноманіття види зникають настільки стрімко, що навряд чи ми отримаємо вчасно всі необхідні знання про їхне поширення та умови, за яких ця деградація відбувається, якщо і надалі користуватимемося лише традиційними методами, які є дуже затратними та тривалими, а діяти треба вже сьогодні.

Разом з тим традиційними методами за століття накопичено (щоправда, не завжди систематично та часто з суттєвими прогалинами) величезний емпіричний матеріал стосовно конкретного поширення видів. Цей матеріал зберігається в музеях, окремих колекціях, каталогах, наукових публікаціях. Останнім часом створюються електронні бази даних, доступні для загального користування в інтернеті (наприклад, Global Biodiversity Information Facility сайт www.gbif.org). Моделювання дозволяє актуалізувати і «вдихнути нове життя» у ці дані, поєднати традиційні, але дуже важливі інвентаризаційні дослідження з новітніми технологіями і отримати інформацію, яка до цього була недоступною, та вкрай необхідною для збереження біологічного різноманіття.

За час свого становлення та розвитку комп’ютерне моделювання екологічної ніш та ареалів видів дозволило докладніше або вперше:

— *Зрозуміти екологічні потреби видів.* Часто все, що ми знаємо про вид, — це кілька точок на карті, які позначають його знахідки. ГІС дає можливість виявити взаємозв’язок цих точок з конкретними параметрами середовища в них. Таким чином можна отримати досить повну аутекологічну характеристику виду. При цьому відпадає потреба у проведенні відповідних натурних досліджень, які за обсягом можуть бути просто нереальними, якщо мова йде про види, які вже вимерли за минулих геологічних епох.

— *Зрозуміти особливості ареалів, біогеографії та бар’єрів на шляху розселення видів.* Комп’ютерні моделі надають можливість отримати інформацію про поширення видів, яка інакше просто недоступна, наприклад, про потенційний ареал

виду. При цьому відкривається можливість виявити та охарактеризувати бар'єри, через які вид з тих чи інших причин не може переступити. Залучення все більшої кількості видів відкриває в майбутньому перспективу переходу до ценотичного аспекту питання (наприклад, з'ясування ареалів ценотичних угруповань). Першим кроком тут може стати моделювання ареалів видів-едифікаторів того чи іншого ценозу.

— *Віднайти невідомі популяції та види.* У найпростішому варіанті комп'ютерні моделі дають змогу провести інтерполяцію ареалу між двома (та більше) відомими популяціями виду. Таким чином моделі можуть вказувати на місця, де потрібно вести пошук інших, досі невідомих, популяцій цього виду. Це особливо важливо, якщо вид перебуває під загрозою та зникає, і всі його популяції мають знаходитись під охороною. З огляду на відносну консервативність екологічної ніші цим же шляхом можна скористатись для пошуку споріднених видів, які навіть можуть виявитися новими для науки (Raxworthy et al., 2003).

— *Визначити місця для переселення та реінтродукції.* З'ясувавши потенційний ареал виду та бар'єри на шляху його розселення, за допомогою моделі можна знайти придатні для натуралізації виду території, що може виявиться корисним для господарства або охорони даного виду.

— *Планувати територіальну структуру природно-заповідної та екологічної мережі.* Якщо для певної таксономічної групи або групи видів, які потребують охорони, інтегрувати моделі їхніх ареалів, можна отримати розподіл територій за видовим багатством та значеннями ступеню придатності цих територій для існування цих видів з точки зору комплексу екологічних умов (щоправда, переважно абіотичних). Те саме стосується й окремих видів. Це дає змогу об'єктивно провести ранжування територій за їхньою важливистю для охорони довкілля, виявляти «гарячі точки», виділяти території для нових заповідників тощо. Оскільки комп'ютерні моделі надають можливість ранжувати території за відповідністю місцевих умов вимогам того чи іншого виду і картографувати їх, то можна намітити коридори, якими може йти ймовірна міграція цих видів і забезпечити їм сприятливі умови.

— *Прогнозувати потенційне поширення адвентивних видів, сільськогосподарських та лісових шкідників, патогенних організмів та осередків хвороб.* Це окремий практичний блок, який ґрунтуються на можливостях, що надаються комп'ютерним моделюванням екологічної ніші для кращого розуміння особливостей ареалів видів та бар'єрів на шляху їхнього розселення. Спираючись на уявлення про консервативність екологічної ніші (Wiens, Graham, 2005), можна очікувати (з певними застереженнями), що види, які потрапили на нову територію, дотримуватимуться тих же екологічних «правил», що і на батьківщині. Тому цілком реально спрогнозувати їхнє поширення.

— *Прогнозувати вплив кліматичних змін.* Уявлення про консервативність екологічної ніші дозволяє також припустити, що екологічні вимоги видів до умов навколошнього середовища (в першу чергу абіотичних) не зазнають істотних змін у ході глобальних змін клімату. Тому є підстави спроектувати сучасні моделі еконіш на кліматичні умови, які можуть скластися в майбутньому, і гіпотетично представити поширення виду, наприклад, за умов 2050 р. Цікаво, що за цією ж схемою проводили і ретроспективну проекцію, з метою реконструкції поширення тварин, які жили ще в плейстоцені (див., наприклад, Martinez-Meyer et al., 2004).

ПРАКТИЧНІ АСПЕКТИ МОДЕЛЮВАННЯ ЕКОЛОГІЧНОЇ НІШІ

Для побудови корелятивних моделей екологічної ніші та ареалів видів використовуються два типи даних — біологічні дані стосовно поширення певного виду та дані про умови навколошнього середовища в його ареалі.

Геоінформаційна система є різновидом програмного забезпечення для обробки баз даних з розширеною концепцією, що дозволяє накопичувати та аналізувати просторово розподілену інформацію і відображати темпорально-географічно координовані дані на карті. ГІС будь-якої складності та будь-якого рівня в загальному випадку представляє наступний набір функціональних компонент:

- підсистема збору інформації та база даних (БД);
- підсистема представлення, генерації та обробки картографічних даних;
- підсистема аналізу даних та інтерфейс користувача.

Перші ГІС були створені в Канаді та США у середині 60-х років, а зараз у промислово розвинутих країнах існують тисячі ГІС, що використовуються в економіці, політиці, екології, управлінні ресурсами і охороні природи, кадастру, науці й освіті тощо. Розвиток та становлення ГІС-технології в Україні почалися останніми роками. Таке відставання зумовлено відсутністю необхідних технічних засобів, а також відсутністю усвідомлення можливостей даної технології.

ГІС працює з двома істотно відмінними типами даних — векторними та растровими. В векторній моделі об'єкти описуються точками, лініями та полігонами, інформація про які кодується та зберігається у вигляді набору координат X, Y. Так, місцезнаходження точки (точкового об'єкту) описується парою координат (X, Y). Лінійні об'єкти зберігаються як набори координат X, Y. Полігональні об'єкти зберігаються у вигляді замкнутого набору координат. Векторна модель зручна для описання дискретних об'єктів, тоді як для описання властивостей, які неперервно змінюються в просторі та часі, оптимальною є растроva модель. ГІС зберігає інформацію про реальне навколошнє середовище у вигляді тематичних шарів, які об'єднані на основі географічного положення. Геокодована інформація дозволяє швидко визначити та вивести на карту потрібний об'єкт або явище і дізнатись про його характеристики та прослідкувати протікання процесів у просторі і часі. Візуальне представлення інформації в ГІС дозволяє виявити нові відношення, властивості та тенденції, які не помічаються при аналізі електронних таблиць та баз даних. Поєднання останніх з картою забезпечує унікальні можливості для застосування ГІС у широкому спектрі задач, пов'язаних з аналізом та прогнозуванням явищ та подій у довкіллі, з осмисленням та виділенням головних факторів та причин, а також їхніх можливих наслідків, з плануванням стратегічних рішень. Коли працюєш з ГІС, можна змінювати деталізацію зображення; можна управляти тематичним складом інформації, що відображається; можна отримати інформацію про будь-який виділений об'єкт. Є можливість використовувати ГІС і як пошукову систему. ГІС дає можливість використовувати для введення інформації та її оновлення сучасні електронні засоби геодезії та системи глобального позиціювання (GPS).

ГІС дозволяє обробляти інформацію, причому як внутрішнього характеру (та, що міститься в базах даних), так і зовнішнього (аналіз супутниковых знімків та результатів дистанційного зондування Землі, їхнє дешифрування). За

допомогою ГІС аналізу космічних знімків в Україні виконано моделювання сільськогосподарського біологічного різноманіття для потреб формування екомережі в рамках проекту GLOBIO (Созінов та ін., 2005 а, б; Prydatko et al., 2008).

Існує цілий ряд безкоштовних пакетів ГІС. Деякі з них ГІС має у своєму складі як спеціальні інструменти для моделювання екологічної ніші та ареалів видів, наприклад, DIVA-GIS (www.diva-gis.org), яку буде описано докладніше, IDRISI (www.clarklabs.org), інші пакети мають відповідні модульні додатки, наприклад, BIOCLIM для ArcView (<http://arcscripts.esri.com/details.asp?dbid=13745>).

В ГІС-пакетах, що орієнтовані на користувача-біолога, дані стосовно поширення певного виду та про умови довкілля зберігаються у вигляді точкової інформації, інакше «точкових векторів», полігонів, які окреслюють певну територію («полігонні вектори») чи в комірках (grid cells) у формі так званих растрових даних. Для моделювання ареалів дані про умови довкілля, які отримують на метеостанціях (і, власне, є точковими), переводять у растровий формат. При цьому інтерполюють значення окремих параметрів умов довкілля (наприклад, середньорічна температура повітря) між окремими станціями, і це гарантує, що інформація буде у кожній клітинці з біологічними даними (Hijmans et al., 2005).

Джерелом таких даних є музеїні фонди, каталоги, колекції, публікації, що містять інформацію, накопичену за декілька століть (Chapman, Busby, 1994). Вважається, що сучасні колекційні матеріали у світовому масштабі нараховують приблизно 2,5–3 мільйонів одиниць (Duckworth et al., 1993). Зараз зроблено лише перші кроки для їхнього оцифрування, з метою забезпечення доступу до цієї інформації широкому загалу користувачів і її всебічного аналізу.

Для кращого уявлення та розуміння біологічного світу, конче потрібно, щоб дані про нього були представлені в абстрактній формі, насамперед у вигляді електронних баз даних (Goodchild et al., 1991). У такому разі колекційні матеріали стають ще більш цінними, додаючи знання про біологічне різноманіття у світі, про екосистеми, стимулюють природоохоронні зусилля та пошуки шляхів сталого розвитку людства. Зростаюча доступність інформації стосовно видів через електронні засоби спілкування відкриває нові та удосконалені методи його аналізу, які засновані на комп’ютерних технологіях (Chapman, 1999). Таксономічні дослідження у цьому розумінні вже отримали стимул у вигляді цифрових зображень екземплярів, у тому числі і типових, наявність інформації про перебування зразків в інших музеях тощо. Але найбільший стимул для розвитку отримала біогеографія, яка через такі практичні аспекти, як вивчення поширення переносників хвороб людини, адVENTивних видів, трансформації біологічного різноманіття через глобальні кліматичні зміни, набула соціально важливого значення (Atlas..., 1986; Peterson et al., 1998; Suarez, Tsutsui, 2004). Крім того, комп’ютерні технології та електронні бази даних сприяли більш досконалому плануванню структури природоохоронних територій та об’єктів (Faith et al., 2000) та їхнього вибору (Margules, Pressey, 2000), вивченю кліматичних змін (Chapman, Milne, 1998; Pouliquin-Young, Newman, 1999), зміцнили наукові засади сільського господарства, лісівництва та рибництва (Booth, 1996; Nicholls, 1997; Cunningham et al., 2001), заклали основу для цілеспрямованої інтродукції видів (Panetta, Mitchell, 1991; Soberon et al., 2000; Peterson, Veigas, 2001). Багато з цих напрямків використали програмне забезпечення для моделювання екологічної ніші, зокрема BIOCLIM (Nix, 1986; Busby, 1991) та GARP (Stockwell, Peters, 1999). Більшість з побудованих моделей спирається на дані стосовно поширення видів — точкових реєстрацій, де вид присутній (*presence-only data*). Проте є моделі, які ще враховують точкові реєстрації, де вид, за результатами відповідних обстежень, відсутній (*absence data*). В деяких випадках включення до

Таблиця 3. Деякі джерела інформації стосовно поширення видів та умов навколошнього середовища
Table 3. Some sources of information concerning the distribution of species and environmental variables

Тип даних	Джерело
Поширення видів:	
— дані для широкого кола організмів в багатьох частинах світу	Global Biodiversity Information Facility (GBIF): www.gbif.org
— спеціалізовані бази даних стосовно:	
— ссавців	MaNIS: www.manis.org
— птахів	ORNIS: http://olla.berkeley.edu/ornisnet
— амфібій та рептилій	HerpNet: www.herpnet.org
— риб	FishBase: www.fishbase.org
Клімат:	
— Інтерпольовані кліматичні поверхні для всього світу з роздільною здатністю в 1 км	WorldClim: http://www.worldclim.org/
— Сценарії розвитку майбутніх кліматичних змін	IPCC: http://data.org/
— Реконструкції палеокліматів	NOAA: http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/paleo.html , http://biogeo.berkeley.edu/worldclim1_4/grid/pst/21k/wc_2_5m_CCSM_21k_bio.zip http://biogeo.berkeley.edu/worldclim1_4/grid/pst/21k/wc_2_5m_MIROC3.2_21k_bio.zip
Топографія	USGS: http://edc.usgs.gov/products/elevation/gtopo30/hydro/index.html
Космічні знімки	Global Landcover Facility: http://glcf.umiacs.umd.edu/data/ NASA: http://modis.gsfc.nasa.gov/data/
Грунти	UNEP: http://lithosphere
Моря та океани	NOAA: www.nodc.noaa.gov
Різне	EDIT Geoplatform: http://edit.csic.es/GISdownloads.html Eden Project: http://ergodd.zoo.ox.ac.uk/eden/index.php?p=57

аналізу останніх удосконалювало модель (Brotons et al., 2004), але не завжди подібні дані є у розпоряджені дослідника і досить часто вони є ненадійними, бо довести відсутність виду часто буває набагато важче, ніж його існування.

У таблиці 3 наведено електронні адреси деяких джерел, інформацію про поширення видів у вигляді точкових реєстрацій та довкілля (клімат, топографія, ґрунти тощо). Це далеко не повний перелік, і можна запропонувати самостійно продовжити їхній пошук.

ЗАСТОСУВАННЯ DIVA-GIS ДЛЯ МОДЕЛЮВАННЯ ЕКОЛОГІЧНОЇ НІШІ ТА АРЕАЛІВ

Продемонструємо хід моделювання на прикладі ендемічного виду Карпат — наземного молюска заслонниці буковинської, *Vestia turgida* (Rossmässler, 1836), поширеного в Україні у Карпатах та на Подільській височині (переважно у Придністров'ї та на сході — до околиць Вінниці).

Молюск живе серед листяної підстилки та стовбуრів звалених дерев у широколистяних та хвойних лісах (у горах — до верхньої межі смерекового лісу), у Карпатах — на різних ділянках лісів, на Поділлі — у ярах (Аністратенко, Байдашніков, 2008). Вибір наземних молюсків, зокрема видів роду *Vestia*, як модельного об'єкту певною мірою обумовлений тим, що вони є стенобіонтними лісовими мешканцями і одними з найменш рухливих безхребетних, а отже можуть служити біоіндикаторами зміни ландшафтів, і за глобальних змін клімату картина їхнього поширення теж може зазнати змін.

Для моделювання екологічної ніші та ареалу використані дані О. О. Байдашнікова щодо 1016 особин цього виду з 97 місцевонаходжень (Байдашников, Титар, 2006). Для визначення географічних координат окремих місцевонаходжень використовували програму *OziExplorer* (версія 3.95.2).

Точки на карті (рис. 7) вказують на місцевонаходження виду. Всі вони, так само як і біокліматична інформація, пов'язані з конкретними географічними координатами у базі даних, звідки їх можна вилучити і скласти, наприклад, таблицю середніх та граничних значень біокліматичних параметрів у межах ареалу й отримати досить повну екологічну характеристику виду.

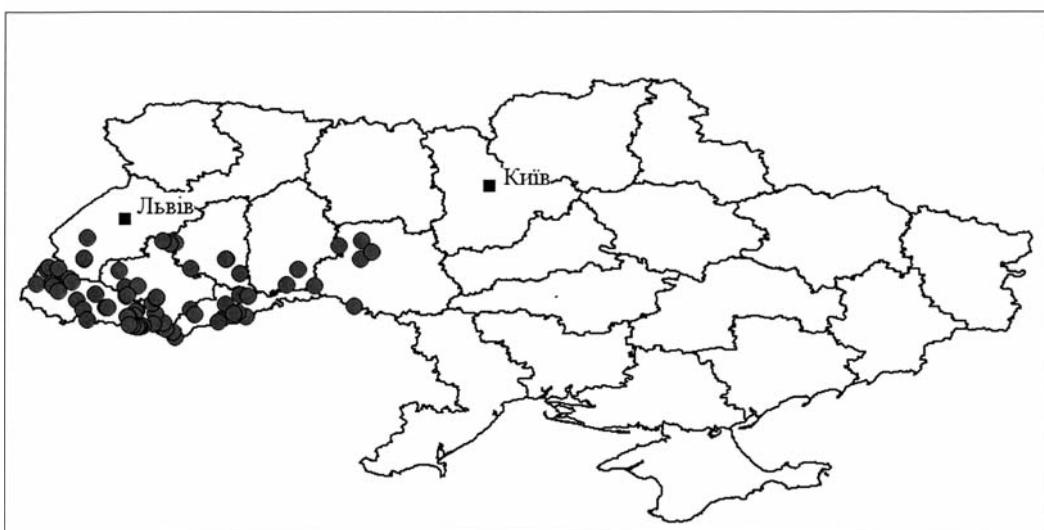


Рис. 7. *Vestia turgida*: поширення в Україні. Кружечки являють собою прив'язані до географічних координат місцевонаходження виду.

Fig. 7. *Vestia turgida*: distribution in Ukraine. Point data (gray circles) are georeferenced findings of the species.

Таблиця 4. Біокліматичні параметри ніші виду *Vestia turgida*
Table 4. *Vestia turgida*: bioclimatic parameters of the species' niche

Біокліматичний показник	Середня	Мінімум	Максимум
Середньорічна температура	6,5	2,4	8,7
Середній місячний температурний діапазон	8,7	8,0	9,5
Ізотермічність ($[2/7]*100$)	28,7	26,1	30,4
Температурна сезонність ($STD*100$)	809,3	728,4	911,3
Максимальна температура найтеплішого місяця	21,9	16,4	25,3
Мінімальна температура найхолоднішого місяця	-8,5	-11,1	-6,5
Річний температурний діапазон	30,4	27,5	32,9
Середня температура наймокрішого кварталу	14,9	9,6	18,2
Середня температура найсухішого кварталу	-2,7	-6,0	-0,3
Середня температура найтеплішого кварталу	16,0	11,1	19,3
Середня температура найхолоднішого кварталу	-3,8	-6,6	-1,7
Середньорічна опадів	760,3	606,0	956,0
Опади наймокрішого місяця	109,8	93,0	139,0
Опади найсухішого місяця	39,5	28,0	51,0
Сезонність опадів (CV)	39,9	28,5	51,4
Опади наймокрішого кварталу	298,0	240,0	382,0
Опади найсухішого кварталу	124,4	87,0	158,0
Опади найтеплішого кварталу	293,5	240,0	376,0
Опади найхолоднішого кварталу	135,3	90,0	172,0

Далі можна проаналізувати матрицю цих даних методами багатовимірної статистики, наприклад, факторного аналізу. Так, аналіз першого фактора (рис. 8), який охоплює понад 70% загальної дисперсії, вказує:

а) на вологолюбність цього виду (всі параметри, які пов'язані з опадами, позитивно корелюють з цим фактором);

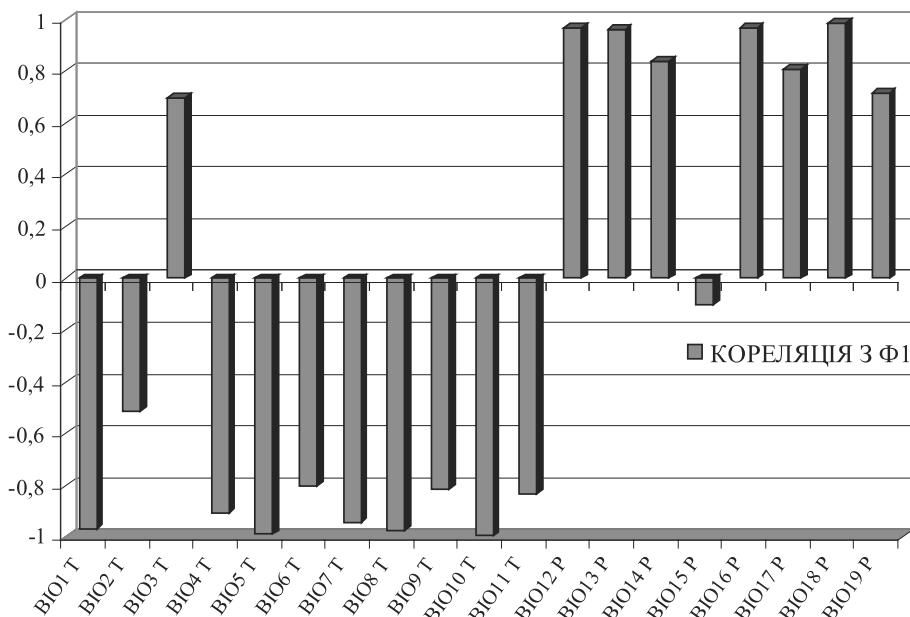


Рис. 8. *Vestia turgida*: кореляція біокліматичних показників з першим фактором (Φ_1). BIO1–BIO19 — біокліматичні параметри, які наведені у порядку, що і в таблиці 2, Т — параметри, пов'язані з температурою, Р — з опадами.

Fig. 8. *Vestia turgida*: correlation of bioclimatic parameters with the first principal component (Φ_1). BIO1–BIO19 — bioclimatic parameters are in the same order as in table 2, T — parameters associated with temperature, P — precipitation.

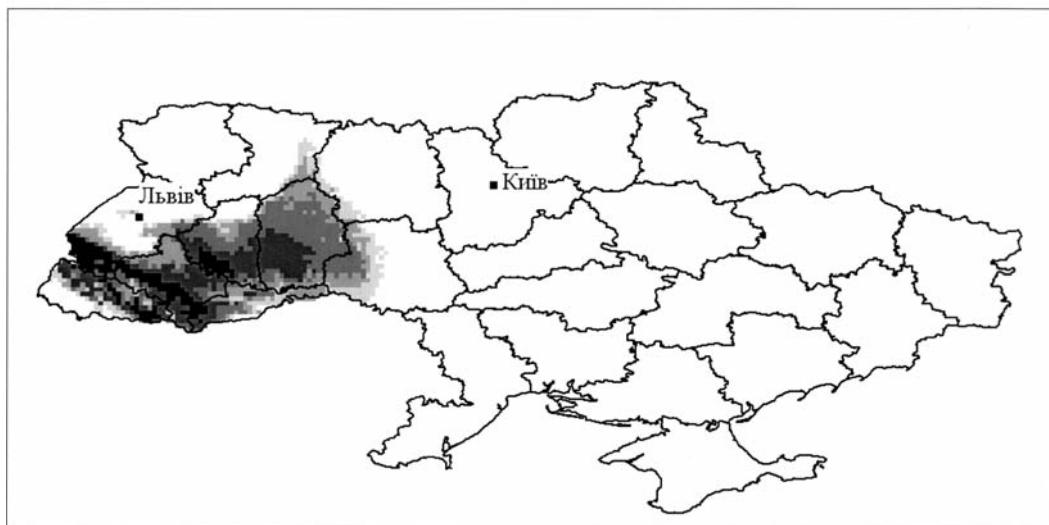


Рис. 9. *Vestia turgida*: модель поширення в Україні за сучасних кліматичних умов.

Fig. 9. *Vestia turgida*: the model of species' distribution in Ukraine under contemporary climatic conditions.

- б) уникання ним високих температур (кореляція тут зворотна);
- в) уникання місць з різкими коливаннями температури (позитивна кореляція з ізотермічністю).

Отже, ми дійсно маємо справу з досить степенебіонтним видом, що виражено ще й кількісно.

Повертаючись у географічну площину, ми бачимо, що це дійсно так (рис. 9). Молюск займає вузькі смуги вологих букових лісів у Карпатах та сусідніх територіях, де умови для нього найсприятливіші (ця територія позначена чорним кольором). Зрозуміло, що з природоохоронної точки зору вид найдоцільніше охороняти саме тут. З іншого боку, на прилеглих рівнинах умови для перебування виду теж існують, проте вони не є оптимальними (відтінки сірого кольору). Відповідно до моделі сучасний ареал *V. turgida* в Україні складає приблизно 80 тис. км², причому території, де формуються найсприятливіші для виду умови («відмінні»), разом з тими, які мають оцінку, як «дуже високо» сприятливі, складають біля 24% його сучасного ареалу. З іншого боку, сумарна територія, де зазначаються малі та посередні значення сприятливого поєднання умов, відповідальних за формування ніші у *V. turgida*, складає майже 45% сучасного ареалу молюска.

Певним біологічним віддзеркаленням поділу ареалу на більш та менш сприятливі для перебування виду території є те, що особини за розмірами (за характеристику яких взято висоту черепашки, L) поширені нерівномірно, на що вказують автокореляційні статистики Гірі (0,196) та Морана (0,791), тобто ймовірність того, що зібраний поряд особини мають приблизно одинаковий розмір, є великою. Дійсно, особини з місць з відмінними та малопридатними умовами ніші (відповідно до моделі) розрізняються за розмірами. Перші мають висоту черепашки $18,69 \pm 0,14$ мм, а інші — $17,61 \pm 0,22$ мм (t-критерій Стьюдента складає 3,45; $p < 0,05$; рис. 10), що відповідає правилу оптимуму Реншса (Rensch, 1932), за яким у кожного виду розміри особин збільшуються у напрямку певного оптимуму температури та вологості. Це правило було сформульовано саме для наземних молюсків і пізніше було поширене на всіх пойкілотермних та гомойотермних тварин (Терентьев, 1946, 1947).

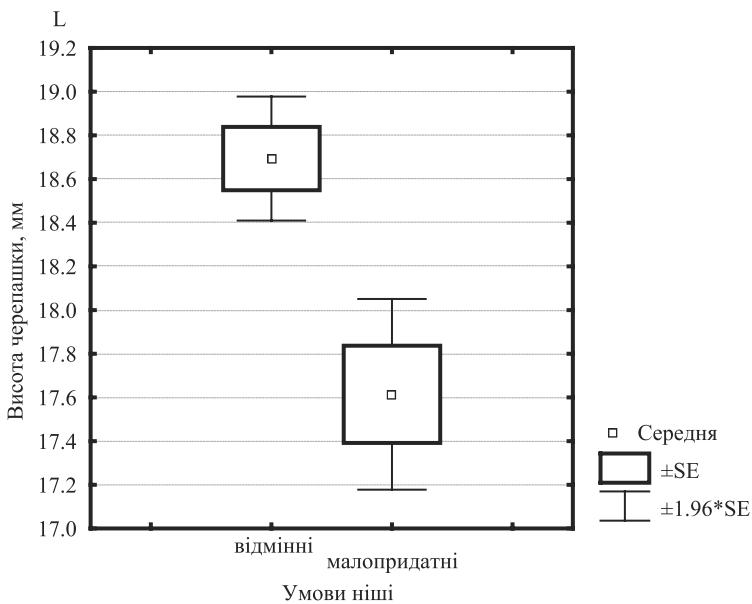


Рис. 10. *Vestia turgida*: висота черепашки (L) особин з місць з відмінними та малопридатними умовами ніші.

Fig. 10. *Vestia turgida*: the height of the shell (L) of individuals from excellent and low suitability of niche conditions.

Екстраполяція моделі ареалу на сусідні території Західних і Південних Карпат дає достатнє уявлення про поширення молюска (рис. 11). Модель вказала на потенціальне існування молюска в Румунії, а саме в Трансильванії, і це підтвердилося (Baur, 2006).

