

В.К. Шитиков, Т.Д. Зинченко, Л.В. Головатюк

Институт экологии Волжского бассейна РАН,
Самарский федеральный исследовательский центр РАН, E-mail: zinchenko.tdz@yandex.ru

МОДЕЛИ МАКСИМАЛЬНОЙ ЭНТРОПИИ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ НА ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО И НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Представлены результаты применения метода максимальной энтропии (MaxEnt) для моделирования пространственного распределения видов макрозообентоса на территории Среднего и Нижнего Поволжья. Использовались данные гидробиологического мониторинга многолетних (1990-2019 гг.) исследований донных сообществ в 108 средних и малых реках. В качестве независимых переменных, отражающих условия среды, построенные модели включали климатические и ландшафтные показатели растрового типа, загружаемые с сервера WorldClim (средние температуры, количество осадков, высота и вертикальная расчлененность рельефа). Приводятся результаты тестирования качества и прогнозирующей силы моделей, а также статистические показатели относительной важности каждого из использованных абиотических факторов. Обсуждаются проблемы использования различных алгоритмов построения моделей пространственного распределения видов применительно к данным гидробиологических наблюдений пресноводных лотических экосистем.

Ключевые слова: максимум энтропии; модель MaxEnt; распределение видов; биогеография, макрозообентос; равнинные реки; Волжский бассейн.

DOI: 10.24852/2411-7374.2021.2.10.16

Введение

За последние 20 лет основной методологией количественной оценки связи структуры экологических сообществ с факторами окружающей среды стало моделирование пространственного распределения видов в природе (SDM, *Species Distribution Models*) (Peterson et al., 2011). Этой тематике посвящено множество публикаций (Franklin, 2009; Guisan et al., 2017; Лисовский и др., 2020), однако до сих пор в полной мере отсутствует не только единая теория, но и конкретные практические рекомендации. Это обусловлено как объективно существующим многообразием изучаемых экологических сообществ, природно-климатических зон, жизненных форм и техник проведения наблюдений, так и большим арсеналом разработанных методов компьютерной обработки и верификации моделей, выбор которых в значительной мере определяется субъективными вкусами исследователей. В частности, развернутый анализ результатов использования 33 моделей SDM на сообществах птиц, бабочек, деревьев и травянистой растительности показал (Norberg, 2019), что успех моделирования зависит от природы изучаемого сообщества на 36%, постановки задачи (интерполяция или экстраполяция) на 26%, выбранного алгоритма на 33% и объема вы-

борки – только на 2%.

Одновременно возрастает область применения в экологии различных приложений теории информации. Дж. Харт в книге «Максимум энтропии и экология: теория обилия, распределения и энергетики» (Harte, 2011) обосновал принцип максимальной энтропии как общую концептуальную основу управления биоресурсами и охраны дикой природы, популяционной динамики, эпидемиологии, моделирования потоков энергии и уровня метаболизма и других макроэкологических исследований. Показано, что с байесовской точки зрения из всех возможных распределений вероятностей, при известных ограничениях, распределение с наибольшей энтропией наилучшим образом представляет моделируемые данные. Для оценки географических ареалов видов метод максимальной энтропии был реализован компьютерной программой MaxEnt (Phillips et al., 2006; Лисовский и др., 2020a) и получил широкое распространение. Достаточно сказать, что на момент написания статьи только на ресурсе «Web of Science» содержалось почти 3000 публикаций, посвященных этому методу.

Целью настоящей статьи является анализ применения метода максимальной энтропии MaxEnt для анализа пространственного распределения

видов макрозообентоса по территории Среднего и Нижнего Поволжья.

Материалы и методы исследования

Моделирование ареалов видов макрозообентоса проводили с использованием результатов многолетних (1990–2019 гг.) исследований в бассейне Средней и Нижней Волги (Зинченко, 2011; Golovatyuk et al., 2018). Гидробиологическую съемку макрозообентоса осуществляли в разные месяцы вегетационного периода на 90 малых и 12 средних равнинных реках, притоках Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ, в том числе, на 6 реках аридного региона бассейна оз. Эльтон (рис. 1). Средние реки были разделены на приблизительно однородные участки: верхнее, среднее, нижнее течение и устье, а каждая малая река принималась как целостный объект. Таким образом, было исследовано 132 локальных сообщества, на которых по стандартным методикам было взято 1400 проб и всего выделено 740 видов и таксонов макрозообентоса.

