



Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2024. Т. 24, вып. 3. С. 342–351

Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology, 2024, vol. 24, iss. 3, pp. 342–351

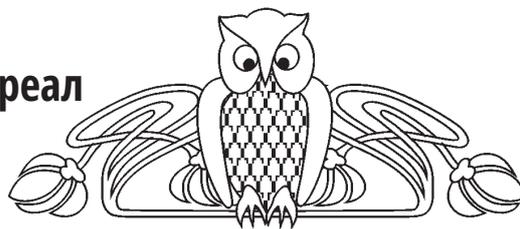
<https://ichbe.sgu.ru>

<https://doi.org/10.18500/1816-9775-2024-24-3-342-351>, EDN: ZLEAIT

Научная статья

УДК 581.9 + 582.491

Потенциальный биоклиматический ареал *Ephedra distachya* L.



Е. А. Нющенко¹✉, В. В. Соляников²

¹Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

²Санкт-Петербургский филиал ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» («ГосНИОРХ» им. Л. С. Берга), Россия, 199053, г. Санкт-Петербург, ул. Набережная Макарова, д. 26

Нющенко Екатерина Александровна, кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и экологии, arhipovaea@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1946-4628>

Соляников Вадим Владимирович, ведущий специалист лаборатории гидробиологии, lacrimas.777@mail.ru, <https://orcid.org/0009-0005-3889-1237>

Аннотация. Приводятся современные данные по распространению *Ephedra distachya* L. Предпринята попытка моделирования биоклиматического ареала вида методом максимальной энтропии и сравнения полученных данных с ареалом, определенным в сводке «Флора СССР», с учетом дополнений из монографий «Флора европейской части СССР» и «География древесных растений СССР». MaxEnt-моделирование потенциального ареала *E. distachya* проводилось на основе фондов гербария Саратовского государственного университета (SARAT), базы данных GBIF и электронного атласа «Plantarium». Всего использовано 6973 точки местонахождения вида. В соответствии с полученной биоклиматической моделью, в современном климате наиболее благоприятны условия для существования вида на побережье Черного, Азовского, Мраморного, Средиземного и Каспийского морей, на территориях бывших АзССР, УССР и ГрузССР. В РФ (современной РФ) нахождение вида оптимально в Приволжском, Северо-Кавказском и Южном федеральных округах. Резкое сужение потенциального ареала наблюдается в Уральском и Центральном федеральных округах РФ, а также на территориях бывших ТурССР и КазССР. Точность модели подтверждает высокий показатель AUC (Area Under Curve), который составляет 0.933 для тренировочных данных и 0.930 для тестовых. Установлены климатические параметры, влияющие на расселение вида, в которых его существование оптимально. Наибольший вклад в построение модели после пермутации внесли изотермальность (32%), среднегодовая температура (23.1%), среднемесячная суточная амплитуда температуры (12.4%), а также максимальная температура наиболее теплого месяца (11.6%). Проведён корреляционный анализ параметров, внесших наибольший вклад после пермутации. При оценке погрешности методом *jackknife* получена переменная (среднегодовая температура), содержащая наибольшую информацию, которой нет в других переменных, исключение этой переменной ведет к ухудшению модели.

Ключевые слова: *Ephedra distachya* L., MaxEnt-моделирование, биоклиматические параметры, география растений, потенциальный ареал

Для цитирования: Нющенко Е. А., Соляников В. В. Потенциальный биоклиматический ареал *Ephedra distachya* L. // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2024. Т. 24, вып. 3. С. 342–351. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2024-24-3-342-351>, EDN: ZLEAIT

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Article

Potential bioclimatic range of *Ephedra distachya* L.

Е. А. Nyushchenko¹✉, V. V. Solyannikov²

¹Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

²St. Petersburg branch of All-Russian Scientific Research Institute of Fisheries and Oceanography (L. S. Berg "GosNIORKh"), 26 Naberezhnaya Makarova St., St. Petersburg 199053, Russia

Ekaterina A. Nyushchenko, arhipovaea@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1946-4628>

Vadim V. Solyannikov, lacrimas.777@mail.ru, <https://orcid.org/0009-0005-3889-1237>

Abstract. The paper presents modern data on the distribution of *Ephedra distachya* L. an attempt was made to model the bioclimatic range of the species using the maximum entropy method and compare the obtained data with the range defined in the report «Flora of the USSR», taking into account additions from the monographs «Flora of the European Part of the USSR» and «Geography of Trees plants of the USSR». MaxEnt modeling of the potential range of *E. distachya* was carried out on the basis of the herbarium collections of Saratov State University (SARAT), the GBIF database and the Plantarium electronic atlas. A total of 6973 species location points were used. In accordance with the



obtained bioclimatic model, in the modern climate the most favorable conditions for the existence of the species are on the coasts of the Black, Azov, Marmara, Mediterranean and Caspian Seas, in the territories of the former AzSSR, Ukrainian SSR and Georgian SSR. In the RSFSR (modern Russian Federation), the species is optimally located in the Volga, North Caucasus and Southern federal districts. A sharp narrowing of the potential range is observed in the Ural and Central Federal Districts of the Russian Federation, as well as in the territories of the former TurSSR and KazSSR. The accuracy of the model is confirmed by the high AUC (Area Under Curve) score, which is 0.933 for training data and 0.930 for test data. Climatic parameters have been established that influence the distribution of the species, in which its existence is optimal. The greatest contribution to the construction of the model after permutation was made by isothermality (32%), average annual temperature (23.1%), average monthly daily temperature amplitude (12.4%), as well as the maximum temperature of the warmest month (11.6%). A correlation analysis of the parameters that made the greatest contribution after permutation was carried out. When estimating the error using the *jackknife* method, a variable (average annual temperature) was obtained that contains the most information that is not in other variables; the exclusion of this variable leads to deterioration of the model.