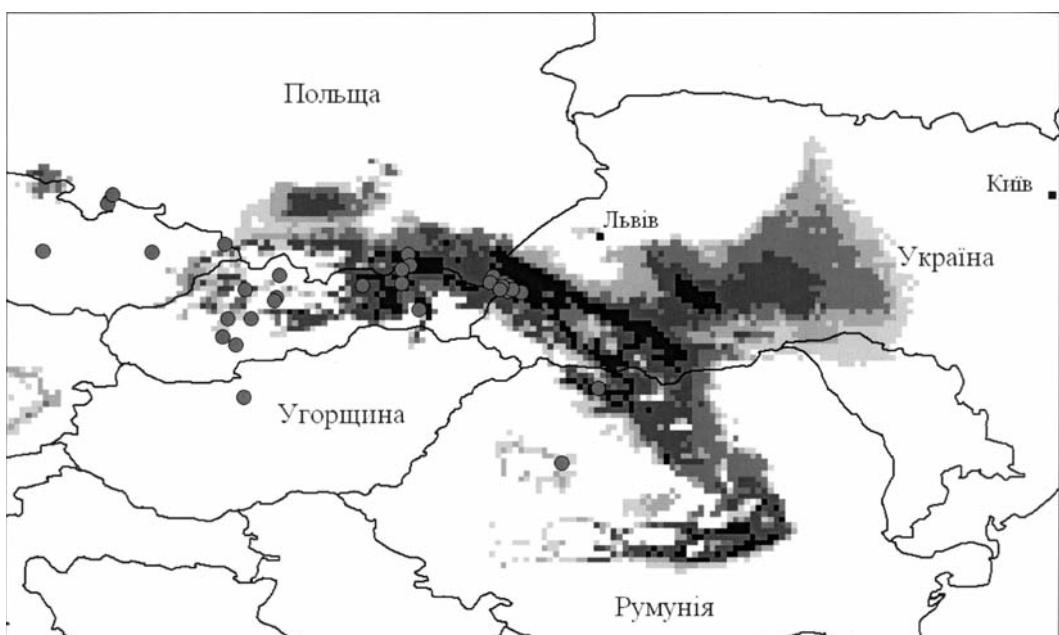


Рис. 11. *Vestia turgida*: екстраполяція моделі ніші на сусідні території Західних та Південних Карпат. Кружечки являють собою місцезнаходження виду поза межами України.

Fig. 11. *Vestia turgida*: extrapolation of the species' distribution model to neighbouring areas of the Western and Southern Carpathians. Gray circles are point data outside of Ukraine.



Рис. 12. *Vestia turgida*: потенційний ареал в Україні за кліматичних умов 2050 р.

Fig. 12. *Vestia turgida*: the potential distribution of the species in Ukraine under climatic conditions of 2050.

Користуючись певною консервативністю екологічної ніші, можна екстраполювати сьогоднішню модель на кліматичні умови майбутнього, зокрема, на 2050 рік. За цим сценарієм бачимо скорочення ареалу цього виду до 7 тис. км² (тобто майже на 92%; рис. 12), в першу чергу за рахунок малопридатних та реліктових для нього територій. При цьому місця з відмінним поєданням біокліматичних умов для виду зникнуть зовсім. Враховуючи майбутні імовірні зміни ареалу *V. turgida* та те, що цей молюск займатиме місця на найвищих гірських пасмах Українських Карпат (Свидовець, Чорногора, Мармарошські та Чивчинські гори), тут вже зараз потрібно посилити охорону та розширити відповідну мережу заповідних об'єктів, особливо в Чивчинських горах, де поки що відсутній належний заповідний режим.

Таким чином, моделювання екологічної ніші заслонниці буковинської дозволило:

- з найменшими витратами, використовуючи лише реєстрації польових щоденників, з'ясувати екологічні потреби цього виду;
- з'ясувати особливості його поширення в Україні та на суміжних територіях;
- екстраполюючи модель, визначити межі нових популяцій, скоригувати роботу над охороною цього виду;
- прогнозувати пов'язане з кліматичними змінами майбутнє поширення виду.

Як бачимо на прикладі цього молюска, за сценарієм, що прогнозують кліматологи, ареали певних видів скорочуватимуться. Особливо це стосується монтанних (зокрема, *V. turgida*) та бореально-монтанних видів (Malcolm, Markham, 2000).

Але в інших випадках можливий інакший розвиток подій. Як приклад можна взяти вид із зовсім іншої таксономічної групи ящірку Ліндгольма — *Darevskia lindholmi* (Lantz Syren, 1936). Це єдиний ендемічний вид рептилій в Україні, який зустрічається тільки у Гірському Криму і на молекулярному рівні чітко відокремлений від інших видів ящірок роду *Darevskia* (Grechko et al., 2006). З огляду на малий ареал виду та пропозиції внести його до третього видання

Червоної книги України (Кукушкін, Свириденко, 2005), становлять інтерес з'ясування біокліматичної компоненти екологічної ніші ящірки Ліндгольма та можливі наслідки глобальних змін клімату на поширення цього виду в Криму.

Зараз вид займає майже всю смугу Південного берега Криму, гірську і передгірну частину півострова, де тримається вертикальних поверхонь (скелі тощо) з підвищеною вологістю. Використання біокліматичної інформації про більш ніж 40 місць реєстрації виду (Шербак, 1966; Свириденко, 2008) та її обробка методами факторного аналізу показали, що біокліматичні преференції виду у виборі належного біотопу на 70% визначаються параметрами зваження (перший фактор). Температурні ж параметри стоять на другому місці — 13% (другий фактор). Тому зрозумілим стає те, що вид в Криму не зустрічається у посушливих місцях, як, наприклад, у східних та південно-східних околицях Балаклави (Свириденко, 2008), де за інших умов його можна було б очікувати (рис. 13). Теоретично зараз (з урахуванням усіх 19 взятих до уваги біокліматичних показників) ареал ящірки Ліндгольма в Криму може становити 6,4 тис. км². Як показує проекція сучасної екологічної ніші цього виду на прогнозовані умови 2050 р., розміри його ареалу зазнають лише незначного скорочення (приблизно у 3%), проте майже у 2,8 рази зросте площа територій, де для ящірки Ліндгольма складуться найсприятливіші (відмінні) умови. Тому з біокліматичних позицій можна припустити, що цьому ендемічному виду в майбутньому загрози немає, а зусилля з його охорони мають бути спрямовані на мінімізацію інших чинників антропогенного впливу, які можуть зашкодити виду, особливо там, де (за моделлю) сукупність абіотичних умов є найкращою для існування повноцінних популяцій.

Прогрес у справі реконструкції кліматів геологічного минулого (Hijmans, Graham, 2006) та створення відповідних геоінформаційних шарів, доступних в

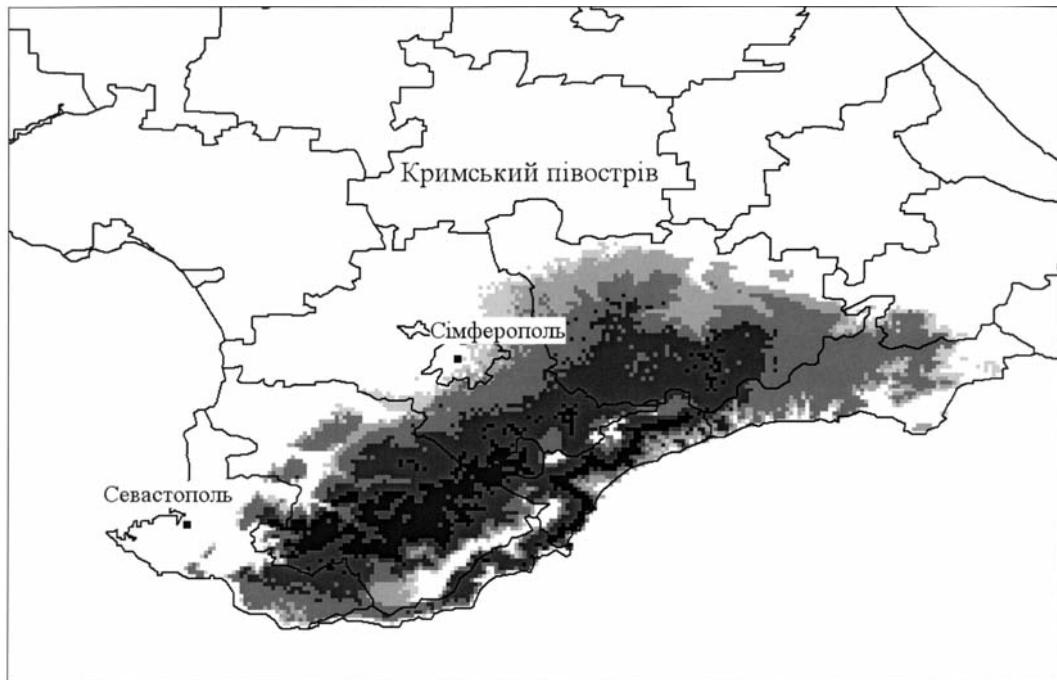


Рис. 13. Гіпотетична картина проширення ящірки Ліндгольма (*Darevskia lindholmi*) на Кримському півострові за сучасних кліматичних умов.

Fig. 13. Hypothetical pattern of distribution of Lindholm's rock lizard (*Darevskia lindholmi*) in the Crimea under contemporary climatic conditions.

інтернеті (наприклад, http://biogeo.berkeley.edu/worldclim1_4/grid/pst/21k/wc_2_5m_CCSM_21k_bio.zip), дають змогу відтворити екологічну нішу вимерлих видів, зокрема шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799). Як відомо, мамонти населяли холодні та сухі території тундро-степу в Північній півкулі, починаючи з кінця середнього плейстоцену (приблизно 300 тис. років тому чи навіть раніше (Lister, Sher, 2001). Вважається, що вони остаточно вимерли 3,7 тис. років тому, про що свідчать викопні рештки з острова Врангеля у Північному Льодовитому океані (Vartanyan et al., 1993). Це вимирання пов'язують передусім зі змінами клімату, який наприкінці плейстоцену—початку голоцену став теплішим та вологішим, що спричинило зміну ландшафтів та рослинності. При цьому вирішальну роль, як вважають деякі дослідники (Тихонов, 2008), мав не стільки температурний режим, скільки зміна вологості, адже взимку випадало більше снігу і тваринам важче було прогодуватися, а збільшення кількості опадів призвело до скорочення типової тундро-степової рослинності і поширення мохів (Guthrie, 2006). За цих умов мамонти опинились під загрозою вимирання, і навіть незначний мисливський прес з боку первісних людей міг стати фатальним (Nogues-Bravo et al., 2008). Звісно на цей рахунок існують різні, часом протилежні думки (Putshkov, 1997).

Хоча загальна картина зникнення мамонтів більш-менш з'ясована, кількісні оцінки цього процесу, зроблені на основі моделювання екологічної ніші, почали з'являтися тільки зараз (Martinez-Meyer et al., 2004; Nogues-Bravo et al., 2008). Перша група авторів (Martinez-Meyer et al., 2004), яка розглядала моделі поширення мамонтів та ряду інших плейстоценових видів, дійшла висновку, що за сучасних кліматичних умов мамонти мали зберегтися на досить великій території, а отже, гіпотеза про винищенння мамонтів давніми мисливцями стає реальною. Інша дослідницька група (Nogues-Bravo et al., 2008) пов'язала поширення мамонта на півночі Євразії з кліматичними умовами, які існували там 126, 42, 30, 21 та 6 тис. років тому. Вони спирались на опубліковані матеріали за 270 датованими знахідками залишків мамонтів та палеокліматичними реконструкціями (див.: <http://edit.csic.es/GISdownloads.html>), які враховують середню температуру найхолоднішого місяця, середню температуру найтеплішого місяця та середньорічну кількість опадів. З'ясовано, що кліматичні преференції мамонта 42, 30 та 21 тис. років мало відрізнялися одна від одної, і тварини віддавали перевагу місцям з температурою найхолоднішого місяця у $-30,3^{\circ}\text{C}$, температурою найтеплішого місяця у $+14,5^{\circ}\text{C}$ і середньорічною кількістю опадів у 240 мм. Моделювання показало, що вже 6 тис. років тому ареал мамонта скоротився на 90%. Саме цей факт автори вважають вирішальним, хоч і не відкидають можливість людського втручання.

За аналізом 95 знахідок шерстистого мамонта ми провели аналогічне моделювання його поширення в Євразії для останнього зледеніння 21 ± 3 тис. років тому. На відміну від попередніх спроб, модель екологічної ніші мамонта побудовано на 19 біокліматичних параметрах. Використано різні палеокліматичні реконструкції та видозмінені алгоритми моделювання, середні температурні показники для найхолоднішого та найтеплішого місяця виявилися схожими: $33,14^{\circ}\text{C}$ та $15,07^{\circ}\text{C}$ відповідно. Оцінка середньорічної кількості опадів, як параметра екологічної ніші мамонта, виявилася дещо іншою, 380 мм проти 240 мм (за: Nogues-Bravo et al., 2008), що однак, за кліматичною класифікацією Кеппена, відповідає напіваридним (степовим) умовам. Факторна структура екологічної ніші мамонта (табл. 5) свідчить про його екологічний статус рослинно-їдної тварини, преференції якої визначалися біокліматичними вимогами рослин, серед яких переважали трав'янисті види (Geel et al., 2008). Ці вимоги передбачали достатню міру зволоженості та мінімальні коливання показників тепла та опа-

Таблиця 5. Факторна структура екологічної ніші шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius*) в Євразії для періоду у 21 ± 3 тис. років тому

Table 5. Factor structure of the ecological niche of the woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) in Eurasia dated 21 ± 3 ky BP

Біокліматичні показники	F1	F2
Середньорічна температура		+
Середній місячний температурний діапазон	+	
Ізотермічність $[(2/7) \times 100]$	+	
Температурна сезонність ($STD \times 100$)	-	
Максимальна температура найтеплішого місяця		+
Мінімальна температура найхолоднішого місяця		
Річний температурний діапазон		
Середня температура наймокрішого кварталу		+
Середня температура найсухішого кварталу		+
Середня температура найтеплішого кварталу		+
Середня температура найхолоднішого кварталу		
Середньорічна опадів	+	
Опади наймокрішого місяця	+	
Опади найсухішого місяця	+	
Сезонність опадів (CV)	-	
Опади наймокрішого кварталу	+	
Опади найсухішого кварталу	+	
Опади найтеплішого кварталу	+	
Опади найхолоднішого кварталу	+	
Внески перших двох факторів (F1 та F2) у загальну дисперсію, %	62,8	16,9

* У таблиці відмічено біокліматичні показники, абсолютна величина кореляції яких з відповідними факторами складає понад 0,7; «+» позначено позитивну кореляцію, «-» негативну.

дів. За цих умов там, де вони складалися відповідним чином, розвивалися най-продуктивніші угіддя, що приваблювало тварин у якості кращих пасовищ. При цьому суперечко температурні фактори у визначені екологічних преференцій мамонта відігравали другорядну роль. Дійсно, за час від останнього максимального зледніння питомі температурні показники зросли помітніше, аніж показники вологості, але найважливіша роль у тому, що трофічні умови для мамонтів погрішилися, належить, мабуть, саме останнім.

Аналогічно до висновків групи американських дослідників (Martinez-Meyer et al., 2004) стосовно *Mammuthus columbi* (Falconer, 1857), за сучасних кліматичних умов шерстистий мамонт теж мав би зберегтися, хоча на значно менших територіях. Так, дискримінантний аналіз визначив 6 з 95 врахованих нами місцевонаходжень викопних решток мамонта, які за параметрами ретроспективної оцінки екологічної ніші мали б відповісти, за сучасних кліматичних умов, їхнім потребам. Це — ділянки на півострові Таймир (мис Саблера, річка Велика Балахня), район Новосибірських островів (острови Котельний, Фадєєвський) та прилегле материкове узбережжя (мис Кондрат'єва), острів Врангель. Правда, за моделлю, ця територія, невелика (трохи більше 188 тис. км²) і фрагментована на окремі ділянки (Таймир, Новосибірські острови, острів Врангель та прилеглі до них континентальні частини), а сумарна площа території з найоптимальнішими біокліматичними умовами для *M. primigenius* займає всього приблизно 450 км². Імовірно, на цих територіях (острів Бєльковський, материкове узбережжя протоки Дмитра Лаптєва) і можна було заснувати «плейстоценовий парк», який зараз створюється, можливо, не в найкращому для цієї мети місці, у пониззі річки Колими (Zimov, 2005).

Подібним чином можна розглянути цілісну таксономічну групу. Принципово обмежень у виборі немає, але візьмемо для розгляду батрахофауну України.

На фоні загальних глобальних втрат біологічного різноманіття амфібії опинились під найбільшою загрозою (Wake, 1991) і можуть служити першим сигналом для інших представників флори та фауни. За Червоним списком МСОП 2001 вважається, що третина видів амфібій у світі знаходяться у небезпеці. За даними сайту AmphibiaWeb на 2004 рік вже вимерло 168 видів амфібій. Є побоювання, що сучасні зміни клімату та поширення хвороб можуть прискорити темпи вимирання цієї групи (Daszak, 2003). Моніторинг стану популяцій амфібій і його прогностичне моделювання дозволяють передбачити небажані наслідки та розробити відповідні попереджувальні заходи.

Оскільки бази даних не встигають, як з об'єктивних, так і суб'єктивних причин, за новітніми таксономічними розробками (Guralnick et al., 2007), будемо спиратися на те, що в Україні мешкає 18 видів амфібій — це дані 90-х років (Котенко, 1987). Сукупна база даних точкових реєстрацій з території ареалу для кожного з цих видів з різних джерел (фауністичних зведенень, музеїв каталогів, веб-сайтів, зокрема, GBIF) складає понад 114 тис. точок. Таким чином, можна скласти 36 карт, що моделюють ареал кожного виду за сучасних умов та умов, що прогнозуються на 2050 р.

На рисунку 14 представлено модель потенційного поширення для саламандри *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758) за сучасних умов, що ясно показує силу і слабкість біокліматичних моделей.

Якщо відкинемо пессимальні значення ніші, то отримаємо досить точну модель поширення саламандри у Карпатському регіоні України. Разом з тим саламандру знаходять і в пессимальній області, що охоплює територію заходу України, наприклад, на Волині та в Житомирській області (Таращук, 1959; Писанець, 2007). Імовірно, що на цих територіях можуть перебувати тимчасові популяції «*sink populations*» (див. вище).

Модель вказує і на те, що саламандра могла б бути в Криму, однак бар'єр степової зони не дає їй проникнути туди. Хоча не виключено, що в минулі геологічні епохи саламандра могла тут існувати, і тепер треба шукати її викопні рештки.

Тепер, якщо всі моделі ареалів просумувати (попередньо замінивши значення у комірці, де вид присутній на «1», а де його немає — на «0», та склавши від-

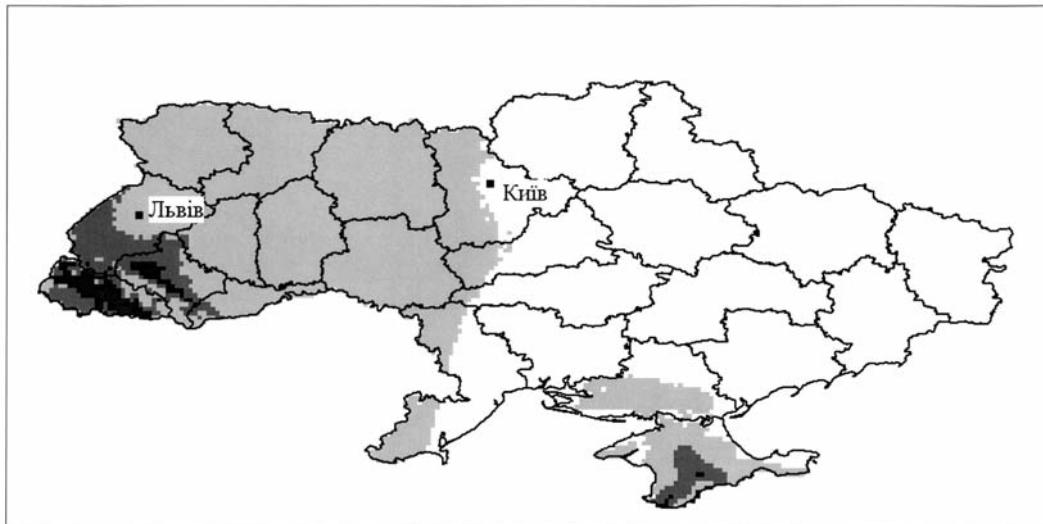


Рис. 14. Потенційний ареал саламандри в Україні за сучасних кліматичних умов.

Fig. 14. Potential home range of the fire salamander in Ukraine under contemporary climatic conditions.

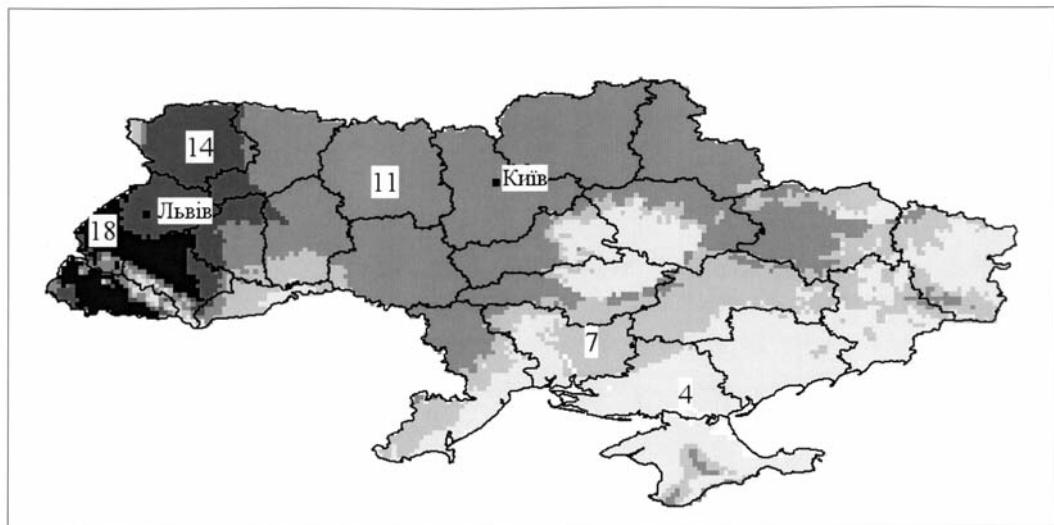


Рис. 15. Територіальний розподіл видового багатства батрахофауни України (за сучасних кліматичних умов). Градації кольору від чорного до світло-сірого вказують (в сторону зменшення) на максимальну кількість видів, яку можна очікувати на даній території.

Fig. 15. Territorial distribution of the species richness of the batrachofauna in Ukraine (under contemporary climatic conditions). Gradation of color from black to light gray indicate (in ascending order) the maximum number of expected species.

повідно до описаної методики всі електронні карти у стек), то можна отримати розподіл територій за видовим багатством (рис. 15). Якщо ж залишити значення комірок у стеку і вивести середню, то ми отримаємо розподіл територій за середнім значенням умов перебування амфібій (рис. 16).

Ми бачимо, що за нинішніх умов найбільше видове багатство спостерігається на заході, де на площі у 57 km^2 (один піксель), яка складає приблизно 12% території країни, мешкає від 11 до 18 видів амфібій. Зараз в Україні немає

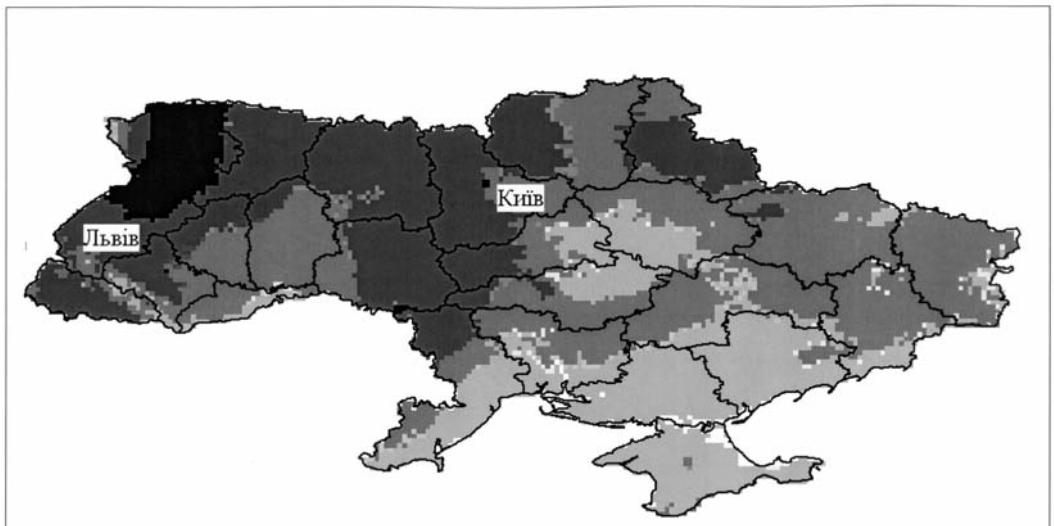


Рис. 16. Розподіл територій за середнім значенням умов перебування амфібій України (за сучасних кліматичних умов).

Fig. 16. Territorial distribution of the average habitat suitability for Ukrainian amphibians (under contemporary climatic conditions).



Рис. 17. Потенційний територіальний розподіл видового багатства батрахофауни України (за кліматичних умов 2050 р.). Градації кольору мають те саме значення, що і на рисунку 15.

Fig. 17. Territorial distribution of the species richness of the batrachofauna in Ukraine (under climatic conditions for 2050). The gradation of color has the same meaning as in figure 15.

територій з відмінними умовами для існування амфібій, оскільки більшість видів амфібій в Україні знаходяться на периферії свого поширення, обмеженою континентальністю клімату (Rodriguez et al., 2005). В Україні немає і непридатних для амфібій територій. Близько 40% території займають місця, де складаються посередні умови для їхнього існування.

За прогнозом на 2050 р. основне видове багатство амфібій збережеться на заході країни, проте територія, де мешкає найбільше амфібій, скоротиться до 3%, тобто у 4 рази (рис. 17). Не передбачається зникнення якихось видів в Україні, хоча напевно відбудуться локальні вимирання. Кількість видів амфібій в Україні могла б збільшитись за рахунок видів із суміжних країн, наприклад сірійської часничниці (*Pelobates syriacus* Boettger, 1889), яка зустрічається на Балканах та в Румунії аж до Добруджи. Однак за умов істотної зміни клімату шансів потрапити на територію України у цього виду мало.

Не виникнуть і території з непридатними для амфібій умовами, хоча основну площину (понад 80%) складатимуть місця, де умови для амфібій будуть мало-придатними (рис. 18).

Модельний підхід дозволяє спроектувати результати на певну територію і отримати віртуальний список амфібій для кліматичних умов цієї території. Порівнявши результати моделювання з реальним станом батрахофауни якоїсь території, наприклад, Поліського природного заповідника (Котенко, 1987), можна провести верифікацію моделі.

Результати практично співпадали з реальними (12 видів) і експертною оцінкою умов існування амфібій (рис. 19). Так само можна прогнозувати ситуацію на 2050 р.

Водночас слід відзначити погіршення умов існування амфібій: найбільше може постраждати гостроморда жаба (*Rana arvalis* Nilsson, 1842).

Таким чином, моделювання екологічної ніші видів амфібій фауни України дозволило:

- з'ясувати особливості їхнього поширення та умов перебування в Україні і виявити фізико-географічні бар'єри на шляху розселення;



Рис. 18. Потенційний територіальний розподіл за середнім значенням умов перебування амфібій (за кліматичних умов 2050 р.).

Fig. 18. Territorial distribution of the average habitat suitability for amphibians (under climatic conditions for 2050 p.).

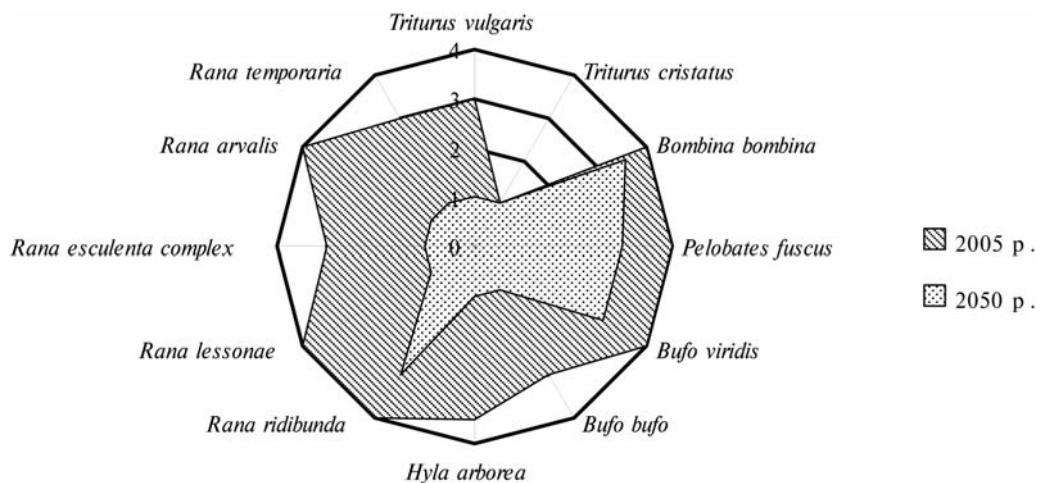


Рис. 19. Батрахофауна Поліського природного заповідника: видовий склад та умови перебування за кліматичними параметрами 2005 та 2050 pp. Сприятливість умов перебування виражено балами від 0 (умови перебування непридатні) до 4 (найсприятливіші умови перебування для виду).

