

УДК 581.9+58.08+58.02+519.24
doi: 10.17223/19988591/46/5

Д.В. Санданов

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия

Современные подходы к моделированию разнообразия и пространственному распределению видов растений: перспективы их применения в России

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (проект № 19-54-53014)
и частично по бюджетной теме № АААА-А17-117011810036-3.

Выполнен обзор научной литературы по современным методам моделирования видового богатства и пространственного распределения видов растений. Проведен анализ основных гипотез широтного градиента разнообразия растений – одной из наиболее обсуждаемых проблем изучения флоразнообразия. Рассмотрены современные подходы к моделированию распространения видов растений с использованием различных программных средств. Подчеркивается важность использования достоверных данных и валидных методов моделирования для получения корректных результатов и прогнозов. Приведены советы по реализации начальных исследований по моделированию. Рассмотрена возможность использования ранее опубликованных в России материалов по распространению видов растений в современных исследованиях. Отмечена низкая публикационная активность российских исследователей по обсуждаемой проблематике. В современных российских ботанических публикациях проявляется тенденция к активизации исследований по созданию баз данных, оцифровке гербарных фондов и публикации информации по распространению растений в свободном доступе.

Ключевые слова: география растений; широтный градиент разнообразия; видовое богатство; моделирование распространения видов; базы данных.

Введение

Изучение формирования разнообразия биоты является давним и насущным вопросом биологии. Закономерности снижения видового богатства от экватора к полюсам всегда интересовали биологов и экологов со времен исследований Александра Гумбольдта, Альфреда Рассела Уоллеса и Чарльза Дарвина [1]. В последние годы проведены масштабные исследования по разнообразию животных, но при этом оценка ведущих факторов, определяющих закономерности распределения видового богатства растений, осталась наименее разработанной [2, 3]. Растительный покров является основой наземных экосистем, и вопросы изучения его разнообразия в мировом масштабе весьма актуальны.

Согласно исследованиям детерминирующими факторами видового богатства часто являются условия современного климата [4], долговременные климатические изменения [5], гетерогенность местообитаний [6], пространственные ограничения [7]. Из климатических факторов ключевыми являются параметры температуры и увлажнения, что было показано на примере многих таксонов и в различном масштабе [8, 9]. Гетерогенность местообитаний может оказывать влияние на видовое богатство за счет наличия большого числа экологических ниш и возможностей для диверсификации видов [6]. Вместе с тем фрагментация местообитаний, вызванная антропогенными нарушениями, может иметь больший эффект на сокращение числа видов в сравнении с процессами потепления климата [10]. Климатические флуктуации в четвертичном периоде также оказывали влияние на видовое богатство. Например, виды с низкой способностью к расселению приурочены к рефугиумам, где сохранялись стабильные климатические условия в периоды оледенений [5, 11]. Оценка широтных градиентов фиторазнообразия на глобальном уровне показала, что центры разнообразия наблюдаются в хорошо структурированных и геоэкологически разнородных территориях тропиков и субтропиков [12, 13]. Большая часть гипотез разнообразия видов протестирована с использованием данных из Северной Америки и Европы, в редких случаях с территории Азии. Отметим, что имеется ряд исследований на территории Китая и некоторых стран Юго-Восточной Азии, где выделены ключевые участки с высоким биоразнообразием (hot-spots) [14, 15]. Поэтому активизация исследований в этом направлении на территории России имеет первостепенное значение.

В последние годы проводится все больше исследований по данной тематике, в основном работы зарубежных коллег. В итоге назрела необходимость публикации для российских биологов и экологов обзора по основным направлениям изучаемой проблемы, что будет в дальнейшем способствовать интеграции отечественных ботаников в международные исследования. В предлагаемом обзоре проведен анализ гипотез широтного градиента разнообразия видов растений, обозначены основные методы изучения пространственного распределения видов растений и моделирования их разнообразия, рассмотрены предпосылки для дальнейшего развития исследований по географии растений на территории России.

Широтный градиент фиторазнообразия: основные гипотезы и ключевые положения

Характеристика основных гипотез, используемых при изучении пространственных трендов разнообразия, хорошо представлена в публикации О.В. Морозовой [16]. В данном обзоре уделено внимание наиболее распространенному направлению исследований – широтному градиенту разнообразия (latitudinal diversity gradient) с привлечением современных публикаций.

Оценка влияния широтного градиента на разнообразие видов (т.е. уменьшение видового богатства от экватора к полюсам) является одним из центральных вопросов биологии в течение последних двух столетий [17]. Все началось с обзорных работ Александра Гумбольдта, который первым начал обсуждать количественное изменение распределения видов по земному шару [18]. Помимо анализа общих закономерностей А. Гумбольдт предположил, что определяющими широтный градиент разнообразия являются характеристики климата (в частности зимние температуры), а также устойчивость растений к холодовому стрессу [17]. Первая предварительная количественная оценка разнообразия видов на земном шаре была проведена Е.В. Вульфом [18]. Подобные расчеты количественных показателей конкретных флор на широтном градиенте позднее были осуществлены для европейской части СССР [19], Восточной Европы [20] и Сибири [21]. Анализ методологии таких исследований и количественная оценка флористического разнообразия для территории Советского Союза проведены Л.И. Малышевым [22].

Гипотеза консервативности экологических ниш (постулирует, что близкородственные виды характеризуются сходными экологическими предпочтениями) оценивается как одна из наиболее значимых при оценке связей широтного градиента и разнообразия видов [23, 24]. Согласно этой гипотезе распространение видов тропического происхождения в процессе эволюции остается приуроченным к условиям тропического климата, как и в прошлые геологические эпохи. Поэтому наблюдается лишь небольшое число тропических видов, способных к распространению в другие климатические зоны вследствие сложной адаптации к условиям холодного климата [24, 25]. Это показывает, что зимние холода лимитируют распространение тропических видов в умеренную зону [26–28]. Виды, приуроченные к умеренному поясу, имеют более широкие экологические предпочтения и поэтому могут встречаться в широких пределах, включая и тропическую зону, однако здесь они преимущественно встречаются на больших абсолютных высотах [15]. Необходимо также отметить, что современная умеренная зона была подвержена оледенению во время последнего ледникового максимума [5]. Доказано, что климатические флуктуации в четвертичном периоде способствовали утрате местообитаний, ограничивали распространение видов и привели к исчезновению некоторых из них, что в конечном итоге привело к утрате видового разнообразия в большом масштабе [29]. Несмотря на это горные регионы обеспечивали большое число климатических ниш и возможности для адаптации к различным местообитаниям [30] и могут рассматриваться как рефугиумы [31]. Палеореконструкции видового богатства древесных растений выявили, что после плейстоцена вектор широтного градиента стал более явным [32].

Одной из интересных проблем экологии является оценка влияния современного климата на распространение растений с учетом их эволюционной истории. Эти исследования помогают понять, как эволюционная история видов и изменения климата в прошлом и настоящем определяют масштабные

закономерности видового разнообразия [23, 26, 33]. Одной из связанных с ними гипотез является гипотеза холодовой толерантности или тропического консерватизма, которая прогнозирует, что широтные градиенты видового разнообразия являются результатом комбинированного эффекта консерватизма экологических ниш, современного климата и динамики палеоклимата [15, 23, 26, 34]. Несмотря на наличие многочисленных исследований, вопросы эволюции взаимоотношений разнообразия видов и условий окружающей среды все еще остаются слабо раскрытыми [35]. Использование вышеуказанного подхода ограничивается трудностью оценки относительного вклада экологических и эволюционных процессов, а также недостаточностью достоверных данных по распространению видов и их эволюционной истории. Разные гипотезы затрагивают отдельные аспекты рассматриваемой проблемы, и ее решение возможно через сопряженный анализ всех возможных причин широтного градиента разнообразия [36]. Например, последние исследования показывают, что широтный градиент для древесных растений, мхов и печеночников может определяться кардинально различающимися вкладами и соотношением экологических предикторов [37].

Некоторые исследования не подтверждают наличие широтного градиента разнообразия или указывают на его асимметричность или разнонаправленность трендов. Также отмечается, что варьирование трендов разнообразия биоты в основном происходит не с изменением широты, а вследствие изменения градиента среды: уменьшение разнообразия происходит в песчаных условиях. Так, изучение широтного градиента для позвоночных животных с использованием суррогатных шкал, основанных на вариабельности температурных значений, выявило его несоответствие в разных регионах и различном масштабе. Особые различия наблюдались в области Северного полушария [38]. Изучение распределения клавариоидных грибов на протяженной широтной трансекте (6 300 км от 20° до 80° с.ш.) также не показало уменьшения видового богатства, наибольшее разнообразие микобиоты наблюдалось в пределах 50°–60° с.ш. [39]. Тем не менее проведенный метаанализ с использованием огромной выборки (бактерии, простейшие, растения, грибы и животные) доказал наличие общего широтного градиента разнообразия [40].

Краткий обзор показывает, что проблематика, которая обсуждается биологами уже более 200 лет, еще далека от разрешения и поэтому необходимы новые данные и разработка методов для их комплексного анализа.

Современные методы изучения пространственного распределения видов растений

Принимая во внимание динамику климата и нарастающую антропогенную трансформацию растительного покрова планеты, на первый план сегодня выходят вопросы распространения видов, их прошлое и будущее, а

также аспекты сохранения редких и исчезающих видов растений. С появлением новых методов и технологий появилась возможность моделирования динамики ареалов видов на основе оценки связей с климатическими параметрами, геосистемными характеристиками и структурой основных местообитаний [41]. Ряд моделей также охватывает особенности распространения видов в зависимости от условий природопользования и инвазионных характеристик [42]. Использование моделирования позволяет лучше понять биологию изучаемого вида [43], закономерности биоразнообразия и механизмы сосуществования видов [44], определить стратегию и проводить планирование природоохранных мероприятий [45], оценить изменения экологических условий произрастания видов и различных таксономических групп [46]. Информативный обзор методологии, способов моделирования и аспектов использования моделей приведен в публикации Дж. Элит и Дж.Р. Лифвик [47].

Самые первые модели часто именовались моделями «климатических конвертов» (climatic envelopes) и позволяли визуализировать экологическую нишу вида, основанную на климатических параметрах. В последующем модели стали структурно более сложными и появилась возможность сопоставлять доступные данные по местонахождению с различными экологическими переменными для дальнейшего моделирования географического распространения реализованных экологических ниш видов. Для таких моделей наиболее широко используется термин «модель распространения видов» (Species Distribution Model) (табл. 1). В современных публикациях отмечается, что более приемлемым следует считать термин «модель пригодности местообитания» (Habitat Suitability Model) [48].

Таблица 1 [Table 1]

Число публикаций в реферативных базах данных с использованием методов моделирования пространственного распределения видов
[Number of publications in databases using modeling of spatial species distribution]

Термин на английском [Term in English]	Русскоязычный эквивалент [Equivalent in Russian]	Число статей в базе Web of Science* [Number of papers in WoS database]	Число статей в базе Scopus* [Number of papers in Scopus database]
Species distribution model	Модель распространения вида	1020	3144
Ecological niche model	Модель экологической ниши	299	906
Habitat suitability model	Модель пригодности местообитания	248	552
Environmental niche model	Модель экологической ниши	31	116
Species niche model	Модель ниши вида	5	19

* Представлены данные за последние 10 лет (с 2009 по 2018 г.), дата обращения: 13.02.2019.

[Data are presented for the last 10 years (from 2009 to 2018), accessed at 13.02.2019.]

Проведенный поиск устойчивых словосочетаний, обозначающих методы пространственного моделирования распределения видов и исследования экологической ниши, в реферативных базах данных за последние 10 лет выявил, что доля публикаций российских ученых по всем направлениям составляет <1%. Это является крайне недостаточным при наличии в России территорий с богатым биоразнообразием, которые еще ждут своих исследователей. В пятерку наиболее публикуемых исследователей по рассматриваемой тематике вошли Antoine Guisan (Лозаннский университет, Швейцария), Dennis Rödder (Зоологический научно-исследовательский музей Александра Кенига, Германия), Wilfried Thuiller (Национальный центр научных исследований, Франция), Niklaus Zimmermann (Федеральный научно-исследовательский институт леса, снега и ландшафта, Швейцария), Loïc Pellissier (Швейцарская высшая техническая школа Цюриха).