Keywords: *Ephedra distachya* L., MaxEnt modeling, bioclimatic parameters, plant geography, potential habitat

For citation: Nyushchenko E. A., Solyannikov V. V. Potential bioclimatic range of *Ephedra distachya* L. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2024, vol. 24, iss. 3, pp. 342–351 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2024-24-3-342-351>, EDN: ZLEAIT

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

Введение

Растения являются основой наземных экосистем, и вопросы изучения их распространения в мировом масштабе весьма актуальны, особенно в отношении представителей реликтовой флоры. При этом воздействия различных климатических факторов на растительность нашей планеты ограничивают их расселение на новые территории. Однако схожие с естественными биотопами среды могут служить потенциальным биоклиматическим ареалом для многих видов. В этом случае важную роль играют гербарные коллекции и международные базы данных, которые содержат достаточно полную информацию о географическом распространении *E. distachya* [1]. Поэтому именно MaxEnt является наиболее подходящим инструментом для прогнозирования потенциального распространения редких и исчезающих видов. Этот метод имеет ряд преимуществ, так как наблюдаемые закономерности позволяют предположить, что общие свойства местообитаний в заселенном ареале аналогичным образом влияют на уровни инвазии в разных частях мира.

Эфедра двухколосковая (*Ephedra distachya* L.) представляет собой вечнозеленый кустарничек, имеющий укороченный, полудревесневший стебель и чешуевидные листья. Этот ксерофит произрастает как в лесостепных, так и в аридных зонах Евразии, отдавая предпочтения меловым отложениям, нижним поясам гор и песчаным массивам [2]. Выявление закономерностей распределения *E. distachya* с характеристиками биотопов и факторами окружающей среды весьма актуальны, так как данный вид является ксеротермическим реликтом и занесён в региональные Красные книги 11 субъектов России и ряда прилегающих к ней стран. Поэтому установление границ ареалов и выявление их особенностей имеет большое значение для охраны данного вида и понимания его биогеографии.

Цель исследования: характеристика потенциального биоклиматического ареала *E. distachya*.

Материалы и методы

В качестве эффективного алгоритма моделирования климатических условий и пространственного распространения видов был использован метод максимальной энтропии, реализуемый в программе MaxEnt [3, 4]. Данный алгоритм позволяет предсказать присутствие *E. distachya* в географическом пространстве, основываясь только на точках регистрации вида, без учета мест документированного отсутствия.

Информация о местах сбора *E. distachya* была взята из нескольких баз данных: гербария Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского (SARAT), глобальной информационной системы о биоразнообразии GBIF [5] и электронного атласа-определителя растений «Plantarium» [6]. SARAT является крупнейшим гербарием на территории Нижнего Поволжья, входит в международный Союз гербариев мира. Фонды содержат значительный материал, по предварительной оценке, около 100 тысяч листов [7]. Всего было использовано 6973 точки, из них 221 из гербария СГУ (SARAT), 6702 из GBIF, 50 из Plantarium. Все сборы саратовского гербария были проверены и в случае необходимости переопределены.

В данной работе были использованы 19 климатических переменных – это слои биоклиматической информации мировой базы WorldClim [8] по сетке географических координат с разрешением 2.5 минуты.

В этих растрах содержится информация по климатическим параметрам, которая представляет собой пространственную интерполяцию данных с метеостанций мира за период 1970–2000 гг. 19 климатических переменных и их комбинации были выбраны на основе биологической



значимости для распространения отдельных видов растений и прошли апробацию в других исследованиях [9, 10]. Используются тематические растровые слои с пространственным разрешением около 5 км². Данные предназначены для экологического и геоинформационного моделирования, находятся в свободном доступе для научных исследований и некоммерческого использования.

Для биоклиматического моделирования использовался программный пакет MaxEnt, визуализация данных и пространственный анализ результатов моделирования проводились в геоинформационной среде Diva-GIS, находящейся в свободном доступе [11]. Анализ распространения вида проводился по сводкам «Флоры СССР» [2], «Географии древесных растений СССР» [12] и «Флоре Европейской части СССР» [13] в соответствии с принятыми в них районированиями.

Для анализа был выбран порог в 10 процентов. Это значит, что 10% точек не включаются в анализ и соответствующие им местообитания расцениваются как нетипичные. Пороговое значение в нашем случае равно 0.3, то есть климатические условия территорий, окрашенных нейтральным цветом (0–0.3) будут оцениваться как неподходящие для вида и выходящие за пределы его эколого-климатической ниши.

Результаты и их обсуждение

В результате моделирования была получена карта, на которой с помощью градиций цвета обозначается вероятность нахождения вида в конкретной точке. Точность модели подтверждает высокий показатель AUC (Area Under Curve), для тренировочных данных он составляет 0.933 и для тестовых данных – 0.930.

Во «Флоре СССР» указывается следующая область распространения *E. distachya*: Средне-Днепровский, Волжско-Донской, Заволжский, Волжско-Камский, (юг) Нижне-Волжский, Причерноморский, Крым; Зап. Верхне-Тобольский, Иртышский, Алтайский, Предкавказский, Дагестанский, Западно-Кавказский, Восточно-Закавказский, Арало-Каспийский, Кара-Кумский, Прибалхашский, Джунгаро-Гарбагатский. За пределами СССР – Средиземноморский и Китайский [2].

В «Географии древесных растений СССР» добавляются Бессарабский, Южно-Закавказский и Тальшский [12]. Во «Флоре Европейской части СССР» упоминаются Молд. (Молдавская СССР) и Карп. (Львовская, Дрогобычская, Закарпатская, Ивано-Франковская и Черновицкая обл. СССР) [13].

Потенциальный ареал *E. distachya*

Во флористическом отношении точки находок *E. distachya* показывают, что вид распространен достаточно широко в Средиземноморской, Циркумбореальной (южная часть) и Ирано-Туранской (северная часть) областях Голарктического царства, характерных для рода *Ephedra* [14]. Относительно районов «Флоры СССР», где вид регистрируется, наблюдается частичное или полное отсутствие точек, что отражается на потенциальном ареале. Модель предсказала более узкий диапазон распространения в пределах уже известных границ подходящих мест обитания.