Fig. 19. The batrachofauna of the Poliske' Nature Reserve: species composition and habitat suitability for climate conditions of 2005 and 2050. Habitat suitability is expressed in points ranging from 0 (unsuitable) to 4 (highly suitable).

- скласти віртуальні видові списки місцевих та регіональних фаун з оцінкою умов їхнього перебування;
- виявити та кількісно оцінити на території України «гарячі точки» з найбільшим видовим різноманіттям амфібій;
- спланувати заходи щодо збереження різноманіття амфібій;
- прогнозувати майбутнє поширення цілісної таксономічної групи та умов її перебування, імовірність локального вимирання, пов'язаного з кліматичними змінами.

Як уже згадувалось, об'єктами для комп'ютерного моделювання ареалів, заснованих на параметрах екологічної ніші, можуть бути не лише види, але й окремі популяції (в тому числі гібридні) та генотипи, як елементи біологічного різноманіття.

Так, у процесі моделювання ареалів амфібій України, зокрема ареалу жовточевої кумки — *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758), виявилося, що його межі (якщо не брати до уваги пессимальні значення ніші) на території Львівської області добре співпадають з гібридною зоною між двома видами кумок: *B. variegata* та *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761). Ця зона відома десятки років і ретельно вивчалася (Янчукув и др., 2002). Проте є ймовірність того, що майбутні кліматичні зміни перемістять цю зону на 100 км південніше, створивши цим нові умови для взаємодії цих видів.

Інша ситуація склалась на півдні Європи, в Малій Азії та Закавказзі, де, як уже зазначалося, збереглось надзвичайно велике генетичне різноманіття амфібій, які пережили тут плейстоценові зледеніння. Проте прогресуючі зміни клімату можуть знищити це різноманіття і суттєво знизити еволюційний потенціал цілого ряду видів. Так, проведений групою дослідників (Babik et al., 2005) аналіз мітохондріальної ДНК у двох споріднених видів тритонів (*Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758) та *Triturus montadoni* (Boulenger 1880)) (табл. 6) виявив гаплотипні варіанти, згруповані у клади A, B, C, D–F та G–L, з яких перші шість є найдавнішими і їхнє поширення на Балканах, у Малій Азії та Закавказзі свідчить про існування тут колишнього рефугіуму для цих видів. З геокодованих даних про поширення окремих гаплотипів (123 точки реєстрацій) між кладами D–F та G–L виявлені певні екологічні відмінності. Так, преференції групи D–F визна-

Таблиця 6. Факторна структура екологічної ніші різних груп (клад) гаплотипів *Triturus vulgaris* та *T. montadoni*

Table 6. *Triturus vulgaris* and *T. montadoni*: factor structure of the ecological niche of various clades of haplotypes

Біокліматичний показник	Клади			
	D–F		G–L	
	F1	F2	F1	F2
Середньорічна температура	*		*	
Середній місячний температурний діапазон				*
Ізотермічність ([2/7]*100)				*
Температурна сезонність (STD*100)				
Максимальна температура найтеплішого місяця	*		*	
Мінімальна температура найхолоднішого місяця	*		*	
Річний температурний діапазон				
Середня температура наймокрішого кварталу				
Середня температура найсухішого кварталу				*
Середня температура найтеплішого кварталу	*		*	
Середня температура найхолоднішого кварталу	*		*	
Середньорічна опадів		*		*
Опади наймокрішого місяця		*		
Опади найсухішого місяця				*
Сезонність опадів (CV)				
Опади наймокрішого кварталу		*	*	
Опади найсухішого кварталу				*
Опади найтеплішого кварталу				*
Опади найхолоднішого кварталу				*
Сумарний внесок перших двох факторів (F1 та F2) у загальну дисперсію	82,2%		72,8%	

В таблиці знаком «*» відмічено біокліматичні показники, абсолютна величина кореляції яких з відповідними факторами складає понад 0,7.

чаються в основному температурними параметрами, тоді як для групи G–L до температурних параметрів додається ще й кількість опадів. Цікаво, що на рівень опадів за час наймокрішого кварталу року обидві групи реагують протилежним чином (у D–F ця реакція є позитивною, тоді як у G–L — негативною). Моделі ареалів, побудованих для цих груп як за сучасних умов, так і за умов 2050 р., вказують на те, вони у просторовому відношенні реагуватимуть по-різному. Принаймні з біокліматичної точки зору (без огляду на зміни у характері землеристування тощо) групу D–F кліматичні зміни зачеплять мінімально. За прогнозом ареал цієї групи може скоротитися приблизно на 6%, тоді як групу G–L очікує 55% скорочення.

Деградація біологічного різноманіття амфібій зумовлена ще й поширенням патогенних організмів. Останнім часом у світі поширюється, схоже паралельно з кліматичними змінами, хитрідіомікоз, який викликається грибком *Batrachochytrium dendrobatidis* Longcore, Pessier et D. K. Nichols 1999, та який вже спричинив спустошення у Центральній Америці (Lips, 2003; Burrows et al., 2004). Цей грибок паразитує в ороговілих частинах шкіри молодих та дорослих особин та ротових дисках пуголовків, що призводить до загибелі інфікованих тварин. Зустрічається цей паразит у широкого кола амфібій, проте переважно у жаб (Daszak, 2003). Моделювання екологічної ніші цього патогену показує, що він може потрапити до Європи (Ron, 2005), і цей грибок вже зареєстровано на території Берліну в Німеччині. В Україні хитрідіомікоз може з'явитися у Закарпатській та Івано-Франківській областях, у Криму, частково у Чернівецькій області та в Придунав'ї. За умов глобальних змін клімату присутність патогену посилюватиметься, але треба зазначити, що всі ці території належать (за моделлю) до пессимальних для паразита, тому небезпека для представників батрахофауни тут мінімальна, хоча повністю виключити перебування грибка в зазначених межах не можна.

Іншою цікавою таксономічною групою є справжні бабки (Odonata, Libellulidae). Вже зараз відбуваються зміни видового складу, чисельності та фенології окремих видів як в Європі в цілому, так і в Україні, які найчастіше пов'язуються з кліматичними перетвореннями (Ott, 1996, 2005; Титар, 2003; Hassal et al., 2007 та ін.). В Україні мешкає 22 види Libellulidae (Горб и др., 2000). Нещодавно цей список поповнився ще одним видом — селісією чорною — *Selysiothemis nigra* (Vander Linden, 1825), виявленим на Кінбурнському півострові (Титар, 2007) та в Криму (Matushkina, 2007). Загалом цей вид поширений в Середземномор'ї, на Близькому Сході, відомий з Малої Азії, Закавказзя, Пакистану. Матеріалом для складання моделей ареалів видів послужили 1152 реєстрації 20 видів справжніх бабок з території України; для двох видів: *Leucorrhinia albifrons* (Burmeister, 1839) та *Leucorrhinia dubia* (Vander Linden, 1825), не вистачає достатньої інформації (кожний з них має всього по чотири реєстрації), а *S. nigra* відомий, як уже зазначалось, лише із двох пунктів у межах України.

Результати моделювання ареалів окремих видів зведені у сумарний територіальний розподіл видового багатства Libellulidae фауни України за сучасних кліматичних умов (рис. 20), так і за умов 2050 р. (рис. 21). Порівняльний аналіз показує, що за прогнозованих кліматичних змін зменшиться кількість видів на значній території. Так, площа, де потенційно можуть мешкати разом до 20 видів, можуть скоротитися майже на 70%. Серед видів Libellulidae під найбільшою загрозою можуть виявитися білоноски — *L. rubicunda*, *L. caudalis* та вже зараз рідкісні *L. albifrons* та *L. dubia*, а також тонкочеревець (кам'янка) чорний — *Sympetrum danae* (Sulzer 1776). Біотопічно ці види багато в чому пов'язані з оліготрофними ценозами (Askew, 1988; Титар, 2005) і є індикаторами їхнього стану.

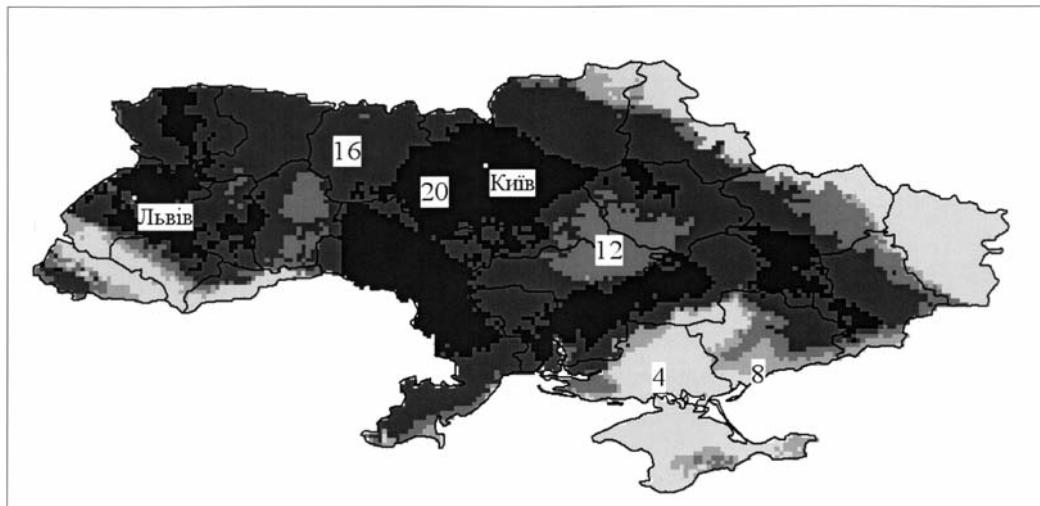


Рис. 20. Територіальний розподіл видового багатства справжніх бабок Libellulidae фауни України (за сучасних кліматичних умов). Градації кольору мають те саме значення, що і на рисунку 15.

Fig. 20. Territorial distribution of the species richness of Libellulidae in Ukraine (under contemporary climatic conditions). The gradation of color has the same meaning as in figure 15.

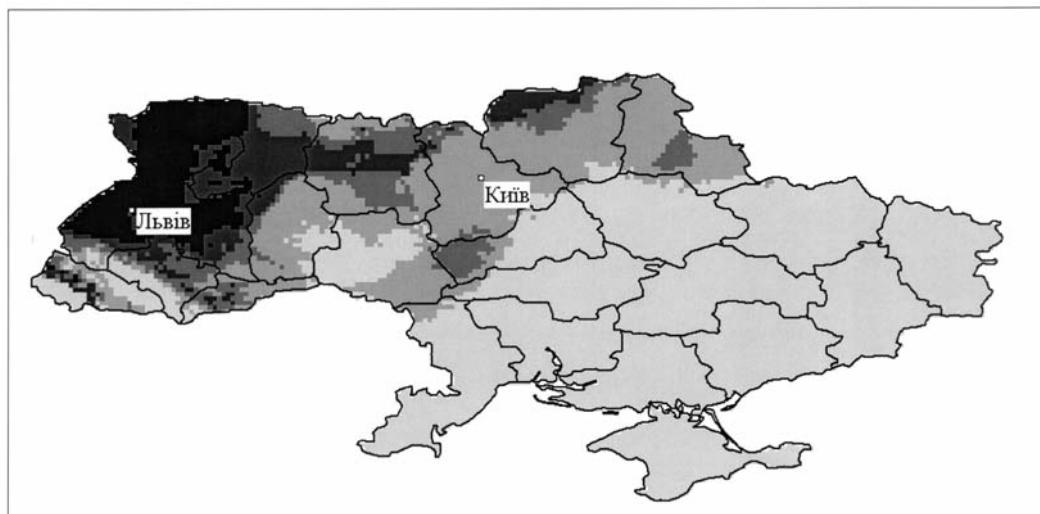


Рис. 21. Потенційний територіальний розподіл видового багатства справжніх бабок Libellulidae фауни України (за кліматичних умов 2050 р.). Градації кольору мають те саме значення, що і на рисунку 15 та 20.

Fig. 21. Territorial distribution of the species richness of Libellulidae in Ukraine (under climatic conditions for 2050). The gradation of color has the same meaning as in figures 15 and 20.

Тому їх можна запропонувати для довготривалого біомоніторингу наслідків глобальних змін клімату, оскільки за прогнозами вони виразно реагуватимуть на ці зміни. Такі моніторингові програми можуть бути започатковані у Черемському, Рівненському або Поліському природних заповідниках, де зазначені види ще зустрічаються у достатній кількості (Khrokalo, Nazarov, 2008; Титар, 2009), а моделі вказують на те, що біокліматичні умови тут для них є поки що сприятливими.

Водночас такі види, як тонкочеревець смугастий (*Sympetrum striolatum* Charpentier, 1840) імовірно, не зазнають значних скорочень, а шафранка (*C. erythræa*) та селісія чорна (*S. nigra*) навіть розширять свій ареал в Україні.

Аналіз батрахофауни України базувався на інформації з усіх (або більшої) частин ареалів конкретних видів. При аналізі ареалів бабок Libellulidae ця інформація найчастіше була відсутньою або недостатньо репрезентативною. Тому зроблені нами висновки більшою мірою прогнозують стан метапопуляції¹ видів рецентної фауни справжніх бабок України, що не виключає поступового заміщення одних метапопуляцій іншими, особливо з півдня. Подібне явище описано для метелика *E. editha* (Parmesan, 1996). Якщо для білоносок (*Leucorrhinia*) подібний сценарій розвитку подій малоймовірний (оскільки більшість з них і так перебувають в Україні на південній межі свого ареалу), для переважної більшості інших видів родів *Sympetrum*, *Orthetrum* та *Libellula* подібне заміщення одних метапопуляцій іншими цілком можливе, оскільки вони займають, як правило, великі території. Беручи до уваги зазначені обмеження, моделювання екологічної ніші видів Libellulidae України дозволило:

- визначити види-індикатори кліматичних змін;
- ранжувати ці види за ступенем їхньої чутливості до таких змін на території України;
- прогнозувати цей процес, порівнюючи моделі поширення цих видів за сучасних та прогнозованих кліматичних умов.

Після проведення аналізу певної «критичного» кількості видів можна було б перейти до моделювання поширення ценотичних угруповань, так, як це було зроблено для таксоценів амфібій та одонат. Але, як зазначалось, матеріалів для цього поки-що не достатньо, хоча можна зmodелювати екологічні ніші та ареали видів, які є едифікаторами того чи іншого ценозу. Прикладом може послужити ялина європейська — *Picea abies* (Linnaeus) Karsten 1881. Її ареал складається з бореальної рівнинної частини і гірської (в Україні — Карпати; Голубець, 1972), а також островів місцезростань на Поліссі між цими двома суцільними масивами (Мельник, 1993). Модель цієї частини ареалу ялини задовільно вказує на територію островів ялинників, яка сполучає масиви її суцільного зростання. З ялиновими ценозами топічно пов'язаний ряд видів тварин, особливо в районі її островної локалізації: червоногруда мурашка, *Camponotus herculeanus* (Linnaeus, 1758), властовує мурашники лише у стовбурах буреломних ялин; жук-плавунець, *Gaurodytes wasastjernai* (Sahlberg, 1834) займає тимчасові водойми у виворотах коренів ялини (Беляшевский, 1983) тощо. За прогнозом на 2050 р. ці види зникнуть разом з островними ценозами ялини. Так само зникне й екологічний коридор між основними суцільними масивами ялини.

Інший підхід базується на усталених ценотичних парах «хижак—жертва» чи «рослина—фітофаг». Так, гусінь аполона (*Parnassius apollo* Linnaeus, 1758) живиться очітками (*Sedum* spp.). Моделювання екологічної ніші аполона та очітків і побудова відповідних моделей їхнього поширення в Україні показали тісний просторовий зв'язок між цими видами (коєфіцієнт детермінації $r^2 = 0,7249$; $p < 0,05$). Отже, навіть керуючись лише біокліматичними параметрами, можна встановити наявність біотичного зв'язку між двома ценотично пов'язаними видами. За умов прогнозованих кліматичних змін залежність фітофагу від кормової рослини може навіть дещо посилитися ($r^2 = 0,7533$; $p < 0,05$).

Подібний зв'язок між видами не завжди очевидний. Поширення жука-олена, *Lucanus cervus* (Linnaeus, 1758), пов'язують з поширенням дуба, *Quercus*

¹ Докладніше про зміст поняття «метапопуляція» та його значення для теорії та практики заповідної справи див. Н. Р. Akçakaya et al. (2006).

robur Linnaeus 1753, хоча відомі його зв'язки ще й з буком та березою. Моделювання екологічної ніші жука-оленя ($n = 246$) та дуба ($n = 20460$) і побудова відповідних моделей їхніх ареалів на прикладі Великої Британії показали, що просторовий зв'язок між цими видами не такий вже й значний ($r^2 = 0,1249$; $p < 0,05$), а за умов глобальних змін клімату у 2050 р. взагалі може послабшати ($r^2 = 0,0980$; $p < 0,05$).

Запропоновані підходи можуть послужити додатковим інструментом еколога для вивчення ценотичних відносин. Сьогодні ми краще уявляємо собі, як окремі види можуть реагувати на глобальні кліматичні зміни, проте дуже мало знаємо про їхні взаємовідносини і те, як вони розвиватимуться за умов зазначених змін. Взаємовідносини живих організмів складають основу екосистем і є запорукою їхньої цілісності, тому питання зводиться до того, чи вціліють сучасні екосистеми і чого нам очікувати в майбутньому.

Зрозуміло, що в межах ареалу будь-якого виду не весь простір рівномірно і суцільно заповнений відповідними організмами. Якщо навіть для певної ділянки модель вказує на сприятливість біокліматичних умов для якогось конкретного виду, його тут може і не бути через інші обставини. Загалом такі незаселені ділянки є нормою і саме «мереживо ареалу» віддзеркалює реальну ситуацію у природі. Прикладом такого «мережива» може бути поширення снігового барса (*Uncia uncia* Shreber, 1775) в російському Алтай (рис. 22), який займає 2–3% площини на північній межі сучасного ареалу цього виду. Це рідкісний, малочисель-

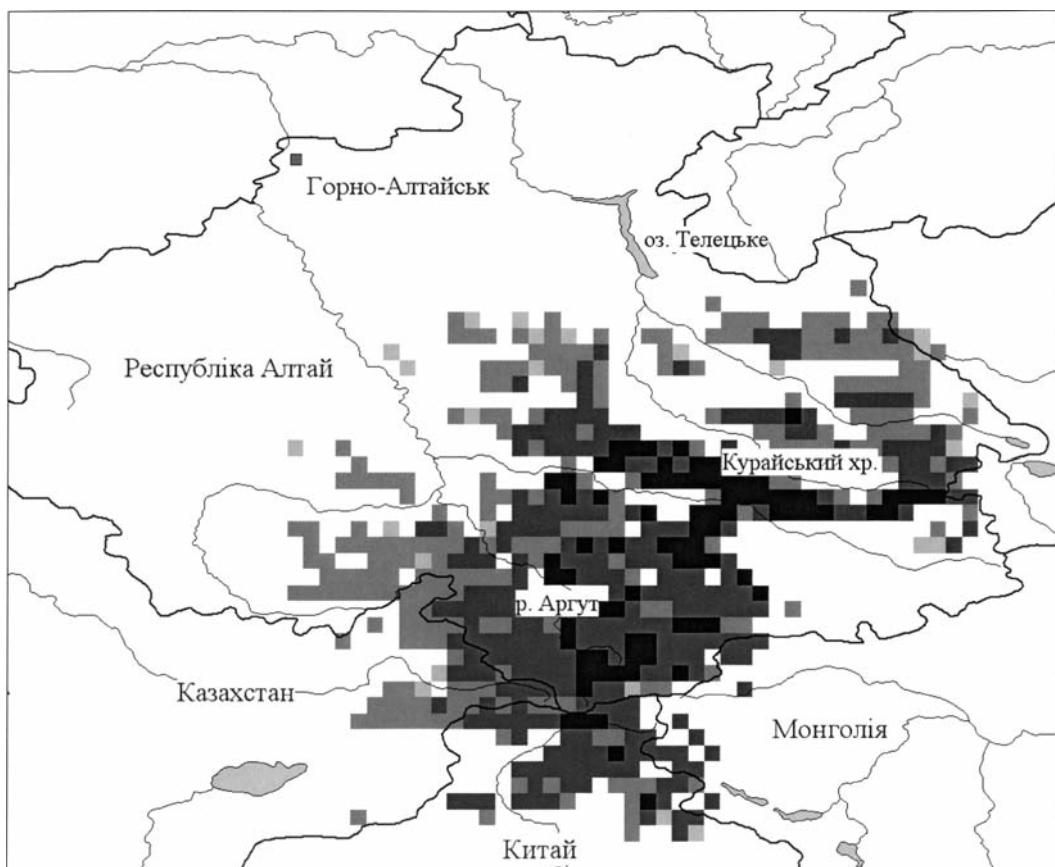


Рис. 22. Поширення снігового барса в межах Республіки Алтай (Російська Федерація).

Fig. 22. Distribution of the snow leopard in the Altai Republic (Russian Federation).

ний вид, який перебуває під загрозою і занесений до Червоної книги МСОП (<http://www.iucnredlist.org/details/22732>). У цілому, зараз в Росії мешкає не більше 150–200 особин (Poyarkov, Subbotin, 2002). Вважається, що більше всього тварин зустрічається на південному сході Республіки Алтай. В середині 70-х років ХХ ст. тут мешкало біля 40 особин снігового барса при щільноті 0,75–1,5 ос./100 км² (Сопин, 1977). За даними Стратегии сохранения (Стратегия..., 2002), найбільше угруповання барсів на Алтаї — Аргутське — налічує 30–40 особини, які населяють Північно- та Південно-Чуйський та Катунський хребти. Менші за чисельністю групи займають Курайський хребет, гірське пасмо Сайлюгем, хребет Чихачова та Чулишманське нагір'я. З 2003 р. на південному сході Алтаю ведеться моніторинг снігового барса (www.biosphere-expeditions.org; Титар и др., 2007) за уніфікованою методикою. На основі 29 геокодованих спостережень складена модель поширення снігового барса в межах російського Алтаю.

У загальних рисах модель задовільно відтворює поширення тут снігового барса. Визначаються межі аргутського угруповання, території вздовж Курайського хребта, які можуть бути зайняті тваринами, вимальовується схема екологічних коридорів, за якими може відбуватися міграція барсів. Карта, складена на основі моделі, є орієнтиром для пошуку звірів, інструментом для планування експедиції та окремих маршрутів. Але, як уже наголошувалось, сприятливі біокліматичні умови ще не означають, що вид тут зустрічатиметься, бо його відсутність може зумовлюватися іншими причинами. Лише польові дослідження дозволяють зробити певні висновки стосовно негативних факторів, які обмежують поширення тварин та призводять до зниження чисельності. Для снігового барса на Алтаї це неспокій через скотарів та їхніх собак, переслідування мисливцями, які не лише полюють на барсів, а й значно скорочують поголів'я об'єктів їхнього живлення — сибірських гірських козлів та аргалі (диких баранів).

Останнім часом з'явилася тенденція до перегляду природоохоронного статусу снігового барса, який зараз перебуває під загрозою. Моніторинг цих диких кішок у природі, зважаючи на те, що вони на території 13 держав займають важкодоступні для людини місця, має багато обмежень, тому, можливо, багато тварин залишаються поза увагою дослідників і за традиційних підходів виявити їх практично неможливо. Підставою для перегляду уявлень про сучасну чисельність снігового барса група авторів (Anderson et al., 2002) вбачає в тому, що вид займає величезну територію, яку вони визначили користуючись відповідною цифровою топографічною моделлю (DEM) та ще двома припущеннями: те, що тварини мешкають на висоті від 1500 до 5600 м і що їхня щільність складає у середньому одну особину на 100 км². Незважаючи на більшу чи меншу реалістичність останніх двох припущень, із твердженнями наведених авторів важко погодитися, і справа полягає навіть не в отриманих ними кількісних показниках. Використана ними модель майже зовсім не враховує строкатість («мережива») тих територій, де сніговий барс здатен перебувати. З іншого боку, не можна казати, що розгляд лише біокліматичних параметрів вирішує проблему, проте, як показує практика, моделі, засновані на уявленнях про екологічну нішу (хай навіть на абіотичних складових), дають більш реальну картину поширення тварин, виявляючи її неоднорідність, і логічно припустити, що звірі займатимуть в першу чергу місця, де умови для них є найоптимальнішими. Так, за зазначеною вище моделлю, на Алтаї відмінні умови (а саме там, де вони панують, можна припустити концентруватимуться звірі за сучасних жорстких для них обставин через неспокій, переслідування тощо) складаються для снігового барса на площа всього у 4,7 тис. км². Якщо припустити, за Л. В. Сопіним (Сопін, 1977), що щільність звірів 0,75–1,5 ос./100 км², то їхня кількість тут оцінюватиметься у

35–70 ос. Це досить близько до оцінки, отриманої традиційними обліковими методами (див. вище). Отже:

— на базі моделювання екологічної ніші можна не лише вести пошук тварин, але й впевненіше робити висновки стосовно негативних факторів, які зумовлюють їхню відсутність в прогнозованих місцях;

— моделі, які беруть до уваги параметри екологічної ніші, можуть служити допоміжним інструментом для визначення чисельності конкретних видів на певній території.

Без сумніву, заповідна справа у світі, у тому числі і в Україні, за минуле століття зробила значний поступ. Заповідники, національні парки, інші території та об'єкти природно-заповідного фонду є «центраторами стабільності» окремих ділянок біосфери та резерватами генетичного фонду (Второв, Дроздов, 1978). Якщо створення еталонів незайманої природи на початку ХХ ст. диктувалось переважно етичними мотивами, то зараз прийшло розуміння необхідності збереження екосистем, біологічного різноманіття в цілому, а теоретичною основою планування природоохоронної мережі стала острівна біогеографія (Diamond, 1975).

Мета сучасної мережі природоохоронних територій — забезпечення необмежено тривалого існування популяцій та екосистем — за умов глобальних змін клімату може не спрацювати (Hannah et al., 2007). На жаль, мережа природоохоронних територій, яку ми маємо сьогодні, не є достатньо гнучкою, щоб адекватно відреагувати на ці майбутні виклики. Так, моделювання ситуації із залученням даних про поширення 1200 видів вищих рослин, які зростають та охороняються в Європі (Araújo et al., 2004), показало, що за 50-річний період від 6 до 11% з цих видів опиняться поза межами територій, де вони охороняються, а 5% будуть поставлені в умови, за яких вони зникнуть. Останні перш за все представлені на заповідних територіях Південної Європи, Балтії та Скандинавії. Ці процеси охоплять весь континент, і щоб подолати їхні негативні наслідки треба бути готовими до них, або, принаймні, знати, що вони можуть настати.

Зокрема, природні умови мережі українських IBA територій (Important Bird Areas), яка покликана сприяти збереженню видового різноманіття та кількісного багатства птахів у межах як країни, так і Європи, можуть змінитися. Для 134 угідь (за станом на 1999 р.) до 2050 р. середньорічна температура може піднятися з 8,81 до 11,5°C, а середньорічна кількість опадів знизиться з 541,9 до 533,6 мм. Для окремих територій ці показники виявляються ще більш контрастними. Умови перебування птахів з часом зазнають змін і особливе занепокоєння викликають види, що знаходяться під глобальною загрозою зникнення. Наприклад, деркач — *Crex crex* (Linnaeus, 1758), вразливий на всесвітньому та європейському рівнях у зв'язку із тривалим постійним зниженням чисельності виду на більшій частині ареалу (<http://www.iucnredlist.org/details/143861>). Тільки на заході України з 1976 р. популяція скоротилася майже на 60%, у тому числі на 10% у період з 1988 по 1993 рр. (Національний..., 2000). Тому райони, де зустрічається деркач, належать до територій, які мають особливо охоронятися на національному рівні. За станом на 1999 р. (Микитюк, 1999) деркач був виявлений на 45 відповідних територіях. Модель екологічної ніші деркача, побудованої на основі 10 303 геокодованих реєстрацій із залученням 19 біокліматичних параметрів WorldClim показала, що найоптимальніших умов для цього виду в Україні взагалі немає. Нині більше половини угідь, де було відзначено деркача, мають малопридатні умови, тому він тут не гніздиться. Ті угіддя, які зараз можна розглядати як більше-менш сприятливі для деркача (їх майже 40% загальної кількості, де птаха відзначено, і розташовані вони переважно на заході України), до 2050 р. перейдуть у категорію посередніх, але й тут вид може зберегтися лише якщо заздалегідь запровадити належний екологічний менеджмент.