Ранние модели зачастую подвергались критике за ошибочные результаты при оценке возможностей миграций видов, межвидовых взаимодействий, динамики популяций видов на краю ареала, взаимодействий между климатом и интенсивностью природопользования [49, 50]. При анализе важно учитывать, что распространение видов может лимитироваться биотическими взаимоотношениями, репродуктивными механизмами и закономерностями, способностью видов к расселению, наличием различных физических и экологических барьеров, историей распространения вида в прошлом, которая в бореальной зоне часто связана с географией оледенений. В целом учет известных методических ограничений при грамотном использовании моделей может быть хорошей основой для оценки последствий климатических изменений и разработки рациональных способов природопользования [48, 51].

Для получения валидных результатов при моделировании важную роль играют предварительный анализ и тестирование данных, выбор оптимального метода / методов моделирования. При прогнозном моделировании необходима оценка с использованием разных циркуляционных моделей и климатических сценариев. Исследования показывают, что выбор подходящего метода моделирования и соответствующих циркуляционных моделей (по возможности использование и тестирование нескольких вариантов) играет наибольшую роль в получении корректных результатов моделирования [52].

Современные модели используют все более сложные алгоритмы расчетов, что позволяет оценивать конкуренцию между видами [43, 53] и комплекс других биотических взаимодействий [54–56]. В последнее время наблюдается тенденция к пространственному анализу большого числа видов (включая и флоры крупных регионов), использованию значительного объема информации из глобальных баз данных по биоразнообразию и проведению все более детальных исследований закономерностей распределения флоры в мировом масштабе [57]. Однако анализ глобального распространения древесных растений с использованием основных открытых баз данных показал наличие точек присутствия высокого качества лишь для 17,5% от


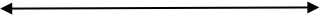


общего объема выборки [58]. Поэтому до начала исследований необходима предварительная оценка и обработка всех имеющихся данных (табл. 2). Это может быть информация по гербарным сборам и другим полевым материалам (флористическим спискам, конспектам флор, фотографиям растений с геопривязкой и т.д.), из различных публикаций (региональных флор, атласов, определителей), выборки из открытых баз данных. Для всего имеющего массива данных важно определить точность геопривязок, выверить и упорядочить таксономию видов, провести анализ пространственной однородности данных. В этом случае хорошим подспорьем может служить пакет SDMtoolbox 2.0 (<http://www.sdmtoolbox.org>), который позволяет автоматизировать сложные расчеты или циклы расчетов при проведении пространственного анализа, проводить тщательную параметризацию моделей с увеличением их избирательной способности и минимизацией излишнего обучения модели (over-fitting). Использование данного пакета также позволяет провести предварительный анализ имеющихся данных по распространению и выбрать оптимальные параметры моделирования [59]. Стандартизированную подготовку данных по распространению растений можно также провести с использованием пакета CoordinateCleaner в среде R (<https://github.com/ropensci/CoordinateCleaner>). Использование этой программы позволяет автоматизировать процесс анализа имеющихся географических координат и выявления «проблемных» местонахождений на основе анализа географических справочников, также в наличии имеется глобальная база данных координат 9 691 биологического научного и образовательного учреждения, которая позволяет найти геопривязки, относящиеся к этим локациям [60]. Во-первых, это позволяет удалить ненужные данные (например, координаты самого гербария) при оценке ареалов видов; во-вторых, выявить виды растений в условиях культуры или виды, покинувшие интродукционные коллекции и распространенные в настоящее время в природе. В пакете CoordinateCleaner запущен современный алгоритм распознавания наборов с растровыми данными, ошибок при конвертации координат и результатов десятичного округления данных. Все перечисленные программные средства позволяют работать с большими массивами данных и в значительной степени облегчают подготовку данных для дальнейшего моделирования.

В настоящее время разработано три основных типа моделирования, основанных на разных алгоритмах: 1) профильный метод (основан на обработке коэффициентов разреженных матриц); 2) регрессионный метод; 3) метод машинного обучения. В современных ботанических исследованиях чаще всего используются регрессионные модели (генерализованные линейные Generalized Linear Models – GLM и добавочные модели Generalized Additive Models – GAM) и методы машинного обучения, такие как метод максимальной энтропии Maximum Entropy Methods – программа MaxEnt (https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/), регрессионные деревья и искусственные нейронные сети Artificial Neural Network – ANN. Про-

граммы на основе профильного метода (BIOCLIM, DOMAIN, GARP) сейчас очень редко используются, более современной разработкой в этом направлении является метод факторного анализа экологических ниш Ecological Niche Factor Analysis – ENFA, реализованный в программе BIOMAPPER. Известно два основных типа моделей по отношению к используемым данным: модели присутствия (программы BIOCLIM, DOMAIN, ENFA, GARP, MaxEnt и Maxlike) и модели присутствия-отсутствия (GLM, GAM, а также многовариантные адаптивные регрессионные сплайны Multivariate Adaptive Regression Splines – MARS, классификационные деревья Classification and Regression Tree – CART). Обзор более ранних программных пакетов приведен в публикациях [61, 62].

Таблица 2 [Table 2]

**Пространственное разрешение для данных различного типа,
используемых при моделировании**
[Spatial resolution for different data types used in species distribution modeling]

Источники данных [Data sources]	Тип данных [Data type]	1–1000 м [1-1000 m]	1–5 км [1-5 km]	1–15 мин [1-15 minutes]	0,25–1 градуса [0.25-1 degree]	1–5 градуса [1-5 degree]
Гербарные данные [Data from herbarium]	Присутствие [Presence]					
Периодические издания [Periodicals]	Присутствие/ отсутствие [Presence/ absence]					
Данные обследования территории [Survey data]	Присутствие/ отсутствие [Presence/ absence]					
Полевые данные [Field data]	Присутствие/ отсутствие [Presence/ absence]					

После подбора подходящего метода моделирования необходимо определиться с выбором экологических переменных. Это должно соответствовать обозначенной цели исследования, доступности данных, биологии и размеру ареала изучаемого вида. Корректное использование различных переменных проводится с учетом изучаемого пространственного уровня (табл. 3). Экологические переменные для целей моделирования можно разделить на прямые и косвенные, использование каждого типа имеет свои преимущества и недостатки (табл. 4). Отметим, что в моделях помимо количественных можно использовать и категориальные переменные (выраженные в цифровом виде),

что позволяет проанализировать дополнительные данные по различным параметрам среды (например, классы потенциальной растительности, степень выпаса и т.д.).

Таблица 3 [Table 3]
**Пространственное разрешение экологических переменных,
используемых при моделировании**
[Spatial resolution of environmental variables used in species distribution modeling]

Экологические переменные [Environmental variables]	Пространственный уровень [Scale domain]						
	Глобаль- ный >10000 км [Global]	Континен- тальный 2000– 10000 км [Conti- nental]	Регио- нальный 200– 2000 км [Regional]	Ланд- шаф- тный 10–200 км [Land- scape]	Локаль- ный 1–10 км [Local]	Сайт 10– 1000 м [Site]	Ми- кро- сайт <10 м [Micro]
Климат [Climate]							
Топография [Topography]							
Природопользо- вание [Land-use]							
Типы почв [Soil type]							
Биотические взаимодействия [Biotic interaction]							

Примечание. Серой заливкой обозначены пространственные уровни, для которых релевантно применение экологических переменных.

[Note. Grey columns show the scales relevant to application of environmental variables.]

Таблица 4 [Table 4]
**Преимущества и недостатки использования в моделировании
различных типов переменных**
[Advantages and drawbacks of different types of variables in modeling]

Показатель	Прямые [Direct]	Косвенные [Indirect]
Определение [Definition]	Переменные, имеющие пря- мые экобиологические свя- зи с изучаемым видом [Variables with direct eco-biological relationship with studied species]	Переменные, имеющие опос- редованные связи с изучаемым видом через серию промежу- точных прямых факторов [Variables that correlate with studied species through series of intermediate direct factors]
Примеры [Examples]	Климат, почвенные макроэле- менты, взаимодействующие виды растений в сообществе, изоляция местообитания [Climate, soil nutrients, interact- ing plant species, site isolation]	Высота над уровнем моря, рельеф, почвенные характеристики, геология [Elevation, soil, topography, geology]

Окончание табл. 4 [Table 4 (end)]

Показатель	Прямые [Direct]	Косвенные [Indirect]
Преимущества [Advantages]	Структура модели легко интерпретируется в значимых биологических терминах. Можно проводить экстраполяцию. Более эффективны при составлении прогнозов, связанных с изменением климата. Обеспечивает больше информации для эффективного природоохранного управления [Model structure easily interpreted in biological meaningful terms. More effective for climate change modeling. Provide more information for conservation management]	Наборы данных легко доступны в ГИС-формате. Могут быть эффективными предикторами (например, данные по высоте и рельефу при моделировании горных территорий). Объединяют пул связанных друг с другом переменных, поэтому при моделировании можно использовать меньшее число экологических переменных [Data sets widely available in GIS. Can be effective predictors, e.g. elevation and relief data in mountainous areas. Encompass a range of correlated variables, help to use fewer variables in modeling]
Недостатки [Drawbacks]	Требуют больше времени и затрат для подготовки (кроме доступных климатических данных). Не всегда удастся подготовить набор переменных нужного пространственного разрешения [Require greater efforts to record. Need to prepare data sets with appropriate spatial resolution]	Ограничения в интерпретации данных, порой сложно найти «биологический смысл» полученных результатов. Если есть корреляция с прямыми переменными, то результаты анализа могут быть применимы только к локальным условиям. [Limited interpretation – biological meaning inferred, resulting in increased uncertainty. Correlation with direct variables tends to be location specific]

На сегодняшний день проведение различных этапов моделирования и комплексный анализ данных возможны в среде R с использованием специализированных статистических пакетов [48]. В частности разработаны модули Biomod, Biomod2 [63] и Ecospat [64], которые позволяют провести полномасштабный анализ с использованием различных моделей и сценариев. Немаловажным фактором является то, что R – это свободная программная среда с открытым исходным кодом. В настоящее время в сети Интернет доступны многие готовые коды, необходимые для моделирования. Кроме того, при наличии векторных и растровых данных среда R позволяет оформлять выходные карты результатов моделирования с настраиваемыми характеристиками, что позволяет не использовать дорогостоящие ГИС-программы. Стоит упомянуть, что в последние годы появился ряд ГИС-пакетов, находящихся в свободном доступе (DIVA-GIS, QGIS). Многофункциональной платформой с интерфейсом под Windows и MacOS является программа OpenModeller (<http://openmodeller.sourceforge.net/>), которая также дает возможность работать с разными алгоритмами моделирования в зависимости от типа имеющихся данных по распространению.

Начинающим исследователям можно приобрести практические навыки с использованием учебно-методических пособий по моделированию распространения видов [65, 66], где в доступной форме приводятся возможности

рассматриваемых методов, указаны необходимые ссылки, по которым можно скачать необходимые программы, данные и слои для практического тренинга.

Для более опытных исследователей можно привести несколько практических советов:

1. На первоначальном этапе очень важна работа с данными по распространению видов. Если данных недостаточно, то нужно добрать необходимую информацию. Следует также учесть возможную неравномерность сбора данных (например, у населенных пунктов и дорог) и однородность эколого-климатических условий. Все это позволит провести отбор достоверных данных, чтобы снизить влияние негативных факторов на конечный результат [41, 42, 59, 60].