В современных климатических условиях, исходя из имеющегося набора координат (данных), модель демонстрирует, что *E. distachya* с вероятностью более 60% может встречаться на побережье Черного (включая полуостров Крым), Азовского, Средиземного, Мраморного и Каспийского морей, на территориях бывших АзССР, ГрузССР и УССР. В РФ (нынешней РФ) нахождение вида оптимально в Приволжском (Саратовская, Самарская, Оренбургская области), Северо-Кавказском (Ставропольский край, Чеченская и Дагестанская республики) и Южном (Краснодарский край, Ростовская, Воронежская, Астраханская области, республика Адыгея и Калмыкия) федеральных округах, что во многом совпадает с ареалом, указанным во «Флоре СССР» (рис. 1).

Резкое сужение ареала наблюдается в Уральском и Центральном федеральных округах РФ, а также на территориях бывших УзССР и ТурССР. Расхождение потенциального биоклиматического ареала с известным распространением вида можно объяснить неполнотой данных на портале GBIF. Кроме того, используемые биоклиматические параметры WORLDCLIM содержат данные о глобальном климате, которые не всегда можно учесть для мезо- и микрорельефа отдельных территориальных выделов. Так, *E. distachya* встречается на территории некоторых субъектов Уральского федерального округа, являясь сопутствующим видом азональной растительности меловых обнажений [15–17]. Меловые холмы представляют собой своеобразный рефугиум петрофитной флоры, с присущим ему микроклиматом и почвенными особенностями [18]. Для Центрального федерального округа ситуация аналогична. Вид узко распространен по степным холмам с карбонатным осыпями [19–20]. Отдельные популяции встречаются на балках с меловыми обнажениями [21] и в петрофитных степях [22].

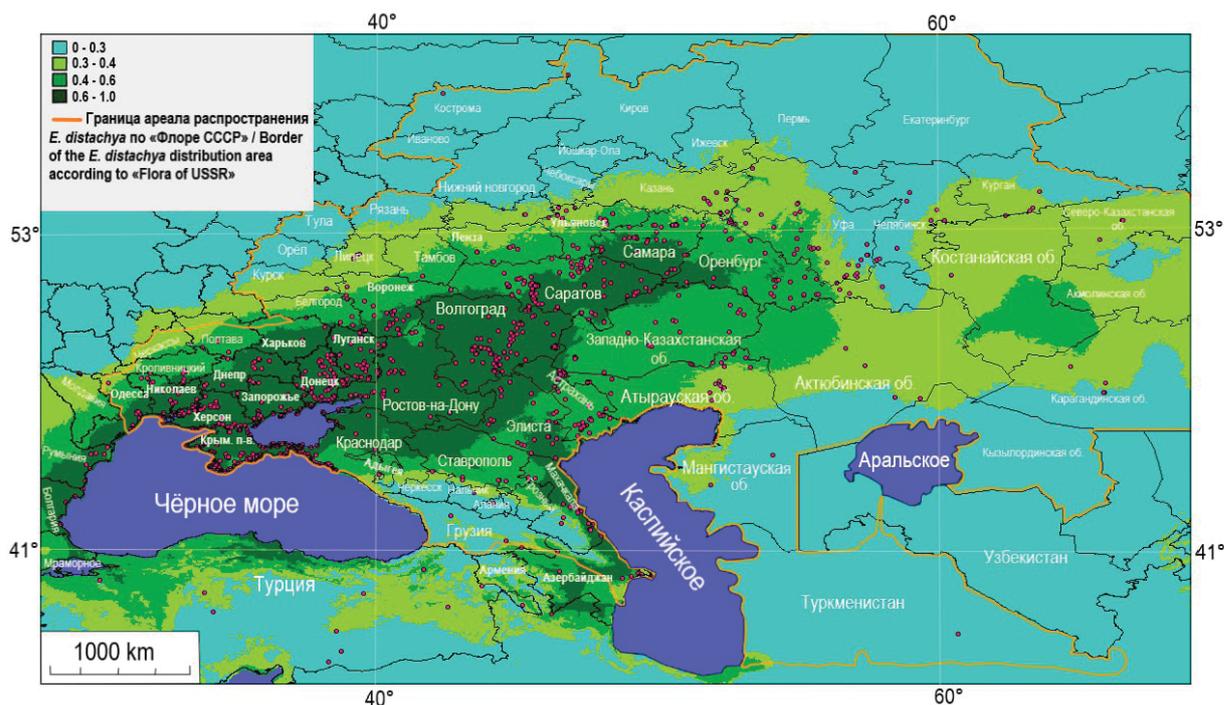


Рис. 1. Центральная часть ареала *E. distachya*, примерно совпадающая с указанным во «Флоре СССР»
 Fig. 1. The central part of the range of *E. distachya*, approximately coinciding with that indicated in the “Flora of the USSR”

Отдельное внимание обращают на себя территории Западного и Северного Казахстана с высокой вероятностью нахождения вида (30–60%), но при этом достаточно малым количеством точек его документированного присутствия. Представленный здесь потенциальный ареал практически совпадает с природно-зональным районированием Казахстана, охватывая степные и полупустынные участки страны и отсекая другие природные зоны, в частности пустыни. Для степей в большей степени соответствует градация цвета с вероятностью 40%, для полупустынь – 30%. Данная закономерность характерна и близрасположенным к Казахстану субъектам Уральского федерального округа, где между степными зонами Оренбургской и Челябинской областей расположено «пятно» с неподходящим для вида ареалом, большая часть которого занята широколиственными лесами. По направлению на восток к Костанайской области модель выделяет небольшой анклав с потенциальным местообитанием для *E. distachya*. Данная территория расположена в зонах степей и полупустынь, охватывает следующие районы: южную границу Наурзумского и северную Джангельдинского, большую часть Амангельдинского, а также город областного подчинения Аркалык. Модель демонстрирует, что присутствие *E. distachya* на данной территории возможно с вероятностью 40%. Так, по данным гербария Костанайского государственного

педагогического института, вид отмечается для данных районов [23]. При этом в юго-западной части Джангельдинского района вероятность нахождения вида составляет 30%, что объясняется переходом степей в полупустыни. Говоря о Костанайской области, как о примере потенциального ареала с практически полным отсутствием точек регистрации, следует сказать, что модель достоверно предугадала возможное присутствие вида, который занимает здесь равнины степной и полупустынной зон [23–24].

