

Стрельников И.И., Глухов А.З.
Донецкий ботанический сад
E-mail: ivanstrel87@gmail.com

РОЛЬ МАКРОКЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ФОРМИРОВАНИИ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОГО ПОТЕНЦИАЛА РАСТЕНИЙ

В целях прогноза приспособительного потенциала растений в несвойственных условиях активно применяются методы моделирования эмпирических экологических ниш. Этот подход стал почти универсальным, но все же имеет недостатки: прогноз валентности видов строится только по макроклиматическим параметрам, не учитываются действие биотических и микроклиматических факторов, адаптационный потенциал видов и пр. Требуется дополнительное изучение роли не учитываемых в моделях факторов. Целью работы стала дифференциальная оценка вклада макроклиматических и, обычно не учитываемых, прочих факторов природных ареалов в предопределение приспособительного потенциала растений в несвойственных условиях (в защищенном грунте).

Оценку вклада различных факторов в детерминации приспособительного потенциала проводили на основе методов машинного обучения.

Согласно результатам, наиболее выраженную связь с приспособленностью видов продемонстрировали распределения температур и осадков в пределах природных ареалов. На долю факторов климата приходится не менее 57% объясненной вариации в успешности акклиматизации видов. Остальные 43% вариации обусловлены действием неучтенных факторов.

Ключевые слова: модели экологических ниш, климатические факторы, приспособительный потенциал.

Прогноз приспособительного потенциала растений в несвойственных или изменяющихся условиях является одной из ключевых практических задач экологии растений. Можно выделить три основных направления, для которых важны такие прогнозы: интродукция видов [18], оценка изменений растительности в условиях глобальных изменений климата [13], [14], контроль и оценка распространения инвазивных видов [21].

Работы по выявлению факторов, влияющих на приспособительный потенциал растений, показали, что ключевую роль играют макроклиматические условия, в которых вид существует в природе [1]. Это объясняется тем, что в больших географических масштабах, климат является наиболее выраженным источником вариации условий окружающей среды [16]. Как следствие, оценка климатических особенностей территорий происхождения фактически стала обязательным этапом интродукционных исследований [2], [17]. В последние десятилетия наиболее распространенным методом, позволяющим связать климатические факторы и валентность видов, стало моделирование эмпирических экологических ниш [24]. Модель экологической ниши является численным инструментом, позволяющим найти связь между

наблюдаемой встречаемостью особей вида и факторами среды, с возможностью экстраполяции результатов на другие территории и/или условия [8]. Результаты эмпирических моделей использовались в разных работах для оценки инвазивности видов [3], прогноза смещения ареалов при различных сценариях изменения климата [13], выявления угрозы исчезновения вида при изменениях условий среды [14]. Прогноза экологической пластичности видов [10].

Не смотря на обширное использование эмпирических моделей экологических ниш, по отношению к методу выдвигается ряд критических замечаний. Основной источник сомнений в прогностической силе моделей связан с теми упрощениями или приближениями, которые подразумевает метод. Основные факторы, которые не учитываются – это биотические взаимодействия [4], [12], фенотипическая изменчивость и эволюционные процессы [17], [21], [22], наличие географических барьеров распространения [6], [7], роль факторов микроклимата [24].

Метод моделей экологических ниш показывает хорошие результаты в объяснении существующего распространения видов [20]. При этом предполагается, что для прогноза распространения видов в будущих или несвойственных условиях, использования только ма-

кроклиматических предикторов недостаточно и может приводить к формированию смещенных выводов [8]. В связи с этим актуальной задачей является оценка информативности и прогностической значимости факторов макроклимата.

Исследования в ботанических садах могут обеспечить лучшее понимание роли различных экологических факторов в формировании приспособительного потенциала растений. В оранжерейных комплексах растения, происходящие из различных регионов, выращиваются в одинаковых условиях. При этом различия в наблюдаемой приспособленности растений обусловлены отличиями их адаптационных способностей. Последние, в высокой степени, зависят от условий их природного произрастания. Сравнивая градиенты этих условий с проявляемой приспособленностью растений, становится возможным определить значимость отдельных факторов или их групп.