2. Корреляции экологических переменных (предикторов), используемых в анализе, не должны превышать значения 0,7 [41, 42, 48, 49]. Недостаточный учет пространственной автокорреляции данных, переменных и закономерностей распространения видов может привести к недостоверным результатам моделирования [49, 65, 67, 68]. Соотношение предикторов и точек присутствия не должно быть меньше 1:10, т.е. на один предиктор желательно использовать не менее 10 точек присутствия вида [41, 48]. В среднем в моделях используется 5–10 предикторов, поэтому для базового анализа необходимо наличие от 50 до 100 местонахождений вида.

3. Важно соблюдать баланс между точками присутствия и отсутствия (псевдоотсутствия) видов [48, 68].

4. При использовании данных полевых наблюдений модели могут показывать низкую точность при использовании менее чем 100 наблюдений [48]. Отметим, что это касается только полевых данных, собранных на небольших территориях. Для других наборов данных (гербарные материалы, данные из определителей и флор) особых ограничений нет. Для редких или малоизученных видов предлагаются специальные алгоритмы для работы с небольшими выборками [69, 70].

5. По возможности использовать разные методы моделирования (метод максимальной энтропии, многомерная и логистическая регрессия, нейронные сети, генетический алгоритм и т.д.) для сравнения результатов и выбора наиболее подходящего метода [48, 49, 52, 63].

6. Важно оценивать точность прогнозов с использованием различных статистических критериев, таких как AUC (Area Under Curve of the Received Operating Characteristic) – площадь под ROC-кривой, коэффициенты каппа-статистики (Кappa, MaxKappa), статистический индекс TSS – “True Skill Statistic”, обозначающий порог успешности прогноза для точек присутствия и отсутствия [41, 44, 47, 48].

Предпосылки и наработки по изучению географии растений в России

Один из основоположников ботанической географии в России А.И. Толмачев отмечал [71. С. 4]: «...освещение любых природных явлений в геогра-

фической перспективе имеет особенное значение... В то же время, с ботанико-географической точки зрения, обширность территории, на которой может проводиться такая работа у нас, открывает широкие перспективы раскрытия различных закономерностей распространения растений на базе изучения отечественного материала». Согласно А.И. Толмачеву [72], распространение растений можно отобразить тремя способами картирования: точечное, контурное и сеточное. В.В. Чепинога с соавторами [73] отмечает, что информация по распространению растений помимо гербарных данных может быть представлена во флористических списках, геоботанических описаниях и публикациях. Рассмотрим более подробно российские разработки в этих направлениях.

Точечное картирование. Является наиболее широко используемым методом изучения распространения растений в России. Первоначальные исследования были начаты в 1958 г. под руководством А.И. Толмачева, активная работа продолжалась до 1986 г. За этот период опубликовано много работ по географии важнейших групп растений флоры СССР [74–76], первый из выпусков был даже издан за рубежом на английском языке. В рамках этих исследований подготовлен крупный массив картографических материалов по ареалам растений. Помимо детальных точечных карт для видов с широким ареалом составлялись и контурные карты. В последующем другим не менее ценным обобщением явился «Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений» [77], в котором помимо распространения видов приведены данные по их природным запасам. В этот же период опубликованы три тома сводки «Ареалы деревьев и кустарников СССР» [78–80]. Точечное картирование используется при подготовке флор и атласов для большинства регионов России. Этот материал имеет большой потенциал для дальнейших исследований по географии растений.

Одной из интересных современных разработок является издание online (<http://www.agroatlas.ru/>) и на DVD «Агроэкологического атласа России и сопредельных стран» [81], в котором помимо ареалов важных сельскохозяйственных культур приведено 560 подробных карт их диких сородичей в ГИС-формате с точечными и полигональными слоями. Ареал культурных видов большей частью обозначен контурами, точками выделяют отдельные места возделывания. Эти исследования являются хорошим примером того, как имеющийся обширный материал по распространению растений можно использовать в современных исследованиях.

Другим перспективным направлением является изучение распространения инвазионных видов растений. На данный момент имеется база данных адвентивных видов растений Восточной Европы (<http://geocnt.geonet.ru/googlemap/>) [82–84]. На территории России работает отдельная группа специалистов, в последние годы исследования по данной тематике проводятся большим совместным коллективом российских и зарубежных ботаников.

На сегодняшний день проводится большая работа по оцифровке гербария Московского госуниверситета и подготовке геопривязок для гербарных материалов. Имеющийся массив информации позволяет рассматривать цифровой гербарий МГУ как крупнейшую базу данных по биоразнообразию в России [85]. Помимо этих исследований сотрудниками университета публикуются наборы данных по распространению растений. В числе последних и хорошо проработанных стоит отметить базу данных по распространению 103 видов сосудистых растений бассейна р. Амур, базирующуюся на анализе основных гербарных коллекций России [86], все данные для 12 371 локалитета видов доступны по адресу (<https://www.gbif.org/dataset/0c7bd9e3-ded7-4de4-99ec-d5145361ff48>).

Контурное картирование. Данный метод является менее трудоемким по сравнению с точечным картированием, но не обладает детализацией и содержит элементы экстраполяции данных. При обобщении контурами краевых точек распространения вида выпадает информация о его местообитаниях с учетом гетерогенности экологических условий. Поэтому такие материалы имеют меньшую ценность при моделировании ареалов растений.

Нами проанализировано распространение двух крупных секций полиморфного рода *Oxytropis* DC. (рис. 1). Контурные ареалы секций подготовлены на основе большого числа точечных данных: 1202 конкретных местонахождений для видов секции *Xerobia* Bunge и 913 местонахождений для секции *Verticillares* DC. Выявлено, что ареал секции *Xerobia* характеризуется приуроченностью к Центральной Азии, к этой же территории тяготеют и ареалы большей части видов секции *Verticillares*. Северо-восточный анклав секции *Verticillares* имеет сходное распространение с видами секции *Arctobia* Bunge.

Для начинающих исследователей наличие контурных карт распространения видов позволяет предварительно оценить их общее распространение, эти данные также могут быть полезны при подготовке набора данных по отсутствию («псевдоотсутствию») вида на изучаемой территории. Хорошая проработка контурного картирования распространения видов в рамках советской фитогеографической школы позволяет использовать эти данные в современных исследованиях.

Сеточное картирование. Подробный обзор принципов и методов картирования на основе регулярной сетки приведен в обзоре А.П. Серегина [87]. Данный метод широко используется в зарубежных исследованиях, так как картирование на сетчатой основе позволяет избежать предвзятости при оценке ареалов видов, выявляет территории, необходимые для дальнейшего исследования, позволяет планировать флористические исследования. Возможности метода используются при оценке видового богатства растений и закономерностей его разнообразия на основе мелкомасштабного и крупномасштабного картографирования. В.В. Чепинога с соавторами [73] предполагает, что авторитетное мнение А.И. Толмачева [72] о сложности приме-

нения сеточного картирования в России в связи с неполнотой изученности флоры оказало влияние на недостаточное внимание к этому методу и его слабое развитие в нашей стране. Первый опыт работы с регулярной сеткой при флористических исследованиях встречается при изучении флоры плато Путорана [88], в полной мере данный метод был использован при подготовке сводки «Флора Центральной Сибири» (1979) [73, 87]. Карты распространения растений на сеточной основе могут быть распознаны с использованием современных программных средств. Так, разработка специального алгоритма распознавания позволила перевести в цифровой формат карты ареалов для 1 284 видов и подвидов сосудистых растений из сводки «Флора Центральной Сибири» [73]. Массив флористических данных по флоре плато Путорана в последующем также может быть переведен на цифровую основу.



Рис. 1. Ареалы секций *Verticillares* DC. и *Xerobia* Bunge рода *Oxytropis* DC
[Fig. 1. Distribution of sections *Verticillares* DC. and *Xerobia* Bunge of the genus *Oxytropis* DC]

В современных российских исследованиях сеточное картирование представлено в работах А.П. Серегина по Владимирской области [87]. Нами недавно завершена работа по созданию на сеточной основе (100×100 км) базы данных по распространению древесных растений Восточной Евразии [89]. Предварительный анализ имеющихся данных показывает перспективность дальнейших исследований, которые позволяют провести детальную оценку закономерностей распространения древесных растений на изучаемой территории. Основой данных по распространению древесных видов Азиатской

России была публикация И.Ю. Коропачинского и Т.Н. Встовской [90], вся имеющаяся информация дополнена новыми данными (рис. 2). Наибольшее видовое богатство наблюдается на юге Сибири и Дальнего Востока. Это в некоторой степени согласуется с предыдущими исследованиями по распространению редких и эндемичных растений на территории России [91], где эти же регионы выделены как ключевые участки с максимальным видовым разнообразием. Имеющийся массив данных также отображает определенный широтный градиент разнообразия древесных видов Азиатской России. Ранее нами для территории Восточной Азии отмечен значимый вклад экологической переменной как аномалии средней температуры самой холодной четверти года с периода последнего ледникового максимума (переменная рассчитывалась по общепринятой методике [92]), что может свидетельствовать о большом влиянии оледенения на распространение древесных растений умеренного пояса [93]. Детерминирующими факторами также являются средняя температура самой холодной четверти года и среднегодовая температура (биоклиматические переменные были получены с сайта <http://www.worldclim.org>). Расчет ключевых переменных для территории Азиатской России в противовес выявил большее влияние осадков в самую теплую и самую влажную четверть года. Горы юга Сибири и Дальнего Востока характеризуются лучшим увлажнением, что способствует формированию высокого видового богатства древесных растений.

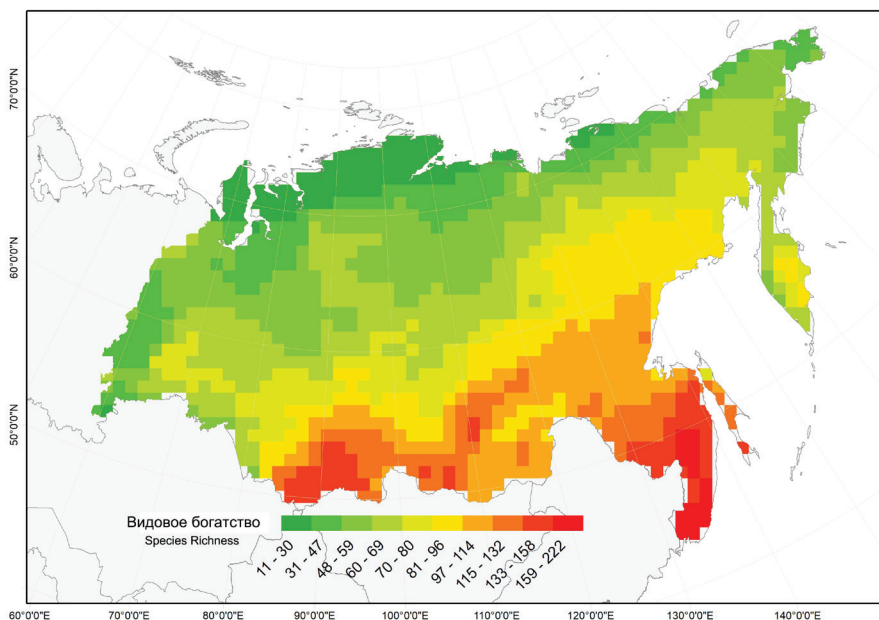


Рис. 2. Видовое богатство древесных растений Азиатской России
[Fig. 2. Species richness of woody plants in Asian Russia]

Исследования в этом направлении необходимо продолжить. В том же масштабе (100×100 км) нами проведено сеточное картирование аридных территорий Внутренней Азии и выявлен различный отклик древесных и травянистых растений на изменения климата в прошлом и настоящем [94]. Комплекс факторов, детерминирующих разнообразие и распространение видов, отличался не только у видов различных жизненных форм, но и с разной размерностью ареалов. Для аридных территорий Внутренней Азии не выявлено важной роли температурных показателей, в основном ключевое значение имели параметры увлажнения. Исходя из прогнозируемых трендов аридизации в изучаемом регионе, в будущем в травянистых экосистемах Внутренней Азии может наблюдаться снижение разнообразия, в особенности для видов с узким ареалом.