Г. В. Матяшенко отмечает, что биоморфный состав и экологические особенности растительности меловых рефугиумов близка к сообществам средиземноморья [25], где *E. distachya* встречается с высокой частотой. Еще А. А. Гроссгейм указывал на приуроченность вида к морским побережьям [26]. Так, согласно гис-карте, наиболее благоприятны климатические условия для существования *E. distachya* в Средиземноморской флористической области: вдоль берегов Чёрного, Мраморного и Средиземного морей. В современных границах потенциальный ареал широко охватывает Восточную (Албания, Хорватия, Румыния, Болгария, Венгрия, Северная Македония), Западную (Франция) и Южную Европы (Греция, Италия, Испания), кроме того, выделяются отдельные территории Юго-Западной Азии (побережье Турции) и незначительная часть Северной Африки (рис. 2).

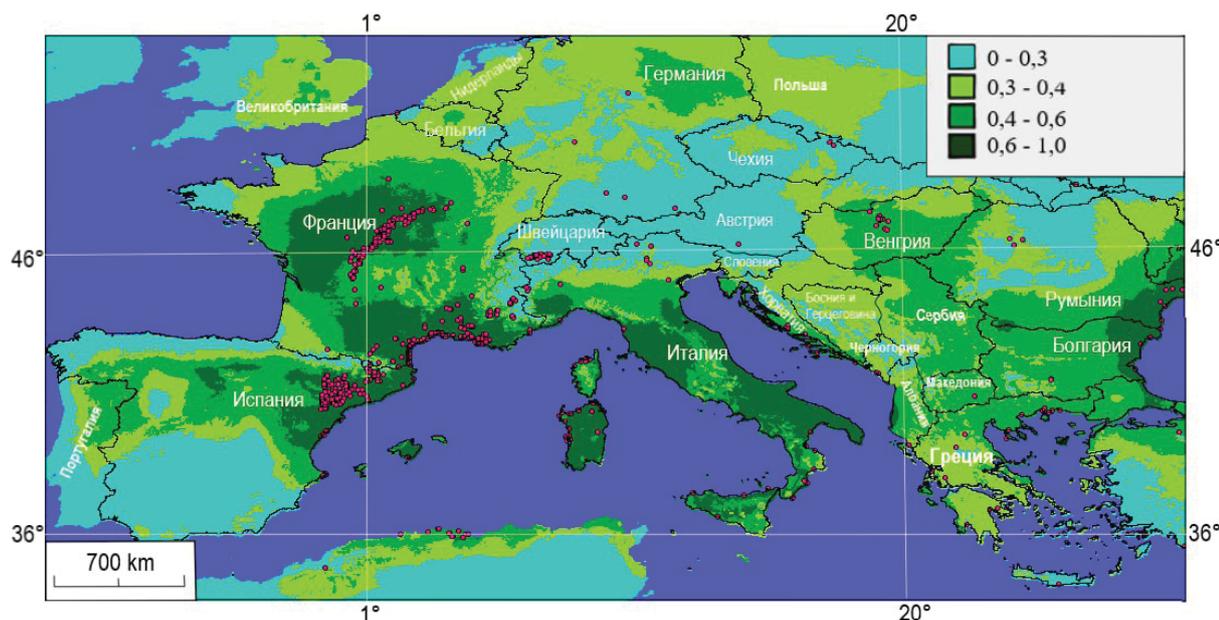


Рис. 2. Средиземноморская часть потенциального биоклиматического ареала *E. distachya*

Fig. 2. Mediterranean part of the potential bioclimatic range of *E. distachya*

Важнейшие предикторные переменные среды для *E. distachya*

Пространственные данные о параметрах окружающей среды – предикторы – часто имеют взаимную корреляцию. Это может являться причиной нестабильности модели и вносить ошибку в результаты [27]. Тем не менее MaxEnt устойчив к влиянию взаимно коррелирующих предикторов [28] благодаря параметризации, поэтому даже если переменные сильно связаны, это не приводит к заметным искажениям предсказанного пространственного распределения [29].

Анализ вклада различных климатических параметров в модель потенциального ареала [30] позволяет по полученным данным выявить наиболее существенные экологические факторы, лимитирующие распространение вида. В табл. 1 представлены результаты вклада каждой переменной путём прямой оценки в процентном отношении и оценки после пермутации.

Наибольший вклад в построение модели внесли средняя температура самого холодного квартала (22.3), осадки самого сухого квартала (14.3), среднегодовая температура (12.4). После пермутации роль BIO11 и BIO17, означающих, соответственно, среднюю температуру самого холодного квартала и осадки самого сухого квартала, поменялась, а на первое место вышла переменная BIO1 (среднегодовая температура), которая при прямой оценке занимала третью строчку. На вторые и третьи места выдвинулись

переменные BIO2 и BIO5 (среднемесячная суточная амплитуда температуры и максимальная температура наиболее теплого месяца), занимавшие до этого лишь шестую и седьмую строчки.

Чтобы минимизировать влияние корреляции, после проведения специальной процедуры в анализ было включено только 8 переменных, внесших наибольший вклад после пермутации – это BIO1 (среднегодовая температура); BIO18 (осадки самого теплого квартала); BIO2 (среднемесячная амплитуда температуры); BIO5 (максимальная температура наиболее теплого месяца); BIO4 (сезонность температуры); BIO12 (среднегодовые осадки); BIO19 (осадки самого холодного квартала); BIO3 (изотермальность).

В табл. 2 приведены полученные коэффициенты Спирмена для рассматриваемых параметров.

Значения во всех случаях не превышает 0.7, что подтверждает полученную модель и означает, что каждый нескоррелированный параметр вносит самостоятельный в неё вклад. При этом корреляция наблюдается только между BIO3 и BIO4, а также BIO18 и BIO19. В первом случае оба параметра отражают относительно одинаковую или имеют небольшую изменчивость температур в течение года. Во втором же случае сильную корреляцию можно объяснить их связью с общим климатическим циклом и паттернами осадков в определенных регионах.