Анализ ареалов осуществляли на основе непрерывных растровых географических данных, полученных, в первую очередь, при помощи спутниковой съемки и представленных на общедоступных серверах. Были использованы слои биоклиматической информации мировой базы WorldClim (Hijmans et al., 2005) по сетке географических координат с разрешением 2.5 минуты, которые включали 20 показателей, в том числе, различные варианты средней температуры воздуха, объема выпавших осадков и высота над уровнем моря. Дополнительно вычисляли индекс шероховатости рельефа (*Terrain ruggedness index TRI*) – топографический индекс, показывающий среднее значение перепада высот между анализируемой ячейкой и восемью соседними ячейками.

Предварительный анализ показал, что все биоклиматические показатели представляют собой сильно коррелированный набор переменных. Чтобы избежать эффекта коллинеарности при построении моделей, было отобрано семь базовых предикторов с минимальным уровнем фактора инфляции дисперсии (VIF – Шитиков, Мاستицкий, 2017) не более 20.

Метод максимальной энтропии MaxEnt использовали для анализа пространственного распределения отдельных таксонов макрозообентоса, которые интересны с экологической точки зрения и имеют определенную роль как индикаторы качества воды. Результаты предсказаний MaxEnt содержали вероятности присутствия вида в произвольных точках географического пространства, основываясь только на тех точках, где он уже эм-

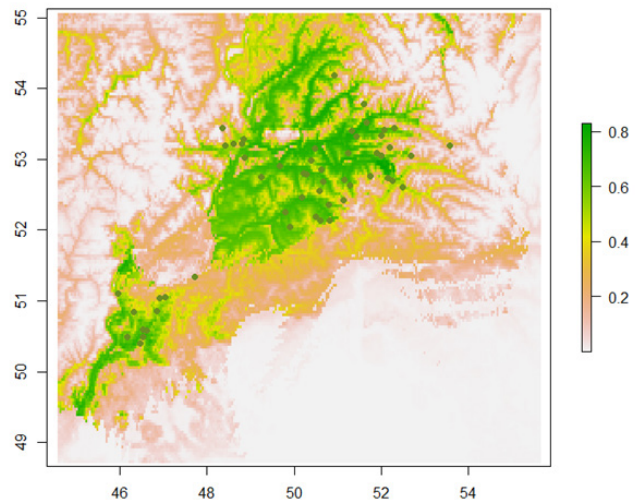


Рис. 1. Пространственное распределение прогнозируемой вероятности встречаемости *Asellus aquaticus* (● – точки в районах гидробиологической съемки, где обнаружен вид)
Fig. 1. Spatial distribution of the predicted probability of occurrence of *Asellus aquaticus* (● – points in the hydrobiological survey areas where the species was found)

пирически обнаружен (*presence-only*).

Если обозначить $f(z)$ как плотность вероятности значений семи отобранных выше геоклиматических показателей во всем изучаемом регионе, и $f_\gamma(z)$ как плотность вероятности тех же ковариат в точках отбора проб, где встречается анализируемый вид ($\gamma = 1$) то MaxEnt находит максимум отношения $f_\gamma(z)/f(z)$, т.е. наибольшую разность энтропий. Предварительно формируется распределение $f(z)$ на основе большого количества случайно отобранных фоновых точек (*background points*, другое название – *pseudo-absence*), где, как предполагается, вид отсутствует. После этого пошаговый алгоритм оптимизации моделирует такое $f_\gamma(z)$, которое имеет максимальное расстояние от распределения $f(z)$, в результате чего наилучшее решение характеризует условия окружающей среды, связанные с наибольшей вероятностью встречи анализируемого вида. Итогом работы MaxEnt является обобщенная экспоненциальная функция, аргументами которой являются частные функции отдельных предикторов (линейные, квадратичные, множественные и др.) с настроенными коэффициентами λ , оценивающими вклад соответствующего экологического фактора.