На сегодняшний день многие регионы России являются хорошо изученными во флористическом плане. В ряде имеющихся сводок помимо общих данных по встречаемости видов в различных регионах представлены карты их распространения. Эти данные можно использовать при сеточном картировании. Пока наименьшая изученность наблюдается на северо-востоке России (Якутия, Магаданская область, Чукотка и т.д.). Информация о распространении видов растений на этих территориях имеет низкое разрешение, поэтому необходимы более детальные исследования.

Локальные / конкретные флоры. Информация о распространении растений может быть сформирована на основе флористических списков локальных / конкретных флор. Подробные работы по данной тематике проведены для Азиатской Арктики [95, 96]. Разработанная сотрудниками Ботанического института РАН (под руководством Б.А. Юрцева) сеть мониторинга биоразнообразия Арктики на уровне локальных флор является ценным массивом информации. Имеющиеся материалы позволили выявить долготную дифференциацию локальных флор, изменения на градиенте океаничности-континентальности, обозначить флористические рубежи на территории Азиатской Арктики [97]. Из имеющихся данных по этому региону в открытом доступе есть описания 148 локальных флор и информация по распространению сосудистых растений флоры Таймыра (<http://byrranga.ru/>, авторы базы данных Е.Б. Поспелова, И.Н. Поспелов). Списки видов и описания локальных флор приведены в различных публикациях. Помимо ранее упомянутых публикаций можно отметить флористические исследования на территории Вятско-Камского междуречья [98], Южного Зауралья [99] и др. Несмотря на большое число исследований на основе метода локальных флор, в меньшей степени наблюдается анализ имеющихся данных с использованием современных методов. Из последних можно отметить исследование закономерностей таксономического богатства флоры Восточной Европы в связи с различными экологическими факторами [16, 20]. Данные локальных флор могут быть основой для проведения сравнительного анализа разнообразия флор больших территорий, а также для оценки фиторазнообразия в целом. Необходимо от-

метить, что одна из основных карт глобального разнообразия растений [12] построена по данным, близким к локальным флорам. Локальные флоры в большинстве случаев небольшие по площади, поэтому на основе имеющихся данных можно составить общее распространение видов для определенных территорий. Полученные данные также могут быть легко встроены в регулярную сетку различного масштаба. Все это свидетельствует о том, что результаты флористических исследований имеют в будущем большой потенциал.

Геоботанические описания. Информация из геоботанических описаний помимо данных по распространению видов также содержит ценные сведения об их экологии. Так, можно проанализировать границы ареалов синтаксонов, оценить активность изучаемых видов, их распределение по экологическим шкалам и в связи с различными факторами среды. В последние годы геоботаники все чаще используют GPS-навигаторы для обозначения площадок, что позволяет при наличии серии описаний на определенном контуре растительности составить детальные карты распространения видов. Имеются базы данных геоботанических описаний, такие как FORUS (<http://cepl.rssi.ru/bio/flora/reestr1.htm>), информация из которых может быть представлена по запросу исследователей и научных организаций. Для Азиатской России разработана база данных растительности Сибири [100], которая включает около 31 000 геоботанических описаний, база данных по водной и прибрежно-водной растительности Байкальской Сибири [101], включающая более 2 500 геоботанических описаний. В целом отмечается слабая представленность геоботанических описаний в открытом доступе, что снижает эффективность их использования для получения информации о распространении видов растений.

Базы данных по распространению растений. Разработка различных баз данных и веб-сервисов на сегодняшний день является актуальной задачей, так как позволяет систематизировать имеющуюся информацию по распространению видов растений, открывает возможности для комплексного анализа их ареалов, позволяет составлять предварительные прогнозы по динамике ареалов изучаемых видов. В последние годы проводится большая работа по созданию региональных баз данных по биоразнообразию. Часть российских баз данных представлена на Веб-сайте российского представительства Глобальной информационной системы по биоразнообразию GBIF (<http://gbif.ru/>). К сожалению, основным недостатком большинства российских баз данных является закрытость информации и невозможность их использования. Наличие информации в свободном доступе является одним из основных условий для дальнейшего развития географии растений в России. Это позволяет показать воспроизводимость проведенного анализа для подтверждения результатов исследований, а также является основой для разработки новых подходов и научных гипотез. Несмотря на активизацию исследований (публикация новых данных по распространению видов растений, создание различных баз данных, оцифровка и геокодирование гербарных материалов), Россия все еще остается большим «белым пятном» на всемирной карте растительного разнообразия.

Заключение

Несмотря на широкое использование в мировой научной практике методов моделирования, данное направление пока недостаточно представлено в российских ботанических исследованиях. В основном проводятся работы по моделированию ареалов видов растений на основе значимых климатических параметров. В России имеются все предпосылки и наработки для дальнейшего плодотворного изучения географии растений. Необходимо отметить, что в последние годы активизировались исследования по созданию различных баз данных, оцифровке гербария, публикации информации по распространению растений в свободном доступе онлайн, большей частью на платформе GBIF – Глобальной информационной системы по биоразнообразию. Под эгидой GBIF проходят тематические рабочие семинары, конференции и мастер-классы. Все это, несомненно, способствует внедрению современных технологий и методов моделирования для анализа не только распространения отдельных видов, но также для оценки фиторазнообразия в целом. Развитие этих исследований позволит глубже изучить уникальные ботанические объекты Северной Евразии, понять закономерности распределения растительного разнообразия, оценить динамику распространения видов, групп растений, фитоценозов в свете изменений климата и антропогенных трансформаций, разработать практические рекомендации по их охране.

Литература

1. Brown J.H., Lomolino M.V. Biogeography. Sunderland, Massachusetts : Sinauer Associates, Inc., 1998. 2nd edition. 691 p.
2. Montoya D., Rodriguez M.A., Zavala M.A., Hawkins B.A. Contemporary richness of holarctic trees and the historical pattern of glacial retreat // *Ecography*. 2007. Vol. 30. PP. 173–182.
3. Field R., Hawkins B.A., Cornell H.V., Currie D.J., Diniz-Filho J.A.F., Guégan J.-F., Kaufman D.M., Kerr J.T., Mittelbach G.G., Oberdorff T., O'Brien E.M., Turner J.R.G. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis // *Journal of Biogeography*. 2009. Vol. 36. PP. 132–147.
4. Currie D.J., Paquin V. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees // *Nature*. 1987. Vol. 329. PP. 326–327.
5. Sandel B., Arge L., Dalsgaard B., Davies R.G., Gaston K.J., Sutherland W.J., Svenning J.C. The influence of Late Quaternary climate-change velocity on species endemism // *Science*. 2011. Vol. 334. PP. 660–664.
6. Stein A., Gerstner K., Kreft H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales // *Ecology Letters*. 2014. Vol. 17. PP. 866–880.
7. Colwell R.K., Lees D.C. The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness // *Trends in Ecology & Evolution*. 2000. Vol. 15. PP. 70–76.
8. Currie D.J. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness // *The American Naturalist*. 1991. Vol. 137. PP. 27–49.

9. Svenning J.C., Skov F. Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in Europe // *Global Ecology and Biogeography*. 2007. Vol. 16. PP. 234–245.
10. Hof C., Levinsky I., Araújo M.B., Rahbek C. Rethinking species' ability to cope with rapid climate change // *Global Change Biology*. 2011. Vol. 17. PP. 2987–2990.
11. Loarie S.R., Duffy P.B., Hamilton H., Asner G.P., Field C.B., Ackerly D.D. The velocity of climate change // *Nature*. 2009. Vol. 462. PP. 1052–1055.
12. Mutke J., Barthlott W. Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales // *Biologiske Skrifter*. 2005. Vol. 55. PP. 521–531.
13. Kreft H., Jetz W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2007. Vol. 104. PP. 5925–5930.
14. Marsh S.T., Brummitt N.A., de Kok R.P.J., Utteridge T.M.A. Large-scale patterns of plant diversity and conservation priorities in South East Asia // *Blumea*. 2009. Vol. 54. PP. 103–108.
15. Wang Z., Fang J., Tang Z., Lin X. Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2011. Vol. 278. PP. 2122–2132.
16. Морозова О.В. Пространственные тренды таксономического богатства флоры сосудистых растений // *Биосфера*. 2011. Т. 3, № 2. С. 190–207.
17. Hawkins B.A. Ecology's oldest pattern? // *Trends in Ecology & Evolution*. 2001. Vol. 16, № 8. P. 470.
18. Вульф Е.В. Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного распределения видов // *Труды ВАСХНИЛ*. 1934. Сер. 1, № 2. С. 3–40.
19. Шмидт В.М. Зависимость количественных показателей конкретных флор европейской части СССР от географической широты // *Ботанический журнал*. 1979. Т. 64, № 2. С. 172–183.
20. Морозова О.В. Таксономическое богатство флоры Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации. М. : Наука, 2008. 328 с.
21. Водопьянова Н.С. Зональность флоры Среднесибирского плоскогорья. Новосибирск : Наука, 1984. 156 с.
22. Малышев Л.И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // *Ботанический журнал*. 1975. Т. 60, № 11. С. 1537–1550.
23. Wiens J.J., Donoghue M.J. Historical biogeography, ecology and species richness // *Trends in Ecology & Evolution*. 2004. Vol. 19. PP. 639–644.
24. Wiens J.J., Ackerly D.D., Allen A.P., Anacker B.L., Buckley L.B., Cornell H.V., Damschen E.I., Jonathan D.T., Grytnes J.A., Harrison S.P., Hawkins B.A., Holt R.D., McCain C.M., Stephens P.R. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology // *Ecology Letters*. 2010. Vol. 13. PP. 1310–1324.
25. Giehl E.L.H., Jarenkow J.A. Niche conservatism and the differences in species richness at the transition of tropical and subtropical climates in South America // *Ecography*. 2012. Vol. 35. PP. 933–943.
26. Latham R.E., Ricklefs R.E. Global patterns of tree species richness in moist forests: Energy-diversity theory does not account for variation in species richness // *Oikos*. 1993. Vol. 67. PP. 325–333.
27. Donoghue M.J. Colloquium paper: a phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity // *Proceedings of National Academy of Sciences*. 2008. Vol. 105. Suppl. 1. PP. 11549–11555.
28. Zanne A.E., Tank D.C., Cornwell W.K., Eastman J.M., Smith S.A., FitzJohn R.G., McGlinn D.J., O'Meara B.C., Moles A.T., Reich P.B., Royer D.L., Soltis D.E., Stevens P.F., Westoby M., Wright I.J., Aarssen L., Bertin R.I., Calaminus A., Govaerts R., Hemmings F., Leishman M.R., Oleksyn J., Soltis P.S., Swenson N.G., Warman L., Beaulieu J.M. Three