**Вклад в модель ареала *E. distachya* биоклиматических переменных
Contribution to the range model of *E. distachya* of bioclimatic variables**

Сокращение / Reduction	Параметр / Variable	Вклад, % / Contribution, %	Пермутационная значимость, % / Permutation importance, %
BIO11	Средняя температура самого холодного квартала / Average temperature of the coldest quarter	22.3	0.5
BIO17	Осадки самого сухого квартала / Precipitation of the driest quarter	14.3	0.3
BIO1	Среднегодовая температура / Average annual temperature	12.4	23.1
BIO18	Осадки самого теплого квартала / Precipitation of the warmest quarter	10.6	6.8
BIO6	Минимальная температура наиболее холодного месяца / Minimum temperature of the coldest month	9.8	0
BIO2	Среднемесячная суточная амплитуда температуры / Average monthly daily temperature range	9.4	12.4
BIO5	Максимальная температура наиболее теплого месяца / Maximum temperature of the warmest month	7.5	11.6
BIO4	Сезонность температуры (коэффициент вариации) / Temperature seasonality (coefficient of variation) bi04	5.2	5.6
BIO3	Изотермальность (BIO1/ BIO7) × 100 / Isothermality (BIO1/ BIO7) × 100 bi5	3.8	32
BIO14	Осадки самого сухого месяца / Precipitation of the driest month	1.2	0
BIO15	Сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации) / Seasonality of precipitation (coefficient of variation)	1	0.2
BIO12	Среднегодовые осадки / Average annual precipitation	0.9	5.3
BIO19	Осадки самого холодного квартала / Precipitation of the coldest quarter	0.6	1,3
BIO7	Среднегодовая амплитуда колебания температуры (BIO5 – BIO6) / Average annual amplitude of temperature fluctuations (BIO5 – BIO6)	0.5	0
BIO13	Осадки самого влажного квартала / Precipitation of the wettest quarter	0.4	0.4
BIO9	Средняя температура наиболее сухого квартала / Average temperature of the driest quarter	0.1	0.1
BIO10	Средняя температура наиболее теплого квартала / Average temperature of the warmest quarter	0	0.3
BIO16	Осадки самого влажного месяца / Precipitation of the wettest month	0	0.1
BIO8	Средняя температура наиболее влажного квартала / Average temperature of the wettest quarter	0	0

Примечание. Отмеченные корреляции значимы на уровне $p \leq 0.05$.
Note. The correlations reported are significant at $p \leq 0.05$.

Далее показана оценка вклада каждой переменной в модель распространения с использованием приема *jackknife* (рис. 3–5).

В данном случае BIO12 (среднегодовые осадки) почти не дают прироста, и использование одной этой переменной для моделиро-

вания пространственного распространения вида бесполезно. При этом BIO1 (среднегодовая температура) содержит достаточное количество уникальной информации, исключение этой переменной ведет к ухудшению модели.



Таблица 2 / Table 2

**Корреляция параметров, внёших наибольший вклад в построение модели
потенциального ареала *E. distachya***
**Correlation of parameters that made the greatest contribution to the construction of a model
of the potential range of *E. distachya***

Параметр	BIO1	BIO2	BIO3	BIO4	BIO5	BIO12	BIO18	BIO19
BIO1	–	0.26	0.43	–0.36	0.15	0.14	–0.14	0.12
BIO2	0.26	–	0.46	–0.18	0.19	0.08	–0.06	0.06
BIO3	0.43	0.46	–	–0.71	0.17	0.41	0.25	0.24
BIO4	–0.36	–0.18	–0.71	–	–0.10	–0.64	–0.07	–0.55
BIO5	0.15	0.19	0.17	–0.10	–	0.07	–	–0.03
BIO12	0.14	0.08	0.41	–0.64	0.07	–	0.63	0.80
BIO18	–0.14	–0.06	0.25	–0.07	–	0.63	–	0.29
BIO19	0.12	0.06	0.24	–0.55	–0.03	0.80	0.29	–

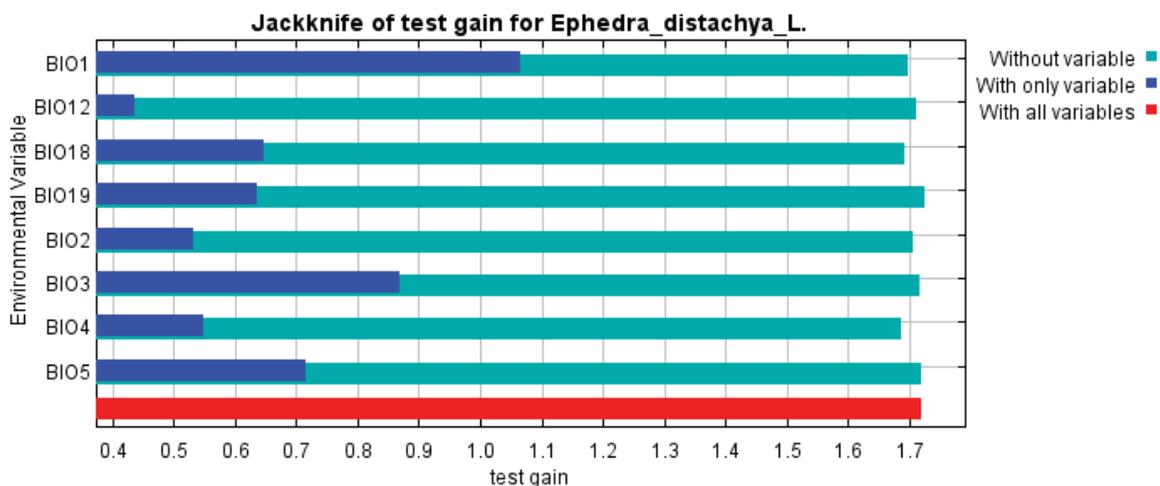


Рис. 3. Диаграмма для проверки прироста тестовых данных (цвет онлайн)
Fig. 3. Diagram for checking the growth of test data (color online)