Вищевикладене, безумовно, стосується аналогічного характеру ІРА-територій (тобто, територій, які є важливими з ботанічної точки зору — Important Plant Areas). Зараз в Європі і Туреччині існує понад 1500 ІРА-територій загальною площею більше 16 млн га, а нещодавно розпочата робота по формуванню мережі ІРА в Україні (Методичні..., 2008).

Інший практичний аспект, де можуть бути продуктивно застосовані підходи, які засновані на моделюванні екологічної ніші, пов'язаний з інвазійними видами. Вже починаючи з публікації у 1958 р. книги Чарльза Елтона «The Ecology of Invasions by Animals and Plants» стала очевидною загроза, яку несе аборигенним видам види-вселенці. Зараз процеси, пов'язані з появою чужорідних видів та їхнім впливом на місцеві біотичні угруповання, прийнято називати «біологічними інвазіями» (Дгебуадзе, 2002). Під цим розуміють всі випадки проникнення живих організмів в екосистеми, розташовані за межами їхнього природного ареалу. Таким чином, до біологічних інвазій належать всі факти заселення чужорідних видів, які відбулися в результаті:

- природних пересувань, пов'язаних з коливаннями чисельності та кліматичними змінами;
- інтродукції та реінтродукції організмів;
- випадкового занесення (наприклад, з імпортованою сільгосппродукцією, багажем, разом з іншими інтродуентами тощо).

Чужорідні види завжди спровокують суттєвий вплив на місцеві види та екосистеми. Особливо помітним це стало починаючи з другої половини ХХ ст., коли розширення ареалів та проникнення живих організмів у нові екосистеми відбувалося на фоні загальних кліматичних та антропогенних змін. У багатьох випадках інвазійні види, вступаючи в контакт з популяціями видів-аборигенів, істотно змінюють структуру біоценозів, їхня поява має глобальні екологічні, економічні, навіть соціальні наслідки. Загальний вплив інвазійного процесу на структуру та функції екосистем ще недостатньо вивчений. Наявна інформація неповна і швидко старіє. Разом з тим вона конче необхідна для оцінки ризиків та розробки заходів контролю важливих у господарському або медично-ветеринальному відношенні чужорідних видів, а також для прогнозування поширення нових інвазій.

Прикладом керованої людиною інвазії можна назвати реінтродукцію — відновлення виду на території, де він колись мешкав але повністю зник. Реінтродуковані види відрізняються меншим ступенем «чужорідності» для екосистем. Цей ступінь залежить від того, як довго дані екосистеми проіснували без цих видів, чи здалеку везуть реінтродуентів, чи належать вони до інших підвідів тощо. В Росії майже чверть ссавців — реінтродуковані (Бобров и др., 2008). Значення подібних заходів у мисливському господарстві та збереженні тваринного світу досі дискутується. У практиці їхнього проведення зберігаються недоліки, які піддають сумніву доцільність та ефективність таких робіт.

Так, намагання реінтродукувати альпійського байбака, *Marmota marmota* (Linnaeus, 1758), в Українських Карпатах, де його не стало ще на початку ХХ ст., закінчилися невдачею, хоча на думку фахівців цей вид можна сюди завезти (Бибиков, 1989). Альпійський байбак відомий в Центральній Європі з плейстоцену. Його ареал займав велику рівнинно-гірську територію між Піренеями, Апеннінами та Карпатами. Під впливом кліматичних змін байбак мігрував у високогірні райони Альп та Карпат. Зараз вид поширений у трьох ізольованих гірських масивах Європи: Альпах, Західних Карпатах (тут мешкає окремий підвид, *Marmota marmota latirostris* Kratochvil, 1960) та Піренеях (де він був реінтродукований у 1948 р.). У 1973 р. байбаків (з Австрії та Франції) завезли до

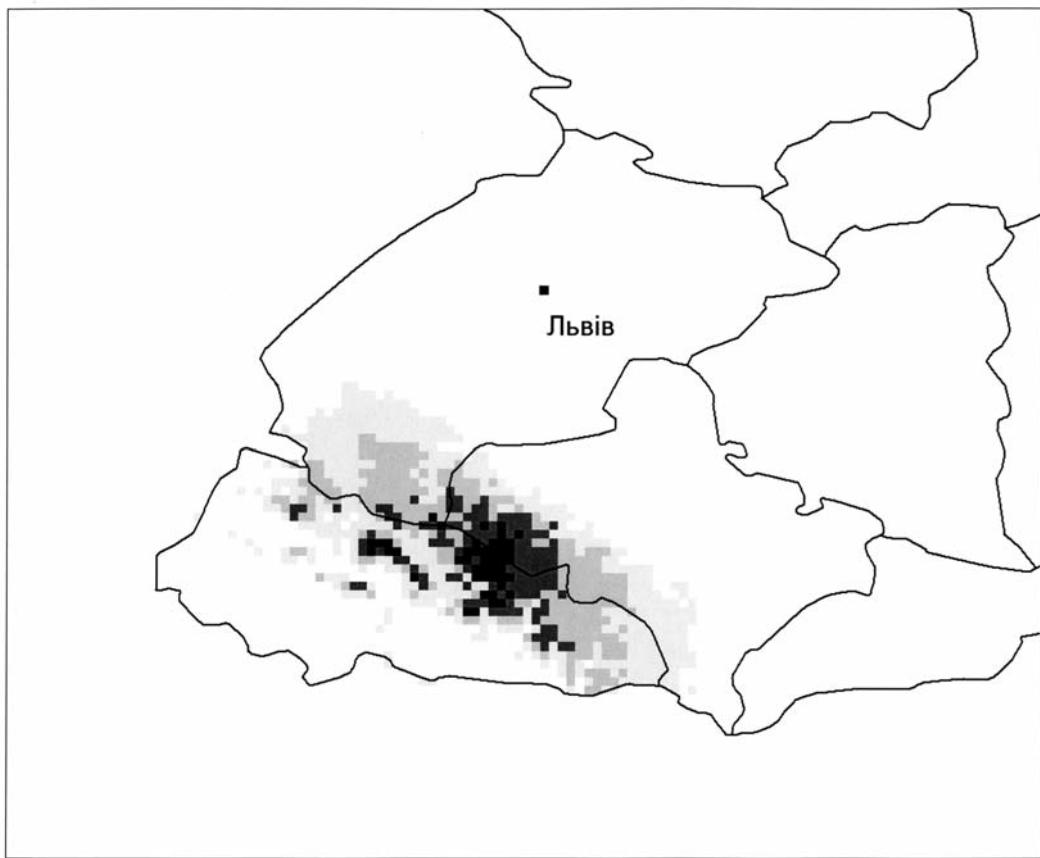


Рис. 23. Картографічна модель екологічної ніші альпійського байбака: місця імовірної реінтродукції в Українських Карпатах (найперспективніші місця позначені чорним кольором).

Fig. 23. Digital model of the ecological niche of the alpine marmot: places of possible reintroduction to the Ukrainian Carpathians (most promising places are coloured in black).

Румунських Карпат (Ретезат, Фагарас, Родна), де вони прижилися (Popescu, Murariu, 2001).

Картографічна модель екологічної ніші альпійського байбака (безвідносно до підвідової структури виду), побудована на використанні 308 геокодованих реєстрацій із залученням комбінації біокліматичних параметрів *WorldClim*, вказала відсутність відмінних умов для цього виду в Українських Карпатах (рис. 23). Зараз сприятливі біокліматичні умови поширені на площину приблизно у 6 тис. км², а з настанням глобальних змін клімату до 2050 р. можуть скоротитися на чверть. Правда, значного зміщення сприятливих територій одна відносно іншої не передбачається (кофіцієнт детермінації між сучасною та прогнозованою моделями — $r^2 = 0,8172$; $p < 0,05$). Тому, за умов 1) зосередження зусиль; 2) ретельного експедиційного обстеження територій, теоретично визначених як сприятливих для тварин; 3) налагодження належного екологічного менеджменту та 4) охорони, в подібній реінтродукції є перспектива. З іншого боку, ризики існують, бо умови тут для байбаків все ж не найсприятливіші. Інша картина, як вказує модель, склалась на території Румунії. Тут, особливо на території біосферного заповідника Ретезат, куди завезли байбаків, біокліматичні умови виявилися найоптимальнішими, тому не дивно, що вони у цій місцевості успішно прижилися. Натомість, навколо Родни, місцевості, розташованої на північ від Ретезату, умови для них є менш сприятливими (схожими з тими, які є в

Українських Карпатах), і популяція тут лишається нечисленною та перебуває у пригніченому стані. Іншим обмежуючим фактором тут, правда, є браконьєри (http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/ema/species/marmota_marmota.htm). Отже, підходи, які засновані на моделюванні екологічної ніші, у даному випадку можуть:

- допомогти визначити місця реінтродукції видів;
- встановити імовірність того, що вони приживаються в цих місцях;
- прогнозувати перспективу реінтродукованих популяцій за умов глобальних змін клімату.

У ХХ ст. навмисна та ненавмисна інтродукція різних організмів у результаті інтенсивної економічної діяльності (торгівля сільськогосподарською продукцією, екзотичними організмами, туризм тощо) постала як проблема глобального біотичного обміну між біogeографічними областями (Тишков и др., 1995). Цей процес зачепив і територію колишнього СРСР, у тому числі й Україну. Інвазії організмів у природні екосистеми визнані одним з провідних факторів трансформації біологічного різноманіття і є додатковою платою за створення високопродуктивних агроценозів, підвищення ефективності звіроводства, хутряного промислу, рибництва тощо. Шкодочинність інвазійних видів, звичайно, може бути різною. Характеризуючи ступінь тієї шкоди, яку можуть завдати інвазійні види, треба брати до уваги процес їхньої адаптації до кліматичних умов нового регіону, не забуваючи, однак, що ніша у видів є досить консервативною. Низька чисельність деяких видів зумовлена, зокрема, тим, що вони не переживають зимові температури. Проте глобальні зміни клімату можуть істотно змінити цю ситуацію.

Моделювання ареалів на базі уявлень про параметри екологічної ніші видів вже застосовувалось для прогнозу поширення інвазійних видів (Peterson, 2003, 2006; Peterson, Viegialis, 2001), проте, попри всі застереження (Thuiller et al., 2005), таке моделювання ареалів та їхньої динаміки, може бути корисним для прогнозування просування цих видів на інші території. На відміну від аборигенних видів, інвазійні надають дослідникам багато нової інформації, яку важко було б добути іншим чином. Матеріали стосовно інвазійних видів змушують переглядати наші уявлення про параметри фундаментальної та реалізованої ніші у видів, розширюють знання про еволюційний потенціал видів, навіть примушують сумніватися у правильності положення про консервативність екологічної ніші (Broennimann et al., 2007). Модель ніші для інвазійного виду може бути розроблена, базуючись на реєстраціях, зроблених у межах нативного ареалу, а потім спроектована на території, де вид гіпотетично міг би існувати. Також можна користуватися реєстраціями особин та відповідними кореляціями між ними і параметрами довкілля на території, яка вже захоплена інвазійним видом. В обох підходах є сенс, бо моделі, які спираються на дані з нативного ареалу, базуються на баченні того, що вид перебуває у стані рівноваги з умовами довкілля, а тому найповніше описують його реалізовану нішу. За іншого підходу за допомогою моделей є шанс урахувати можливі швидкі еволюційні або модифікаційні зрушенні, які могли відбутися після інтродукції виду (Peterson, 2003).

Так, нативний ареал одного з видів жуків-сонечок, *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), охоплює частини Китаю, Японії, Кореї, Монголії та Сибіру. Проте починаючи з кінця ХХ ст. почалася його інвазія в Північній Америці та Європі. Вперше вид був інтродукований у 1916 р. до Північної Америки для біологічної боротьби з попелицями та кокцидами, проте натуралізувався там у кількох штатах лише у 1988 р. У Західну Європу, до Франції, вид потрапив у 1982 р. Звідти як агента біологічного захисту сонечок у 1995 р. стали продавати ще до 9 європейських країн. Починаючи з 2002 р. *H. axyridis* почала помітно поширюватися

на континенті і зустрічається тепер у 13 країнах (Brown et al., 2008), де агресивно конкурує з місцевими видами сонечок та створює людям незручності, коли восени залитає до приміщень у пошуках укриття на зиму.

Через нерівномірність реєстрацій *H. axyridis* у різних країнах внаслідок підвищеної уваги до нього громадськості в деяких з них, зокрема у Великій Британії, де кожен може надіслати повідомлення про свої спостереження і таким чином зробити свій внесок в формування національного кадастру (<http://www.ladybird-survey.org/harmonia.htm>), ми зробили рандомізовану вибірку з 261 геокодованих реєстрацій місцезнаходжень *H. axyridis* переважно з Азії, Європи та Північної Америки. Екологічну нішу *H. axyridis* характеризували 19 біокліматичними параметрами WorldClim. Ніші з різних частин сучасного ареалу виду порівнювали методом неметричного багатомірного шкалювання (Комп'ютерная..., 1990). Результати подано на графіку (рис. 24), де екологічні ніші виду з різних частин його сучасного ареалу представлені полігонами, що охоплюють крайні точки кожної з частин. При цьому найбільший полігон, який майже повністю накриває всі інші, відповідає азійській (нативній) частині ареалу, менший — американській, а ще менший — європейській.

Зараз поширення *H. axyridis* продовжується в Європі на схід. *Harmonia axyridis* вже потрапив на територію України (Marko, Pozsgai, 2009), хоча найоптимальніших умов для жука тут немає. При цьому він може поширитися щонайменше на більшу частину Львівської та Закарпатської областей, частково Івано-Франківську та Чернівецьку; окрім популяції виду можуть з'явитися й у великих містах. У Києві вже зареєстроване його поселення (Некрасова, Титар, 2009). Є умови для його перебування в Криму (південний макросхил Кримських гір та південне узбережжя). Прогнозовані на 2050 р. кліматичні зміни дещо вплинуть

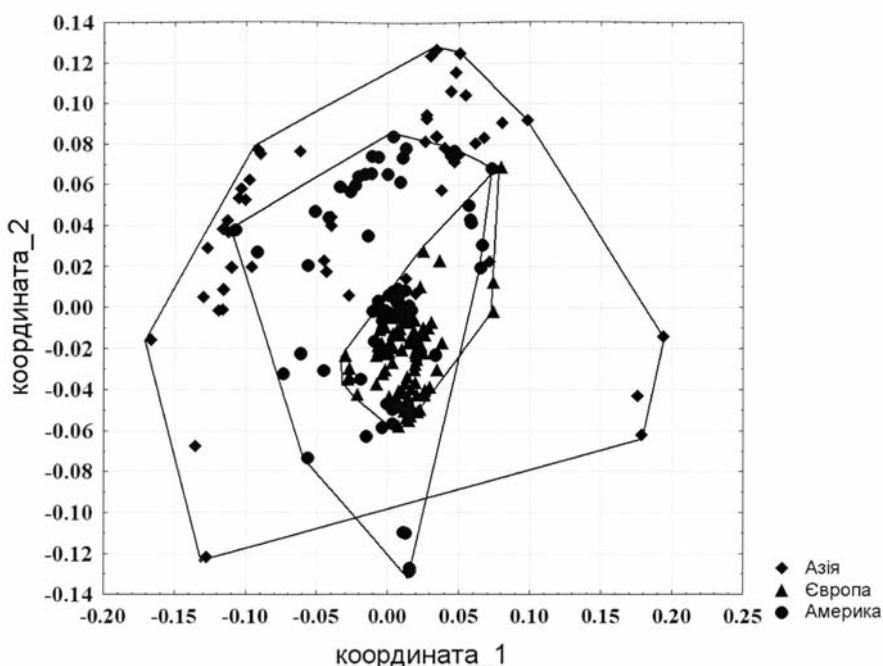


Рис. 24. Екологічна ніша *Harmonia axyridis* з різних частин ареалу виду у просторі двомірної координатної системи, отриманої методом неметричного багатомірного шкалювання (див. пояснення в тексті).

Fig. 24. The ecological niche of *Harmonia axyridis* from various parts of its home range reduced to two dimensions by applying the method of nonparametric multidimensional scaling.

на цю картину: посилюється присутність виду в західному регіоні країни і поспається — в Криму (якщо він взагалі туди потрапить через «острівний» характер території та дієвість карантинних заходів).

Наступний приклад розглядає поширення водних інтродуцентів. Сонячний окунь, *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758), походить з Північної Америки. У кінці XVIII ст. цей вид завезено до Європи як декоративний. Пізніше він досяг басейнів Рейну, Одеру, Дунаю. По Дунаю розселився до його дельти. Нині в Україні сонячний окунь відомий також з озер Ялпуг та Кагул, озера Сасик, пониззя Дністра, Одеської затоки, Тилігульського, Березанського та Дніпровсько-Бугського лиманів, водойм Криму, Миколаївської та Дніпропетровської областей. За іхтіофуаністичними даними (Мовчан, 2005) зараз ареал сонячного окуня в Україні охоплює всі річкові басейни, крім Сіверського Дінця. Його просування на схід продовжується (Диріпаско и др., 2008).

Для моделювання ніші сонячного окуня та побудови моделі його поширення, зокрема в Україні, було використано 10 041 геокодованих реєстрацій з баз даних FishBase та GBIF, літературних джерел або посилань в інтернеті, які охоплюють нативну частину ареалу в Північній Америці та інвазійну — в Європі. Вид поширюється по всьому півдню України від Дунаю до Північного Приазов'я, але при цьому найкращі умови для його перебування створюються в дельті Дунаю, прилеглих до нього районах та в Криму. Північний схід України, який належить до басейну Сіверського Дінця, кваліфікують моделями як непридатний для сонячного окуня, тобто імовірність того, що він може там натурализуватися, є мінімальною. Моделі вказують, що у виду є всі шанси знайти собі сприятливі умови на Кубані (Алімов и др., 2004). Прогнозовані на 2050 р. кліматичні зміни істотно не вплинутимуть на поширення сонячного окуня у цьому регіоні — дещо розширяться території, де біокліматичні умови складаються для нього сприятливим чином — у дельті Дунаю та прилеглих районах, особливо в Криму та на Кубані, а басейн Сіверського Дінця найімовірніше залишатиметься у несприятливій зоні.

Прикладом поширення інвазійних видів рослин є амброзія поліноїста (*Ambrosia artemisiifolia*) — один з найнебезпечніших карантинних бур'янів. Проблема її розповсюдження набула глобального характеру. Зарості цього бур'яну пригнічують розвиток сільськогосподарських культур та спричиняють алергійні захворювання людей у період цвітіння. Вперше в Україні амброзію виявлено у 1925 р. Після 50-х років ХХ ст. амброзія почала активно просуватися у північному і західному напрямках України. Сьогодні цей бур'ян займає близько 2 млн га в 21 області України та в Криму. Поодинокі рослини зустрічаються і в решті областей, а саме: Волинській, Житомирській, Івано-Франківській, Тернопільській та Чернігівській. Зараз відбувається утворення двох нових осередків — закарпатського і чернівецького, які поступово зливаються в єдиний південно-західний осередок (Шувар, 2008). За моделлю, яка враховує біокліматичну інформацію з 5195 локалітетів Америки (нативний ареал) і Євразії (інвазійна частина ареалу), в Україні більш-менш сприятливі умови для амброзії є майже всюди (за винятком, можливо, Присівашшя, невеликої частини Придунав'я та найвищих полонин Карпат). Найоптимальніші умови для бур'яну — в Закарпатській і Чернівецькій областях. Проте, суцільний осередок можуть створити локалітети, розташовані в Чернівецькій, Івано-Франківській та Львівській областях. Подібна ситуація може скластися найближчим часом. До 2050 р. цей осередок може розростись у широку смугу до Поділля і далі на північний схід до Чернігівщини.

Описані підходи стосуються і комах-шкідників. Існує загроза завезення та натуралізації в нашій країні середземноморської плодової мухи (*C. capitata*, роди-

на Tephritidae), що походить з Африки і широко поширене у субтропічних районах Середземномор'я та Передньої Азії. Останнім часом вона проникла в Південну та Північну Америку. На нові території муха потрапляє з фруктами. В Україні її реєстрували ще у 1937 та 1964 рр. в Криму та Одесі, але була знищена. В Росії трапляються сезонні осередки цього виду у Краснодарі та Новоросійську (Быковский, 2008), і є небезпека, що він може натуралізуватися тут і поширитися далі. Прогнози поширення середземноморської плодової мухи, як уже згадувалося, робили давно (Bodenheimer, 1938). За глобалізації економіки це питання стає все більш актуальним. Нещодавно потенційний ареал цього шкідника було окреслено на основі моделі екологічної ніші (De Meyer et al., 2008). Користуючись 932 геокодованими реєстраціями з різних джерел, ми побудували аналогічну модель. Хоча зазначені автори спиралися на інший алгоритм (GARP), результати моделювання практично співпадли. За нашою моделлю як територія України, так і територія Краснодарського краю Росії є малопридатними для шкідника. За очікуваних кліматичних умов 2050 р. середземноморська плодова муха може істотно поширитися у північному та східному напрямках, проте умови для неї і надалі залишатимуться малопридатними. Це не виключає її появи і вимагає уваги карантинних служб. Разом з тим, зазначає А. В. Быковский (2008), найбільший ризик для південних регіонів України та Росії являють собою інвазії з популяцій середземноморської плодової мухи з країн, де існує висока імовірність формування холодостійких рас: Туреччини, Греції, Іспанії Албанії, Італії, колишніх республік Югославії. Проте за відсутності інформації про подібні раси, за окремою моделлю, в якій враховано реєстрації шкідника лише в країнах Середземномор'я ($n = 54$), в Україні умови для нього можуть скластися лише в Криму, та й то малопридатні, хоча до 2050 р. вони тут стануть сприятливими, особливо в Євпаторійському районі та деяких прилеглих територіях сусідніх районів.

Серед тисячі інвазійних видів, які потрапили чи мають шанси потрапити до України, є аборигенні види в самій Україні, які здатні розширювати свій ареал, поповнюючи світовий список інвазійних видів (див., наприклад, Алимов и др., 2004, де наведено такі види). Один з останніх таких прикладів — наземний молюск ненатлик циліндричний — *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828). За походженням він є кримським ендеміком, проте його знаходили і за межами Криму (в Молдові, на околицях Одеси, Новоросійська, Анапи та Сухумі) і вважали штучно інтродукованим (Шилейко, 1984). Зараз, крім нативного ареалу в Криму, молюск зустрічається в широкій смузі Причорноморської рівнини, а за цими межами в містах Львів (Сверлова, 1998) та Київ (Вычалковская, Крамаренко, 2008). На думку Н. В. Вичалковської (Вычалковская, 2008), ареал ненатлика циліндричного можна віднести до типу диз'юнктивних.

З літературних джерел нам вдалося конкретизувати 59 місцевознаходжень таким чином, щоб їх можна було прив'язати до географічних координат, проте для побудови моделі екологічної ніші цього молюска та відповідної карти його гіпотетичного поширення за сучасних кліматичних умов (рис. 25) були використані лише дані з Кримського півострова (тобто, нативного ареалу). Це зроблено з метою з'ясувати, чи можна екстраполювати поширення виду за межі півострова. За таких обставин місця поширення молюска на території Причорноморської низовини, де він, як вже відомо, натуралізувався, досить точно потрапляють в зону сприятливих біокліматичних умов. За моделлю, в більш-менш сприятливих умовах перебувають і місця поширення в Анапі та Новоросійську, проте віддалені місця поселення в Сухумі, Києві, Львові опи-

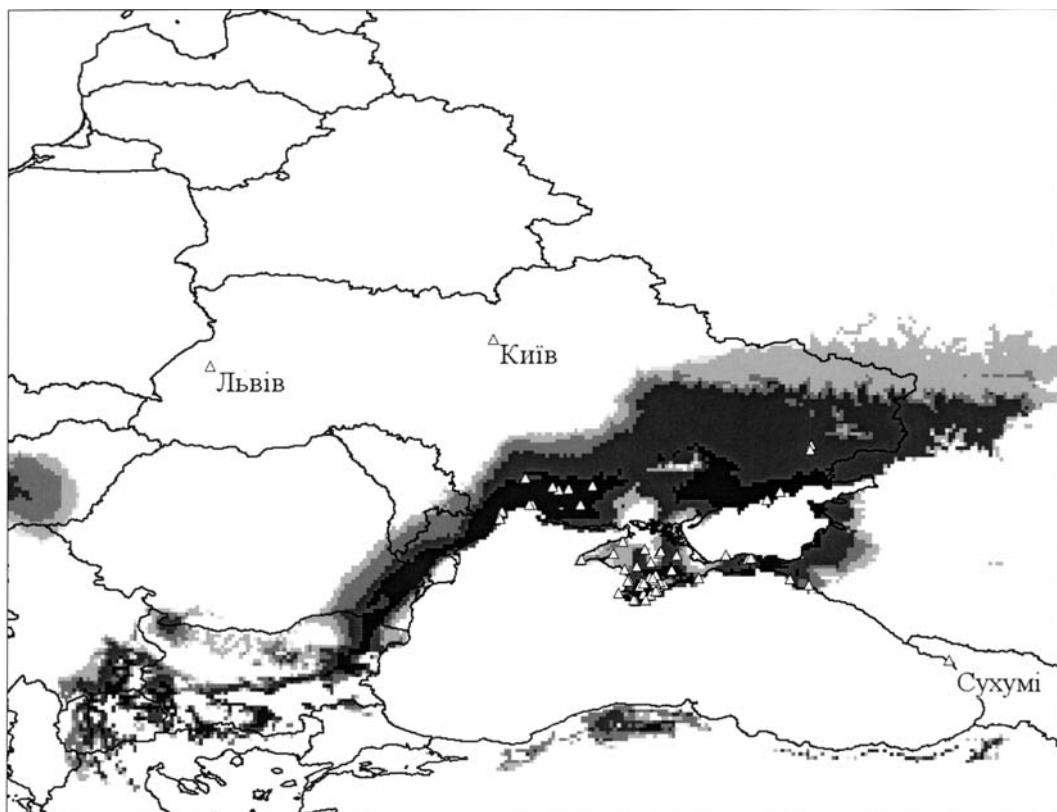


Рис. 25. Гіпотетичне поширення ненатлика циліндричного (*Brephulopsis cylindrica*) за сучасних кліматичних умов.

Fig. 25. Hypothetic distribution of the land snail, *Brephulopsis cylindrica*, under contemporary climatic conditions.

няються за межами будь-яких комбінацій біокліматичних параметрів, які сприяли тому, щоб у цих містах (особливо в двох останніх) молюск міг натурализуватися. Мабуть, це справжні тимчасові популяції (у розумінні «sink populations», див. вище). Потрапивши до Причорноморської низовини, *B. cylindrica* може в перспективі просунутися на схід до Ростовської області, а в західному напрямку, перейшовши Дунай, до Румунії, Болгарії, Македонії та Сербії. окремі сприятливі території для потенційної інвазії цього виду є в Угорщині та Туреччині.

Модель свідчить про біокліматичний бар'єр у районі Перекопського перешийку та прилеглих районів, який розділяє території нативного та інвазійного ареалу молюска. Трохи на схід відповідні біокліматичні умови є, проте там проявляє Сиваш, тому донедавна *B. cylindrica* і не поширювався за межі Криму. Перетнути цей бар'єр він міг лише за сприяння людини. Як зазначає Н. В. Вичалковська (Вычалковская, 2008), всі популяції молюска на півдні України пов'язані з населеними пунктами і знаходяться близько до автомобільних доріг та залізниць, що дає підставу вважати, що розселення виду має антропохорний характер.

Моделювання ніш та ареалів можна застосувати і до вивчення патогенних організмів, які поширяються і є причиною хвороб у диких тварин (згаданий вище паразитичний грибок *B. dendrobatis*), людини та свійських тварин, високо патогенного вірусу пташиного грипу H5N1 (Peterson et al., 2007; Williams et al., 2008), або є переносниками хвороботворних організмів, наприклад, іксодові

кліші (Estrada-Pena, 1999; Estrada-Pena et al., 2006; Титар, 2006), переносники кліщового бореліозу, чи клопи *Triatoma* (Peterson et al., 2002), які є резервуаром збудників хвороби Чагаса.