- keys to the radiation of angiosperms into freezing environments // *Nature*. 2014. Vol. 506. PP. 89–92.
29. Jansson R., Dynesius M. The fate of clades in a world of recurrent climatic change: Milankovitch oscillations and evolution // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2002. Vol. 33. PP. 741–777.
30. Wang S., Xu X., Shrestha N., Zimmermann N.E., Tang Z., Wang Z. Response of spatial vegetation distribution in China to climate changes since the Last Glacial Maximum (LGM) // *PLoS ONE*. 2017. 12 (4): e0175742. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175742>
31. Qian H., Ricklefs R.E. Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants // *Nature*. 2000. Vol. 407. PP. 180–182.
32. Shiono T., Kusumoto B., Yasuhara M., Kubota Y. Roles of climate niche conservatism and range dynamics in woody plant diversity patterns through the Cenozoic // *Global Ecology and Biogeography*. 2018. Vol. 27. PP. 865–874.
33. Mittelbach G.G., Schemske D.W., Cornell H.V., Allen A.P., Brown J.M., Bush M.B., Harrison S.P., Hurlbert A.H., Knowlton N., Lessios H.A., McCain C.M., McCune A.R., McDade L.A., McPeck M.A., Near T.J., Price T.D., Ricklefs R.E., Roy K., Sax D.F., Schluter D., Sobel J.M., Turelli M. Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography // *Ecology Letters*. 2007. Vol. 10. PP. 315–331.
34. Kerkoff A.J., Moriarty P.E., Weiser M.D. The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014. Vol. 111. PP. 8125–8130.
35. Ricklefs R.E. Evolutionary diversification and the origin of the diversity–environment relationship // *Ecology*. 2006. Vol. 87. PP. S3–S13.
36. Svenning J.-C., Skov F. The relative roles of environment and history as controls of tree species composition and richness in Europe // *Journal of Biogeography*. 2005. Vol. 32. PP. 1019–1033.
37. Chen S.-B., Ferry Slik J.W., Gao J., Mao L.-F., Bi M.-J., Shen M.-W., Zhou K.-X. Latitudinal diversity gradients in bryophytes and woody plants: Roles of temperature and water availability // *Journal of Systematics and Evolution*. 2015. Vol. 53, № 6. PP. 535–545.
38. Gaucherel C., Tramier C., Devictor V., Svenning J.-C., Hély C. Where and at which scales does the latitudinal diversity gradient fail? // *Journal of Biogeography*. 2018. Vol. 45. PP. 1905–1916.
39. Ширяев А.Г. Широтные изменения разнообразия грибов на модельной трансекте Евразии // *Известия Российской академии наук. Серия географическая*. 2018. № 3. С. 56–66.
40. Kinlock N.L., Prowant L., Herstoff E.M., Foley C.M., Akin-Fajiye M., Bender N., Umarani M., Ryu H.Y., Sen B., Gurevich J. Explaining global variation in the latitudinal diversity gradient: Meta-analysis confirms known patterns and uncovers new ones // *Global Ecology and Biogeography*. 2018. Vol. 27. PP. 125–141.
41. Guisan A., Zimmermann N.E. Predictive habitat distribution models in ecology // *Ecological Modelling*. 2000. Vol. 135. PP. 147–186.
42. Guisan A., Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models // *Ecological Letters*. 2005. Vol. 8. PP. 993–1009.
43. Meier E.S., Edwards Jr T.C., Kienast F., Dobberty M., Zimmermann N.E. Co-occurrence patterns of trees along macro-climatic gradients and their potential influence on the present and future distribution of *Fagus sylvatica* L. // *Journal of Biogeography*. 2011. Vol. 38. PP. 371–382.
44. Thuiller W., Pollock L.J., Gueguen M., Münkemüller T. From species distributions to meta-communities // *Ecology Letters*. 2015. Vol. 18. PP. 1321–1328.
45. Kremen C., Cameron A., Moilanen A., Philips S.J., Thomas C.D., Beentje H., Dransfield J., Fischer B.L., Glaw F., Good T.C., Harper G.J., Hijmans R.J., Lees D.C., Louis Jr. E., Nussbaum R.A., Raxworthy C.J., Razafimanahana A., Schatz G.E., Vences M.,

- Vieites D.R., Wright P.C., Zjhra M.L. Aligning conservation priorities across taxa in Madagascar with high-resolution planning tools // *Science*. 2008. Vol. 320. PP. 222–226.
46. Thuiller W., Pironon S., Psomas A., Barbet-Massin M., Jiguet F., Lavergne S., Pearman P.B., Renaud J., Zupan L., Zimmermann N.E. The European functional tree of bird life in the face of global change // *Nature Communications*. 2014. Vol. 5, № 3118.
 47. Elith J., Leathwick J.R. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2009. Vol. 40. PP. 677–697.
 48. Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. *Habitat suitability and distribution models: with application in R*. Cambridge: Cambridge University Press, 2017. doi: [10.1017/9781139028271](https://doi.org/10.1017/9781139028271)
 49. Araújo M.B., Guisan A. Five (or so) challenges for species distribution modelling // *Journal of Biogeography*. 2006. Vol. 33. PP. 1677–1688.
 50. Thuiller W., Albert C., Araújo M.B., Berry P.M., Cabeza M., Guisan A., Hickler T., Midgely G.F., Paterson J., Schurr F.M., Sykes M.T., Zimmermann N.E. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges // *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*. 2008. Vol. 9. PP. 137–152.
 51. Wang T., Campbell E.M., O'Neill G.A., Aitken S.N. Projecting future distributions of ecosystem climate niches: uncertainties and management applications // *Forest Ecology and Management*. 2012. Vol. 279. PP. 128–140.
 52. Buisson L., Thuiller W., Casajus N., Lek S., Grenouillet G. Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution // *Global Change Biology*. 2010. Vol. 16. PP. 1145–1157.
 53. Wisz M.S., Pottier J., Kissling W.D., Pellissier L., Lenoir J., Damgaard C.F., Dormann C.F., Forchhammer M.C., Grytnes J.-A., Guisan A., Heikkinen R.K., Høye T.T., Kühn I., Luoto M., Maiorano L., Nilsson M.-Ch., Normand S., Öckinger E., Schmidt N.M., Termansen M., Timmermann A., Wardle D.A., Aastrup P., Svenning J.-Ch. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modeling // *Biological Reviews*. 2013. Vol. 88. PP. 15–30.
 54. Le Roux P.C., Pellissier L., Witz M.S., Luoto M. Incorporating dominant species as proxies for biotic interactions strengthens plant community models // *Journal of Ecology*. 2014. Vol. 102. PP. 767–775.
 55. Pellissier L., Niculita-Hirzel H., Dubuis A., Pagni M., Guez N., Ndiribe C., Salamin N., Xenarios I., Goudet J., Sanders I.R., Guisan A. Soil fungal communities of grasslands are environmentally structured at a regional scale in the Alps // *Molecular Ecology*. 2014. Vol. 23. PP. 4274–4290.
 56. Rohr R.P., Naisbit R.E., Massa C., Bersier L.-F. Matching–centrality decomposition and the forecasting of new links in networks // *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. 2016. Vol. 283. PP. 20152702.
 57. Velazco S.J.E., Galvão F., Villalobos F., De Marco Júnioir P. Using worldwide edaphic data to model plant species niches: An assessment at a continental extent // *PLoS ONE*. 2017. 12(10): e0186025. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186025>
 58. Serra-Diaz J.M., Enquist B.J., Maitner B., Merow C., Svenning J.-C. Big data of tree species distributions: how big and how good? // *Forest Ecosystems*. 2017. 4:30. <https://doi.org/10.1186/s40663-017-0120-0>
 59. Brown J.L., Bennett J.R., French C.M. SDMtoolbox 2.0: the next generation Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses // *PeerJ*. 2017. 5, e4095. <https://doi.org/10.7717/peerj.4095>
 60. Zizka A., Silvestro D., Andermann T., Azevedo J., Ritter C.D., Edler D., Farooq H., Herdean A., Ariza M., Scharn R., Svanteson S., Wengström N., Zizka V., Antonelli A. CoordinateCleaner: standardized cleaning of occurrence records from biological collection databases // *Methods in Ecology and Evolution*. 2019. Vol. 10. PP. 744–751. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13152>

61. Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Сандлерский Р.Б. Анализ пространственно-временной динамики экологической ниши на примере популяции лесной куницы (*Martes martes*) // Журнал общей биологии. 2010. Т. 71, № 6. С. 467–487.
62. Олонова М.В., Gao X. Потенциальные возможности распространения адвентивного растения *Poa compressa* L. в Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 4 (28). С. 56–69.
63. Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Araújo M.B. BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions // Ecography. 2009. Vol. 32. P. 369–373.
64. Broennimann O., Di Cola V., Petitpierre B., Breiner F., Scherrer D., Manuela D., Randin C., Engler R., Hordijk W., Mod H., Pottier J., Di Febbraro M., Pellissier L., Pio D., Mateo R.G., Dubuis A., Maiorano L., Psomas A., Ndiribe C., Salamin N., Zimmermann N., Guisan A. Package 'ecospat'. June 27, 2018 <http://mirrors.nic.cz/R/web/packages/ecospat/ecospat.pdf>
65. Олонова М.В., Гудкова П.Д. Биоклиматическое моделирование: задания для практической работы и методические указания к их выполнению. Томск : Издательский дом ТГУ, 2017. 50 с.
66. Афонин А.Н., Соколова Ю.В. Эколого-географический анализ и моделирование распространения биологических объектов с использованием ГИС. СПб. : Изд-во ВВМ, 2018. 121 с.
67. Segurado P., Araújo M.B., Kunin W.E. Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models // Journal of Applied Ecology. 2006. Vol. 43. PP. 433–444.
68. Chapman D.S. Weak climatic associations among British plant distributions // Global Ecology and Biogeography. 2010. Vol. 19. PP. 831–841.
69. Shcheglovitova M., Anderson R.P. Estimating optimal complexity for ecological niche models: A jackknife approach for species with small sample sizes // Ecological Modelling. 2013. Vol. 269. PP. 9–17.
70. Breiner F.T., Nobis M.P., Bergamini A., Guisan A. Optimizing ensembles of small models for predicting the distribution of species with few occurrences // Methods in Ecology and Evolution. 2017. Vol. 9, № 4. PP. 802–808.
71. Толмачев А.И. От редактора // Ареалы растений флоры СССР. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1965. С. 3–8.
72. Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.
73. Чепинога В.В., Петухин В.А., Стальмакова Д.П. Результаты сеточного картирования сводки «Флора Центральной Сибири» (1979) в цифровом формате: итоги и перспективы использования // Растительный мир Азиатской России. 2017. № 3 (27). С. 70–78.
74. Ареалы растений флоры СССР / под ред. А.И. Толмачева. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1965. 191 с.
75. Ареалы растений флоры СССР / под ред. А.И. Толмачева. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1969. Вып. 2. 248 с.
76. Ареалы растений флоры СССР / под ред. А.И. Толмачева. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1976. Вып. 3. 176 с.
77. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР / под ред. П.С. Чикова. М.: Картография, 1983. 340 с.
78. Ареалы деревьев и кустарников СССР / С.Я. Соколов, О.А. Связева, В.А. Кубли ; под ред. В.И. Грубова. Л. : Наука, 1977. 164 с.
79. Ареалы деревьев и кустарников СССР / С.Я. Соколов, О.А. Связева, В.А. Кубли ; под ред. В.И. Грубова. Л. : Наука, 1980. 144 с.
80. Ареалы деревьев и кустарников СССР / С.Я. Соколов, О.А. Связева, В.А. Кубли ; под ред. В.И. Грубова. Л. : Наука, 1986. 182 с.
81. Афонин А.Н., Грин С.Л., Дзюбенко Н.И., Фролов А.Н. (ред.) Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения [DVD-версия]. 2008. URL: <http://www.agroatlas.ru>