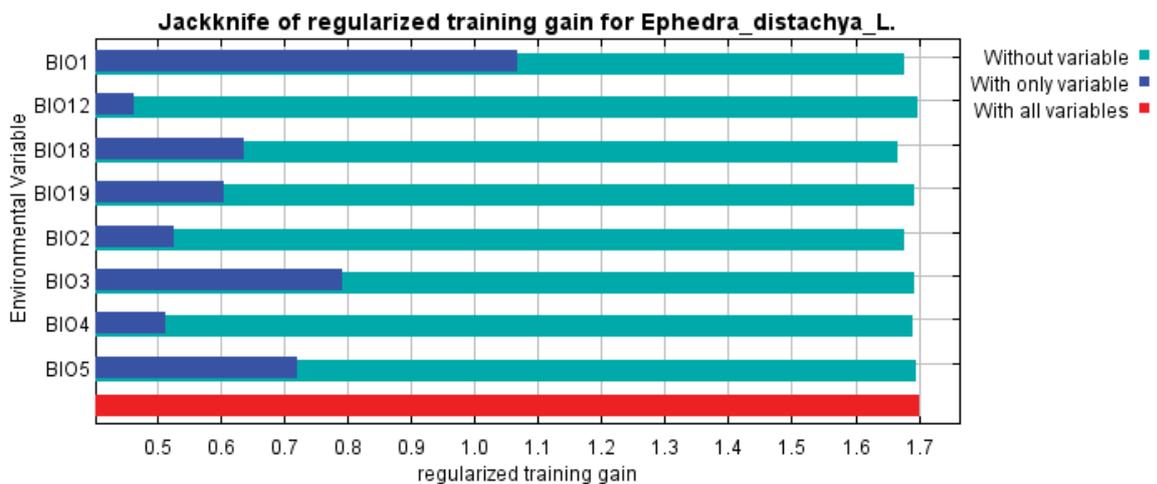


Рис. 4. Диаграмма для проверки прироста обучающих данных (цвет онлайн)
Fig. 4. Diagram for checking the growth of training data (color online)

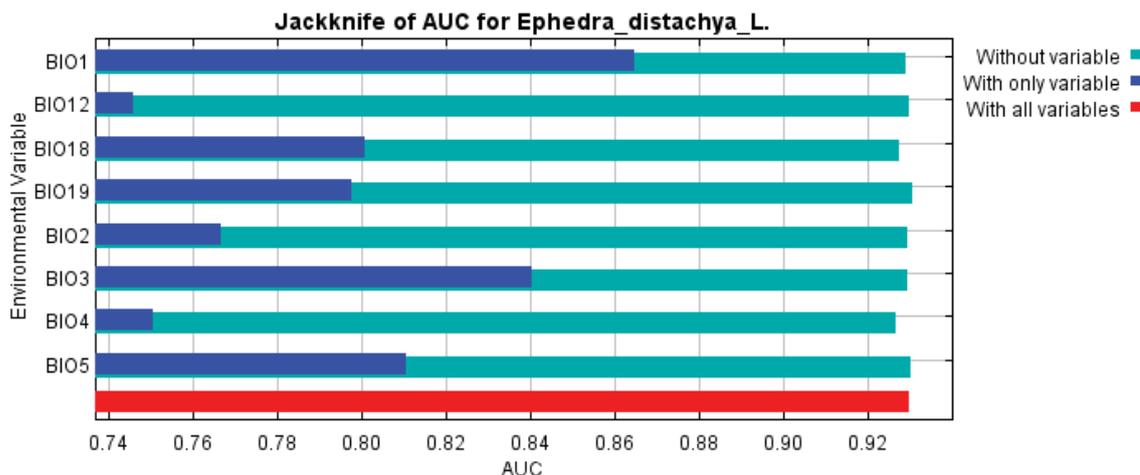


Рис. 5. Диаграмма для проверки прироста AUC (цвет онлайн)
 Fig. 5. Diagram to check the growth in AUC (color online)

Из этого следует, что переменные, определяющие оптимальные условия ареала, в значительной степени связаны с высокими температурами и их годовыми коэффициентами вариации. При этом изотермальность показывает высокую стабильность температур, что отражается в закономерном распределении вида в степной зоне и на морских побережьях, где климат характеризуется относительным постоянством. Установленные переменные объясняют экологические особенности, связанные с ксерофитным образом жизни *E. distachya* и дают представление о факторах, ограничивающих её распространение.

Заключение

На основании информации о местах сбора *E. distachya*, взятой из трёх баз данных: гербария Саратовского государственного университета (SARAT), глобальной информационной системы о биоразнообразии GBIF и электронного атласа-определителя растений Plantarium, были получены 6973 точки местонахождения вида, которые применялись для построения потенциального биоклиматического ареала *E. distachya*. В результате моделирования методом максимальной энтропии были получены данные, предсказывающие более узкий диапазон распространения в пределах уже известных границ подходящих мест обитания.

Установлены климатические параметры, влияющие на расселение вида, в которых существование вида оптимально. Наибольший вклад в построение модели внесли изотермальность, среднегодовая температура, а также максимальная температура наиболее теплого месяца.

Список литературы

1. Санданов Д. В. Современные подходы к моделированию разнообразия и пространственному распределению видов растений: перспективы их применения в России // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2019. № 46. С. 82–114. <https://doi.org/10.17223/19988591/46/5>
2. Флора СССР / ред. В. Л. Комаров, Б. К. Шишкин, Е. Г. Бобров. М. ; Л. : Изд-во Акад. наук СССР, 1961. Т. 26. 919 с.
3. Phillips S. J., Dudík M. Modeling of species distributions with maxent: New extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. Vol. 31. P. 161–175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
4. Phillips S. J., Anderson R. P., Dudík M., Schapire R. E., Blair M. E. Opening the black box: An open-source release of Maxent // *Ecography*. 2017. Vol. 40. P. 887–893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
5. GBIF: the Global Biodiversity Information Facility. URL: <https://www.gbif.org/> (дата обращения: 12.08.2022).
6. Plantarium : атлас видов и иллюстрированный online определитель растений. URL: <https://www.plantarium.ru> (дата обращения: 12.08.2022).
7. Архипова Е. А., Березуцкий М. А., Болдырев В. А., Буланый Ю. И. Формирование фондов и создание базы данных Гербария Саратовского государственного университета (SARAT, SARP) // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2009. Т. 9, вып. 1. С. 21–23.
8. WorldClim: Global climate and weather data [Электронный ресурс]. URL: <https://www.worldclim.org/> (дата обращения: 18.08.2022).
9. Куликова Л. В., Петрова Н. А., Кашин А. С. Потенциальный биоклиматический ареал *Calophaca wolgarica* (l. fl.) DC в связи с выбором мест для его реинтродукции в Саратовскую область // Бюл. Бот. сада СГУ. 2018. Т. 18, № 4. С. 38–48.
10. Исаев А. П., Борисов Б. З., Никифорова Е. Н. Биоклиматическое моделирование ареала сосны обыкновенной