Объясняющую силу модели оценивали по площади AUC под ROC-кривой (*Area Under Receiver Operator Characteristic Curve* – Шитиков, Мастицкий, 2017), а также числу ошибок предсказания на исходной и фоновой выборках. Для не-

зависимой оценки прогнозирующей способности модели выполняли перекрестную проверку: наборы наблюдаемых и фоновых точек разбивались на 5 групп, после чего четыре группы попеременно использовались для построения модели, а по пятой проводилось ее тестирование. С подробным описанием техники расчетов, скриптами на языке R и примерами вычислений можно ознакомиться на Интернет-ресурсе авторов <https://stok1946.blogspot.com/2020/11/sdm.html>.

Результаты и их обсуждение

Представим результаты моделирования распределения только для одного из многих проанализированных видов – водяного ослика *Asellus aquaticus*. Координаты точек отбора проб, где было отмечено присутствие этого вида, показаны на рисунке 1. Распределение условий среды в целом по региону моделировалось по значениям геоклиматических факторов в 10000 фоновых точках, случайно «разбросанных» по всей площади прямоугольного географического экстенда. Области с различной потенциальной вероятностью H встречаемости вида (другое название – индекс экологической пригодности, *англ. habitat suitability*) окрашены цветом разной интенсивно-

сти. Значение $H = 0.341$, вычисленное с учетом минимума ошибок на исходной и фоновой выборках, определяет порог для принятия решения о возможности обнаружения вида.

Основные показатели качества полученной модели, оцененные по величине AUC и доле правильных распознаваний, представлены в таблице 1. Высокие значения показателя $AUC = 0.919$ свидетельствуют о достаточной адекватности построенного классификатора (при $AUC = 0.5$ выбранный метод предсказания непригоден и соответствует случайному угадыванию). При тестировании модели в ходе кросс-проверки на независимых подвыборках качество модели снижается весьма незначительно, что свидетельствует об устойчивом характере формируемых решений. Ошибка правильно оцененных случаев (92.5%) свидетельствует о том, что наличие вида далеко не всегда зависит от семи биоклиматических показателей, которые использовались при построении модели. Относительно высокая доля ошибок для фоновой выборки определяется не только неадекватностью модели, но и попаданием случайных точек псевдо-отсутствия в область высокой вероятности появления анализируемого вида.

В процессе подгонки решения модуль MaxEnt

Таблица 1. Показатели качества модели MaxEnt для оценки вероятности встречаемости *Asellus aquaticus*

Table 1. Quality indicators of the MaxEnt model for assessing the probability of occurrence of *Asellus aquaticus*

Показатель Indicator	На полной выборке Full sample	При кросс-проверке Cross-checked
AUC (площадь под ROC-кривой)	0.919	0.892
Правильно опознано точек обнаружения вида (%)	98.1	92.6
Правильно опознано на фоновом массиве точек псевдо-отсутствия (%)	82.6	75.1

Таблица 2. Доля участия растровых геоклиматических показателей при объяснении пространственного распределения *Asellus aquaticus* моделью MaxEnt

Table 2. The share of raster geoclimatic indicators in explaining the spatial distribution of *Asellus aquaticus* by the MaxEnt model

Показатель Indicator	Вклад, % Contribution, %
Изотермичность или отношение среднесуточной разности температур к их годовой разности $min - max$ (bio3)	42.7
Высота над уровнем моря (alt)	36.2
Индекс шероховатости рельефа (tri)	7.73
Средняя температура самой влажной четверти (bio8)	6.36
Сезонная вариация осадков (bio15)	3.91
Количество осадков в сухой четверти (bio17)	1.72
Среднегодовая температура (bio1)	1.3