82. Морозова О.В. База данных по адвентивным видам растений (Alien plant species) // Материалы совещания по экологической безопасности России. М. : IUCN, 2002. С. 83–94.
83. Морозова О.В., Борисов М.М. Веб-ориентированная геоинформационная система по чужеродным видам растений Европейской России // Российский журнал биологических инвазий. 2010. Т. 3, № 2. С. 47–55.
84. Morozova O.V. East Asian species in alien flora of European Russia // Botanica Pacifica. 2014. Vol. 3, № 1. PP. 21–31.
85. Серегин А.П. Цифровой гербарий МГУ – крупнейшая российская база данных по биоразнообразию // Известия академии наук. Серия биологическая. 2017. № 6. С. 610–616.
86. Дудов С.В., Дудова К.В., Гамова Н.С. Исследование ботанико-географических рубежей в российской части бассейна р. Амур путем моделирования пространственного распространения видов сосудистых растений // Использование современных информационных технологий в ботанических исследованиях : тезисы докл. междунар. науч.-практ. конф. / под ред. Е.А. Боровичева, Д.А. Давыдова, Н.Е. Королевой. Апатиты, 2017. С. 41–44.
87. Серегин А.П. Сеточное картирование флоры: мировой опыт и современные тенденции // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32. С. 210–245.
88. Флора Путорана (Материалы к познанию особенностей состава и генезиса горных субарктических флор Сибири). Новосибирск : Наука, 1976. 245 с.
89. Санданов Д.В., Wang Z., Su X. База данных по распространению древесных растений Восточной Евразии: возможности и перспективы // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии : материалы II Всерос. конф. с участием иностранных ученых. Иркутск, 2017. С. 179–181.
90. Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск : Гео, 2002. 707 с.
91. Venevsky S., Venevskaja I. Hierarchical systematic conservation planning at the national level: Identifying national biodiversity hotspots using abiotic factors in Russia // Biological Conservation. 2005. Vol. 124. PP. 235–251.
92. Araújo M.B., Nogués-Bravo D., Diniz-Filho J.A.F., Haywood A.M., Valdes P.J., Rahbek C. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians // Ecography. 2008. Vol 31, № 1. PP. 8–15.
93. Su X., Wang Z., Sandanov D.V. Tropical niche conservatism and glacial-interglacial climate change shaped woody plant diversity in eastern Asia // Macroecology in Space and Time: 10th Annual Meeting of the Specialist Group on Macroecology of the Ecological Society of Germany, Austria, and Switzerland. Vienna, 2017. P. 17.
94. Liu Y., Su X., Shrestha N., Wang S., Xu X., Li Y., Wang Q., Sandanov D., Wang Z. Effects of contemporary environment and Quaternary climate change on dryland plant diversity differ between growth forms // Ecography. 2019. Vol. 42. PP. 334–345.
95. Юрцев Б.А., Зверев А.А., Катенин А.Е., Королева Т.М., Кучеров И.Б., Петровский В.В., Ребристая О.В., Секретарева Н.А., Хитун О.В., Ходачек Е.А. Градиенты таксономических параметров локальных и региональных флор Азиатской Арктики (в сети пунктов мониторинга биоразнообразия) // Ботанический журнал. 2002. Т. 87, № 6. С. 1–28.
96. Юрцев Б.А., Зверев А.А., Катенин А.Е., Королева Т.М., Петровский В.В., Ребристая О.В., Секретарева Н.А., Хитун О.В., Ходачек Е.А. Пространственная структура видового разнообразия локальных и региональных флор Азиатской Арктики // Ботанический журнал. 2004. Т. 89, № 11. С. 1689–1727.
97. Королева Т.М., Зверев А.А., Катенин А.Е., Петровский В.В., Поспелова Е.Б., Ребристая О.В., Секретарева Н.А., Ходачек Е.А., Хитун О.В., Чиненко С.В.,

- Юрцев Б.А. Долготная географическая структура локальных и региональных флор Азиатской Арктики // Ботанический журнал. 2008. Т. 93, № 2. С. 193–220.
98. Баранова О.Г. Сравнительный анализ локальных флор Вятско-Камского междуречья // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А.И. Толмачева : материалы VI Рабочего совещания по сравнительной флористике / под ред. С.В. Дегтевой. Сыктывкар, 2004. С. 25–30.
99. Науменко Н.И. Флористическое районирование Южного Зауралья // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2004. Сер. 3. № 1. С. 69–90.
100. Korolyuk A.Yu., Zverev A.A. Database of Siberian Vegetation (DSV) // Biodiversity & Ecology. 2012. Vol. 4. P. 312.
101. Chepinoga V.V. Wetland vegetation database of Baikal Siberia (WETBS) // Biodiversity & Ecology. 2012. Vol. 4. P. 311.
102. Санданов Д.В., Найданов Б.Б. Пространственное моделирование ареалов восточно-азиатских видов растений: современное состояние и динамика под влиянием климатических изменений // Растительный мир Азиатской России. 2015. № 3 (19). С. 30–35.
103. Дудов С.В. Моделирование распространения видов по данным рельефа и дистанционного зондирования на примере сосудистых растений нижнего горного пояса хр. Тукурингра (Зейский заповедник, Амурская область) // Журнал общей биологии. 2016. Т. 77, № 2. С. 122–134.
104. Солодянкина С.В., Истомина Е.А., Сороковой А.А., Чепинога В.В. Моделирование потенциального ареала ветреницы байкальской (*Anemone baicalensis*, Ranunculaceae) в Байкальском регионе // География и природные ресурсы. 2016. № 5. С. 92–99.
105. Гудкова П.Д., Олонова М.В., Феоктистов Д.С. Сравнение эколого-климатических ниш двух видов ковылей – *Stipa sareptana* A.K. Becker и *S. krylovii* Roshev. (Poaceae) // Ukrainian Journal of Ecology. 2017. Т. 7 (4). С. 263–269.
106. Sandanov D.V., Pisarenko O.Yu. Bioclimatic modeling of *Crossidium squamiferum* (Viv.) Jur. (Pottiaceae, Bryophyta) distribution // Arctoa. 2018. Vol. 27. P. 29–34.

Поступила в редакцию 17.10.2018 г.; повторно 28.01.2019 г.; 25.02.2019 г.;
принята 21.03.2019 г.; опубликована 27.06.2019 г.

Авторский коллектив:

Санданов Денис Викторович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории флористики и геоботаники Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН (Россия, 670047, г. Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8504-3485>

E-mail: sdenis1178@mail.ru

For citation: Sandanov DV. Modern approaches to modeling plant diversity and spatial distribution of plant species: Implication prospects in Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:82-114. doi: 10.17223/19988591/46/5 In Russian, English Summary

Denis V. Sandanov

Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, Russian Federation

Modern approaches to modeling plant diversity and spatial distribution of plant species: Implication prospects in Russia

What determines patterns in species richness is one of the oldest unresolved questions in biology, which attracted increasingly more attention of ecologists under climate change and human impacts on ecosystems. The mechanisms of the decrease in species richness from the equators to the poles have intrigued ecologists since the era of von Humboldt, Wallace, and Darwin (Brown, Lomolino, 1998). Nowadays, studies on plant diversity modeling and spatial distribution of plant species are on the edge of modern biological and ecological research. The basic idea of the given review is to summarize the key points of modern methodology and methods of the discussed topic. Firstly, the main directions of studies on latitudinal diversity gradient (i.e., the decrease in species diversity with latitude) as freezing-tolerance hypothesis (or tropical conservatism hypothesis) and niche conservatism hypothesis have been discussed. It is mentioned that understanding the latitudinal gradient in species diversity has been one of the central questions in biology for two centuries, and yet it remains a major challenge to biologists. Analysis of recent publications unfolds that this problem still remains controversial. Compiling new datasets for species distribution and their ensembles along latitudinal gradient and complex analysis by new methods will be useful for future studies. Secondly, modern approaches to species distribution modeling (SDM) have been analyzed. In the past decade, the number of publications on that topic rapidly increased (*See Table 1*). Publication analysis concerning studies on habitat suitability modeling (HSM) or species distribution modeling (SDM) revealed poor involvement (less than 1%) of Russian scientists in the discussed topic. The importance of using high-quality data of species occurrences and valid modeling approaches to get reliable results and prognostic maps has been highlighted (*See Tables 2-4*). It is marked that today different algorithms can be applicable in R, which provides many useful tools for SDM, such as Biomod2 platform and other specific packages. Brief practical rules for good SDM practice have been presented. For beginners, information on training manuals, the main books and papers, describing SDM methods is provided. In the third part of the review, previous studies on plant geography in Russia have been analyzed. The baseline of these studies is very important and a brief overview shows good perspectives. It is necessary to point out that previously obtained data on plant species distribution can be used in modern research and be successfully involved in the modeling of plant diversity and species distribution (*See Fig. 1 and 2*). Different kinds of available data (point, contour, grid mapping, floristic species lists, and relevés) have been reviewed. There are a lot of elaborated databases on plant species distribution in Russia, but most of them are not available online and do not have free access to data. The first overview on Russian plant diversity revealed that some territories, such as the European part of Russia, were investigated quite well. Plant species distribution data for the north-eastern part of Russia have low resolution and more botanical studies necessary for that region. Analysis of modern Russian botanical publications revealed an increase in studies on creating new databases on plants and vegetation, herbaria digitizing, and publishing species occurrences data online, mostly on the Global Biodiversity Information Facility (GBIF) platform (<http://gbif.ru/>). Studies on the base SDM methodology are not common, and mostly single species or plant group

distribution are analyzed. There is a lack of research covering plant diversity for the whole territory of Russia and big regions within the country. Such studies for the Asian part of Russia become more and more important. Russian GBIF team usually organizes conferences, workshops and training courses which are helpful in promoting SDM studies in Russia. Development of such research will give an opportunity for detailed analysis of unique plants and vegetation in Northern Eurasia, and a better understanding of the main patterns of plant diversity in Russia, will help to estimate the distribution dynamics of species and plant communities under climate change and human impact processes and will elaborate practical tools for conservation of rare and endangered plant species.

The paper contains 2 Figures, 4 Tables and 106 References.

Key words: plant geography; latitudinal diversity gradient; species richness; species distribution modeling; databases

Funding: The reported study was funded by the Russian Foundation for Basic Research (Project No 19-54-53014) and partially by the Russian Federal Budget (Project No AAAA-A17-117011810036-3).

Acknowledgments: The author expresses gratitude to Prof. NE Zimmermann (WSL), Prof. Zhiheng Wang and Xiangyan Su (Peking University) for discussion of the main ideas and help with analyzing the data.

References

1. Brown JH, Lomolino MV. Biogeography. 2nd ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.; 1998. 691 p.
2. Montoya D, Rodriguez MA, Zavala MA, Hawkins BA. Contemporary richness of holarctic trees and the historical pattern of glacial retreat. *Ecography*. 2007;3:173-182. doi: <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04873.x>
3. Field R, Hawkins BA, Cornell HV, Currie DJ, Diniz-Filho JAF, Guégan J-F, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, Turner JRG. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *J Biogeography*. 2009;36:132-147. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01963.x>
4. Currie DJ, Paquin V. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*. 1987;329:326-327. doi: <https://doi.org/10.1038/329326a0>
5. Sandel B, Arge L, Dalsgaard B, Davies RG, Gaston KJ, Sutherland WJ, Svenning JC. The influence of Late Quaternary climate-change velocity on species endemism. *Science*. 2011;334:660-664. doi: [10.1126/science.1210173](https://doi.org/10.1126/science.1210173)
6. Stein A, Gerstner K, Kreft H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*. 2014;17:866-880. doi: <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
7. Colwell RK, Lees DC. The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*. 2000;15:70-76. doi: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01767-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01767-X)
8. Currie DJ. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist*. 1991;137:27-49.
9. Svenning JC, Skov F. Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in Europe. *Global Ecology and Biogeography*. 2007;16:234-245. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00280.x>
10. Hof C, Levinsky I, Araújo MB, Rahbek C. Rethinking species' ability to cope with rapid climate change. *Global Change Biology*. 2011;17:2987-2990. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02418.x>