На конгресі Спілки захисників дикої природи (WCS) в Барселоні в жовтні 2008 р. наголошували на тому, що вивчення впливу зміни клімату на поширення хвороб людей і тварин є не лише медичним чи ветеринарним питанням, але й природоохоронним. По-перше, поширення хвороб та зростаюча від них смертність матиме безпосередній вплив та екосистеми. По-друге, заради здоров'я людей в осередках хвороб масово знищуються як свійські, так і дики тварини. Учасники визначили 12 найактуальніших хвороб (чи токсикозів), які вже поширюються або можуть поширитися найближчим часом, назвавши їх «смертельною дюжиною» (http://www.wcs.org/media/file/DEADLYdozen_screen.pdf). До цього переліку ввійшли пташиний трип, холера, чума, ендо- та ектопаразити, кліщовий бореліоз (хвороба Лайма), трипаносомоз (сонна хвороба), туберкульоз великої рогатої худоби, жовта лихоманка, лихоманка Ебола, лихоманка східно-африканської зони розламів, бабезіоз (проплазмоз), «червоні припливи». На конгресі також констатовано, що навряд чи людство своїми засобами може зупинити процеси глобальних змін клімату, однак для мінімізації наслідків поширення хвороб потрібна відповідна система моніторингу.

Вчені давно ведуть моніторинг осередків чуми, збудником якої є бактерія *Yersinia pestis* (Lehmann et Neumann, 1896). Вже доведено, що зміни клімату можуть значно збільшити імовірність спалахів хвороби в існуючих природних осередках і сприяти виникненню нових осередків (Stenseth et al., 2008). Недавній аналіз даних з Казахстану (Stenseth et al., 2006) показав, що більш тепла весна та вологе літо сприяють поширенню чумної палички в популяції хазяїна (в даному випадку це великі піщанки — *Rhombomys opimus* (Lichtenstein, 1823)). Цікаво, що кліматичні фактори, які є одними із провідних, впливають на походження збудника чуми. Так, висувається гіпотеза, що індуктором паразитарної системи «гризун—блоха—збудник» було сильне похолодання в кінці пізнього плейстоцену (22–15 тис. років тому) в Центральній Азії, у результаті якого глибоке зимове промерзання ґрунту змусило бліх, *Oropsylla silantiewi* Wagner 1898, перейти до живлення кров'ю тарбаганів, *Marmota sibirica* (Radde, 1862) (Сунцов, Сунцова, 2008).

Останнім часом збільшується кількість країн, де реєструють чуму (Stenseth et al., 2008). З'явилися і моделі екологічної ніші збудника та прогнозу його поширення в Африці (Neerinckx et al., 2008) та Північній Америці (Nakazawa et al., 2007). Чума пошиrena серед великого кола диких гризунів, зокрема байбаків, ховрахів, піщанок тощо. Моделювання екологічних ніш та ареалів цих гризунів може виявитися корисним для пошуку потенційних осередків чуми та моніторингу їхніх змін у результаті кліматичних перетворень. Хоча насправді проблема набагато складніша, і підходи до її вирішення мали б ураховувати екологічні ніші збудника, бліх-переносників, інших диких тварин, які задіяні у ензоотичному процесі та моделювання екологічних ніш окремих видів гризунів може стати першим кроком у цій ланці. Для ілюстрації ми взяли поширення тамарискової піщанки, *Meriones tamariscinus* (Pallas, 1773), одного з носіїв чуми, зокрема у Прикаспійському осередку чуми (Попов и др., 2007). На жаль, спеціальних баз даних для загального користування про поширення піщанок (втім, як і для решти гризунів, які є носіями чуми) немає (і це вже після більш ніж століття моніторингу!). Тому нами використані дуже приблизні точкові (n = 90) дані (Бобринский и др., 1965). На карті досить виразно вимальовуються осередки, де біокліматичні умови є сприятливими для тамарискової піщанки (на рис. 26 їх

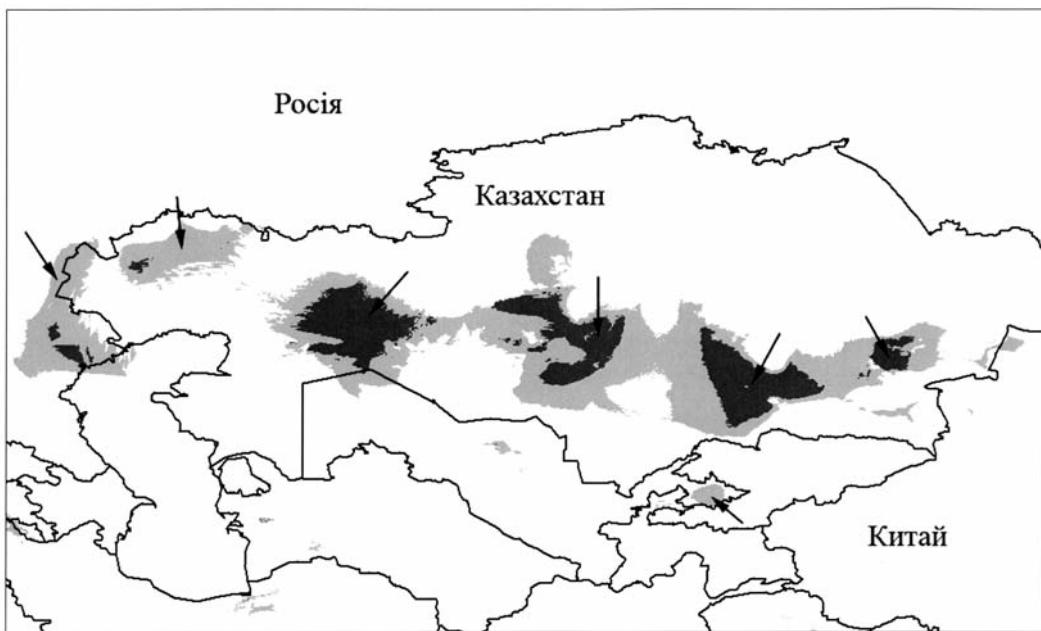


Рис. 26. Осередки (вказані стрілками), де біокліматичні умови є сприятливими для тамарискової пішанки (*Meriones tamariscinus*).

Fig. 26. Foci (indicated by arrows) with favourable bioclimatic conditions for the tamarisk jird (*Meriones tamariscinus*).

позначено стрілками), а певні з них можна ототожнити з існуючими осередками чуми, наприклад крайній зліва, більш-менш точно ототожнюється з Прикаспійським осередком. Проекція на кліматичні умови 2050 р. показує, що більшість сучасних осередків, де біокліматичні умови є сприятливими для гризуна, зіллються в суцільний масив, а площа з найоптимальнішими для них умовами зросте на 58%, що не може не викликати занепокоєння епідеміологів.

ПІСЛЯМОВА

Можна приєднатися до точки зору, що для отримання надійного прогнозу треба мати лише достатню кількість даних, закласти їх відповідним чином у комп’ютер — і можна моделювати всі можливі впливи на екосистеми (Яблоков, Остроумов, 1983). Проте є загальні особливості екосистем, які заважають це робити. По-перше, це буферний характер реакції як популяцій окремих видів, так і цілих екосистем на зовнішні чинники, в тому числі антропогенні. По-друге, суттєвою для прогнозування властивістю є так званий контрінтуїтивний характер реакції екосистем на зовнішні подразники.

З іншого боку, Г. Ф. Гаузе (Gause, 1934) продемонстрував, що основні процеси, які визначають існування та взаємодію популяцій, не настільки складні, щоб їх було неможливо вивчати за допомогою простих моделей.

Представлені моделі досить прості. Їх побудовано на базі одного з найпростіших алгоритмів, BIOCLIM, який чи не найперший з’явився в арсеналі засобів моделювання екологічної ніші (Nix, 1986), а з нескінченною кількості фактів довкілля обрано відносно прості, проте базисні показники, як температура і вологість. Разом з тим цих показників виявилося достатньо для досить реалістичного моделювання поширення того чи іншого виду або угруповання і прогнозування його змін. Створено (і створюватимуться надалі) гіпотетичні прогнози, які можуть бути перевірені часом та безпосередніми польовими дослідженнями. Звісно, з огляду на просторовий масштаб (див. діаграму на рис. 27) першочергові кліматичні показники (насамперед температура і вологість) є недостатніми для отримання повної картини «мережива» ареалу того чи іншого виду.

При переході до об’єктів меншого масштабу (від ландшафту до окремих мікростацій) змінюються вимоги до набору показників навколошнього середовища, необхідних для адекватного опису екологічної ніші конкретного виду. Так, біокліматичні параметри (зокрема доступні у форматі з роздільною здатністю 1 км) тому що предиктори, є навіть на локальному рівні досить, на нашу думку, ефективними (бо, мабуть, крім іншого, ще й корелюють з рослинністю). Проте на цьому рівні, як і на нижчих за масштабом рівнях, мають додаватися або повністю переважати інші показники, зокрема особливості мікрорельєфу, типи ґрунтів, безпосередні характеристики рослинності тощо. Цікавим і динамічним показником, наприклад, є нормалізований відносний індекс рослинності

Масштабна шкала							
Глобальна	Континентальна	Регіональна	Ландшафтна	Локальна	Урочище	Мікро	
>10000 км	2000-10000 км	200-2000 км	10-200 км	1-10 км	10-1000 м	< 10 м	
Клімат							
Топографія							
Землекористування							
Тип ґрунтів							
Біотична взаємодія							

Рис. 27. Діаграма впливу різних показників середовища на поширення видів у залежності від просторового масштабу, за яких вони діють (за: Pearson, Dawson, 2003, зі змінами).

Fig. 27. Schematic example of how different factors may affect the distribution of species across varying spatial scales (according to Pearson, Dawson, 2003, with changes).

(NDVI) — простий кількісний показник фотосинтетичної активності біомаси (скорочено його називають вегетаційним індексом). NDVI поряд з біокліматичними показниками дав досить деталізовану картину поширення іксодового кліща *Ixodes ricinus*, переносника хвороби Лайма, у західній частині Палеарктики (Estrada-Pena et al., 2006), в Португалії — поширення амфібій та рептилій (Arntzen, 2006), а додавання цього параметру до моделей поширення окремих видів рослин покращило їхню якість (Amaral et al., 2007; Zimmermann et al., 2007). Це лише кілька робіт подібного спрямування. Можна, звичайно, зауважити, що зазначені та інші показники вже давно використовуються для характеристики територій (ключових середовищ тощо), але, зробимо наголос — **територій** та їхніх аналогів, а не **ніш** конкретних видів, і в цьому полягає принципова відмінність одних робіт від інших.

На часі є використання й інших типів моделей та алгоритмів. Так, для визначення відхилення параметрів конкретної ніші від центральної тенденції замість використання процентильних значень все частіше дослідники покладаються на багатомірний метод, який оперує її відстанням до певного центроїда (у якості міри цієї відстані береться відстань Махalanобіса) (Farber, Kadmon, 2003). Все ширше користуються новими алгоритмами для моделювання ніш та поширення видів, зокрема MAXENT (Phillips et al., 2006), який базується на принципах та правилах машинного навчання (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>).

Антропогенні зміни ареалів відзначаються у всьому світі. Безперечно, вони відбуваються і в Україні. Тому треба виробити стратегію їхнього вивчення та прогнозу. В окремих європейських країнах така робота проводиться в національному масштабі, при цьому практичне застосування знаходять підходи, які базуються на моделюванні поширення видів (наприклад, програма MONARCH у Великій Британії, http://www.ukcip.org.uk/images/stories/Pub_pdfs/M3_FullTechnical.pdf). Є і відповідні наднаціональні програми, які діють у рамках міжнародних конвенцій та європейських ініціатив. У нашої країні з її географічними особливостями та науковими традиціями в цьому аспекті прогнозу та моніторингу є велика перспектива.

За цих умов дієвим інструментом аналізу та прогнозування може стати конструктування ареалів окремих об'єктів біологічного різноманіття на основі моделей екологічної ніші. При цьому в десятки і сотні разів зростає значення фондових зоологічних колекцій та гербаріїв, польових журналів та щоденників, каталогів, кадастрів, Червоної книги, публікацій з точною географічною вказівкою місцезнаходження того чи іншого виду (прекрасним зразком яких є праця «Знахідки тварин Червоної книги України», яка вийшла друком у 2008 р.), створення відповідних і доступних в інтернеті електронних баз даних (з українських, наприклад, <http://www.museumkiev.org/cadastre/index.html>, <http://biomon.org/>), що містили б інформацію не лише про види, але й окремі генотипи, фени тощо.

Нарешті, нагальнюю потребою стають польові дослідження, що мають живити цей процес новітніми матеріалами, та всебічний розвиток систематики і таксономії.

Разом це дасть змогу краще розуміти сьогоднішню ситуацію та прогнозувати майбутнє, що допоможе людству, а українцям зокрема краще пристосуватися до очікуваних глобальних змін.

ЛІТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф., Богуцкая Н. Г., Орлова М. И. и др. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. — М. : Т-во науч. изданий КМК, 2004. — 436 с.
- Аністратенко В., Байдашніков О. М'якуни України. — К. : Вид-во Раєвського, 2008. — 192 с.
- Байдашников А. А., Титар В. М. Ареал видов рода *Vestia* Hesse, 1916 (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae) в Украине: современное состояние и прогноз на будущее // Еколо-функціональна та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. — Житомир : Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2006. — Вип. 2. — С. 11–14.
- Беляшевский Н. Н. Новые находки плавунцов на Правобережной Украине // Вестн. зоологии. — 1983. — № 6. — С. 77–79.
- Бибиков Д. И. Сурки. — М. : Агропромиздат, 1989. — 255 с.
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. — М. : Просвещение, 1965. — 382 с.
- Бобров В. В., Варшавский А. А., Хляп Л. А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. — М. : Т-во науч. изданий КМК, 2008. — 232 с.
- Быковский А. В. Совершенствование карантинных мероприятий по предотвращению проникновения средиземноморской плодовой мухи на территории Российской Федерации : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — СПб. ; Пушкин : Б. и., 2008. — 12 с.
- Второв П. П., Дроздов Н. Н. Биогеография. — М. : Просвещение, 1978. — 271 с.
- Вычалковская Н. В. Распространение и внутривидовая изменчивость крымского эндемичного моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) за пределами нативного ареала // Вестн. зоологии. — 2008. — 42, № 3. — С. 229–235.
- Вычалковская Н. В., Крамаренко С. С. Находка *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) в городе Киеве // Вестн. зоологии. — 2008. — 42, № 1. — С. 92.
- Гиляров А. М. От ниш к нейтральности в биологическом сообществе // Природа. — 2007. — № 11. — С. 29–37.
- Гиляров А. М. Перестройка в экологии: от описания видимого к пониманию скрытого // Вестник Российской Академии наук. — 2005. — 75, № 3. — С. 214–223.
- Голубець М. А. Ареал ялини європейської (*Picea abies* (L.) Karst.) в Європі // Укр. ботан. журн. — 1972. — 23, № 4. — С. 439–445.
- Горб С. М., Павлюк Р. С., Спурсис З. Д. Стрекозы (Odonata) Украины: фаунистический обзор // Вестн. зоологии. — 2000. — Отд. вып. 15. — 155 с.
- Дажо Р. Основы экологии. — Москва : Прогресс, 1975. — 415 с.
- Дгебуадзе Ю. Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов : Сб. материалов Круглого стола Всероссийской конф. по экологической безопасности России (4–5 июня 2002 г.). — М. : ИПЭЭ им. А. Н. Северцева, IUCN (МСОП), 2002. — С. 11–14.
- Дейлі Г. Економічна теорія сталого розвитку. — К. : Інтелсфера, 2002. — 312 с.

- Диріпако О. А., Демченко Н. А., Кулик П. В. и др.* Расширение ареала солнечно-го окуня, *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae, Perciformes), на восток Украины // Вестн. зоологии. — 2008. — **42**, № 3. — С. 269–273.
- Закон України «Про Загальнодержавну програму формування національної економічної мережі України на 2000–2015 роки» // Відомості Верховної Ради України.* — 2000. — № 47, стаття 405.
- Закон України «Про екологічну мережу» // Відомості Верховної Ради України.* — 2004. — № 45, стаття 502.
- Знахідки тварин Червоної книги України / Відп. ред. А. В. Костюшин.* — К., 2008. — 418 с.
- Компьютерная биометрика / Под ред. В. Н. Носова.* — М. : Изд-во МГУ, 1990. — 232 с.
- Костюшин В., Хоменко С.* Державний кадастр тваринного світу України. Інструмент для оптимізації використання та охорони тваринного світу // Жива Україна. — 2005. — **13–14**. — С. 1–2.
- Котенко Т. И.* Охрана амфибий и рептилий в заповедниках Украины // Амфибии и рептилии заповедных территорий : Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. — М., 1987. — С. 60–80.
- Кукушкин О. В., Свириденко Е. Ю.* Ящерица Линдгольма (*Darewskia lindholmi*) — вид Красной книги Украины // Zoogenesis—2005. Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах : Материалы III Междунар. науч. конф. — Днепропетровск : Изд-во ДНУ, 2005. — С. 394–396.
- Леме Ж.* Основы биогеографии. — М. : Прогресс, 1976. — 309 с.
- Марков К. К., Величко А. А., Лазуков Г. И. и др.* Плейстоцен. — М. : Высш. шк., 1968. — 304 с.
- Мельник В. І.* Острівні ялинники Українського Полісся. — К. : Наук. думка, 1993. — 104 с.
- Методичні аспекти впровадження міжнародної програми «Важливі ботанічні території» в Україні / За заг. ред. Т. Л. Андрієнко, В. А. Онищенка.* — К. : Арістей, 2008. — 43 с.
- Микитюк Ю.* ІВА території України — території, важливі для збереження видового різноманіття та кількісного багатства птахів. — К. : СофтАрт, 1999. — 324 с.
- Мовчан Ю. В.* До характеристики різноманіття іхтіофауни прісноводних водойм України (таксономічний склад, розподіл по річковим басейнам, сучасний стан) // Зб. праць Зоологічного музею. — 2005. — **37**. — С. 70–82.
- Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. — М. : Мир, 1992.— 184 с.
- Національний план дій зі збереження глобально вразливих птахів.* — К. : СофтАрт, 2000. — 205 с.
- Некрасова О. Д., Титар В. М.* Обнаружение божьей коровки арлекина, *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae), в Киеве // Вестн. зоологии. — 2009. — **43**, № 6. — С. 538.
- Неронов В. М., Лущекина А. А.* Чужеродные виды и сохранение биологического разнообразия // Успехи современной биологии. — 2001. — **121**, № 1. — С. 121–128.
- Писанец Е. М.* Амфибии Украины : Справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий. — Киев : Зоологический музей ННПМ НАН Украины, 2007. — С. 58–66.
- Попов Н. В., Удовиков А. И., Яковлев С. А. и др.* Оценка влияния современного потепления климата на формирование нового природного очага чумы песь-

- чанового типа на территории Европейского Юго-Востока России // Поволжский экологический журнал. — 2007. — № 1. — С. 34–43.
- Ревич Б. А., Малеев В. В.* Потепление климата — возможные последствия для здравья населения // Климатические изменения: взгляд из России / Под ред. В. И. Данилова-Данильяна. — М. : ТЕИС, 2003. — С. 99–137.
- Сверлов Н. В.* Знайдка *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Buliminidae) у Львові // Вестн. зоологии. — 1998. — 32, № 5–6. — С. 72.
- Свириденко О. Ю.* Про поширення ящірки Ліндгольма, *Darewskia lindholmi* (Lantz et Суген) // Знайдки тварин Червоної книги. — К. : Б. в., 2008. — С. 304–305.
- Созінов О. О., Придатко В. І., Тараріко О. Г. та ін.* Агробіорізноманіття України: теорія, методологія, індикатори, приклади. Кн. 1. — К. : ЗАТ «Нічлава», 2005 а. — 384 с.
- Созінов О. О., Придатко В. І., Тараріко О. Г. та ін.* Агробіорізноманіття України: теорія, методологія, індикатори, приклади. Кн. 2. — К. : ЗАТ «Нічлава», 2005 б. — 592 с.
- Сопин Л. В.* Снежный барс на Алтае // Редкие виды млекопитающих и их охрана : Материалы Второго всесоюз. совещ. — М. : Наука, 1977. — С. 143–144.
- Стратегия сохранения снежного барса (ирбиса) в России / Всемирный фонд дикой природы (WWF).* — М. : Б. и., 2002. — 32 с.
- Сунцов В. В., Сунцова Н. И.* Макро- и микроэволюция в проблеме происхождения и мировой экспансии возбудителя чумы *Yersinia pestis* // Изв. РАН. Сер. Биол. — 2008. — № 4. — С. 389–395.
- Таращук В. І.* Земноводні та плавуни. — К. : Вид-во АН УРСР, 1959. — 246 с. — (Фауна України ; Т. 7.)
- Терентьев П. В.* Опыт применения математической статистики в зоогеографии // Вестник Ленинград. ун-та. — 1946. — № 2. — С. 105–110.
- Терентьев П. В.* О применимости правила Бергмана к животным с постоянной температурой тела // Вестник Ленинград. ун-та. — 1947. — № 12. — С. 41–46.
- Титар В. М.* Бабки (Odonata) острова Труханова: зміни за майже століття // VI З'їзд Українського ентомол. тов-ва : Тези доповідей. — Біла Церква, 2003. — С. 122–123.
- Титар В. М.* Рідкісні види комах оліготрофних болотяних ценозів // Рідкісні та зникаючі види комах і концепції Червоної книги України : Зб. праць. — К., 2005. — С. 111–115.
- Титар В. М.* Моделирование ареалов и очагов иксодовых клещей в условиях глобальных изменений климата // Достижения и перспективы развития современной паразитологии : Тр. Пятой республик. науч.-практ. конф. — Витебск : ВГМУ, 2006. — С. 356–360.
- Титар В. М.* Selysiothemis nigra (Vander Linden, 1825) — новый вид стрекоз (Insecta: Odonata) для фауны Украины // Вестн. зоологии. — 2007. — 41, № 2. — С. 122.
- Титар В. М.* Бабки (Insecta: Odonata) Черемського природного заповідника // Збереження та відтворення біорізноманіття природно-заповідних територій : Матеріали Міжнарод. наук.-практ. конф., присвяч. 10-річчю Рівненського природного заповідника. — Рівне : Рівненська друкарня, 2009. — С. 597–601.
- Титар В. М., МакГрегор Т., Хаммер М.* Мониторинг снежного барса (*Uncia uncia*) в горном массиве Талдуайр на Алтае // Млекопитающие горных территорий : Материалы междунар. конф. (Нальчик, 13–18 авг. 2007 г.). — М. : Тов-во науч. изданий КМК, 2007. — С. 340–343.
- Тихонов А. Н.* Мамонт. — М. : Тов-во науч. изданий КМК, 2008. — 90 с.

- Тишкив А. А., Масляков В. Ю., Царевская Н. Г.* Антропогенная трансформация биоразнообразия в процессе непреднамеренной интродукции организмов (биогеографические последствия) // Изв. РАН. Сер. Геогр. — 1995. — № 4. — С. 74–85.
- Хрокало Л. А.* Бабки (Insecta: Odonata) Сумської області // Изв. Харьков. энтомол. об-ва. — 2000. — 8, вып. 2. — С. 55–56
- Шарлемань Э. В., Артоболевский Г. В.* Материалы к фауне стрекоз окрестностей Киева // Материалы к познанию фауны юго-запада России. — 1. — 1915. — 1–25 с.
- Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Головні риси екомережі України // Розбудова екомережі України / Під ред. Ю. Р. Шеляга-Сосонка. — К., 1999. — С. 13–22.
- Шилейко А. А.* Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda; Pulmonata; Geophila). — Л. : Наука, 1984. — 399 с. — (Фауна СССР ; Т. 3, вып. 3).
- Шмидт-Нильсен К.* Физиология животных. Приспособление и среда. — М. : Мир, 1982. — 1. — 800 с.
- Шувар I.* Зелена пожежа: амброзія полинолиста // Агросектор. — 2008. — № 4–5. — С. 29–30.
- Щербак Н. Н.* Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. — Киев : Наук. думка, 1966. — 239 с.
- Яблоков А. В., Остроумов С. А.* Охрана живой природы: проблемы и перспективы. — М. : Лесная пром-сть, 1983. — 269 с.
- Янчуков А. В., Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю.* Анализ трансекты гибридной зоны краснобрюхой (*Bombina bombina*) и желтобрюхой (*Bombina variegata*) жерлянок в Прикарпатье // Вестн. зоологии. — 2002. — № 5. — С. 41–46.
- Akcakaya H. R., Mills G., Doncaster C. P.* The role of metapopulations in conservation // Key Topics in Conservation Biology / Eds D. W. Macdonald, K. Service. — Oxford etc. : Blackwell Scientific, 2006. — P. 64–84.
- Amaral S., Costa C. B., Renno C. D.* Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) improving species distribution models: an example with the neotropical genus *Coccocypselum* (Rubiaceae) // Anais XIII Simposio Brasileiro de Sensoriamento Remoto (Florianopolis, Brasil, 21–26 abril 2007). — 2007. — P. 2275–2282.
- Anderson J.-O., Hassellind S., Widen P., Bax G.* Is the snow leopard (*Uncia uncia*) endangered? // 7th International Symposium on High Mountain remote Sensing Cartography. — 2002. — P. 11–25.
- Anderson R. P., Lew D., Peterson A. T.* Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models // Ecological Modelling. — 2003. — 162, N 3. — P. 211–232.
- Araujo M. B., Cabeza M., Thuiller W. et al.* Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods // Global Change Biology. — 2004. — 10, N 9. — P. 1618–1626.
- Araujo M. B., Thuiller W., Pearson R. G.* Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe // J. Biogeography. — 2006. — 33, N 10. — P. 1712–1728.
- Arntzen J. W.* From descriptive to predictive distribution models: a working example with Iberian amphibians and reptiles // Frontiers in Zoology. — 2006. — 3, N 8. — P. 1–11. — (<http://www.frontiersinzoology.com/content/3/1/8>).
- Askew R. R.* The Dragonflies of Europe. — Colchester : Harley Books, 1988. — 291 p.
- Atlas of Elapid Snakes of Australia / Ed. R. Longmore.* — Canberra : Australian Government Publishing Service, 1986. — 415 p. — (Australian Flora and Fauna Series ; Vol. 7).

- Babik W., Branicki W., Crnobrnja-Isailovic J. et al.* Phylogeography of two European newt species — discordance between mtDNA and morphology // Molecular Ecology. — 2005. — **14**, N 8. — P. 2475–2491.
- Babik W., Branicki W., Sandera M. et al.* Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis* // Molecular Ecology. — 2004. — **13**, N 6. — P. 1469–1480.
- Battisti A.* Forests and climate change — lessons from insects // Forest. — 2008. — **1**. — P. 1–5.
- Baur B., Cremene C., Groza G. et al.* Effects of abandonment of subalpine hay meadows on plant and invertebrate diversity in Transylvania, Romania // Biological Conservation. — 2006. — **132**, N 2. — P. 261–273.
- Beebee T. J. C.* Amphibian breeding and climate // Nature. — 1995. — **374**, N 6519. — P. 219–220.
- Benigni M., Battisti A.* Variazioni climatiche e processionaria del pino: adattamenti di un defoliatore a condizioni ambientali mutevoli // L’Italia forestale e montana. — 1999. — **54**, N 2. — P. 76–86.
- Bergstrom D. M., Chown S. L.* Life at the front: history ecology and change in the Southern Ocean islands // Trends in Ecology and Evolution. — 1999. — **14**, N 12. — P. 472–477.
- Blaustein A. R., Edmund B., Kiesecker J. M. et al.* Ambient ultraviolet radiation causes mortality in salamander eggs // Ecological Applications. — 1995. — **5**, N 3. — P. 740–743.
- Bodenheimer F. S.* Problems of Animal Ecology. — New York : Oxford University Press, 1938. — 179 p.
- Booth T. H.* Matching Trees and Sites. — Proceedings of an international workshop held in Bangkok (Thailand, 27–30 March 1995) // ACIAR Proceedings. — 1996. — N 63. — 127 p.
- Bradshaw W. E., Holzapfel C. M.* Evolutionary response to rapid climate change // Science. — 2006. — **312**, N 5779. — P. 1477–1478.
- Broennimann O., Treier U. A., Muller-Scharer H. et al.* Evidence of climatic niche shift during biological invasion // Ecology Letters. — 2007. — **10**, N 8. — P. 701–709.
- Brotóns L., Thuiller W., Araújo M. B. et al.* Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability // Ecography. — 2004. — **27**, N 4. — P. 437–448.
- Brown J. H.* Macroecology. — Chicago : Chicago University Press, 1995. — 573 p.
- Brown P. M. J., Adriaens T., Bathon H. et al.* Harmonia axyridis in Europe: spread and distribution of a non-native coccinellid // BioControl. — 2008. — **53**, N 1. — P. 5–21.
- Burrows P. A., Joglar R. I., Green D. E.* Potential causes for amphibian declines in Puerto Rico // Herpetologica. — 2004. — **60**, N 2. — P. 141–154.
- Busby J. R.* BIOCLIM — a bioclimatic analysis and prediction system. — Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and data Analysis / Eds C. R. Margules, M. P. Austin. — Melbourne : CSIRO, 1991. — P. 4–68.
- Buse A., Good J. E. G.* Synchronization of larval emergence in winter moth (*Operophtera brumata* L.) and budburst in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) under simulated climate change // Ecological Entomology. — 1996. — **21**, N 4. — P. 335–343.
- Cammell M. E., Knight J. D.* Effects of climate change on the population dynamics of crop pests // Advances in Ecological research. — 1999. — **22**. — P. 117–162.
- Carpenter G., Gillson A. N., Winter J.* DOMAIN: a flexible modeling procedure for mapping potential distributions of plants and animals // Biodiversity and Conservation. — 1993. — **2**, N 6. — P. 667–680.