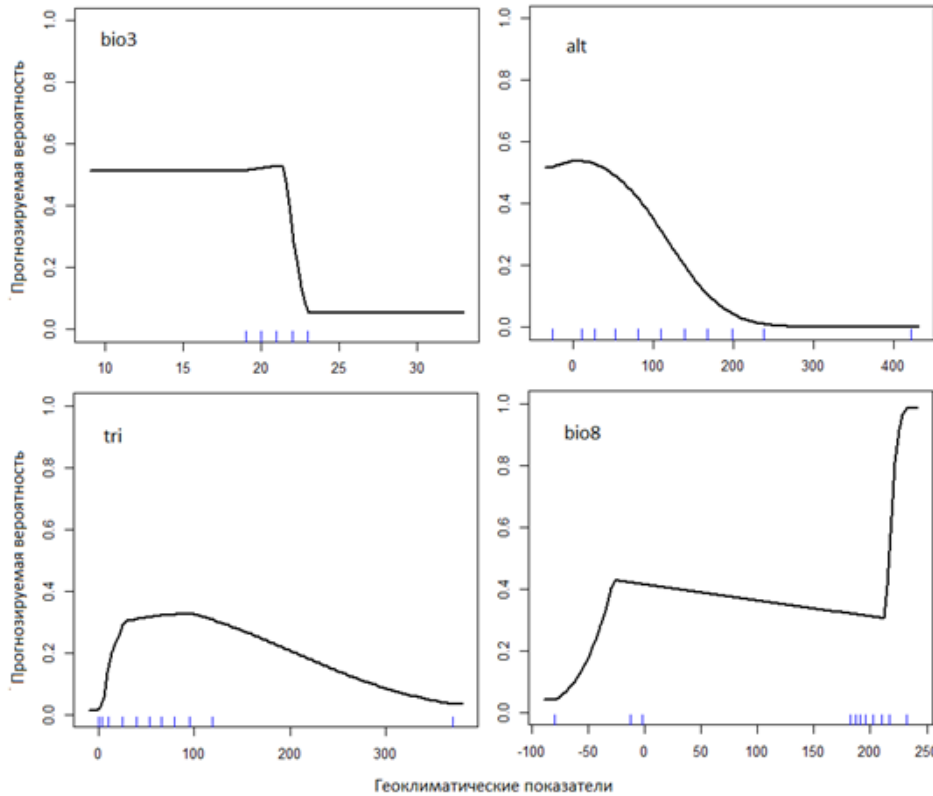


Рис. 2. Кривые отклика прогнозируемой вероятности *Asellus aquaticus* в зависимости от величины важнейших геоклиматических показателей (обозначения см. в табл. 2)

Fig. 2. Response curves of the predicted probability of *Asellus aquaticus* depending on the value of the most important geoclimatic indicators (see Table 2 for the designations)

отслеживает, какие независимые переменные вносят наибольший вклад в построение модели. Каждый шаг алгоритма увеличивает общий критерий оптимальности, изменяя коэффициенты одной из частных функций градиента среды, и программа назначает пропорциональный прирост относительной важности тем факторам, от которых зависит эта функция. Итог представлен в таблице 2, из которой следует, что 79% вариации встречаемости *Asellus aquaticus* связано с изотермичностью (bio3) и географической высотой (alt). Отметим, что эти вклады определяются эвристически и зависят от конкретного пути, по которому пошёл алгоритм случайного поиска, чтобы достичь оптимального решения. Если исходные переменные ощутимо коррелируют, то в качестве базового варианта мог быть принят любой иной предиктор, и алгоритм пришел бы примерно к тому же решению, но выраженному совсем другими процентами вклада.

Кривые отклика для каждой переменной, представленные на рисунке 2, определяют влияние величины фактора (ось X) на величину предсказанного индекса пригодности условий среды

(ось Y). Графики этих зависимостей позволяют увидеть разницу между различными типами функций градиентов среды: в построении оптимальной модели участвуют ступенчатая, пороговая, сигмоидная и другие частные функции.

В целом, обозначение алгоритмом MaxEnt ареала *Asellus aquaticus* достаточно обосновано с биологической точки зрения. Известно, что водяной ослик предпочитает стоячие или слабопроточные внутренние водоемы, богатые органическим веществом, но может обитать и в заводях озер, рек и ручьев с достаточно чистой водой. Он питается разлагающимися частями растений, водорослями, органическим детритом (Монаков, 1998). Особенности экологии вида обуславливают его встречаемость в малопроточных, заросших высшей водной

растительностью равнинных реках степной и полупустынной зон бассейнов Средней и Нижней Волги.