Основываясь на вышесказанном, целью работы стало: провести дифференциальную оценку вклада макроклиматических и прочих факторов природных ареалов в предопределение приспособительного потенциала растений в защищенном грунте. Для этого выдвинуты следующие задачи: подготовить модели распространения видов; получить распределения климатических показателей в пределах природных ареалов видов; провести обучение прогностических моделей (предикторы – климатические переменные, зависимая величина – приспособленность представителей видов в защищенном грунте); оценить прогностическую информативность климатических предикторов.

Объекты и методы исследования

Исследование проводили на 18 видах рода *Ficus* L.: *F. benghalensis* L., *F. benjamina* L., *F. binnendijkii* Miq., *F. craterostoma* Warb. ex Mildbr., *F. cyathistipula* Warb., *F. elastica* Roxb. ex Hornem., *F. lyrata* Warb., *F. macrophylla* Roxb., *F. microcarpa* L., *F. natalensis* subsp. *leprieurii* (Miq.) C.C.Berg, *F. pumila* L., *F. religiosa* L., *F. retusa* L., *F. rubiginosa* Desf. ex Vent., *F. sagittata* Vahl., *F. sycomorus* L., *F. thonningii* Blume, *F. vallis-choudae* Delile, *F. watkinsiana* F.M.Bailey. Растения выращиваются в оранжерейной культуре Донецкого ботанического сада (географи-

ческое положение – 48.009° с. ш., 37.878° з. д.). К моменту исследования все особи достигли репродуктивной стадии развития.

В качестве критерия приспособленности видов использовали индекс успешности акклиматизации растений, который устанавливали в соответствии с методикой И.П. Горницкой [2]. Показатель учитывает полноту фенологического цикла развития, естественное размножение, динамику роста, состояние в условиях оранжерейного комплекса (габитус, поражаемость вредителями, холодостойкость). Каждый показатель оценивается по авторским шкалам Горницкой, после чего рассчитывается интегральный показатель успешности акклиматизации, который может принимать безразмерные значения от 0 до 100.

Климатические характеристики ареалов природного распространения видов определяли картографическими методами. На основе моделирования экологических ниш, выделяли наиболее вероятные территории произрастания. Картографические модели подходящего биоклиматического пространства подготавливали с применением пакета OpenModeller Desktop 1.1.0. [19]. Рабочим алгоритм – GARP [9]. Исходные данные о координатах находок видов получали из базы данных проекта Global biodiversity information facility [23]. Источником климатической информации для моделей служили 19 глобальных картографических покрытий, отображающих динамику температур и количества осадков [11]. В результате обучения моделей получали картографическое отображение ареалов видов. По ним определяли распределения значений климатических характеристик (совокупность значений пикселей растровых климатических карт, попадающих в границы ареала вида). Всего, для каждого вида, были получены 27 распределений климатических переменных. Далее, для каждого распределения находили описательные статистики: среднее и медианное значения, стандартное отклонение, ошибка медианы, межквартильный размах, коэффициент асимметрии и эксцесс. В дальнейшем, под климатической характеристикой будет подразумеваться значение описательной статистики климатической переменной.

Оценку информативности климатических характеристик для прогноза приспособлен-

ности растений проводили с применением методов машинного обучения. Для этого, использовали прогностические модели, в которых предикторами выступали климатические характеристики, а прогнозируемой величиной – приспособленность растения в оранжевом комплексе. На рекогносцировочном этапе определили, что наилучшие результаты демонстрирует алгоритм машинного обучения Random Forest [5]. Подбор оптимального набора релевантных к устойчивости растений климатических характеристик осуществляли с помощью алгоритма Boruta [15]. Модели обучались с кросс-валидацией по отдельным объектам (leave-one-out CV). Далее применяли линейную регрессию, в которой предикторами выступали спрогнозированные значения, а зависимой переменной – наблюдаемые значения приспособленности. Полученный коэффициент детерминации регрессионной модели расценивали, как показатель прогностической значимости климатических характеристик. Т.е. определяли какую долю вариации показателей приспособленности между видами в условиях оранжевой можно объяснить через вариацию климатических характеристик их природных ареалов.

Оценку ассоциации отдельных климатических характеристик с приспособленностью проводили с использованием корреляционного анализа, линейной регрессии и общих аддитивных моделей [25].