- Chapin F. S., Zavaleta E. S., Eviner V. T. et al.* Consequences of changing biodiversity // *Nature*. — 2000. — **405**, N 6783. — P. 234–242.
- Chapman A. D.* Quality control and validation of point-sourced environmental resource data. — Spatial accuracy assessment: Land information uncertainty in natural resources / Eds K. Lowell, A. Jaton. — Chelsea, MI : Ann Arbor Press, 1999. — P. 409–418.
- Chapman A. D., Busby J. R.* Linking plant species information to continental biodiversity inventory, climate and environmental monitoring. — Mapping the Diversity of Nature / Ed. R. I. Miller. — London : Chapman and Hall, 1994. — P. 177–195.
- Chapman A. D., Milne D. J.* The Impact of Global Warming on the Distribution of Selected Australian Plant and Animal Species in relation to Soils and Vegetation. — Canberra : Environment Australia, 1998. — 130 p.
- Chaves L. F., Koenraadt C. J. M.* Climate change and highland malaria: fresh air for a hot debate // *The Quarterly Review of Biology*. — 2010. — **85**, N 1. — P. 27–55.
- Corbet P. S.* Seasonal regulation in British dragonflies // *Nature*. — 1954. — **174**, N 4431. — P. 655.
- Crick H. Q. P., Dudley C., Glue D. E. Thompson D. I.* UK birds are laying eggs earlier // *Nature*. — 1997. — **388**, N 6642. — P. 526.
- Cunningham D., Walsh K., Anderson E.* Potential for Seed Gum Production from Cassia brewsteri. — RIRDC Project No. UCQ-12A. — Kingston, ACT : Rural Industries Research and Development Corporation, 2001. — 81 p.
- Daszak P.* Infectious disease and amphibian population declines // *Diversity & Distributions*. — 2003. — **9**, N 2. — P. 141–150.
- De Knijf G., Anselin A., Goffart P.* Trends in dragonfly occurrence in Belgium (Odonata) // Proceedings 13th international colloquium European Invertebrate Survey. — Leiden, 2003. — P. 33–38.
- De Knijf G.* Crocothemis erythraea en Cercion lindenii nu al in Belgie en binnenkort ook in Nederland algemeen? // *Libellennieuwsbrief*. — 1995. — N 4. — P. 7–12.
- De Meyer M., Robertson M. P., Peterson A. T. et al.* Ecological niches and potential geographical distributions of Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata*) and Natal fruit fly (*Ceratitis rosa*) // *J. Biogeography*. — 2008. — **35**, N 2. — P. 270–281.
- Diamond J. M.* The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of nature reserves // *Biological Conservation*. — 1975. — **7**, N 2. — P. 129–146.
- Duckworth W. D., Genoways H. H., Rose C. L.* Preserving Natural Science Collections: Chronicle of our Environment Heritage. — Washington, DC : National Institute for the Conservation of Cultural Property, 1993. — 140 p.
- Dukes J. S., Mooney H. A.* Does global change increase the success of biological invaders? // *Trends in Ecology and Evolution*. — 1999. — **14**, N 4. — P. 135–139.
- Elton C.* Animal Ecology. — London : Sidgwick and Jackson, 1927. — 207 p.
- Elton C.* The ecology of invasions by animals and plants. — London : Methuen, 1958. — 181 p.
- Epstein P. R., Diaz H. F., Elias S. et al.* Biological and Physical Signs of Climate Change: Focus on Mosquito-borne Diseases // *Bulletin of the American Meteorological Society*. — 1998. — **79**, N 3. — P. 409–417.
- Estrada-Pena A.* Geostatistics as a predictive tool to estimate *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) habitat suitability in the western Palearctic from AVHRR satellite imagery // *Experimental and Applied Acarology*. — 1999. — **23**, N 4. — P. 337–349.
- Estrada-Pena A., Venzal J. M., Acedo C. S.* The tick *Ixodes ricinus*: distribution and climate preferences in the western Palaearctic // *Medical and Veterinary Entomology*. — 2006. — **20**, N 2. — P. 189–197.

- Faith D. P., Walker P. A., Margules C. R. et al.* Practical application of biodiversity surrogates and percentage targets for conservation in Papua New Guinea // Pacific Conservation Biology. — 2000. — 6, N 3. — P. 289–303.
- Farber O., Kadmon R.* Assessment of alternative approaches for bioclimatic modeling with special emphasis on the Mahalanobis distance // Ecological Modeling. — 2003. — 160, N 1–2. — P. 115–130.
- Fisher M.* Decline in the juniper woodlands of Raydah Reserve in SW Saudi Arabia: a response to climate changes? // Global Ecology and Biogeography Letters. — 1997. — 6, N 5. — P. 379–386.
- Fleming R. A., Tatchell G. M.* Shifts in flight period of British Aphids: a response to climate warming? // Insects in a changing environment. — New York : Academic Press, 1995. — P. 505–508.
- Gaston K.* The Structure and Dynamics of Geographic Ranges. — Oxford : Oxford University Press, 2003. — 266 p.
- Gause G. F.* The struggle for existence. — Baltimore : Williams & Wilkins, 1934. — 163 p.
- Geel van B., Aptroot A., Baittinger C. et al.* The ecological implications of a Yakutian mammoth's last meal // Quaternary Research. — 2008. — 69, N 3. — P. 361–376.
- Goodchild M. F., Rhind D. W., Maguire D. J.* Introduction // Geographical Information System / Eds D. J. Maguire, M. F. Goodchild, D. W. Rhind. — Principals : Longman Scientific and Technical, 1991. — Vol. 1. — P. 3–7.
- Grabherr G., Gottfried M., Pauli H.* Climate effects on mountain plants // Nature. — 1994. — 369, N 6480. — P. 448.
- Grechko V. V., Ciobanu D. G., Darevsky I. S. et al.* Molecular evolution of satellite DNA repeats and speciation of lizards of the genus *Darevskia* (Sauria: Lacertidae) // Genome. — 2006. — 49, N 10. — P. 1297–1307.
- Grinnell J.* An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley // University of California Publications. Zoology. — 1914. — 12, N 4. — P. 415–457.
- Guisan A., Thuiller W.* Predicting species distribution: offering more than single habitat models // Ecology Letters. — 2005. — 8, N 9. — P. 993–1009.
- Guralnick R. P., Hill A. W., Meredith Lane M.* Towards a collaborative, global infrastructure for biodiversity assessment // Ecological Letters. — 2007. — 10, N 8. — P. 663–672.
- Guthrie R. D.* New carbon dates link climatic change with human colonization and Pleistocene extinctions // Nature. — 2006. — 441, N 7090. — P. 207–209.
- Halpin P. N.* Global climate change and natural-area protection: management responses and research directions // Ecological Applications. — 1997. — 7, N 3. — P. 828–843.
- Hamburg S. P., Cogbill C. V.* Historical decline of red spruce populations and climate warming // Nature. — 1988. — 331, N 6155. — P. 428–431.
- Hannah L., Midgley G., Andelman S. et al.* Protected area needs in a changing climate // Frontiers in Ecology and the Environment. — 2007. — 5, N 3. — P. 131–138.
- Hassall C., Thompson D. J., French G. C. et al.* Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate // Global Change Biology. — 2007. — 13, N 5. — P. 933–941.
- Hewitt G.* The genetic legacy of the Quaternary ices ages // Nature. — 2000. — 405, N 6789. — P. 907–913.
- Hickling R., Roy D. B., Hill J. K. et al.* The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards // Global Change Biology. — 2006. — 12, N 3. — P. 450–455.

- Hijmans R. J., Cameron S. E., Parra J. L. et al.* Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // International J. Climatology. — 2005. — **25**, N 15. — P. 1965–1978.
- Hijmans R. J., Graham C. H.* The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions // Global Change Biology. — 2006. — **12**, N 1. — P. 1–10.
- Hodar J. A., Castro J., Zamora R.* Pine processionary caterpillar Thaumetopoea pityocampa as a new threat for the relict Mediterranean Scots pine forests under climate warming // Biological Conservation. — 2003. — **110**, N 1. — P. 123–129.
- Hubbell S. P.* The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. — Princeton and Oxford : Princeton University Press, 2001. — 375 p.
- Hughes L.* Biological consequences of global warming: is the signal already // Trends in Ecology and Evolution. — 2000. — **15**, N 2. — P. 56–61.
- Hutchinson G. E.* Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. — 1957. — **22**. — P. 415–457.
- IPCC, 1996.* Intergovernmental Panel on Climate Change. Climate change 1995. Impacts, adaptations and mitigation of climate change: scientific-technical analyses, contribution of Working Group II to the Second Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. — Cambridge, UK : Cambridge University Press, 1996. — 879 p.
- IPCC, 2001.* Intergovernmental Panel on Climate Change. Synthesis Report, Third Assessment Report. — Cambridge, UK : Cambridge University Press, 2001. — 397 p.
- IUCN Red List of Threatened Species*, 2000. — (<http://www.iucnredlist.org/>).
- Janzen F. J.* Climate change and temperature-dependent sex determination in reptiles // Proceedings of the National Academy of Science of the U. S. A. — 1994. — **91**, N 16. — P. 7487–7490.
- Jarvinen A.* Global warming and egg size of birds // Ecography. — 1994. — **17**, N 1. — P. 108–110.
- Kapos V.* Original Forest Cover Map. — Cambridge, UK : UNEP–WCMC, 2000.
- Khrokalo L., Nazarov N.* Dragonflies (Odonata) of the Poliskyi Nature Reserve, Ukraine // The International Dragonfly Fund (IDF)-Report. — 2008. — N 13. — P. 17–28.
- Lambin E. F., Turner B. L. II, Geist H. J. et al.* The Causes of Land-Use and Land-Cover Change: Moving Beyond the Myths // Global Environmental Change: Human and Policy Dimensions. — 2001. — **11**, N 4. — P. 5–13.
- Lindgren E., Talleklint I., Polfeldt T.* Impact of climate change in the northern latitude limit and population density of the disease-transmitting European tick *Ixodes ricinus* // Environmental Health Perspectives. — 2000. — **108**, N 2. — P. 119–123.
- Lips K. R.* Mass mortality and population declines of anurans at an upland site in western Panama // Conservation Biology. — 1999. — **13**, N 1. — P. 117–125.
- Lister A. M., Sher A. V.* The origin and evolution of the woolly mammoth // Science. — 2001. — **294**, N 5544. — P. 1094–1097.
- MacInnes C. D., Dunn E. H., Rusch D. H. et al.* Advancement of goose nesting dates in the Hudson Bay region 1951–1986 // Canadian Field Naturalist. — 1990. — **104**, N 2. — P. 295–297.
- Malcolm J. R., Markham A.* Global Warming and Terrestrial Biodiversity Decline. — WWF : Gland, 2000. — 23 p.
- Malcolm J. R., Liu C., Neilson R. P. et al.* Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots // Conservation Biology. — 2006. — **20**, N 2. — P. 538–548.

- Malcolm, J. R., Liu C., Miller L. B. et al.* Habitats at Risk: Global Warming and Species Loss in Globally Significant Terrestrial Ecosystems. — Gland, Switzerland : Worldwide Fund for Nature (WWF), 2002. — 40 p.
- Margules C. R., Pressey R. L.* Systematic Conservation Planning // *Nature*. — 2000. — **405**, N 6782. — P. 243–253.
- Markham A.* Potential impacts of climate change on ecosystems: a review of implications for policymakers and conservation biologists // *Climate Research*. — 1996. — **6**, N 2. — P. 179–191.
- Marko V., Poszgai G.* Spread of harlequin ladybird (*Harmonia axyridis* Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) in Hungary, and the first records from Romania and Ukraine // *Novenyvedelem*. — 2009. — **45**, N 9. — P. 490–492.
- Martinez-Meyer E.* Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions // *Biodiversity Informatics*. — 2005. — **2**. — P. 42–55.
- Martinez-Meyer E., Peterson A. T., Hargrove W. W.* Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity // *Global Ecology and Biogeography*. — 2004. — **13**, N 4. — P. 305–314.
- Matushkina N. A.* Selysiothemis nigra (Vander L.) new for the fauna of the Ukraine (Anisoptera: Libellulidae) // *Notulae Odonatologica*. — 2007. — **6**, N 10. — P. 109–120.
- McCarthy J. P.* Ecological consequences of recent climate change // *Conservation Biology*. — 2001. — **15**, N 2. — P. 320–331.
- Nakazawa Y., Williams R., Peterson A. T., Mead P., Staples E., Gage S. E.* Climate change effects on plague and tularemia in the United States // *Vector-borne and Zoonotic Diseases*. — 2007. — **7**, N 4. — P. 529–540.
- Neerinckx S. B., Peterson A. T., Gulinck H. et al.* Geographic distribution and ecological niche of plague in sub-Saharan Africa // *International J. Health Geographics*. — 2008. — **7**, N 54. — P. 1–12. — (<http://www.ij-healthgeographics.com/content/7/1/54>).
- Nicholls N.* Increased Australian wheat yield due to recent climate trends // *Nature*. — 1997. — **387**, N 6632. — P. 484–485.
- Nix H. A.* A biogeographic analysis of Australian elapid snakes // *Atlas of Australian elapid snakes / Ed. R. C. Longmore*. — Canberra : Australian Government Publishing Service, 1986. — P. 4–15. — (Australian Flora and Fauna Series ; Vol. 7).
- Nogues-Bravo D., Rodriguez J., Hortal J. et al.* Climate change, humans, and the extinction of the Woolly Mammoth // *PLoS Biology*. — 2008. — **6**, N 4. — P. e79. — (http://biology.plosjournals.org/perlserv/?request=get-pdf&file=10.1371_journal.pbio.0060079-L.pdf).
- Ott J.* The effects of Climatic Changes for the distribution of dragonflies in Europe and their possible effects on the biocoenosis of the waters // *Abstracts Book 4th WDA International Symposium of Odonatology*. — Pontevedra, 2005. — P. 49.
- Ott J.* Zeigt die Ausbreitung der Feuerlibelle in Deutschland eine Klimaveränderung an? // *Mediterrane Libellen als Indikatoren für Änderungen in Biozonenosen // Naturschutz und Landschaftsplanning*. — 1996. — **28**, N 2. — S. 53–61.
- Panetta F. D., Mitchell N. D.* Bioclimatic prediction of the potential distribution of some weeds prohibited entry to New Zealand // *New Zealand J. Agricultural Research*. — 1991. — **34**, N 3. — P. 341–350.
- Parmesan C.* Butterflies as bioindicators for climate change impacts // *Evolution and Ecology Taking Flight: Butterflies as Model Systems*. — Chicago : University Press, 2003. — P. 541–560.

- Parmesan C.* Climate and species' range // *Nature*. — 1996. — **382**, N 6594. — P. 765–766.
- Parmesan C.* Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming // *Global Change Biology*. — 2007. — **13**, N 9. — P. 1860–1872.
- Parmesan C., Ryrrholm N., Stefanescu C. et al.* Poleward shift of butterfly species' ranges associated with regional warming // *Nature*. — 1999. — **399**, N 6736. — P. 579–583.
- Pearson R. G., Dawson T. P.* Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimatic envelope models useful? // *Global Ecology and Biogeography*. — 2003. — **12**, N 5. — P. 361–371.
- Peterson A. T.* Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling // *Quarterly Review of Biology*. — 2003. — **78**, N 4. — P. 419–433.
- Peterson A. T.* Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models // *Biodiversity Informatics*. — 2006. — **3**. — P. 59–72.
- Peterson A. T., Vieglais D. A.* Predicting species invasions using ecological niche modeling // *BioScience*. — 2001. — **51**, N 5. — P. 363–371.
- Peterson A. T., Benz B. W., Papes M.* Highly pathogenic H5N1 avian influenza: entry pathways into North America via bird migration // *PLoS ONE*. — 2007. — Is. 2. — P. e261. — (<http://www.plosone.org/article/info:doi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0000261>).
- Peterson A. T., Navarro-Sigüenza A. G., Benitez-Díaz H.* The need for continued scientific collecting: A geographic analysis of Mexican bird specimens // *Ibis*. — 1998. — **140**, N 2. — P. 288–294.
- Peterson A. T., Sanchez-Cordero V., Beard C. B. et al.* Ecologic niche modeling and potential reservoirs for Chagas disease, Mexico // *Emerging Infectious Diseases*. — 2002. — **8**, N 5. — P. 427–432.
- Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E.* Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecological Modelling*. — 2006. — **190**, N 3–4. — P. 231–259.
- Popescu, A., Murariu D.* Fauna of Romania. Vol 16, fasc. Rodentia. — Bucharest : Academia Romana Publishing House, 2001. — 212 p.
- Post E. R., Peterson O., Stenseth N. C. et al.* Ecosystem consequences of wolf behavioral response to climate // *Nature*. — 1999. — **401**, N 6756. — P. 905–907.
- Pouliquen-Young O., Newman P.* The Implications of Climate Change for Land-Based Nature Conservation Strategies : Final Report 96/1306. — Parker : Australian Greenhouse Office, 1999. — 91 p.
- Pounds J. A., Fogden M. P. L., Campbell J. H.* Biological responses to climate change on a tropical mountain // *Nature*. — 1999. — **398**, N 6728. — P. 611–615.
- Poyarkov A. D., A. E. Subbotin.* The snow leopard status in Russia // Contributed Papers to the Snow Leopard Survival Strategy Summit. International Snow Leopard Trust. — Seattle, Washington, 2002. — P. 139–141.
- Prydatko V. I., Kolomytsev G. O., Burda R. I. et al.* Landscape Ecology. Textbook on application of pressure based biodiversity modelling for national and regional educational purposes. — Kyiv : NAU, 2008. — 100 p.
- Pulliam H. R.* On the relationship between niche and distribution // *Ecology Letters*. — 2000. — **3**, N 4. — P. 349.
- Putshkov P. V.* Were the mammoths killed by the warming? (Testing of the climatic versions of Wurm extinctions) // Вестн. зоологии. — 1997. — Suppl. N 4. — 76 c. — Russian.

- Raxworthy C. J., Martinez-Meyer E., Horning N. et al.* Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar // *Nature*. — 2003. — **426**, N 6968. — P. 837–841.
- Rensch B.* Über die Abhangigkeit der Grosse, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschneckenkschalen von den Umweltfaktoren (Okologische Molluskenstudien I) // *Zeitschr. Morphol. und Okol. Tiere*. — 1932. — **25**, N 4. — S. 757–805.
- Rodriguez M. A., Belmonte J. A., Bradford B. A.* Energy, water and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe // *Acta Oecologica*. — 2005. — **28**, N 1. — P. 65–70.
- Ron S. R.* Predicting the distribution of the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in the New World // *Biotropica*. — 2005. — **37**, N 2. — P. 209–221.
- Root T. L., Price J. T., Kimberly R. H. et al.* Fingerprints of global warming on wild animals and plants // *Nature*. — 2003. — **421**, N 6918. — P. 57–60.
- Saether B. E., Tufto J., Engen S. et al.* Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird // *Science*. — 2000. — **287**, N 5454. — P. 854–856. — *Science : Ecoregions : WWF's Global 200*. — (<http://www.world-wildlife.org/science/ecoregions/global200.html>).
- Sala O. E., Chapin F. S., Armesto J. J. et al.* Global biodiversity scenarios for the year 2100 // *Science*. — 2000. — **287**, N 5459. — P. 1770–1774.
- Soberón J., Golubov J., Sarakhan J.* Predicting the Effects of *Cactoblastis cactorum* Berg on the *Platyopuntia* of Mexico: A Model on the Route of Invasion // *Assessment and Management of Alien Species that Threaten Ecosystems, Habitats and Species. CBD Technical Series N 1*. Montreal, Canada: Convention on Biological Diversity. — Copenhagen : GBIF, 2000. — P. 95–97.
- Soberón J., Peterson A. T.* Interpretations of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas // *Biodiversity Informatics*. — 2005. — Vol. 2. — P. 1–10.
- Sparks T. H., Carey I. D.* The responses of species to climate over two centuries: an analysis of the Marsham phenological record, 1736–1947 // *J. Ecology*. — 1995. — **83**, N 2. — P. 321–329.
- Sparks T. H., Yates T. J.* The effect of spring temperature on the appearance dates of British butterflies 1883–1993 // *Ecography*. — 1997. — **20**, N 4. — P. 368–374.
- Stenseth N. C., Atshabar B. B., Begon M. et al.* Plague: Past, Present, and Future // *PLoS Medicine*. — 2008. — **5**, Is. 1. — P. e3 (9–13). — (<http://www.plosmedicine.org/article/info:doi/10.1371/journal.pmed.0050003>).
- Stenseth N. C., Samia N. I., Viljugrein H. et al.* Plague dynamics are driven by climate variation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. — 2006. — **103**, N 35. — P. 13 110–13 115.
- Still C. J., Foster P. N., Scheider S. H.* Simulating the effect of climate change in tropical montane cloud forest // *Nature*. — 1999. — **398**, N 6728. — P. 608–610.
- Stockwell D., Peters D.* The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction // *International J. Geographical Information Science*. — 1999. — **13**, N 2. — P. 143–158.
- Suarez A. V., Tsutsui N. D.* The Value of Museum Collections for Research and Society // *BioScience*. — 2004. — **54**, N 1. — P. 66–74.
- Tenow O., Nilssen A. C., Holmgren B. et al.* An insect (*Argyresthia retinella*, Lep. Yponomeutidae) outbreak in northern birch forests, released by climatic changes? // *J. Applied Ecology*. — 1999. — **36**, N 1. — P. 111–122.
- Thomas C. D., Lennon J. J.* Birds extend their ranges northwards // *Nature*. — 1999. — **399**, N 6733. — P. 213.

- Thuiller W., Richardson D. M., Pysek P. et al.* Global risk assessment for plant invasions — The role of climatic suitability and propagule pressure // *Global Change Biology*. — 2005. — **11**, N 12. — P. 2234–2259.
- Tilman D., Fargione J., Wolff B. et al.* Forecasting Agriculturally Driven Global Environmental Change // *Science*. — 2001. — **292**, N 5515. — P. 282–284.
- Ursenbacher S., Carlsson M., Helfer V. et al.* Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data // *Molecular Ecology*. — 2006. — **15**, N 11. — P. 3425–3437.
- Usher M. B.* Conserving European biodiversity in the context of climate change. — Strasbourg : Committee for the activities of the COE in the field of biological and landscape diversity, 2005. — 27 p.
- Vartanyan S. L., Garutt V. E., Sher A. V.* Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic // *Nature*. — 1993. — **362**, N 6418. — P. 337–340.
- Visser M. E., van Noordwijk A. J., Tinbergen J. M. et al.* Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*) // *Proceedings of the Royal Society, London. B.* — 1998. — **265**, N 1408. — P. 1867–1870.
- Vitousek P. M., Mooney H. A., Lubchenco J. et al.* Human Domination of Earth's Ecosystems // *Science*. — 1997. — **277**, N 5325. — P. 494–499.
- Wake D. B.* Declining amphibian populations // *Science*. — 1991. — **253**, N 5022. — P. 860.
- Walker B., Steffen W.* An Overview of the Implications of Global Change for Natural and Managed Terrestrial Ecosystems // *Conservation Ecology*. — 1997. — **1**, N 2. — P. 329–345.
- Wasscher M.* Bedreide en kwetsbare libellen in Nederland (Odonata). Basisrapport met voorstel voor de Rode lijst // European Invertebrate Survey. — Leiden, Nederland, 1999. — S. 3–13.
- West R. G.* Pleistocene Geology and Biology. — London : Longmans, 1968. — 377 p.
- Whittaker J. B., Tribe N. P.* Predicting numbers of an insect (*Neophilaenus lineatus*: Homoptera) in a changing climate // *J. Animal Ecology*. — 1998. — **67**, N 6. — P. 987–991.
- Wiens J. J., Graham C. H.* Niche conservatism: integrating evolution, ecology and conservation biology // *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. — 2005. — **36**. — P. 519–539.
- Wilf D. W., Labandeira C. C.* Response of plant-insect associations to Paleocene-Eocene warming // *Science*. — 1999. — **284**, N 5423. — P. 2153–2156.
- Williams R. A. J., Fasina F. O., Peterson A. T.* Predictable ecology and geography of avian influenza (H5N1) in Nigeria and West Africa // *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*. — 2008. — **102**, N 5. — P. 471–479.
- Winkel W., Hudde H.* Long-term trends in reproductive traits of tits (*Parus major*, *P. caeruleus*) and Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca* // *J. Avian Biology*. — 1987. — **28**, N 2. — P. 187–190.
- Zimmermann N. E., Edwards T. C., Moisen G. G. et al.* Remote sensing-based predictors improve distribution models of rare, early successional and broadleaf tree species in Utah // *J. Applied Ecology*. — 2007. — **44**, N 6. — P. 1057–1067.
- Zimov S. A.* Pleistocene park: return of the mammoth's ecosystem // *Science*. — 2005. — **308**, N 5723. — P. 796–798.

ДОДАТОК

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОГРАМНОГО ЗАБЕЗПЕЧЕННЯ DIVA-GIS

DIVA-GIS є одним із програмних пакетів географічних інформаційних систем, який вільно поширюється для загального користування і орієнтований на аналіз поширення організмів та дослідження його географічних та екологічних механізмів. DIVA-GIS підтримує векторні (точка, лінія, полігон) графічні та растрові формати даних. За його допомогою можна скласти карту географічного поширення того чи іншого виду, видового багатства та різноманіття певного регіону, провести пошук територій з комплементарним, або, інакше, бета-різноманіттям (що особливо цінно для планування нових заповідних об'єктів), аналізувати просторову автокореляцію тощо. DIVA-GIS дозволяє отримати інформацію щодо клімату стосовно будь-якої точки суходолу. Нарешті, тут у ньому можна моделювати екологічну нішу, користуючись алгоритмами BIOCLIM та DOMAIN, і на основі цього прогнозувати поширення видів.

Інсталяційну програму DIVA-GIS разом з іншими матеріалами можна знайти на веб-сторінці <http://www.diva-gis.org>. Файл setup.exe за умовчуванням інсталює програму у директорію C:\program files\DIVA-GIS. Обов'язково потрібно завантажити і кліматичні файли, наприклад, 5-мінутний 1worldclim_5m.cli і розмістити їх у папці ... DIVA-GIS\environ.