Заключение

Метод максимальной энтропии – не единственный алгоритм SDM и, при определенных обстоятельствах, далеко не самый лучший. Использование случайных фоновых точек – это классическая процедура, которая известна как функция выбора ресурсов (*Resource Selection Functions*) (Johnson, 1980), предполагающая сравнение локальных условий среды обитания сообщества с оценками их доступности. Рядом критических работ показано, что эта процедура оценивает не столько искомую вероятность присутствия вида, сколько географическую неоднородность используемых эмпирических данных. В частности, показатели успеха предсказания отсутствия по фоновым точкам часто определяются «капризными ноликами», т.е. теми областями, где вид просто не может встречаться или исследования не проводились (Hastie, Fithian, 2013, Guisan et al., 2017). Поэтому, если

аналитику доступны данные «присутствия-отсутствия» или, тем более, количественные оценки численности популяций, то считается целесообразным применять адекватные статистические методы.

Обратим также внимание, что метод MaxEnt работает только с растровой информацией, представленной в ячейках («пикселах») равномерной сетки географических координат достаточно высокого разрешения. Такая информация представлена на серверах, обобщающих данные дистанционных наблюдений, которые относятся преимущественно к климату, геоморфологии, рельефу, свойствам почв, океанографии и т.д. Представить в такой форме локальные характеристики речных биотопов, такие как состав химических ингредиентов, гидрологические параметры водотока, тип донного грунта и т.д., традиционно ключевые для гидробиологии, представляется затруднительным. Опубликованный опыт построения моделей MaxEnt относится почти исключительно к видам наземной фауны или растительным сообществам, поэтому напрашивается ответ на резонный вопрос о самой необходимости и корректности выполнения представленной работы.

Разумеется, каждая река по-своему уникальна, и поэтому условия существования локальных сообществ и видовой состав гидробионтов даже в разных ее створах могут быть совершенно различными. На уровне отдельной малой или средней реки (в линейном масштабе от 10 до 300 км) основные задачи гидробиологии связаны с моделированием распределения таксономической структуры по продольному профилю водотока, что обусловлено непрерывно-прерывистым (пунктирным) градиентом изменения важнейших гидрологических условий и качества водной среды (Шитиков, Зинченко, 2014).

Однако на региональном уровне в рамках крупномасштабной речной экосистемы можно обнаружить специфические пространственные закономерности, характерные для большинства мета-сообществ, происходящие под влиянием ландшафтных, климатических или геоморфологических факторов. Действительно, планктонные и, отчасти, бентосные организмы способны рассеиваться на различных стадиях метаморфоза, либо перемещаться по градиенту течения в пределах речной сети на сотни километров. Отмечено, что потоки миграции инвазивных видов могут быть, в известной степени, стационарными, и таксономическая структура локальных ценозов в зоне расселения чужеродных организмов может приобрести дополнительное сходство. В рамках крупного региона часто удается выделить относительно од-

нородные области с одинаковым составом ландшафтных элементов или уровнем антропогенного воздействия (сельскохозяйственной нагрузки), что приводит к сходству видовой структуры речных сообществ (Manni et al., 2004). Наконец, для каждой таксономической группы объективно существует некоторый географический вектор, относительно которого встречаемость отдельных видов может статистически значимо изменяться (см., например, теорию *широтного градиента разнообразия* (Koleff, Gaston, 2001)).

Поскольку пространственный градиент экосистемных характеристик земной поверхности (и косвенно локальных свойств речных биотопов) определяется в основном тремя ключевыми факторами: температурой, осадками и высотой, эти обстоятельства обусловили наш интерес к представленным выше моделям MaxEnt.

Опыт зарубежных исследований показал, что, используя различные несложные методы (выпуклой оболочкой, плотности ядра или минимальных смежных речных бассейнов), можно обозначить границы доступной географической области SDM и заблокировать попытки выхода прогнозов за ее пределы (García-Roselló et al., 2019). Важным компонентом разработанной ими ГИС является подробная база по пресноводным ресурсам мира, на основании которой построены растровые карты распределения рыбных сообществ (González-Vilas et al., 2015).