11. Loarie SR, Duffy PB, Hamilton H, Asner GP, Field CB, Ackerly DD. The velocity of climate change. *Nature*. 2009;462:1052-1055. doi: <https://doi.org/10.1038/nature08649>
12. Mutke J, Barthlott W. Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales. *Biologische Skrifter*. 2005;55:521-531.
13. KrefT H, Jetz W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2007;104:5925-5930. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.0608361104>
14. Marsh ST, Brummitt NA, de Kok RPJ, Utteridge TMA. Large-scale patterns of plant diversity and conservation priorities in South East Asia. *Blumea*. 2009;54:103-108. doi: [doi:10.3767/000651909X474159](https://doi.org/10.3767/000651909X474159)
15. Wang Z, Fang J, Tang Z, Lin X. Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2011;278:2122-2132. doi: <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1897>
16. Morozova OV. Spatial trends in the taxonomical richness of the vascular plant flora. *Biosfera*. 2011;3(2):190-207. In Russian
17. Hawkins BA. Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology & Evolution*. 2001;16(8):470. doi: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02197-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02197-8)
18. Vul'f EV. Opyt deleniya zemnogo shara na rastitel'nye oblasti na osnove kolichestvennogo raspredeleniya vidov [The experience of dividing the Earth on plant regions on the base of quantitative distribution of species]. *Trudy VASKhNIL*. 1934;1(2):3-40. In Russian
19. Schmidt VM. Dependence of quantitative indices of some concrete floras in European part of U.S.S.R. on geographical latitude. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1979;64(2):172-183. In Russian, English Summary
20. Morozova OV. Taksonomicheskoe bogatstvo flory Vostochnoy Evropy: faktory prostranstvennoy differentsiatsii [Taxonomic richness of flora of the East Europe: Differentiation factors]. Moscow: Nauka Publ.; 2008. 328 p. In Russian, English Summary
21. Vodop'yanova NS. Zonal'nost' flory Srednesibirskogo ploskogor'ya [The zonation of the Central Siberian Plateau flora]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1984. 156 p. In Russian
22. Malyshev LI. The quantitative analysis of flora: Spatial diversity, level of species richness, and representativity of sampling areas *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1975;60(11):1537-1550. In Russian
23. Wiens JJ, Donoghue MJ. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*. 2004;19:639-644. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011>
24. Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, Anacker BL, Buckley LB, Cornell HV, Damschen EI, Jonathan DT, Grytnes JA, Harrison SP, Hawkins BA, Holt RD, McCain CM, Stephens PR. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*. 2010;13:1310-1324. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>
25. Giehl ELH, Jarenkow JA. Niche conservatism and the differences in species richness at the transition of tropical and subtropical climates in South America. *Ecography*. 2012;35:933-943. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07430.x>
26. Latham RE, Ricklefs RE. Global patterns of tree species richness in moist forests: Energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos*. 1993;67:325-333. doi: [10.2307/3545479](https://doi.org/10.2307/3545479)
27. Donoghue MJ. Colloquium paper: A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of National Academy of Sciences*. 2008;105(1):11549-11555. doi: [10.1073/pnas.0801962105](https://doi.org/10.1073/pnas.0801962105)
28. Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, FitzJohn RG, McGlenn DJ, O'Meara BC, Moles AT, Reich PB, Royer DL, Soltis DE, Stevens PF, Westoby M, Wright IJ, Aarssen L, Bertin RI, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman MR, Oleksyn J, Soltis PS, Swenson NG, Warman L, Beaulieu JM. Three keys to the radiation

- of angiosperms into freezing environments. *Nature*. 2014;506:89-92. doi: <https://doi.org/10.1038/nature12872>
29. Jansson R, Dynesius M. The fate of clades in a world of recurrent climatic change: Milankovitch oscillations and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2002;33:741-777. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150520>
30. Wang S, Xu X, Shrestha N, Zimmermann NE, Tang Z, Wang Z. Response of spatial vegetation distribution in China to climate changes since the Last Glacial Maximum (LGM). *PLoS ONE*. 2017;12(4):e0175742. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175742>.
31. Qian H, Ricklefs RE. Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*. 2000;407:180-182. doi: <https://doi.org/10.1038/35025052>
32. Shiono T, Kusumoto B, Yasuhara M, Kubota Y. Roles of climate niche conservatism and range dynamics in woody plant diversity patterns through the Cenozoic. *Global Ecology and Biogeography*. 2018;27:865-874. doi: <https://doi.org/10.1111/geb.12755>
33. Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV, Allen AP, Brown JM, Bush MB, Harrison SP, Hurlbert AH, Knowlton N, Lessios HA, McCain CM, McCune AR, McDade LA, McPeck MA, Near TJ, Price TD, Ricklefs RE, Roy K, Sax DF, Schluter D, Sobel JM, Turelli M. Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*. 2007;10:315-331. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01020.x>
34. Kerkoff AJ, Moriarty PE, Weiser MD. The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014;111:8125-8130. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1308932111>
35. Ricklefs RE. Evolutionary diversification and the origin of the diversity–environment relationship. *Ecology*. 2006;87:3-13. doi: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[3:EDATOO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[3:EDATOO]2.0.CO;2)
36. Svenning J-C, Skov F. The relative roles of environment and history as controls of tree species composition and richness in Europe. *J of Biogeography*. 2005;32:1019-1033. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01219.x>
37. Chen S-B, Ferry Slik JW, Gao J, Mao L-F, Bi M-J, Shen M-W, Zhou K-X. Latitudinal diversity gradients in bryophytes and woody plants: Roles of temperature and water availability. *J Systematics and Evolution*. 2015;53(6):535-545. doi: <https://doi.org/10.1111/jse.12158>
38. Gaucherel C, Tramier C, Devictor V, Svenning J-C, Hély C. Where and at which scales does the latitudinal diversity gradient fail? *J Biogeography*. 2018;45:1905-1916. doi: <https://doi.org/10.1111/jbi.13355>
39. Shiryayev AG. Latitudinal changes in diversity of fungi at the model transect of Eurasia. *Izvestiya Rossiyskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya*. 2018;3:56-66. In Russian
40. Kinlock NL, Prowant L, Herstoff EM, Foley CM, Akin-Fajiye M, Bender N, Umarani M, Ryu HY, Sen B, Gurevich J. Explaining global variation in the latitudinal diversity gradient: Meta-analysis confirms known patterns and uncovers new ones. *Global Ecology and Biogeography*. 2018;27:125-141. doi: <https://doi.org/10.1111/geb.12665>
41. Guisan A, Zimmermann NE. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*. 2000;135:147-186. doi: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
42. Guisan A, Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecological Letters*. 2005;8:993-1009. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
43. Meier ES, Edwards Jr TC, Kienast F, Dobbertin M, Zimmermann NE. Co-occurrence patterns of trees along macro-climatic gradients and their potential influence on the present and future distribution of *Fagus sylvatica* L. *J Biogeography*. 2011;38:371-382. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02405.x>
44. Thuiller W, Pollock LJ, Gueguen M, Münkemüller T. From species distributions to meta-communities. *Ecology Letters*. 2015;18:1321-1328. doi: <https://doi.org/10.1111/ele.12526>

45. Kremen C, Cameron A, Moilanen A, Philips SJ, Thomas CD, Beentje H, Dransfield J, Fischer BL, Glaw F, Good TC, Harper GJ, Hijmans RJ, Lees DC, Louis Jr. E, Nussbaum RA, Raxworthy CJ, Razafimpahanana A, Schatz GE, Vences M, Vieites DR, Wright PC, Zjhra ML. Aligning conservation priorities across taxa in Madagascar with high-resolution planning tools. *Science*. 2008;320:222-226. doi: [10.1126/science.1155193](https://doi.org/10.1126/science.1155193)
46. Thuiller W, Pironon S, Psomas A, Barbet-Massin M, Jiguet F, Lavergne S, Pearman PB, Renaud J, Zupan L, Zimmermann NE. The European functional tree of bird life in the face of global change. *Nature Communications*. 2014;5:3118. doi: [10.1038/ncomms4118](https://doi.org/10.1038/ncomms4118)
47. Elith J, Leathwick JR. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2009;40:677-697. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
48. Guisan A, Thuiller W, Zimmermann NE. Habitat suitability and distribution models: with application in R. Cambridge: Cambridge University Press; 2017. doi: [10.1017/9781139028271](https://doi.org/10.1017/9781139028271)
49. Araújo MB, Guisan A. Five (or so) challenges for species distribution modeling. *J Biogeography*. 2006;33:1677-1688. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x>
50. Thuiller W, Albert C, Araújo MB, Berry PM, Cabeza M, Guisan A, Hickler T, Midgely GF, Paterson J, Schurr FM, Sykes MT, Zimmermann NE. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*. 2008;9:137-152. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.09.004>
51. Wang T, Campbell EM, O'Neill GA, Aitken SN. Projecting future distributions of ecosystem climate niches: Uncertainties and management applications. *Forest Ecology and Management*. 2012;279:128-140. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.05.034>
52. Buisson L, Thuiller W, Casajus N, Lek S, Grenouillet G. Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Global Change Biology*. 2010;16:1145-1157. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02000.x>
53. Wisz MS, Pottier J, Kissling WD, Pellissier L, Lenoir J, Damgaard CF, Dormann CF, Forchhammer MC, Grytnes J-A, Guisan A, Heikkinen RK, Høye TT, Kühn I, Luoto M, Maiorano L, Nilsson M-Ch, Normand S, Öckinger E, Schmidt NM, Termansen M, Timmermann A, Wardle DA, Aastrup P, Svenning J-Ch. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modeling. *Biological Reviews*. 2013;88:15-30. doi: [10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x)
54. Le Roux PC, Pellissier L, Witz MS, Luoto M. Incorporating dominant species as proxies for biotic interactions strengthens plant community models. *J Ecology*. 2014;102:767-775. doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12239>
55. Pellissier L, Niculita-Hirzel H, Dubuis A, Pagni M, Guez N, Ndiribe C, Salamin N, Xenarios I, Goudet J, Sanders IR, Guisan A. Soil fungal communities of grasslands are environmentally structured at a regional scale in the Alps. *Molecular Ecology*. 2014;23:4274-4290. doi: <https://doi.org/10.1111/mec.12854>
56. Rohr RP, Naisbit RE, Massa C, Bersier L-F. Matching-centrality decomposition and the forecasting of new links in networks. *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. 2016;283:20152702. doi: <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2702>
57. Velazco SJE, Galvão F, Villalobos F, De Marco Júnioir P. Using worldwide edaphic data to model plant species niches: An assessment at a continental extent. *PLoS ONE*. 2017;12(10):e0186025. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186025>
58. Serra-Diaz JM, Enquist BJ, Maitner B, Merow C, Svenning J-C. Big data of tree species distributions: How big and how good? *Forest Ecosystems*. 2017;4:30. doi: <https://doi.org/10.1186/s40663-017-0120-0>
59. Brown JL, Bennett JR, French CM. SDMtoolbox 2.0: the next generation Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *Peer J*. 2017;5:e4095. doi: <https://doi.org/10.7717/peerj.4095>