- новенной (*Pinus sylvestris* L.) в Якутии // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2019. Т. 24, № 3. С. 121–133. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2019-24-3-11>
11. DIVA-GIS. 2021. URL: <http://www.diva-gis.org/> (дата обращения: 28.09.2022).
12. Соколов С. Я., Связева О. А. География древесных растений СССР. М. ; Л. : Наука, 1965. 265 с.
13. Флора европейской части СССР, том VII / отв. ред. и ред. тома Н. Н. Цвелев. СПб. : Наука, 1994. 317 с.
14. Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л. : Наука, 1978. 248 с.
15. Голованов Я. М., Ямалов С. М., Лебедева М. В. Растительность меловых обнажений Подуральского плато и сопредельных территорий // Растительность России. 2021. № 40. С. 3–42. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2021.40.3>
16. Тептина А. Ю., Лебедева М. В., Ямалов С. М. О некоторых сообществах петрофитных степей Среднего Урала // Растительность России. 2018. № 33. С. 92–106. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2018.33.92>
17. Золотарева Н. В., Подгаевская Е. Н., Лесина С. А., Куянцева Н. Б. Местонахождения и современное состояние популяций редких растений Ильменского государственного заповедника (степное лесничество) // Вестник ОГУ. 2012. № 6 (142). С. 45–49.
18. Ямалов С. М., Миркин Б. М. Флористическая и географическая дифференциация настоящих и луговых степей Южного Урала // Растительный мир Азиатской России. 2010. № 2 (6). С. 58–65.
19. Скользнев Л. Н., Кирик А. И. Динамика растительности Галичьей Горы за 95 лет // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. 2007. № 2. С. 100–109.
20. Буцких Д. Р., Титова Л. В., Кирина И. Б. Уникальный мир реликтовых растений заповедника «Галичья гора» // Наука и образование. 2022. № 2. С. 1–6.
21. Солнышкина Е. Н. Характеристика растительного сообщества с *Ephedra distachya* L., расположенного в охранной зоне участка Лысье горы заповедника «Белогорье» // Флора и растительность Центрального Черноземья : материалы межрегион. науч. конф. (г. Курск, 6 апреля 2013 г.). Курск, 2013. С. 147–150.
22. Гусев А. В. Флора левобережья р. Холок. окрестности сёл Тростенец и Василь-Дол (Новооскольский район Белгородской области) // Флора и растительность Центрального Черноземья : материалы межрегион. науч. конф. (г. Курск, 6 апреля 2013 г.). Курск, 2013. С. 147–150.
23. Пережогин Ю. В. Ревизия Гербария Костанайского государственного педагогического института (семейства Onocleaceae – Ephedraceae) // Вестник КГПИ. 2009. № 4. С. 50–53.
24. Рачковская Е. И. Нелина Н. В. Растительность природного резервата «Алтын-Дала» // Геоботаническое картографирование. 2018. С. 91–106. <https://doi.org/geobotmap/2018.91>
25. Матяшенко Г. В. Меловые обнажения Подуральского плато как рефугиумы для редких видов растений // Ботанические исследования на Урале. Пермь : Пермский государственный университет, 2009. С. 227–230.
26. Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 1. Баку : АзФАН, 1939. 564 с.
27. Dormann C. F., Elith J., Bacher S. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance // *Ecography*. 2013. Vol. 36. P. 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
28. Elith J. A. Phillips S. J., Hastie T. Statistical explanation of MaxEnt for ecologists // *Diversity and Distributions*. 2011. Vol. 17, iss. 1. P. 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
29. Лисовский А. А., Дудов С. В. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 2. MaxEnt // *Журнал общей биологии*. 2020. Т. 81, № 2. С. 135–146. <https://doi.org/10.31857/S0044459620020049>
30. Олонова М. В., Гудкова П. Д. Биоклиматическое моделирование: задания для практической работы и методические указания к их выполнению. Томск : Издательский Дом Томского государственного университета, 2017. 50 с.

References

1. Sandanov D. V. Modern approaches to modeling plant diversity and spatial distribution of plant species: Implication prospects in Russia. *Tomsk State University Journal of Biology*, 2019, no. 46, pp. 82–114 (in Russian). <https://doi.org/10.17223/19988591/46/5>
2. Komarov V. L., Shishkin B. K., Bobrov E. G., eds. *Flora SSSR*. Moscow, Leningrad, Izd-vo Akademii nauk SSSR, 1961, vol. 26. 919 p. (in Russian).
3. Phillips S. J., Dudík M. Modeling of species distributions with maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 2008, vol. 31, pp. 161–175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
4. Phillips S. J., Anderson R. P., Dudík M., Schapire R. E., Blair M. E. Opening the black box: An open-source release of Maxent. *Ecography*, 2017, vol. 40, pp. 887–893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
5. GBIF: the Global Biodiversity Information Facility. Available at: <https://www.gbif.org/> (accessed August 12, 2022).
6. *Plantarium: atlas vidov I illiustririvannyu online oredelitel' rastenii* (Plantarium – atlas of species and illustrated online identification of plants). Available at: <https://www.plantarium.ru>. (accessed August 12, 2022).
7. Arhipova E. A., Berezuckij M. A., Boldyrev V. A., Bulanj Yu. I. Formation of funds and creation of a database of the herbarium of the Saratov State University (SARAT, SARP). *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2009, vol. 9, iss. 1, pp. 21–23 (in Russian).
8. WorldClim: *Global climate and weather data*. Available at: <https://www.worldclim.org/>. (accessed August 18, 2022).