Предложенные авторами идеи нивелируют отмеченные выше недостатки метода MaxEnt, сохранив присущие ему теоретическую ясность, алгоритмическую проработанность, наглядность и вычислительную устойчивость. Все это приобретает особую важность при проведении комплексных биосферных исследований в регионе (водных и наземных), необходимость которых очевидна.

Список литературы

1. Зинченко Т.Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги (Атлас). Тольятти: Кассандра, 2011. 258 с.
2. Лисовский А.А., Дудов С.В., Оболенская Е.В. Преимущества и ограничения использования методов экологического моделирования ареалов. 1. Общие подходы // Журнал общей биологии. 2020. Т. 81. №2. С. 123–134.
3. Лисовский А.А., Дудов С.В. Преимущества и ограничения использования методов экологического моделирования ареалов. 2. MaxEnt // Журнал общей биологии. 2020а. Т. 81. №2. С. 135–146.
4. Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных / Под ред. А.А. Стрелкова. М., 1998. 218 с.
5. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. Статистический анализ структурной изменчивости донных сообществ и проверка гипотезы речного континуума // Водные ресурсы. 2014. Т. 41, №5. С. 530–540.

6. Шитиков В.К., Мاستицкий С.Э. Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R. Электронная книга. 2017. 351 с. URL: <https://stok1946.blogspot.com> (Дата обращения 10.10.2020).
7. Franklin J. Mapping Species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. 320 p.
8. García-Roselló E., Guisande C., Heine J., Pelayo-Villamil P., Manjarrés-Hernández A., González-Vilas L., González-Dacosta J., Vaamonde A., Granado-Lorencio C. Using MODESTR to download, import and clean species distribution records // *Methods in ecology and evolution*. 2014. V. 5. P. 703–713. DOI: 10.1111/2041-210X.12209
9. Golovatyuk L.V., Shitikov V.K., Zinchenko T.D. Estimation of the zonal distribution of species of bottom communities in lowland rivers of the middle and Lower Volga basin // *Biology bulletin*. 2018. V. 45 (10). P. 1262–1268.
10. González-Vilas L., Guisande C., Vari R., Pelayo-Villamil P., Manjarrés-Hernández A., García-Roselló E., González-Dacosta J., Heine J., Pérez-Costasa E., Granado-Lorencio C., Palau-Ibars A., Lobo J.M. Geospatial data of freshwater habitats for macroecological studies: an example with freshwater fishes // *International journal of geographical information science*. 2015. V.30, Iss.1, P. 126-141. DOI: 10.1080/13658816.2015.1072629
11. Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. Habitat suitability and distribution models: with applications in R. Cambridge: Cambridge University Press, 2017. 478 p.
12. Guisande C., Garcia-Rosello E., Heine J., Gonzalez-Dacosta J., Gonzalez-Vilas L., Garcia-Perez B., Lobo J.M. SPEDInstabR: an algorithm based on a fluctuation index for selecting predictors in species distribution modeling // *Ecological Informatics*. 2017. V. 37. P. 18–23.
13. Harte J. Maximum entropy and ecology: a theory of abundance, distribution, and energetics. London: Oxford University Press, 2011. 257 p.
14. Hastie T., Fithian W. Inference from controversy // *Ecography*. 2013. V. 36. P. 864–867.
15. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // *International journal of climatology*. 2005. V. 25. P. 1965–1978.
16. Johnson D.H. The Comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference // *Ecology*. 1980. V. 61, N 1. P. 65–71.
17. Koleff P., Gaston K.J. Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models // *Ecography*. 2001. V. 24. P. 341–351.
18. Manni F., Guérard E., Heyer E. Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm // *Human biology*. 2004. V. 76, №2. P. 173–190.
19. Norberg A., Abrego N., Blanchet F.G., Adler F.R., Anderson B.J. et al. A comprehensive evaluation of predictive performance of 33 species distribution models at species and community levels // *Ecological monographs*. 2019. V. 89, №3. P. e01370.