60. Zizka A, Silvestro D, Andermann T, Azevedo J, Ritter CD, Edler D, Farooq H, Herdean A, Ariza M, Scharn R, Svanteson S, Wengström N, Zizka V, Antonelli A. CoordinateCleaner: Standardized cleaning of occurrence records from biological collection databases. *Methods in Ecology and Evolution*. 2019;10:744-751. doi: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13152>
61. Puzachenko YuG, Zheltukhin AS, Sandlerskii RB. Analyzing spatial-temporal dynamics of the ecological niche: a marten (*Martes martes*) population case study. *Zhurnal obshchey biologii* = *Biology Bulletin Reviews*. 2010;71(6):467-487. In Russian, English Summary
62. Olonova MV, Gao X. Potential distribution of *Poa compressa* L. adventive species in Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;4(28):56-69. In Russian, English Summary. doi: [10.17223/19988591/28/4](https://doi.org/10.17223/19988591/28/4)
63. Thuiller W, Lafourcade B, Engler R, Araújo MB. BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*. 2009;32:369-373. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x>
64. Broennimann O, Di Cola V, Petitpierre B, Breiner F, Scherrer D, Manuela D, Randin C, Engler R, Hordijk W, Mod H, Pottier J, Di Febbraro M, Pellissier L, Pio D, Mateo RG, Dubuis A, Maiorano L, Psomas A, Ndiribe C, Salamin N, Zimmermann N, Guisan A. Package 'ecospat'. June 27, 2018. [Electronic resource]. Available at: <http://mirrors.nic.cz/R/web/packages/ecospat/ecospat.pdf> (access 15.12.2018).
65. Olonova MV, Gudkova PD. Bioklimaticheskoe modelirovanie: zadaniya dlya prakticheskoy raboty i metodicheskie ukazaniya k ikh vypolneniyu [Bioclimatic modeling. Tasks for practical work and guidelines for their implementation]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2017. 50 p. In Russian
66. Afonin AN, Sokolova Yu V. Ekologo-geograficheskii analiz i modelirovanie rasprostraneniya biologicheskikh ob'ektov s ispol'zovaniem GIS [Ecological-geographical analysis and modeling of the distribution of biological objects using GIS]. St. Petersburg: VVM Publ.; 2018. 121 p. In Russian
67. Segurado P, Araújo MB, Kunin WE. Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models. *J Applied Ecology*. 2006;43:433-444. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01162.x>
68. Chapman DS. Weak climatic associations among British plant distributions. *Global Ecology and Biogeography*. 2010;19:831-841. doi: [10.1111/j.1466-8238.2010.00561.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00561.x)
69. Shcheglovitova M, Anderson RP. Estimating optimal complexity for ecological niche models: A jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling*. 2013;269:9-17. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.08.011>
70. Breiner FT, Nobis MP, Bergamini A, Guisan A. Optimizing ensembles of small models for predicting the distribution of species with few occurrences. *Methods in Ecology and Evolution*. 2017;9(4):802-808. doi: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12957>
71. Tolmachev AI. Ot redaktora [From the editor]. In: *Arealny rasteniy flory SSSR* [Plant species distribution from flora of the USSR]. Leningrad: Leningrad University Publ.; 1965. pp. 3-8. In Russian
72. Tolmachev AI. Vvedenie v geografiyu rasteniy [Introduction to phytogeography]. Leningrad: Nauka Publ.; 1974. 224 p. In Russian
73. Chepinoga VV, Petukhin VA, Stalmakova DP. Grid maps of the compendium "Flora of Central Siberia" (1979) in digital format: Outcome and prospects of application. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii*. 2017;3(27):70-78. doi: [10.21782/RMAR1995-2449-2017-3\(70-78\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2017-3(70-78)). In Russian, English Summary.
74. *Arealny rasteniy flory SSSR* [Plant species distribution from flora of the USSR]. Tolmachev AI, editor. Leningrad: Leningrad University Publ.; 1965. 191 p. In Russian
75. *Arealny rasteniy flory SSSR* [Plant species distribution from flora of the USSR]. Tolmachev AI, editor. Leningrad: Leningrad University Publ.; 1969. Vol. 2. 248 p. In Russian

76. *Arealy rasteniy flory SSSR* [Plant species distribution from flora of the USSR]. Tolmachev AI, editor. Leningrad: Leningrad University Publ.; 1976. Vol. 3. 176 p. In Russian
77. *Atlas arealov i resursov lekarstvennykh rasteniy SSSR* [Atlas of distribution and resources of medicinal plants of USSR]. Chikov PS, editor. Moscow: Kartografiya Publ.; 1983. 340 p. In Russian
78. *Arealy derev'ev i kustarnikov SSSR* [Distribution of trees and shrubs of the USSR]. Grubov VI, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1977. 164 p. In Russian
79. *Arealy derev'ev i kustarnikov SSSR* [Distribution of trees and shrubs of the USSR]. Grubov VI, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. 144 p. In Russian
80. *Arealy derev'ev i kustarnikov SSSR* [Distribution of trees and shrubs of the USSR]. Grubov VI, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1986. 182 p. In Russian
81. Afonin AN, Greene SL, Dzyubenko NI, Frolov AN. (eds.). Interactive Agricultural Ecological Atlas of Russia and Neighboring Countries. Economic Plants and their Diseases, Pests and Weeds [Electronic resource]. 2008. Available at: <http://www.agroatlas.ru> (access 15.12.2018).
82. Morozova OV. Baza dannykh po adventivnym vidam rasteniy (Alien plant species) [Database for Alien plant species]. In: *Materialy soveshchaniya po ekologicheskoy bezopasnosti Rossii* [Materials of meeting on ecological safety of Russia (Moscow, Russia, June, 2002)]. Moscow: IUCN Publ.; 2002. pp. 83-94. In Russian
83. Morozova OV, Borisov MM. Veb-orientirovannaya geoinformatsionnaya sistema po chuzherodnym vidam rasteniy evropeyskoy Rossii [Web-oriented geoinformation system on alien plant species of the European Russia]. *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy* = *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010;3(2):47-55. In Russian
84. Morozova OV. East Asian species in alien flora of European Russia. *Botanica Pacifica*. 2014;3(1):21-31. doi: [10.17581/bp.2014.03102](https://doi.org/10.17581/bp.2014.03102)
85. Seregin AP. Digital herbarium of Moscow State University: The largest Russian biodiversity database. *Biology Bulletin*. 2017;44(6):584-590. doi: [10.1134/S1062359017060103](https://doi.org/10.1134/S1062359017060103)
86. Dudov SV, Dudova KV, Gamova NS. Issledovanie botaniko-geograficheskikh rubezhey v rossiyskoy chasti basseyna r. Amur putem modelirovaniya prostranstvennogo rasprostraneniya vidov sosudistyykh rasteniy [Study of phytogeographical boundaries in the Russian Amur basin by modeling vascular plant distribution]. In: *Ispol'zovanie sovremennykh informatsionnykh tekhnologiy v botanicheskikh issledovaniyakh*: Tezisy dokl. mezhd. nauch.-prakt. konf. [The use of modern information technologies in botanical investigations. Proc. (Apatity, Russia, 28-31 March, 2017)]. Borovichev EA, Davydov DA and Koroleva NE, editors. Apatity: Kola Science Center Publ.; 2017. pp. 41-44. In Russian
87. Seregin AP. Floristic grid mapping: Global experience and current trends. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Biologiya i ekologiya* = *Herald of TVGU. Series: Biology and Ecology*. 2013;32:210-245. In Russian
88. *Flora Putorana* (Materialy k poznaniyu osobennostey sostava i genezisa gornyykh subarkticheskikh flor Sibiri) [Flora of Putorana Plateau (Materials on understanding of composition and genesis of mountainous subarctic floras of Siberia)]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1976. 245 p. In Russian
89. Sandanov DV, Wang Z, Su X. Baza dannykh po rasprostraneniyu drevesnykh rasteniy Vostochnoy Evrazii: vozmozhnosti i perspektivy [Database on distribution of woody plants of Eastern Eurasia: possibilities and promises]. In: *Problemy izucheniya i sokhraneniya rastitel'nogo mira Evrazii*. Materialy nauch. konf. [Problems of study and plant conservation of Eurasia. Proc. (Irkutsk-Kyren, Russia, 11-15 September, 2017)]. Bychkov VI and Voronin VI, editors. Irkutsk: VB Sochava Institute of Geography SB RAS Publ.; 2017. pp. 179-181. In Russian
90. Koropachinskiy IYu, Vstovskaya TN. Drevesnye rasteniya Aziatskoy Rossii [Woody plants of the Asian part of Russia]. Novosibirsk: Geo Publ.; 2002. 707 p. In Russian

91. Venevsky S, Venevskaya I. Hierarchical systematic conservation planning at the national level: Identifying national biodiversity hotspots using abiotic factors in Russia. *Biological Conservation*. 2005;124:235-251. doi: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.036>
92. Araújo MB, Nogués-Bravo D, Diniz-Filho JAF, Haywood AM, Valdes PJ, Rahbek C. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography*. 2008;31(1):8-15. doi: <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05318.x>
93. Su X, Wang Z, Sandanov DV. Tropical niche conservatism and glacial-interglacial climate change shaped woody plant diversity in eastern Asia. In: *Macroecology in Space and Time: 10th Annual Meeting of the Specialist Group on Macroecology of the Ecological Society of Germany, Austria, and Switzerland*. Vienna. 2017:17.
94. Liu Y, Su X, Shrestha N, Wang S, Xu X, Li Y, Wang Q, Sandanov D, Wang Z. Effects of contemporary environment and Quaternary climate change on dryland plant diversity differ between growth forms. *Ecography*. 2019;42:334-345. doi: <https://doi.org/10.1111/ecog.03698>
95. Yurtsev BA, Zverev AA, Katenin AE, Koroleva TM, Kuchero IB, Petrovsky VV, Rebristaya OV, Sekretareva NA, Khitun OV, Khodachek EA. Gradients in taxonomical parameters of local and regional floras in Asian Arctic (related to biodiversity monitoring site networks). *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2002;87(6):1-28. In Russian
96. Yurtsev BA, Zverev AA, Katenin AE, Koroleva TM, Petrovsky VV, Rebristaya OV, Sekretareva NA, Khitun OV, Khodachek EA. Spatial structure of species diversity of local and regional floras in Asian Arctic. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2004;89(11):1689-1727. In Russian
97. Koroleva TM, Zverev AA, Katenin AE, Petrovsky VV, Pospelova EB, Rebristaya OV, Sekretareva NA, Khodachek EA, Khitun OV, Chinenko SV, Yurtsev BA. Longitudinal geographical structure of local and regional floras of the Asian Arctic. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2008;93(2):193-220. In Russian
98. Baranova OG. Sravnitel'nyy analiz lokal'nykh flor Vyatsko-Kamskogo mezhdurech'ya [Comparative analysis of local floras of Vyatka and Kama interfluvium]. In: *Razvitie sravnitel'noy floristiki v Rossii: vklad shkoly A.I. Tolmacheva*. Materialy VI Rabochego soveshchaniya po sravnitel'noy floristike [The development of comparative floristic studies in Russia: contribution of AI Tolmachev school (Syktyvkar, Russia, 16-21 June, 2003)]. Degteva SV, editor. Syktyvkar: Komi Scientific Center Publ.; 2004. pp. 25-30. In Russian
99. Naumenko NI. Floristicheskoe rayonirovanie Yuzhnogo Zaural'ya [Floristic division of the Southern Zaural'ye]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta*. 2004;3(1):69-90. In Russian
100. Korolyuk AY, Zverev AA. Database of Siberian Vegetation (DSV). *Biodiversity & Ecology*. 2012;4:312. doi: [10.7809/b-e.00108](https://doi.org/10.7809/b-e.00108)
101. Chepinoga VV. Wetland vegetation database of Baikal Siberia (WETBS). *Biodiversity & Ecology*. 2012;4:311. doi: [10.7809/b-e.00107](https://doi.org/10.7809/b-e.00107)
102. Sandanov DV, Naidanov BB. Spatial modeling of East-Asian plant species distribution: current condition and future dynamic under climatic change. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoy Rossii*. 2015;3(19):30-35. In Russian, English Summary
103. Dudov SV. Modeling of species distribution with the use of topography and remote sensing data on the example of vascular plants of the Tukuringra Ridge low mountain belt (Zeya State Nature Reserve, Amur Oblast). *Biology Bulletin Reviews*. 2017;7(3):246-257. doi: <https://doi.org/10.1134/S2079086417030021>
104. Solodyankina SV, Istomina EA, Sorokovoi AA, Chepinoga VV. Modeling of the potential geographic distribution of *Anemone baicalensis* (Ranunculaceae) in the Baikal region. *Geography and Natural Resources*. 2016;5:92-99. doi: [10.21782/GIPR0206-1619-2016-5\(92-99\)](https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2016-5(92-99)) In Russian

105. Gudkova PD, Olonova MV, Feoktistov DS. The comparison of ecologo-climatic niches of two species feather grass *Stipa sareptana* A.K. Becker and *S. krylovii* Roshev. (Poaceae). *Ukrainian J Ecology*. 2017;7(4):263-269. doi: [10.15421/2017_115](https://doi.org/10.15421/2017_115) In Russian
106. Sandanov DV, Pisarenko OYu. Bioclimatic modeling of *Crossidium squamiferum* (Viv.) Jur. (Pottiaceae, Bryophyta) distribution. *Arctoa*. 2018;27:29-34. doi: [10.15298/arctoa.27.3](https://doi.org/10.15298/arctoa.27.3)

Received 17 October 2018; Revised 28 January 2019;

Accepted 21 March 2019; Published 27 June 2019

Author info:

Sandanov Denis V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Floristics and Geobotany, Federal State Budgetary Institution of Science Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 6 Sakhyanovoi Str., Ulan-Ude 670047, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8504-3485>

E-mail: sdenis1178@mail.ru