Результаты и обсуждение

Установили показатель приспособленности (показатель индекса успешности акклиматизации) выбранных растений рода *Ficus* L.: *F. benghalensis* = 39, *F. benjamina* = 62, *F. binnendijkii* = 33, *F. craterostoma* = 24, *F. cyathistipula* = 44, *F. elastica* = 55, *F. lyrata* = 27, *F. macrophylla* = 27, *F. microcarpa* = 60, *F. natalensis subsp. leprieurii* = 37, *F. pumila* = 56, *F. religiosa* = 37, *F. rubiginosa* = 38, *F. sagittata* = 50, *F. sycomorus* = 24, *F. thonningii* = 24, *F. vallis-choudae* = 55, *F. watkinsiana* = 24.

Визуальная оценка картографических отображений ареалов видов, построенных по моделям экологических ниш, не выявила явные противоречия. Модели распространения видов *F.thonningii* и *F.watkinsiana* достаточно точно

предсказали наличие у них известных дизъюнктивных ареалов.

На основе алгоритма Boruta отобрали климатические характеристики, ассоциированные с показателем приспособленности. В результате выделили пять важных для прогноза климатических характеристик. А именно: Bio14_SD – стандартное отклонение количества осадков самого сухого месяца, Bio15_Kurt – эксцесс сезонности осадков (годовой вариации количества осадков), Bio18_Mean – среднее значение количества осадков в самую теплую четверть года в пределах ареалов, Bio2_Skew – асимметрия распределения показателя средней амплитуды температур (среднее от месячной разницы максимальной и минимальной температуры), Bio4_Kurt – эксцесс распределения показателя температурной сезонности (стандартного отклонения температуры в течение года) в пределах ареалов.

Используя выделенные климатические характеристики, обучили прогностические модели приспособленности видов по алгоритму Random Forest. По результатам кросс-валидации по отдельным объектам, средний показатель RMSE (среднеквадратическая ошибка) прогноза приспособленности составил 6,58 со стандартным отклонением 5,78, при среднем показателе наблюдаемой приспособленности (среднее ± стандартная ошибка) 39,77 ± 3,2.

Методами линейной регрессии определили взаимоотношение спрогнозированных и наблюдаемых показателей приспособленности видов. Визуальное отображение регрессионной модели представлено на рисунке 1.

Согласно модели, связь можно признать статистически значимой (F-статистика (1, 16) = 23,39, p-значение = 0,0002). Скорректированное R² (доля объясненной вариации) = 0,568. Применение теста Шапиро-Уилка показало, что остатки регрессионной модели имеют распределение не отличающееся от нормального (W = 0,96, p-значение = 0,6).

Для интерпретации наблюдаемой связи между предикторами и приспособленностью видов применили корреляционный и регрессионный анализ и метод общих аддитивных моделей, результаты приведены в таблице 1.

Прогностическая значимость климатических характеристик

Отобранные климатические характеристики, ассоциированные с проявляемой приспособленностью видов, включают показатели распределения температур и количества осадков в пределах природных ареалов. Следует отметить, что наиболее значимыми температурными характеристиками оказались не абсолютные значения, а показатели сезонности и амплитуды в пределах ареалов. Предположительно, виды, происходящие из территорий с высокой температурной вариабельностью, имеют преимущества в приспособлении к условиям оранжерейного комплекса.

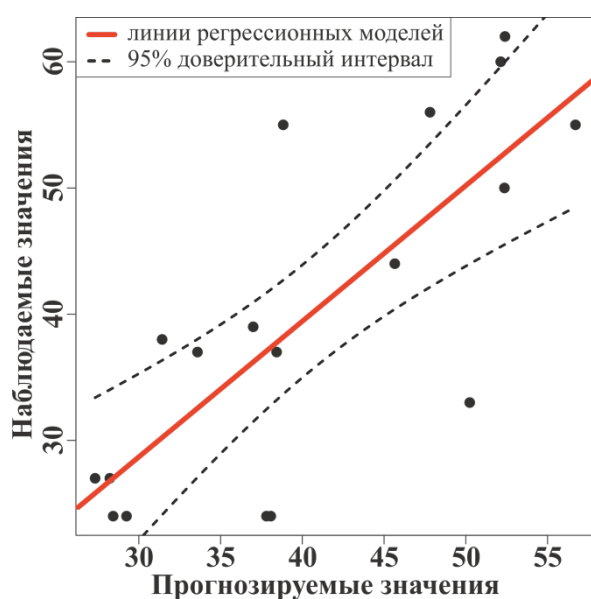


Рисунок 1 – Отображение регрессионной зависимости между прогнозируемыми и наблюдаемыми значениями приспособленности видов