20. Peterson A.T., Soberón J., Pearson R.G., Anderson R.P., Martínez-Meyer E., Nakamura M., Araújo M.B. Ecological niches and geographic distributions (MPB-49). Princeton: Princeton Univ. Press, 2011. 328 p.
21. Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecological modelling*. 2006. V. 190, №3–4. P. 231–259.
- i Nizhnej Volgi (Atlas) [Ecological and faunal characteristics of chironomids (Diptera, Chironomidae) of small rivers of the Middle and Lower Volga basin (Atlas)]. Togliatti: Cassandra, 2011. 258 p.
2. Lisovskiy A.A., Dudov S.V., Obolenskaya E.V. Preimushchestva i ogranicheniya ispol'zovaniya metodov ekologicheskogo modelirovaniya arealov. 1. Obshchie podhody [Advantages and limitations of using methods of ecological modeling of habitats 1. General approaches] // *Journal of general biology*. 2020. Vol. 81, No 2. P. 123–134.
3. Lisovskiy A.A., Dudov S.V. Preimushchestva i ogranicheniya ispol'zovaniya metodov ekologicheskogo modelirovaniya arealov. 2. MaxEnt [Advantages and limitations of using methods of ecological modeling of habitats. 2. Max Ent] // *Journal of General Biology*. 2020a. Vol. 81, No 2. P. 135–146.
4. Monakov A.V. Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh [Nutrition of freshwater invertebrates] / Ed. by A. A. Strelkov. M., 1998. 218 p.
5. Shitikov V.K., Zinchenko T.D. Statisticheskij analiz strukturnoj izmenchivosti donnykh soobshchestv i proverka gipotezy rechnogo kontinuum [Statistical analysis of the structural variability of bottom communities and testing the river continuum hypothesis] // *Water resources*. 2014. Vol. 41, No 5. P. 530–540.
6. Shitikov V.K., Mastitskiy S.E. Klassifikatsiya, regressiya i drugie algoritmy Data Mining s ispol'zovaniem R. Elektronnaya kniga. [Classification, regression and other Data Mining algorithms using R. Electronic book]. 2017. 351 p. URL: <https://stok1946.blogspot.com>. (Date of Access 10.10.2020)
7. Franklin J. Mapping Species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. 320 p.
8. García-Roselló E., Guisande C., Heine J., Pelayo-Villamil P., Manjarrés-Hernández A., González-Vilas L., González-Dacosta J., Vaamonde A., Granado-Lorencio C. Using MODESTR to download, import and clean species distribution records // *Methods in ecology and evolution*. 2014. Vol. 5. P. 703–713. DOI: 10.1111/2041-210X.12209
9. Golovatyuk L.V., Shitikov V.K., Zinchenko T.D. Estimation of the zonal distribution of species of bottom communities in lowland rivers of the middle and Lower Volga basin // *Biology bulletin*. 2018. Vol. 45 (10). P. 1262–1268.
10. González-Vilas L., Guisande C., Vari R., Pelayo-Villamil P., Manjarrés-Hernández A., García-Roselló E., González-Dacosta J., Heine J., Pérez-Costasa E., Granado-Lorencio C., Palau-Ibars A., Lobo J.M. Geospatial data of freshwater habitats for macroecological studies: an example with freshwater fishes // *International journal of geographical information science*. 2015. Vol. 30, Iss.1, P. 126-141. DOI: 10.1080/13658816.2015.1072629
11. Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. Habitat suitability and distribution models: with applications in R. Cambridge: Cambridge University Press, 2017. 478 p.
12. Guisande C., Garcia-Rosello E., Heine J., Gonzalez-Dacosta J., Gonzalez-Vilas L., Garcia-Perez B., Lobo J.M. SPEDInstabR: an algorithm based on a fluctuation index for selecting predictors in species distribution modeling // *Ecological Informatics*. 2017. Vol. 37. P. 18–23.
13. Harte J. Maximum entropy and ecology: a theory of abundance, distribution, and energetics. London: Oxford University Press, 2011. 257 p.
14. Hastie T., Fithian W. Inference from controversy // *Ecography*. 2013. Vol. 36. P. 864–867.
15. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // *International journal of climatology*. 2005. Vol. 25. P. 1965–1978.
16. Johnson D.H. The Comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference // *Ecology*.