9. Kulikova L. V., Petrova N. A., Kashin A. S. *Calophaca wolgarica* (L. FL.) Dc potential bioclimatic areal in connection with the selection of sites for reintroduction in the Saratov region. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2018, vol. 18, no. 4, pp. 38–48 (in Russian).
10. Isaev A. P., Borisov B. Z., Nikiforova E. N. Bioclimatic modeling of the distribution of Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.) in Yakutia. *Arctic and Subarctic Natural Resources*, 2019, vol. 24, no. 3, pp. 121–133 (in Russian). <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2019-24-3-11>
11. DIVA-GIS. 2021. Available at: <http://www.diva-gis.org/>. (accessed September 29, 2022).
12. Sokolov S. Ya., Svjazeva O. A. *Geografiya drevesnykh rasteniy SSSR* [Geography of woody plants of the USSR]. Moscow, Leningrad, Nauka, 1965. 265 p. (in Russian).
13. *Flora evropeyskoy chasti SSSR, tom VII. Otv. red. i red. toma N. N. Tselev* [Tselev N. N., ed. Flora of the European part of the USSR, vol. VII]. St. Petersburg, Nauka, 1994. 317 p. (in Russian).
14. Tahtadzhjan A. L. *Floristicheskie oblasti Zemli* [Floristic Areas of the Earth]. Leningrad, Nauka, 1978. 248 p. (in Russian).
15. Golovanov Ya. M., Jamalov S. M., Lebedeva M. V. Vegetation of chalk outcrops of Sub-Ural plateau and adjacent territories. *Vegetation on Russian*, 2021, no. 40, pp. 3–42 (in Russian). <https://doi.org/10.31111/vegus/2021.40.3>
16. Teptina A. Ju., Lebedeva M. V., Jamalov S. M. Some petrophytic communities of the Middle Ural. *Vegetation of Russia*, 2018, no. 33, pp. 92–106 (in Russian). <https://doi.org/10.31111/vegus/2018.33.92>
17. Zolotareva N. V., Podgaevskaja E. N., Lesina S. A., Kujanceva N. B. The localities and present-day condition of rare plants populations in Limenskiy State Natural Reserve (steppe forestry). *Vestnik of the Orenburg State University*, 2012, no. 6 (142), pp. 45–49 (in Russian).
18. Yamalov S. M., Mirkin B. M. The floristic and geographical differentiation of true and meadow steppes of the Southern Urals. *Plant Life of Asian Russia*, 2010, no. 2 (6), pp. 58–65 (in Russian).
19. Skol'zneva L. N., Kirik A. I. Dynamics of vegetation of Galichya Gora over 95 years. *Vestnik of Voronezh State University. Serija: Himija. Biologija. Farmacija*, 2007, no. 2, pp. 100–109 (in Russian).
20. Buckih D. R., Titova L. V., Kirina I. B. The unique of relict plants of the Galichya Gora Nature Reserve. *Science and Education*, 2022, no. 2, pp. 1–6 (in Russian).
21. Solnyshkina E. N. Characteristics of the plant community with *Ephedra distachya* L., located in the protected area of the Lysye Gory area of the Belogorye Nature Reserve. In: *Flora and vegetation of the Central Black Earth Region: Materials of the interregional scientific conference (Kursk, April 6, 2013)*. Kursk, 2013, pp. 147–150 (in Russian).
22. Gusev A. V. Flora of the left bank of the river Kholok. Vicinity of the villages of Trostenets and Vasil-Dol (Novooskolsky district of the Belgorod region). In: *Flora and Vegetation of the Central Black Earth Region: Materials of the interregional scientific conference (Kursk, April 6, 2013)*. Kursk, 2013, pp. 147–150 (in Russian).
23. Perezhogin Ju. V. Revision of the Herbarium of Kostanay State Pedagogical Institute (family Onocleaceae – Ephedraceae). *Vestnik of Kostanay State Pedagogical Institute*, 2009, no. 4, pp. 50–53 (in Russian).
24. *Rachkovskaja E. I. Nelina N. V.* The vegetation of the Nature Reserve "Altyn-Dala". *Geobotanical Mapping*, 2018, pp. 91–106 (in Russian). <https://doi.org/geobotmap/2018.91>
25. Matjashenko G. V. Chalk outcrops of the Subural plateau as refugia for rare plant species. *Botanical Research in the Urals*. Perm', Perm' State University Publ., 2009, pp. 227–230 (in Russian).
26. Grossgejm A. A. *Flora Kavkaza* [Flora of Caucasus]. Vol. 1. Baku, AzFAN Publ., 1939. 564 p. (in Russian).
27. Dormann C. F., Elith J., Bacher S. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 2013, vol. 36, pp. 27–46 (in Russian). <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
28. Elith J. A. Phillips S. J., Hastie T. Statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 2011, vol. 17, iss. 1, pp. 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
29. Lisovskij A. A., Dudov S. V. Advantages and limitations of application of the species distribution modeling methods. 2. MaxEnt. *Journal of Genetal Biology*, 2020, vol. 81, no. 2, pp. 135–146 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0044459620020049>
30. Olonova M. V., Gudkova P. D. *Bioklimaticheskoe modelirovanie: zadaniya dlya prakticheskoy raboty i metodicheskie ukazaniya k ikh vypolneniyu* [Bioclimatic modeling: Tasks for practical work and guidelines for their implementation]. Tomsk, Izdatel'skiy Dom Tomskogo gosudarstvennogo universiteta, 2017, pp. 50 (in Russian).

Поступила в редакцию: 23.11.2023; одобрена после рецензирования 13.03.2024; принята к публикации 28.05.2024; опубликована 30.09.2024

The article was submitted 23.11.2023; approved after reviewing 13.03.2024; accepted for publication 28.05.2024; published 30.09.2024