Результаты обучения прогностических моделей продемонстрировали достаточно высокие показатели среднеквадратичной ошибки. Изученные растения находились в одинаковых микроклиматических условиях. Следовательно, если бы их приспособительный потенциал всецело контролировался только рассмотренными климатическими характеристиками, то и наблюдаемые различия в проявляемой приспособленности полностью объяснялись бы различиями в климатических характеристиках их ареалов. Так как этого не наблюдается, то можно предположить существенное влияние неучтенных факторов. Такими факторами могут быть, например, биотические взаимодействия или эдафические условия.

Оценка соотношения между спрогнозированными и наблюдаемыми показателями приспособленности методом линейной регрессии показала, что доля объясненных различий составляет 0,568. Иными словами, относительная роль рассмотренных макроклиматических параметров в предопределении приспособительных потенциалов растений составляет 57%. Исходя из этого, оценочная доля неучтенных факторов может составлять 43%. Это подтверждает аргументы вышеприведенной критики методов моделирования экологических ниш, а именно, возможности применения результатов этих моделей для прогноза распространения видов в несвойственных условиях. Следует учесть, что 57% объясненной вариации свидетельствует о высокой значимости макроклиматических переменных в формировании приспособительного потенциала видов. Все же, модели, построенные только на базе указанных параметров, содержат существенную долю неопределенности, которая может приводить к ошибочным выводам при экстраполяции результатов.

Таблица 1 – Некоторые характеристики связей между приспособленностью видов и отдельными климатическими характеристиками

Климатическая характеристика	R	R2 рег. мод.	p рег. мод.	объясн. дев	p общ. аддит. мод
Bio15_Kurt	-0,5	0,2	0,036	0,69	0,003
Bio2_Skew	0,67	0,41	0,003	0,44	0,002
Bio14_SD	0,67	0,41	0,002	0,58	0,007
Bio18_Mean	0,68	0,42	0,002	0,67	0,003
Bio4_Kurt	-0,28	0,02	0,261	0,35	0,269

* R – коэффициент корреляции Пирсона, R2 рег. мод. – доля объясненной вариации по результатам линейного регрессионного анализа, p рег. мод. – p-значение установленного коэффициента предиктора по результатам регрессионного анализа, объясн. дев – объясненная девиация по результатам общей аддитивной модели, p общ. аддит. мод – p-значение установленного коэффициента предиктора согласно общей аддитивной модели.

Выводы и заключение

Рассмотренные макроклиматические параметры природных ареалов видов могут детерминировать до 57% наблюдаемых различий приспособленности растений в несвойственных экологических условиях. На долю неучтенных факторов приходится не менее 43% наблюдаемой вариации.

Экстраполяция результатов эмпирических моделей экологических ниш, с целью прогноза распространения видов при изменениях климата или инвазивных видов, должна проводиться

с учетом высокой неопределенности таких моделей. С целью повышения точности таких прогнозов необходимо вовлечение дополнительных предикторов.

Наиболее выраженную связь с приспособленностью видов продемонстрировали распределения температур и осадков в пределах природных ареалов. Специализация видов к факторам годовой неоднородности осадков в пределах ареала выражается в низкой приспособительной способности.

05.09.2016

Список литературы:

1. Белюченко, И.С. Эволюционно-экологические основы практической интродукции / И.С. Белюченко // Биологический вестник. – 2004. – Т. 8. – С. 44–47.
2. Горницкая, И.П., Ткачук Л.П. Итоги интродукции тропических и субтропических растений в Донецком ботаническом саду НАН Украины / И.П. Горницкая, Л.П. Ткачук. – Донецк, 1999. – 288 с.
3. The role of climatic mapping in predicting the potential geographical distribution of non-indigenous pests under current and future climates / Baker R.H. et al. // Agriculture, Ecosystems and Environment. – 2000. – Vol. 82. – No. 1–3. – P. 57–71.
4. Forecasting the effects of global warming on biodiversity / D.B. Botkin et al. // Bioscience. – 2007. – Vol. 57. – No. 3. – P. 227–236.
5. Breiman L. Random Forests / L. Breiman // Machine Learn. – 2001. – Vol. 45. – No. 1. – P. 5–32.
6. Bridle, J.R. Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? / J.R. Bridle, T.H. Vines // Trends Ecol. Evol. – 2007. – Vol. 22. – No. 3. – P. 140–147.
7. Brown, J.H. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure / J.H. Brown, G.C. Stevens, D.M. Kaufman // Annu. Rev. Ecol. Syst. – 1996. – Vol. 27. – P. 597–623.
8. Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate / T.P. Dawson et al. // Science. – 2011. – Vol. 332. – No. 6025. – P. 53–58.
9. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data / J. Elith et al. // Ecography. – 2006. – Vol. 29. – No. 2. – P. 129–151.
10. Glukhov, A.Z. Lamina shape variability in species of the genus Ficus L. in different ecological conditions / A.Z. Glukhov, I.I. Strel'nikov // Contemp. Probl. Ecol. – 2014. – Vol. 7. – No. 2. – P. 210–220.
11. Hijmans, R.J. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas / R.J. Hijmans, S.E. Cameron, J.L. Parra // Climatol. – 2005. – Vol. 25. – P. 1965–1978.
12. Jeschke, J.M. Usefulness of Bioclimatic Models for Studying Climate Change and Invasive Species / J.M. Jeschke, D.L. Strayer // Ann. N. Y. Acad. Sci. – 2008. – Vol. 1134. – No 1. – P. 1–24.
13. Jump, A.S. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change / A.S. Jump, J. Penuelas // Ecol. Lett. – 2005. – Vol. 8. – No. 9. – P. 1010–1020.
14. Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models / D.A. Keith et al. // Biol. Lett. – 2008. – Vol. 4. – No. 5. – P. 560–563.
15. Kursa, M.B. Feature Selection with the Boruta Package / M.B. Kursa, W.R. Rudnicki // J. Stat. Softw. – 2010. – Vol. 36. – No. 11. – P. 1–13.
16. Climate vs. soil factors in local adaptation of two common plant species / M. Macel et al. // Ecology. – 2007. – Vol. 88. – No. 2. – P. 424–433.
17. Maron, J.L. Contrasting plant physiological adaptation to climate in the native and introduced range of *Hypericum perforatum* / J.L. Maron, S.C. Elmendorf, M. Vilà // Evolution (N. Y.). – 2007. – Vol. 61. – No. 8. – P. 1912–1924.
18. Matyas, C. Climatic adaptation of trees: rediscovering provenance tests / C. Matyas // Euphytica. – 1996. – Vol. 92. – No. 1–2. – P. 45–54.
19. Muñoz, M.E. OpenModeller: a generic approach to species' potential distribution modeling / M.E. Muñoz // GeoInformatica. – 2011. – Vol. 15. – No. 1. – P. 111–135.
20. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data / R.P. Anderson et al. // Ecography. – 2006. – Vol. 29. – No. 2. – P. 129–151.
21. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions / C.L. Richards et al. // Ecol. Lett. – 2006. – Vol. 9. – No. 8. – P. 981–993.
22. Somero, G.N. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine «winners» and «losers» / G.N. Somero // J. Exp. Biol. – 2010. – Vol. 213. – No. 6. – P. 912–920.
23. Telenius, A. Biodiversity information goes public: GBIF at your service / A. Telenius // Nordic Journal of Botany. – 2011. – Vol. 29. – No. 3. – P. 378–381.
24. Willis, K.J. Biodiversity and Climate Change / K.J. Willis, S.A. Bhagwat // Science. – 2009. – Vol. 326. – No. 5954. – P. 806–807.
25. Mixed effects models and extensions in ecology with R / A.F. Zuur et al. – New York, 2009. – 574 p.

Сведения об авторах:

Стрельников Иван Игоревич, младший научный сотрудник Донецкого ботанического сада
83059, г. Донецк, пр-т Ильича, д. 110, тел. +38(062)2941280, e-mail: ivanstrel87@gmail.com

Глухов Александр Захарович, главный научный сотрудник Донецкого ботанического сада,
доктор биологических наук, член-корреспондент НАН Украины
83059, г. Донецк, пр-т Ильича, д. 110, тел. +38(062)2941280, e-mail: donetsk-sad@mail.ru