1. ІНТЕРФЕЙС DIVA-GIS

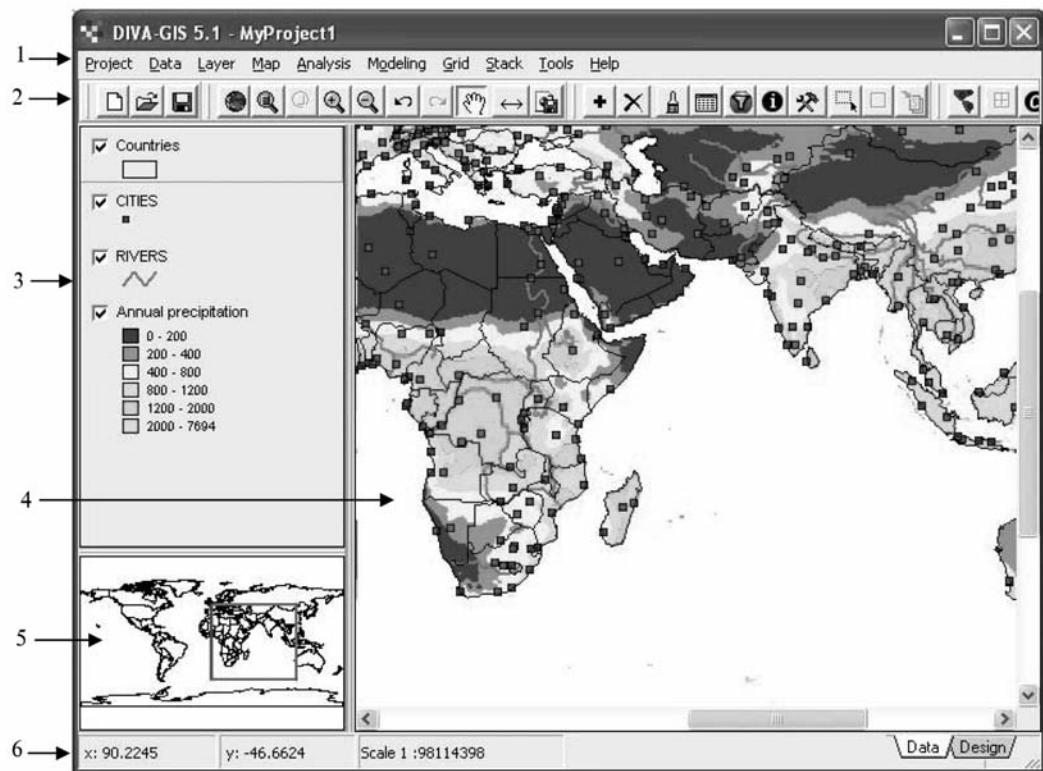
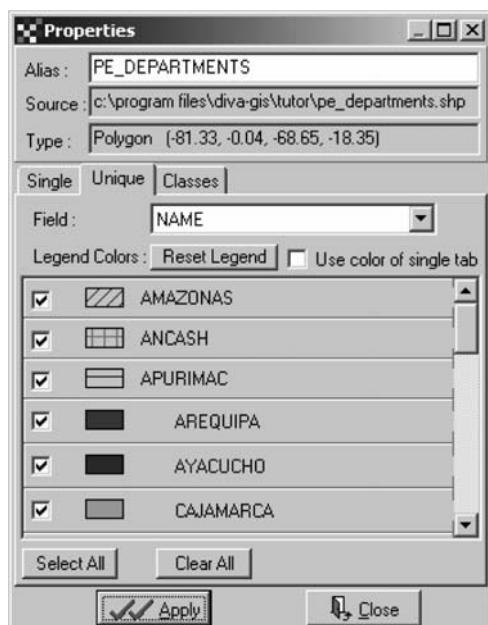
Робоча поверхня DIVA-GIS складається з двох вікон (*views*), які накладені одне на одне. Більшість операцій виконується у вікні *Data view*, яке використовують для графічного представлення результатів, що можуть бути збережені у графічному файлі, надруковані або ж використані в інших програмах.

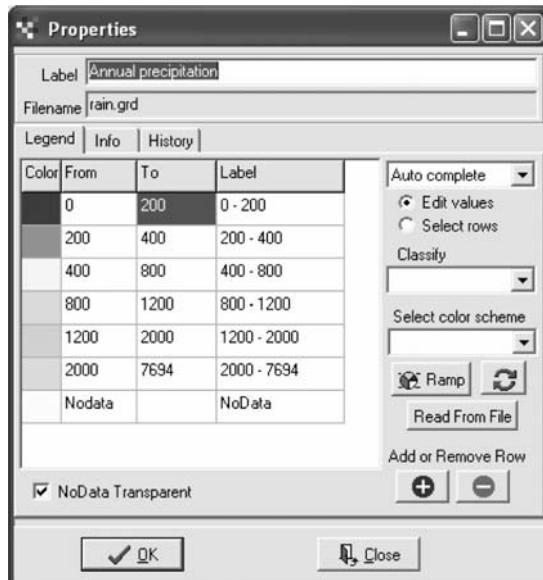
Data view

Data view складається з двох полів. У правій частині розміщується карта, а в лівій — асоційована з цією картою таблиця змісту (*TOC*) (рис. 1). Маніпуляції з картою та аналіз її змісту здійснюються через функції розташованого на верхній панелі вікна меню: *Project, Data, Layer, Map, Analysis, Modeling, Grid, Stack* та *Tools*.

Карта складається з окремих баз даних, елементи яких прив'язані до системи географічних координат і мають назву «шарів» (*«layers»*); іноді їх називають темами (*«themes»*) або тематичними шарами. Наприклад, карта світу може складатися з наступних шарів: кордони країн, висота місцевості над рівнем моря, головні річки, столиці. Кожний шар на карті представлений зліва у *TOC*. За допомогою кнопки-прапорця (поряд з назвою шару у *TOC*) його можна відключати або ж, навпаки, включати.

Одне натискання на шар у *TOC* активує його (це видно по тому, як панель цього шару начебто виступає над іншими). Порядок, у якому карти з'являються

Рис. 1. Основне вікно DIVA-GIS: *Data view*.Fig. 1. The DIVA-GIS main window in *Data view*.Рис. 2. Вікно *Layers/Properties* для векторних файлів (shapefiles).Fig. 2. The *Layer/Properties* window for shapefiles.

Рис. 3. Вікно *Layers/Properties* для растрових зображень (grids).Fig. 3. *Layer/Properties* window for grids.

на екрані, визначається їхнім порядком у *TOC* зверху вниз, тобто перша у списку карта накриватиме другу та решту, друга — третю та решту і т. д. Можна змінювати порядок розташування шарів, пересуваючи їх униз чи вгору за допомогою мишки.

1. *Menu bar* (панель меню) — забезпечує доступ до функцій *DIVA-GIS*.
2. *Toolbar* (панель інструментів) — забезпечує швидкий доступ до найбільш вживаних функцій.
3. *Table of contents* (таблиця змісту) — представляє список всіх шарів, що складають карту.
4. *Map* (карта) — карта, з якою працюють.
5. *Overview map* (оглядова карта) — вказує на більш широкій карті сегмент, в якому зараз працюють.
6. *Status bar* (панель стану) — вказує (зліва на право) локалізацію курсору (x та y координати), локалізацію та значення клітинки (*gridcell*), відстань між двома точками.

Подвійне класання на шар у *TOC* (або *Layers/Properties*) розкриває вікно, у якому можна зробити зміни до деяких параметрів шару (наприклад, змінити колір, що проявиться у відповідній карті) (рис. 2, 3).

Вікно *Design view*

Тут можна скласти карту, яку потім зберегти у відповідному файлі. Карта базується на шарах, якими ми користувалися у вікні *Data view*. Кінцеве зображення може бути експортовано до інших програмних засобів і використане, наприклад, для презентації.

Функції вікна *Design view*

 *Map* (карта) — додає до вікна карту;

-  *Legend* (легенда) — додає до вікна легенду;
-  *Scale* (шкала) — додає до карти масштабну шкулу;
-  *North arrow* (стрілка) — додає до карти стрілку, що вказує на північ;
-  *Overview map* (оглядова карта) — додає оглядову карту;
-  *Add text* (текст) — додає текстові заголовки, назви тощо;
-  *Undo* (відступити крок) — повертає попередній вигляд вікна;
-  *Redo* (повторити крок) — повторює останню дію (після *Undo*);
-  *Clear all* (відмінити все) — починаємо все спочатку;
-  *Set color* (параметри кольору) — встановлює колір тексту та ліній;
-  *Set font* (параметри шрифту) — встановлює параметри для шрифтів;
-  *Copy* (копіювати) — копіює вікно *Design view* у буфер обміну;
-  *Print* (друк) — друкує вікно *Design view*;
-  *Save* (зберегти) — зберігає вікно *Design view* у графічному файлі (BMP або TIF).

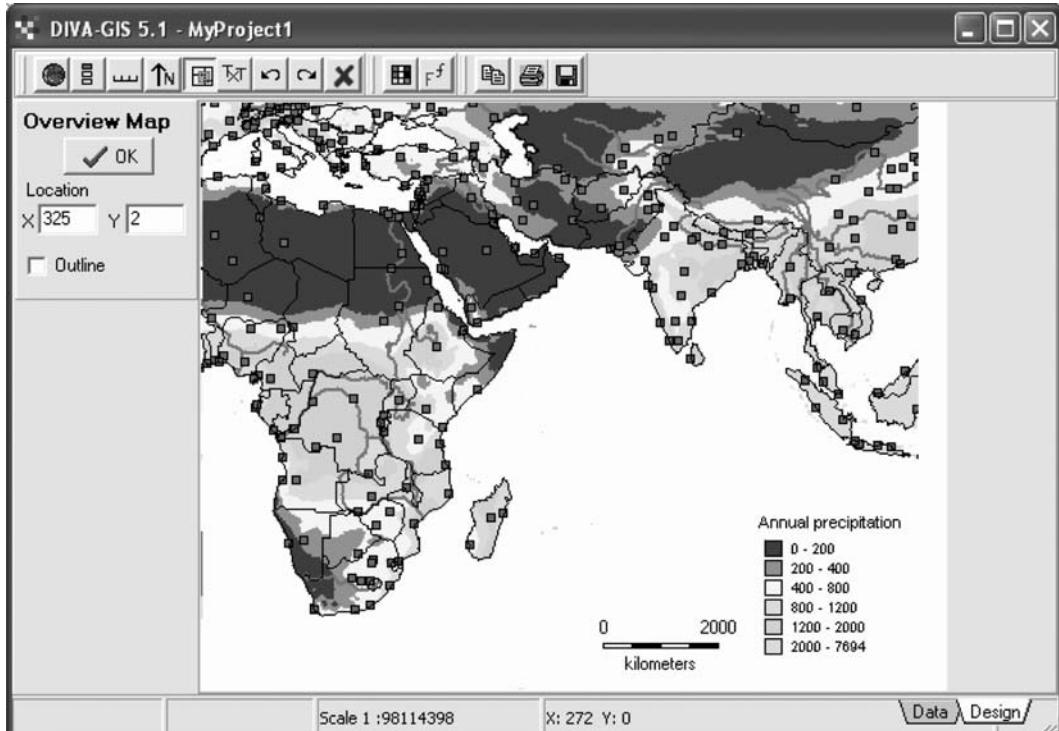


Рис.4. Вікно Design view.

Fig. 4. The DIVA-GIS main window in Design view.

Виготовлення карти для презентації нескладне, проте доведеться трохи попрацювати, щоб набути відповідних навичок. При цьому треба мати на увазі, що ширина *TOC* у вікні *Data view* визначає ширину поля, де розміщується карта у вікні *Design view*.

Файлові типи та формати

DIVA-GIS використовує файли різних типів та форматів. Найбільш важливі з них векторні (*shapefile*) та растроїв (*gridfile*), а також графічні файлові формати, що зберігають просторову інформацію, файли *dBaseIV* (*DBF*) формату.

Векторні файли

Представляють собою векторні бази даних, які описують розташування точок (наприклад, пункти збору матеріалу), полілінії (наприклад, дороги) чи площини (або полігони, наприклад, країни, певні ділянки з однотипним ґрунтом тощо). Векторний файл насправді складається з трьох окремих файлів з тією ж самою назвою, проте кожен має своє окреме розширення (*SHP*, *SHX* та *DBF*), але «працюють» вони лише разом.

Растроїв файли

Є кардинально важливими для проведення аналізу у середовищі DIVA-GIS. У цих файлах географічна поверхня Землі (або окремих її ділянок) поділяється на комірки однакового розміру. Це дає підставу для проведення об'єктивних порівнянь.

Растроївий файл складається з двох файлів з розширенням *GRI* та *GRD*; знову-таки вони «працюють» лише разом. На базі цих двох файлів DIVA-GIS створює ще два файли (з розширенням *BMP* та *BPW*) — вони потрібні для візуалізації даних на карті.

Графічні файли

Це спеціалізовані файли; їх можна розглядати, проте не можна використовувати для аналізу, оскільки дані, що асоціюються з ділянками різного кольору, є недоступними. Типовими прикладами таких файлів є аерофотознімки, космічні знімки. DIVA-GIS дозволяє завантажувати іміджеві файли з розширеннями *TIFF*, *JPEG* та *mrSID*.

Файли DBF

У середовищі DIVA-GIS використовують для імпорту та експорту табличних даних.

Географічні координати

У цілому ГІС (у тому числі і DIVA-GIS) використовують десяткові значення географічних координат, а знак вказує на відповідну півкулю Землі. Для конвертації координат, виражених у градусах, мінутах та секундах, застосовується формула:

$$DC = h \left(d + m/60 + s/3600 \right),$$

де *DC* — десяткове значення координати, *d* — градуси, *m* — мінuty, *s* — секунди; *h* = 1 для Північної та Східної півкуль, *h* = -1 — для Південної та Західної. Цю операцію можна виконати у програмі Excel або у меню *Tools/Geo-calculator*.

Десяткові значення координат зберігають з точністю не менше 4–5 знаків після десяткової коми (крапки).

2. МЕНЮ ПРОЕКТУ (*PROJECT MENU*)

Меню *Project* містить в основному функції для управління окремими проектами у середовищі DIVA–GIS.

Функції *Project menu*

-  *New* (новий) — розпочинає новий проект (карту та асоційоване з нею зображення);
-  *Open* (відкрити) — відкриває існуючий проект (файл з розширенням DIV);
-  *Close* (закрити) — закриває поточний проект;
-  *Save* (зберегти) — зберігає поточний проект;
-  *Save as* (зберегти як) — пропонує надати поточному проекту нове ім'я;
-  *Export project* (експорт) — експортує проект (включно з усіма даними) у файл з розширенням DIX;
-  *Import project* (імпорт) — імпортує до DIVA–GIS експортований файл (DIX);
-  *Exit* (вихід) — закриває проект і виходить з програми.

Проекти

Проект у DIVA–GIS являє собою опис карти, створеної у цьому програмному середовищі. Він включає набір шарів з їхніми параметрами, а також кілька загальних параметрів, що фіксують масштаб та центр карти. Проектний файл можна закрити, зберегти, дати йому нове ім'я, знову відкрити, користуючись командами у меню *Project*. Щоб створити проект, треба вибрати *New*. При цьому з'являється нове вікно, куди можна додавати окремі елементи майбутньої карти, користуючись меню *Layer/Add*. Зберігають проект натисканням на кнопку *Save*. Проектні файли мають розширення DIV. Меню *Project* містить також список 10 останніх проектів, тому до них можливий швидкий доступ.

Треба мати на увазі, що проектний файл не містить даних, а вказує лише на шлях до них у комп’ютері. Тому не слід переміщувати або перейменовувати файли, де ці дані зберігаються. З іншого боку, стирання проектного файлу не зачіпає файли даних, і пізніше їх можна буде віднайти.

Імпорт та експорт проектів

Експортований файл (з розширенням DIX) містить (на відміну від файла DIV) як сам проектний файл, так і всі його шари (тобто, файли даних). Файл цього типу скомпресований, тому він зручний для пересилання електронною поштою або зберігання.

Імпортуючи проект, треба вказати, куди він буде записаний і під яким іменем.

3. МЕНЮ ДАНИХ (*DATA MENU*)

Меню *Data* допомагає управляти даними, включаючи імпорт та експорт, та підготувати дані, прив'язуючи їх до географічних координат.

Функції меню *Data*

Import Points to Shapefile (імпорт точок до векторного файлу) — створює векторний файл з текстового файлу, файлу DBF або з файлу Access;

Import Text to Line/Polygon (імпорт тексту до лінії/полігона) — Створює векторний файл ліній або полігонів з текстового файлу;

Draw Shape (намалювати векторний об'єкт) — створює векторний файл точок, ліній або полігонів шляхом пересування курсора по карті;

Polygon to Grid — створює растрове зображення та файл, окремим елементам (інакше, коміркам) якого надаються значення, виходячи з інформації, що міститься у векторному файлі полігону;

Points to Convex Polygon — створює опуклий полігон навколо певного набору точок;



Selection to new shapefile (зберігання виділеної області у новому векторному файлі);

Extract values by points (отримати точкові дані) — отримує значення елементів растрового файлу чи точок у стеку векторних файлів; результат записується у текстовий файл або DBF;

Climate (клімат) — дає довідкову інформацію про клімат в окремих точках; створює растрові файли на базі цієї інформації; створює файли CLM;



Assign Coordinates (приписати координати) — приписує координати точкам, які описані якісними характеристиками (наприклад, екземпляр, зібраний у точці А, розташованій на відстані 20 км на схід від пункту В);



Check Coordinates (перевірка координат) — перевіряє, чи потрапляють точки у векторному файлі у межі певного полігона;



Export gridfile (експорт растрового файлу) — експортує растровий файл до файлів інших форматів;



Import to gridfile (імпортувати до растрового файлу) — імпортує растровий файл з файлів інших форматів;



File manager (файловий менеджер) — перейменовує та стирає векторні і растрові файли;



Download (завантажити) — відкриває (в інтернеті) сайт DIVA-GIS.

Імпорт точок до векторного файлу (*Import Points to Shapefile*)

Тут можна створити векторний файл з точок, користуючись текстовим файлом, файлом DBF або даними з бази Access.

Найпростіше це зробити з текстового файлу. Перший рядок відводиться заголовку, наприклад, Name[tab]Longitude[tab]Latitude[tab]. Далі можуть йти інші параметри, що характеризують об'єкт (наприклад, L — довжина тіла, В — ширина тіла тощо). Всі вони мають бути розділені прогалиною (tab), хоча можна користуватися й іншими роздільниками, зазначеними у вікні *Create Shapefile from Text File* (рис. 5).

Можна у цьому ж порядку користуватися і електронними таблицями Excel (як показано нижче), переводячи потім потрібну базу даних у текстовий формат за допомогою будь-якого текстового редактора:

Створення растрівного файлу з полігону (*Polygon to Grid*)

Ця функція створює растрівний файл, що базується на характеристиках векторного файлу полігону. Якщо при цьому не буде обрана конкретна характеристика векторного файлу, то клітинкам растрівного зображення в межах полігону

Таблиця 1. Фрагмент таблиці, створеної для імпорту точок та їхніх атрибутивів до векторного файлу
Table 1. A fragment of a table created to import points and their attributes to a vector file

Name	Longitude	Latitude	L	B
Vestia_turgida	24.86074	47.81685	12.8	3.8
Vestia_turgida	25.74442	48.07168	12.8	4.1
Vestia_turgida	25.66530	48.01114	12.8	4.05
Vestia_turgida	25.66530	48.01114	12.85	4

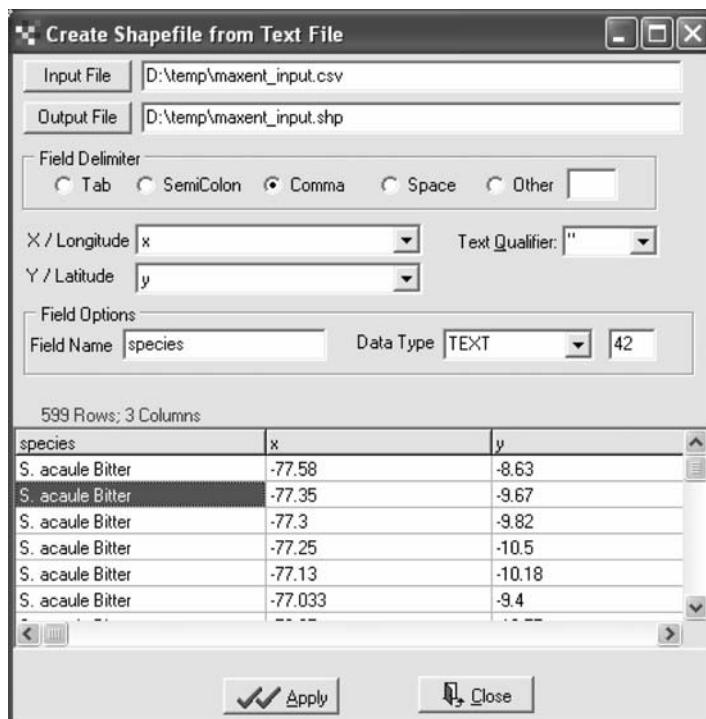


Рис. 5. Вікно Create Shapefile from Text File.

Fig. 5. Create Shapefile from Text File window.

буде надано значення 1, а поза його межами — 0. Це корисно для створення так званих «масок» (*mask file*). Якщо вибрати якусь певну (але тільки числову) характеристику векторного файлу, то клітинки у остаточному растрі матимуть числове значення того полігона, який накриває її центр.

Створення опуклого полігона з окремих точок (*Points to Convex Polygon*)

За допомогою цієї функції можна, з'єднавши всі крайні точки на карті, де вид був відзначений, окреслити «ареал» певного виду.

Отримати точкові дані (*Extract values by points*)

Інструмент *Extract* приписує значення точкам, які визначені у точковому векторному файлі. Ці значення можуть бути отримані з полігону, раstroвого файлу, стеку чи кліматичних файлів CLM. Результат записується у текстовий файл чи файл DBF.

Ця функція є особливо корисною для з'ясування екологічних особливостей того чи іншого виду на основі репрезентативного набору знахідок. Меню *Extract values by points/From Climate Data* дає змогу охарактеризувати кожну цю точку за такими параметрами, як висота місцевості над рівнем моря, щомісячні мінімальна та максимальна температура, щомісячні опади, та додатково 19 біокліматичними показниками.

Клімат (*Climate*)

Програмне забезпечення DIVA-GIS «працює» разом з набором кліматичних баз даних (виключно для суходолу без Антарктиди), які потрібно завантажити з сайту DIVA-GIS та помістити у папку «*environ*» каталогу «DIVA-GIS». Кліматичні дані зберігаються у файлах спеціального формату CLM.

За допомогою меню *Climate/Point* можна, після підведення курсора до потрібної точки, одним натисканням клавіші миші дізнатися про її кліматичні параметри у вигляді таблиць та відповідного графіка.

Експорт раstroвого файла (*Export gridfile*)

За допомогою цієї функції можна експортувати раstroві файли DIVA-GIS до певних інших форматів, наприклад досить універсального у середовищі ГІС ASCP. Можна експортувати окремі файли або кілька одноразово. Раstroві файли можуть бути експортовані також у векторний файл, який складатиметься з відповідної кількості полігонів (прямокутних або шестикутних, за бажанням користувача).

Імпорт до раstroвого файла (*Import to gridfile*)

Імпортує до раstroвого файла дані з файлів інших ГІС-пакетів: IDRISI (IMG чи RST), бінарних загального типу (BIL/BIP/BSQ) та бінарних експортних форматів ESRI.

Файловий менеджер (*File manager*)

Перейменовує, копіє та стирає векторні та раstroві файли. Оскільки кожен з цих файлів складається з кількох файлів операційної системи, менеджер набагато полегшує роботу.

Завантажити (*Download*)

Відкриває в браузері сторінку <http://www.diva-gis.org/data>, звідки можна завантажити багато корисної інформації та знайти посилання на інші цікаві джерела.

4. МЕНЮ ШАРІВ (*LAYER MENU*)

Меню Layer дозволяє додавати та видаляти шари у проекті та змінювати їхні характеристики. Шар може бути представлений векторним файлом чи растрошим форматом DIVA-GIS, чи зображенням з геокоординатною прив'язкою типу NIF, JPG або SID, проте більшість функцій у Layer menu стосується векторних файлів. Растрої та векторні файли для всіх країн світу з даними про адміністративні кордони, гідрологічну мережу, мережу залізниць та автомобільних шляхів, щільність населення, рослинний покрив тощо доступні на вебсайті DIVA-GIS.

Функції *Layer menu*

-  *Add Layer* (додати шар) — додає шар (тему) до карти;
-  *Remove Layer* (видалити шар) — видаляє з карти активний шар;
-  *Properties* (характеристики) — змінює стиль, колір, розміри ліній у активному шарі;
-  *Add labels* (додати етикетку) — додає етикетку до шару на карті, використовуючи одне з полів у базі даних векторного файлу;
-  *Identify Feature* (визначити особливості) — показує атрибутивну інформацію стосовно певної географічної структури активного шару (точки, полігону, комірки) після того, як на ній клацнули;
-  *Table* (таблиця) — показує атрибутивні дані активного шару (тільки для векторних файлів);
-  *Filter* (фільтр) — показує лише задану частину параметрів (наприклад, види, країни тощо) активного векторного шару;
-  *Select Records* (виділити записи) — виділяє записи, що відповідають певним умовам запиту, в активному векторному шарі;
-  *Select Features* (виділити структури) — виділяє точкові векторні структури шляхом натискання на них або ж обведення навколо них прямокутника, кола тощо;
-  *Clear Selection* (скасувати виділення) — скасовує виділення точкових векторних структур у активному шарі;
-  *Copy* (копіювати) — копіює активний шар до буфера обміну;
-  *Paste* (вклейти) — вставляє до карти активний шар з буфера обміну;



Hide/Show Legend (сховати/показати легенду) — ховає або показує інформацію про активний шар.

Додати або видалити шар (*Add Layer/Remove Layer*)

Треба мати на увазі, що видалення шару з проекту не приведе до стирання інформації, що міститься у відповідних базах даних.

Властивості (*Properties*)

Властивості таких просторових об'єктів векторного файлу, як розмір та форма (коло, трикутник тощо) точок, колір полігонів і тому подібне, змінюються за допомогою меню *Layer/Properties*. Для цього активуємо шар, клацнувши на ньому в легенді. Можна подвійним натисканням активізувати вікно *Properties*. Властивості можна міняти всі відразу (користуючись опцією *Single*), можна кожному унікальному елементу надати окремий символ (опція *Unique*), можна класифікувати числові характеристики і кожному класові надати свій окремий символ (опція *Classes*).

Таблиця (*Table*)

Ця функція дозволяє розглянути базу даних активного векторного шару у вигляді таблиці, де можна провести елементарну статистичну обробку числових даних, з'ясувати координати точки, яка нас зацікавила, перемістити її в центр карти та наблизити її (опція *Zoom to*).

Виділити записи (*Select Records*)

Ця функція виділяє точкові векторні структури клацнувши або ж обвівши навколо них прямокутника, кола тощо (форму фігури можна міняти в опціях меню *Tools/General options*). Відібрани елементи на карті будуть мати інший колір (у стандартному випадку — жовтий). У вікні *Select Records* опцією *Select by values* можна відібрати окремі елементи векторного файлу (наприклад, полігон «Київська область» серед 25 подібних полігонів областей України) або опцією *Select by query*, роблячи конкретний запит, наприклад відібрати точки, де відзначено особини з довжиною тіла понад 4 мм.

Виділення можна зняти за допомогою меню *Layer/Clear selection*. Відібрани записи можуть бути конвертовані (і збережені) у новому векторному файлі через *Data/Selection to new shapefile*.

5. МЕНЮ КАРТА (*MAP MENU*)

Меню *Map* має функції для зміни розміру карти, її центру та масштабу.

Функції меню *Map*

Properties (властивості) — встановлює такі характеристики карти, як колір фону та проекцію;



Measure Distance (міряти відстань) — вимірює відстань між двома або більшою кількістю точок;

-  *Map to Image* (експорт карти у графічний файл) — експортує карту чи таблицю змісту (*TOC*), інакше — легенду, до буфера обміну чи до графічного файлу у форматі BMP або EMF;
-  *Zoom to Full Extent* (зміна масштабу карти до повного розміру) — змінює масштаб зображення, щоб представити у вікні *Data view* всі шари;
-  *Zoom to Active Layer* (зміна масштабу карти розміру активного шару) — змінює масштаб зображення, щоб представити активний шар;
-  *Zoom to selected* (зміна масштабу карти розміру виділеного) — змінює масштаб зображення, щоб представити поточне виділення (якщо таке є);
-  *Zoom in* (наблизити) — при натисканні наближує об'єкт (наприклад, точку) чи певну площину, окреслену прямокутником (досягається пересуванням мишкою при натиснутій лівій клавіші);
-  *Zoom out* (віддалити) — клацанням віддаляє об'єкт;
-  *Previous* (попередній) — повертає назад у попередній стан *Zoom/pan*;
-  *Next* (наступний) — переносить до наступного стану *Zoom/pan* (після *Previous*);
-  *Pan* (панорамування) — цим інструментом можна пересувати видиму у вікні частину карти, що досягається пересуванням мишкою при натиснутій лівій клавіші;
- Overview Map F7* — включає (відключає) оглядову карту у лівому вікні *Data view*;
- Design View F10* — включає (відключає) вікно *Design View*.

6. МЕНЮ АНАЛІЗУ (*ANALYSIS MENU*)

Меню Analysis містить методи для аналізу просторового розподілу біологічних даних. Всі вони базуються на точному місцезнаходженні (широті та довготі) та додаткових параметрах (які називаються атрибутивами) точкових даних, де зареєстрований певний вид, чи відзначена присутність певних об'єктів (фенотипів, генотипів, алелей тощо). Аналіз проводиться на активному шарі. У результаті створюються растркові, векторні файли та файли типу DBF.