References

1. Zinchenko T.D. Ekologo-faunisticheskaya harakteristika hironomid (Diptera, Chironomidae) malyh rek bassejna Srednej

1980. Vol. 61, No 1. P. 65–71.

17. Koleff P., Gaston K.J. Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models // *Ecography*. 2001. Vol. 24. P. 341–351.

18. Manni F., Guerard E., Heyer E. Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm // *Human biology*. 2004. Vol. 76, No 2. P. 173–190.

19. Norberg A., Abrego N., Blanchet F.G., Adler F.R., Anderson B.J. et al. A comprehensive evaluation of predictive performance of 33 species distribution models at species and community levels // *Ecological monographs*. 2019. Vol. 89, No 3. P. e01370.

20. Peterson A.T., Soberón J., Pearson R.G., Anderson R.P., Martínez-Meyer E., Nakamura M., Araújo M.B. *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)*. Princeton: Princeton Univ. Press, 2011. 328 p.

21. Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecological modelling*. 2006. Vol. 190, No 3–4. P. 231–259.

Shitikov V.K., Zinchenko T.D., Golovatuyk L.V.
Maximum entropy models and spatial distribution of bottom community species on the territory of the Middle and Lower Volga region.

In the article the authors present the results of applying the max Entropy method for modeling the spatial distribution of macrozoobenthos species in the Middle and Lower Volga regions. We used data from long-term (1990-2019) studies of bottom communities in 102 small and medium-sized rivers. As independent variables reflecting environmental conditions, the constructed models included bioclimatic and landscape indicators of the raster type downloaded from the WorldClim server (average temperatures, precipitation, elevation, and vertical terrain dissection). The results of testing the quality and predictive power of models, as well as statistical indicators of the relative importance of each of the abiotic factors used, are presented. The problems of using various algorithms for constructing models of spatial distribution of species in relation to hydrobiological observations of freshwater rivers ecosystems are discussed.

Keywords: maximum entropy; MaxEnt model; species distribution; biogeography; macrozoobenthos; plain rivers; Volga river basin.

Раскрытие информации о конфликте интересов: Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / Disclosure of conflict of interest information: The author claims no conflict of interest

Информация о статье / Information about the article.

Поступила в редакцию / Entered the editorial office: 23.04.2021

Одобрено рецензентами / Approved by reviewers: 17.05.2021

Принята к публикации / Accepted for publication: 15.06.2021

Информация об авторах

Шитиков Владимир Кириллович, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Самарский ФИЦ РАН, 445003, Россия, г. Тольятти, ул. Комзина, 10, E-mail: stok1946@gmail.com.

Зинченко Татьяна Дмитриевна, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, и.о. зав. лабораторией, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Самарский ФИЦ РАН, 445003, Россия, г. Тольятти, ул. Комзина, 10, E-mail: zinchenko.tdz@yandex.ru.

Головатюк Лариса Владимировна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Самарский ФИЦ РАН, 445003, Россия, г. Тольятти, ул. Комзина, 10, E-mail: gollarisa@mail.ru.

Information about the authors

Vladimir K. Shitikov, D.Sci. in Biology, Senior Researcher, Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Samara Federal Research Scientific Center of RAS, 10, Komzina st., Tol'yatti, 445003, Russia, E-mail: stok1946@gmail.com.

Tatiana D. Zinchenko, D.Sci. in Biology, Professor, Chief Researcher, Acting Head of Laboratory, Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Samara Federal Research Scientific Center of RAS, 10, Komzina st., Tol'yatti, 445003, Russia, E-mail: zinchenko.tdz@yandex.ru.

Larisa V. Golovatuyk, Ph.D. in Biology, Senior Researcher, Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Samara Federal Research Scientific Center of RAS, 10, Komzina st., Tol'yatti, 445003, Russia, E-mail: gollarisa@mail.ru.