Функції меню *Analysis*

-  *Point to Grid* (перехід від точкового векторного файла до раstralового) — створює раstralове зображення та файл на базі різних індексів (різноманіття, відстані) та статистичних параметрів, користуючись інформацією, що міститься у векторному файлі;
-  *Point to Polygon* (аналіз розподілу точкових даних стосовно полігонів) — дозволяє проаналізувати розподіл точкових даних стосовно визначеного набо-

ру полігонів (наприклад, розподіл реєстрацій білого лелеки по областям України);



Point to Point (точковий аналіз) — обчислює індекси різноманіття у певному радіусі навколо точок у відповідному векторному файлі;



Summarize Points (підсумок для всіх точок) — обчислює індекси різноманіття, базові статистичні параметри для всіх точок у відповідному векторному файлі;



Distance (дистанція) — обчислює дистанцію (мінімальну, максимальну, середню) між точками одного класу (наприклад, реєстраціями одного виду) або всього масиву точок у відповідному векторному файлі; результати записуються у файл DBF;



Autocorrelation (автокореляція) — виявляє наявність автокореляції у даних векторного чи растрівного файлу;

Centroid (центроїд) — обчислює положення центроїду полігонів у векторному файлі;



Histogram (гістограма) — створює гістограму розподілу значень елементів (клітин) растрівного файлу;



Regression (регресія) — обчислює регресію значень елементів одного растрівного файлу по відношенню до відповідних значень у іншого;



Multiple regression (множинна регресія) — обчислює регресію значень елементів одного растрівного файлу по відношенню до відповідних значень у кількох інших.

Перехід від точкового векторного файлу до растрівного (*Point to Grid*)

Вибір меню *Analysis/Point to Grid* відкриває вікно, зображене на рисунку 6. Перше, що тут треба зробити, це задати на закладці *Main* розмір та роздільну здатність (*resolution*) вихідного растрівного файлу з результатами аналізу. Це можна зробити «вручну» (*Create a new Grid*), або ж використати параметри існуючого растрівного файлу (*Use parameters from another grid*). Оскільки растрівне зображення завжди має прямокутну форму, його положення можна визначити двома протилежними кутами (наприклад, верхнього лівого та нижнього правого). «Роздільною здатністю» вважається площа комірки, і вона завжди надана в одиницях відповідної координатної системи. Так, наприклад для градусної системи, роздільна здатність в 1 означає, що сторони комірки дорівнюють одному градусу. Загалом в опції *Create a new Grid* можна для спочатку скористатися запропонованими (за умовчуванням) стандартними параметрами, потім їх змінювати, а також користуватися опцією *Draw rectangle* для визначення на карті прямокутника, в межах якого перебуватиме растрівне зображення.

Растрівне зображення та файл створюється на базі різних індексів (різноманіття, дистанції) та статистичних параметрів, користуючись інформацією, що міститься у векторному файлі (див. закладку *Parameters*).

З теоретичною базою та практичним застосуванням більшості з цих індексів можна ознайомитися у спеціальній літературі (наприклад, Мэгарран, 1992).

У меню *Point to Grid* реалізується просторова візуалізація наступних параметрів та показників: *Richness* (багатство), *Estimators of Richness* (оцінювачі багат-

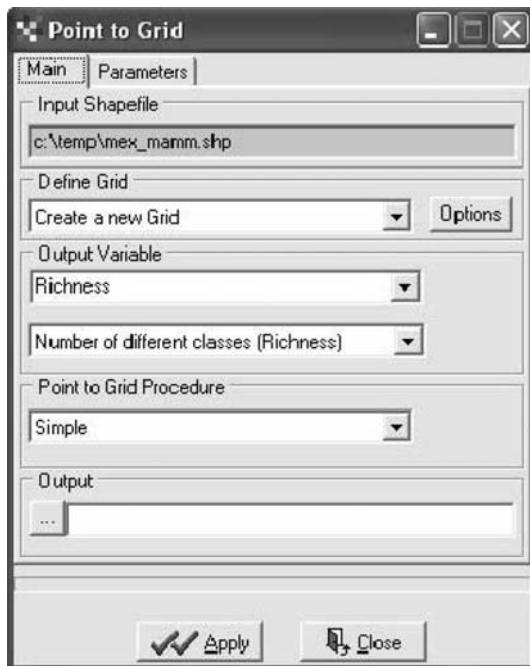


Рис. 6. Вікно Point to Grid.

Fig. 6. The Point to Grid window.

ства), *Turnover, or beta-diversity* (бета-різноманіття), *Diversity indices* (індекси різноманіття), *Molecular marker data* (дані молекулярного маркування), *Reserve selection* (вибір заповідної території), *Statistics* (статистика).

Опція *Point to grid procedure* пропонує два варіанти. Перший (*Simple*) братиме до уваги при обчисленнях значення індивідуальних комірок, другий (*Circular neighborhood*) враховує значення і сусідніх комірок (залежно від обраного радіуса). В останньому випадку отримуємо картину з більш плавними переходами.

Аналіз розподілу точкових даних стосовно полігонів (*Point to Polygon*)

Результатом аналізу розподілу точкових даних стосовно визначеного набору полігонів (наприклад, області України) є новий векторний файл з додатковими полями, які можна побачити, користуючись меню *Layer/Table*. Це поля *OBS* — кількість спостережень або об'єктів, *SPP* — кількість різних класів (як правило, це види) і чотири індекси різноманіття (Маргалефа, Менхініка, Шеннона та Сімпсона).

Точковий аналіз (*Point to Point*)

Це певна альтернатива до використання растрівих зображень та файлів. Обчислюються індекси різноманіття у певному радіусі навколо точок у відповідному векторному файлі. Радіус визначає користувач.

Автокореляція (*Autocorrelation*)

Автокореляція з'являється, коли близько розташовані об'єкти більш схожі між собою, ніж об'єкти, які віддалені один від одного. Так, растрівний файл рельєфу характеризується високим ступенем автокореляції. В DIVA-GIS для оцін-

Таблиця 2. Автокореляційні статистики**Table 2. Autocorrelation statistics**

Індекс Гірі	Індекс Морана	Інтерпретація
$0 < c < 1$	$i > 0$	Автокореляція є, точки зібрані в кластери
$c = 1$	$i = 0$	Точки розподілені випадковим чином
$c > 1$	$i < 0$	Автокореляція негативна

ки автокореляції (табл. 1) як в векторних, так і в растроюих файлах використовують індекси Гірі (*Geary*) та Морана (*Moran*).

У випадку векторних файлів у вікні *Options* треба вказати відстань, при якій точки вважаються сусідніми. Для цього можна скористатися у цій же закладці *Nearest Neighbour Statistics*, де можна отримати уяву про цю відстань. Тут в автоматичному режимі наводяться дані про мінімальну та максимальну відстані між сусідніми точками та їхня середня; користуються, як правило, середньою величиною, проте вона може бути іншою, виходячи із конкретного завдання та міркувань користувача.

Гістограма (*Histogram*)

Ця опція формує значення елементів раstroвого файла у класи. При цьому можна «вручну» змінювати кількість класів тощо. Гістограму можна скопіювати у буфер обміну і використати в інших програмах.

Регресія (*Regression*)

Тут можна обчислити регресію значень елементів одного раstroвого файла (X) по відношенню до відповідних значень у іншого (Y). При цьому розмір та роздільна здатність обох мають співпадати. Можна використати лінійну чи логарифмічну моделі аналізу.

7. Меню моделювання (*MODELING MENU*)

Меню *Modeling* дає різні можливості для моделювання екологічної ніші та розробки прогнозів стосовно поширення видів.

Функції меню *Modeling*



Bioclim/Domain (моделі Біоклім/Домейн) — прогнозує можливу наявність видів за алгоритмами моделей Біоклім та Домейн;

External Models (зовнішні моделі) — надає можливість використовувати інші моделі для прогнозування наявності видів;

Evaluation (оцінка) — оцінює надійність прогнозу;



EcoCrop (модель Еокроп) — прогнозує адаптованість сільськогосподарських культур до кліматичних умов певної території;

Terrain Modeling (моделювання рельєфу).

Моделі Біоклім/Домейн (*Bioclim/Domain*)

За допомогою інструменту *Bioclim/Domain* можна отримувати характеристики клімату в точках активованого векторного файла з кліматичних баз і викори-

стати їх для моделювання екологічної ніші. Це вікно відкривається тоді, коли точковий векторний файл у таблиці змісту (*TOC*) є активним; при цьому доступними стають шість опцій: *Input*, *Frequency*, *Outliers*, *Histogram*, *Envelope*, *Predict*.

Введення (*Input*)

Тут можна вибрати відповідну базу даних, за допомогою якої моделювати-
мемо екологічну нішу. Це може бути стандартна кліматична база DIVA або стек,
який складається з укомплектованих самим користувачем електронних шарів.

У точковому векторному файлі об'єкт, наприклад, вид *Vestia turgida*, може
мати й ще якісь параметри (*L*, *B* тощо). Якщо подібних параметрів немає, то в
полі *Input* вибираємо *One Class*, проте, якщо їх кілька і ми хочемо відібрати певні
з них, то вибираємо *Many Classes*. Дублікати записів (з тими ж самими коорди-
натами та видами) не аналізуються. Можна вилучити і записи, що потрапляють
в одну й ту ж саму комірку (це рекомендовано).

Частота (*Frequency*)

За допомогою цієї опції можна побудувати кумулятивну криву розподілу
точок відносно певних кліматичних показників (це можна зробити відразу й для
двох класів об'єктів, і вони будуть представлені кумулятами різного кольору).
Така крива корисна для виявлення помилок при складанні бази даних або мар-
гінальних поселень — «аутсайдерів», що представлені іншим кольором.
Клацнувши на такій точці, можна висвітити вікно з атрибутивною інформацією
про неї (у найпростішому випадку — просто її географічні координати). На гра-
фіку можна вказати процентильні межі (наприклад 0,025) та межі міжквартиль-
ного діапазону (*IQR*, помноженого на 1,5, або $1.5 * IQR$). Умовно вважається, що
точки, які потравляють у цей діапазон, не є «аутсайдерами». Графік кумуляти
можна скопіювати у буфер обміну для подальшого його використання.

«Аутсайдери» (*Outliers*)

За цією опцією можна виявити аутсайдерів, так би мовити, в екологічному
просторі, додаючи все більше екологічних (зокрема, кліматичних) параметрів до
аналізу та комбінуючи їх. На графіку сумнівні реєстрації позначаються лініями
червоного кольору. На цій лінії можна клацнути і висвітити її положення на
карті та отримати відповідну атрибутивну інформацію.

Гістограма (*Histogram*)

Інший спосіб дослідити розподіл об'єктів точкового вектора стосовно,
наприклад, кліматичних параметрів є побудова гістограми. У цій опції в найпро-
стішому варіанті треба вибрати конкретний кліматичний параметр, можна міня-
ти ширину стовпчиків та їхню кількість, задати для демонстрації ряду його міні-
мальні та максимальні значення, можна висвітити на графіку значення кожного
із стовпчиків. Гістограму можна скопіювати у буфер обміну для подальшого
використання.

Конверт (*Envelope*)

Це меню пропонує вибрати клас об'єктів (наприклад, види, якщо в меню
Input натиснули на опцію *Many Classes*) та довільну пару кліматичних параметрів.

рів. Клацнувши на кнопку *Apply*, отримуємо двомірний графік, де кожна точка представляє окрему реєстрацію (за винятком дублікатів) у просторі двох кліматичних параметрів (рис. 7). (Порівняйте з рисунком 3 основного тексту «Схема двомірної екологічної ніші»). Можна задати процентильні значення (наприклад 0,025) для того, щоб виявити екстремальні (по відношенню до кліматичних параметрів) спостереження. Таким чином «відсікаємо» ті реєстрації, де кліматичні параметри є поза модальними (очевидно, і поза оптимальними в екологічному сенсі). Прямокутник на графіку вказує, які точки стосовно двох вибраних кліматичних параметрів потрапляють, а які не потрапляють, до так званого кліматичного конверта (*climatic envelope*) при заданому процентильному значенні. Ці точки будуть різними при зміні кліматичних параметрів.

Точки, що потрапляють до конверту при *всіх* кліматичних параметрах, забарвлені на графіку у зелений колір. Точки, що не потрапляють у конверт при *одному чи більше* кліматичних параметрах, забарвлені на графіку у червоний колір. Усі точки, що потрапляють у конверт, висвічуються на карті у жовтий колір. Графік можна скопіювати у буфер обміну. Кнопка *Extract* (тут — отримати) служить для того, щоб зберегти у текстовому файлі середні значення біокліматичних параметрів, наприклад, конкретних місць, де знаходили той чи інший вид.

Точки, що потрапляють до конверту при *всіх* кліматичних параметрах, забарвлені на графіку у зелений колір. Точки, що не потрапляють у конверт при *одному чи більше* кліматичних параметрах, забарвлені на графіку у червоний

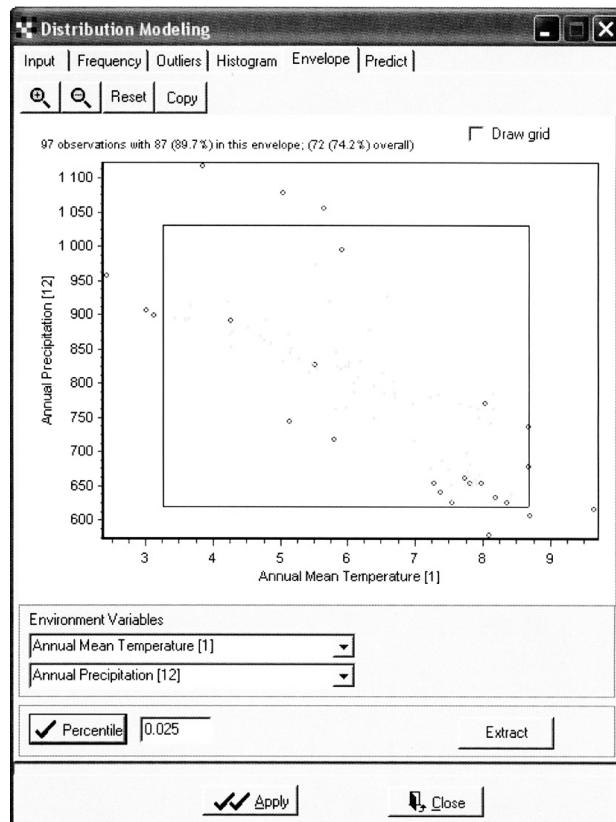


Рис. 7. Вікно Envelope меню Ecological Niche Modeling.

Fig. 7. The Envelope window of the menu Ecological Niche Modeling.

колір. Всі точки, що потрапляють у конверт, висвічуються на карті у жовтому кольорі. Графік можна скопіювати у буфер обміну. Кнопка *Extract* (тут — отримати) служить для того, щоб зберегти у текстовому файлі середні значення біокліматичних параметрів, наприклад конкретних місць, де виявляли той чи інший вид.

Прогноз (*Predict*)

Це завершальний етап моделювання (рис. 8). Отримана тут кліматична інформація може бути використана для того, щоб прогнозувати поширення (ареал) того чи іншого виду (але це може бути й щось інше, наприклад конкретний генотип) чи з'ясувати ймовірність виживання певного виду при інтродукції в іншому місці.

Координати території, яка нас цікавить, можна внести вручну або скористатися кнопкою *Read dimensions* для їхнього копіювання з активного шару. Іноді за допомогою кнопки *Adjust* потрібно «підігнати» цю територію під параметри кліматичної бази.

Можна відібрати кліматичні параметри, які будуть використані при побудові моделі. Як правило, чим менше буде використано параметрів, тим більшою виявиться територія можливого існування виду. Можна вибрати також сучасні

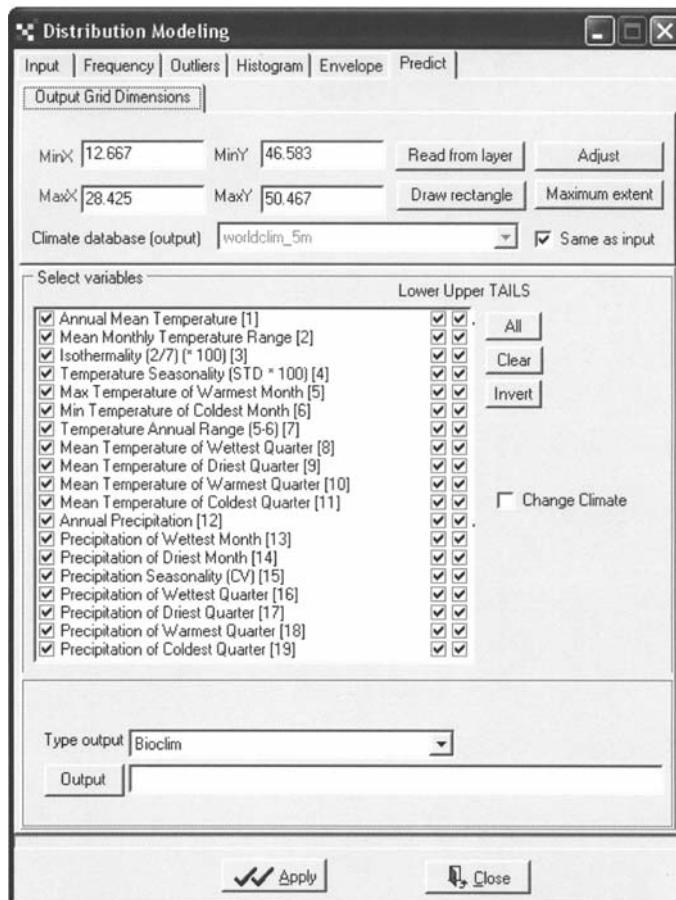


Рис. 8. Вікно Predict меню Ecological Niche Modeling.

Fig. 8. The Predict window of the menu Ecological Niche Modeling.

кліматичні параметри та параметри майбутнього клімату, змінювати окрім температурний режим та режим опадів.

У нижньому рядку закладки Input задають ім'я файлу для виведення результатів

Є кілька опцій, які модифікують результат у залежності від алгоритму моделі:

Bioclim (Біоклім) — на карті ареал представлений чотирма типами територій. Території, де умови є повністю поза межами процентильного діапазону 0–100, кодуються нулем. Комірки, що потрапляють у 5–95-відсотковий діапазон дістають код «3». Ті, що потрапляють за межі цього діапазону, але знаходяться в процентильному проміжку 2,5–97,5, дістають код «2», а ті, що знаходяться за межами і цього діапазону, але потрапляють у проміжок 0–100 кодуються одиницею.

Bioclim True/False (Біоклім: присутність/відсутність) — задаючи процентильний «поріг», можна скласти карту, на якій буде показана територія, де вид потенційно може перебувати (код «1»), та територія, де він найімовірніше відсутній (код «0»).

Bioclim most limiting factor (Біоклім: найбільш лімітучий фактор) — для всіх комірок, які потрапляють у процентильний діапазон 0–100, визначається, який саме біокліматичний параметр найбільше відхиляється від центральної тенденції; при цьому комірці надається числове значення (від 1 до 19), яке відповідає порядку біокліматичних параметрів у вікні *Predict* (рис. 8). Цим числовим значенням відповідають певні градації чорного кольору, тому на карті можна розглянути розташування територій, де перебування виду обмежене біокліматичними факторами, та з'ясувати саме якими.

Domain (Домейн) — у цій процедурі обчислюється «відстань» між кожною коміркою таожною точкою на карті за статистикою Гауера (детальніше див. Carpenter et al., 1993). Карта відзеркалює максимальну подібність між коміркою та всіма внесеними до програми точками. У програмі DIVA це значення виражено у відсотках.

Domain (mean distance) (Домейн: середня відстань) — містить те саме, що й попередня процедура, але до уваги береться середня «відстань» до всіх точок.

Domain True/False (Домейн: присутність/відсутність) — на основі заданого процентильного порогу, визначається територія потенційного існування виду (код «1»), та територія, де він найімовірніше відсутній (код «0»).

Domain most limiting factor (Домейн: найбільш лімітучий фактор) — на карту наноситься параметр, для якого подібність між клітинкою та всіма внесеними до програми точками виявляється мінімальною (тобто, обчислена «відстань» є максимальною). При цьому клітинкам приписуються числові значення (від 1 до 19), які відповідають порядку біокліматичних параметрів у вікні *Predict* (рис. 8).

Оцінка (*Evaluation*)

У цій опції здійснюють оцінку надійності результатів моделювання за допомогою статистик *ROC* та *kappa*. (див. Anderson R. P et al., 2003). Досить часто результати моделювання оцінюються за допомогою «експертної оцінки», оскільки до уваги можуть бути залучені фахівці або додаткова інформація (наприклад, знання про фізико-географічні перешкоди на шляху розселення певного виду, особливості його біології та поведінки тощо), яка параметрами та механізмами моделі не враховується.

8. МЕНЮ РАСТРОВИХ ФАЙЛІВ (*GRID MENU*)

Це меню надає можливість будувати нові растрові файли на основі наявних.

Функції меню *Grid*



Describe (описати) — описує зміст та структуру растрового файлу;

Overlay (покривати) — проводить арифметичні операції з конгруентними комірками у двох растрових файлах;

Scalar (скаляр) — проводить арифметичні операції над значеннями комірок одного растрового файлу;

Reclass (рекласифікація) — класифікує значення комірок растрового файлу у інший (ніж автоматичний) спосіб;

Neighborhood (сусідство) — перераховує значення комірок, беручи до уваги сусідні; часто «працює» як фільтр, згладжуючи градієнти на карті;

Calculate (калькуляція) — проводить арифметичні операції з над кількома растровими файлами;

Aggregate (агрегація) — агрегує комірки растрового файлу;

Disaggregate (розділити) — роззосереджує (ділить) комірки растрового файлу;

Cut (вирізати) — вирізає певну відібрану частину растрового зображення;

Concatenate (з'єднувати) — з'єднує два растрові файли в один;

New (новий) — створює новий растровий файл з тими параметрами, що є у існуючого, але з іншими значеннями комірок;

Transect (трансект, розріз) — продукує графік значень комірок у колонці чи рядку растрового файлу;

Area (площа) — обчислює площу різних класів.

Описати (*Describe*)

Ця операція діє на активному шарі. При цьому можна отримати інформацію про тип даних (цілі числа, дійсні числа), кількість рядків, кількість стовпчиків, кількість комірок з даними, кількість комірок без даних, мінімальне та максимальне значення комірок, suma всіх значень, середня, мода, медіана, дисперсія, стандартне відхилення. Деяку інформацію про файл (наприклад, кількість рядків, кількість стовпчиків) можна отримати двічі клапнувши на шар у легенді (і вибрати опцію *Info*).

Покривати (*Overlay*)

Якщо два файли мають однакові параметри (кількість рядків та стовпців, роздільну здатність) та положення (мінімальні та максимальні x та y координати співпадають), то *Overlay* дозволяє «розмістити» одного над іншим та провести певні арифметичні операції над значеннями у відповідних комірках. При цьому створюється третій файл, куди записується результат. Арифметичні операції включають додавання, віднімання, множення, ділення, визначення мінімального чи максимального значення. В операції *Cover* (вкрити) коміркам надаються значення з першого файлу, але якщо комірка не містить даних (*Nodata*), то коміркам надається значення з другого файлу.

Скаляр (*Scalar*)

Проводить операції над значеннями комірок одного растрового файлу, вказується число та відповідна дія: додавання, віднімання, множення, ділення, піднесення до степеня, логарифмування. Інші функції включають знаходження абсолютноого значення, округлення, відсікання крайніх варіантів, тригонометричні операції.

Рекласифікація (*Reclass*)

Ця опція класифікує значення комірок растрового файлу в інший, аніж було до цього, способом. Можна «вручну» скласти значення класових інтервалів, за допомогою кнопок «+» та «-» вставляти та видаляти потрібну кількість класів. DIVA-GIS показує автоматично тип даних, мінімальні та максимальні значення клітинок, що полегшує рекласифікацію (звісно, якщо вона потрібна). Параметри рекласифікації можна зберегти у відповідному файлі (RCL) і використати їх іншим разом.

Можна скористатися також параметрами класифікації іншого растрового файлу: для цього, двічі клацнувши на шар у легенді, у вікні *Properties/Legend* натиснути на кнопку *Read From File* і вибрати відповідний файл.

Сусідство (*Neighborhood*)

У цій опції є функція, яка обчислює значення комірок, беручи до уваги сусідні у полі 3×3 , 5×5 , 7×7 , 9×9 комірок, повертаючи середню арифметичну, медіану, моду, мінімум, максимум, розмах, коефіцієнт варіації або кількість дискретних класів. У випадку середньої арифметичної, медіани, моди опція *Neighborhood* часто «працює» як фільтр, згладжуючи градієнти на карті.

Кількість дискретних класів може вказувати на характер просторової структури що вивчається, наприклад, гетерогенність рослинного покриву на тій чи іншій території.

Агрегувати (*Aggregate*)

Агрегує комірки растрового файлу. Так, наприклад, вибравши «фактор агрегації» 2, нові клітинки матимуть довжину та ширину вдвічі більші, ніж у попередньої. Іншими словами, чотири комірки будуть злиті в одну. При цьому можна обчислити середнє арифметичне, мінімум, максимум, розмах, суму, моду, медіану, стандартне відхилення. Зняття пропорція з опції *Ignore Nodata* означатиме, що значення комірки, серед яких є такі, що містять *Nodata*, у сукупності теж матимуть значення *Nodata*.

Роз'єднати (Disaggregate)

Роз'єднує (ділить) комірки растрового файлу на комірки меншого розміру, яким надається значення попередньої.

Вирізати (Cut)

Вирізає певну відібрану частину растрового зображення. Цю частину можна відібрати, вказавши відповідні номери рядків та стовпчиків, або ж координати, або виділивши (за допомогою миші) прямокутних на карті.

З'єднувати (Concatenate)

З'єднує в один два растрові файли, які мають однакову роздільну здатність та походження, проте різні за розміром. Там, де комірки містять значення, зберігаються значення першого файла (як у опції *Cover*).

Новий (New)

Генерує новий растровий файл з тими параметрами, що є у існуючого, але зі значеннями комірок, які можуть бути представлені певним числом, рядом натуральних чисел (починаючи з 0), або випадковими числами рівномірного чи нормальногоряду.

Трансект, розріз (Transsect)

Продукує графік значення комірок у колонці (стовпчику) чи рядку растрового файла. Для цього потрібно вибрати відповідну колонку чи рядок або скористатися опцією *Click on Map* (тобто клацнути на карті).

9. МЕНЮ СТЕК (STACK MENU)

Стек являє набір растрових файлів з однаковою (кількістю рядків та стовпчиків, роздільною здатністю) та координатами, над якими одночасно можна проводити ті чи інші маніпуляції. Збирання файлів у подібну групу (стек) набагато полегшує роботу з ними та відкриває нові можливості для їхнього аналізу. Зі стеками, як і з окремими растровими файлами (див. попередній розділ), можна проводити наступні операції: *Scalar*, *Reclass*, *Neighbourhood*, *Aggregate*, *Disaggregate*, *Cut*, *Distance* та *Area*.

Опис стеку зберігається у файлі з розширенням GRS. Це текстовий файл з переліком файлів, що входять до стеку і тому перейменування хоча б одного з останніх робить стек недійсним.

Функції меню Stack

Make Stack (створити стек) — створює список файлів, що входять до стеку;

Plot (графік гістограми) — малює гістограму значення комірок;

Calculate (обчислити) — здійснює арифметичні операції над комірками;

Regression (регресія) — обчислює регресію значень комірок одного растрового файла (X) по відношенню до відповідних значень у інших (Y1, Y2...);

Cluster (кластеризація) — класифікує комірки;

Export to textfile (експорт до текстового файлу) — розміщує значення всіх комірок у один текстовий файл.

10. Меню інструменти (*TOOLS MENU*)

Функції меню *Tools*



Projection (проекція) — міняє проекцію векторного файла (у нашому випадку краще користуватися проекціями *equal area* (англ. однакова площа), що буде запорукою того, що комірки матимуть одинаковий розмір, тому їх можна буде обґрунтовано порівнювати);

Graticule (градусна сітка) — додає до карти градусну сітку;

Shift shape (змістити векторний файл) — зміщує положення векторного файла;

Georeference image (прив'язка до координат) — прив'язує графічні файли (TIF, SID, JPG) до системи географічних координат;



Geo-Calculator (геокалькулятор) — переводить у десяткову форму географічні координати, що представлені у вигляді «градуси/хвилини/секунди»;



General options (загальні опції) — встановлює загальні опції (наприклад, каталоги, де розміщуватимуться файли тощо);

Toolbars (набір інструментів) — включає (або виключає) кнопки в панелі набору інструментів.

ДЛЯ НОТАТОК

ДЛЯ НОТАТОК

ДЛЯ НОТАТОК