

Климатическое моделирование пригодности местообитаний *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C.A. Mey.) Krylov

© 2023. А. В. Ваганов, к. б. н., в. н. с., доцент,
Е. А. Жолнерова, м. н. с., аспирант,
В. Ф. Зайков, м. н. с., аспирант, А. И. Шмаков, д. б. н., профессор,
Южно-Сибирский ботанический сад
Алтайского государственного университета,
656049, Россия, г. Барнаул, пр. Ленина, д. 61,
e-mail: vaganov_vav@mail.ru

Кандык сибирский *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C.A. Mey.) Krylov (семейство Liliaceae L.) – алтае-саянский эндемик, реликт третичных широколиственных лесов, преимущественно лесной мезофит. Это растение занесено в ряд региональных Красных книг и Красную Книгу Российской Федерации (редкий вид, сокращающийся в численности в природных популяциях). Методом максимальной энтропии (MaxEnt) построена модель пригодности местообитаний *E. sibiricum*. Исходными данными для моделирования потенциального распространения послужили климатические параметры WorldClim и фактические места находок вида, полученные из гербарных фондов и природной среды. Доказано, что *E. sibiricum* демонстрирует достаточно широкую экологическую амплитуду; моделирование прогнозных местообитаний *E. sibiricum* показало практически равное влияние температурного фактора (46,4%) и осадков (41,8%) как сдерживающих расширение ареала вида, что коррелирует с распространением *E. sibiricum* в пределах типов климата по Коппен-Гейгеру. Полученные сведения по красиво цветущему *E. sibiricum* и сам методологический подход могут быть востребованными для решения подобных природоохранных задач в конкретных районах и субъектах Российской Федерации.

Ключевые слова: *Erythronium sibiricum*, ареал, гербарий, климат, Сибирь, моделирование, эндемик, DIVA-GIS, GBIF, MaxEnt.

Climatic modeling of the habitat suitability of *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C.A. Mey.) Krylov

© 2023. A. V. Vaganov ^{ORCID: 0000-0002-7584-5150}, E. A. Zholnerova ^{ORCID: 0000-0003-3697-4811},
V. F. Zaikov ^{ORCID: 0000-0003-1641-9458}, A. I. Shmakov ^{ORCID: 0000-0002-1052-4575}
South-Siberian Botanical Garden of Altai State University,
61, Prospekt Lenina, Barnaul, Russia, 656049,
e-mail: vaganov_vav@mail.ru

The *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C.A. Mey.) Krylov (family Liliaceae L.) is an Altai-Sayan endemic, a relic of tertiary broad-leaved forests, predominantly a forest mesophyte. *Erythronium sibiricum* is listed in a number of regional Red Books and the Russian Red Data Book (a rare species whose number is constantly decreasing in natural populations). Maximum entropy method (MaxEnt) was used to construct a model of suitability of *E. sibiricum* habitat. The initial data for the modeling the potential distribution were the climatic parameters of WorldClim and the actual records from herbarium funds and from nature. The resulting maps made it possible to clarify the current distribution area of *E. sibiricum* and obtain predictive maps of the probabilistic location of the species in the south of Siberia. Such studies using bioclimatic modeling methods and modern GIS have already confirmed their validity. These works are based on the study of the influence of climate, as one of the decisive factors for the successful introduction of plants. It has been proved that *E. sibiricum* demonstrates wide ecological amplitude. Modeling of the predicted habitats of *E. sibiricum* showed almost equal influence of the temperature factor (46.4%) and precipitation (41.8%) as restraining the expansion of the species range, which correlates with the distribution of *E. sibiricum* within the climate types according to Coppen-Geiger. These works are based on the study of the influence of climate, as one of factors for the successful introduction of plants. Data obtained on beautifully blooming *E. sibiricum* and methodological approach could be used for solving environmental problems in some regions of the Russian Federation.

Keywords: *Erythronium sibiricum*, areal, herbarium, climate, Siberia, modeling, endemic, DIVA-GIS, GBIF, MaxEnt.

Направление экологического моделирования в последние годы активно развивается, растёт число публикаций и увеличивается число исследованных данным методом объектов [1, 2]. При этом потенциальный ареал исследуемого таксона может быть уже заселён экологически схожими видами вследствие сложившихся причин различного генезиса [3]. В последние годы в зарубежной и отечественной литературе наиболее широкое применение для моделирования пространственного распространения видов (species distribution modeling) приобрёл метод максимальной энтропии (MaxEnt, Maximum Entropy Species Distribution Modelling) [3–15].

Климат – важнейший фактор, влияющий на формирование и распространение наземных экосистем [16, 17]. Отмечается важность последствий, связанных с изменением климата, которые неизбежно влекут за собой изменение видового состава экосистем, смещение границ экологических регионов и биогеографических зон [12, 18]. При этом закрепление и расселение видов на новой территории зависит от множества причин: конкурентоспособности вида, особенности размножения и пр. [9, 19, 20].

Erythronium sibiricum (Fisch. et C.A. Mey.) Krylov (семейство Liliaceae L.) – алтае-саянский эндемик, реликт третичных широколиственных лесов, преимущественно лесной мезофит, ранневесенний медонос, используется как декоративное растение [21]. Это растение занесено в ряд региональных Красных книг по статусу 2 (v) как редкий, сокращающийся в численности в природных популяциях, а в отдельных местообитаниях способен перейти в категорию 1 (E). *Erythronium sibiricum* имеет азиатский, южно-сибирский ареал, границы которого можно уложить в прямоугольник с координатами 48–58° N и 80–97° E. Вид распространён в разнородных условиях по климатическим факторам – от таёжной до лесостепной зон. Для территории Восточного Казахстана [22] и севера Синьцзян-Уйгурского автономного района Китая [23] данный вид приводится как редкий. Вегетативное размножение у *E. sibiricum* развито слабо (коэффициент вегетативного размножения очень низкий), в ежегодно возобновляемой луковичке практически не закладывается придаточная почка [24].

Известно более 272 географических пунктов, в окрестностях которых вид произрастает [21]. Для составления ареала *E. sibiricum* точечным методом ранее были получены карты

[25], которые в последующем были уточнены в [26]. Однако до настоящего момента и при простривии более 30 лет полных данных о пространственном распространении *E. sibiricum* никто не приводил.

Для Западной Сибири характерен горизонтальный тип зональности [27], где *E. sibiricum*, наряду с другими ранневесенними эфемероидами, в наибольшей степени встречается в бореально-лесной области по опушкам и осветлённым местам темнохвойной тайги: пихтово-кедровой, елово-кедровой, пихтовой. Предполагается, что *E. sibiricum* ранее был более теплолюбивым видом, но позднее адаптировался к изменившимся климатическим условиям и «поднялся» в горы вместе с лесными участками (до 1700 м над уровнем моря на Алтае) [21].

Цель исследования – картирование пригодных для *E. sibiricum* местообитаний путём климатического моделирования.

Объекты и методы исследования

Юг Западной Сибири и предгорья Алтая имеют характерные черты умеренного (бореального) климата со среднегодовым количеством осадков 400–500 мм, максимум их приходится на летний период. Высотная поясность, расчленённость и азональные черты рельефа способствуют неравномерному распределению осадков и температуры воздуха данного региона [21, 28]. Климат здесь типично континентальный. По классификации типов климата Коппен-Гейгера [29] ареал *E. sibiricum* находится преимущественно в двух областях холодного климата с тёплым летом – без сухого сезона (Dfb) и с сухой зимой (Dwb). Северную границу ареала ограничивает область холодного климата без сухого сезона с холодным летом (Dfc), а с юго-восточной стороны – аридная область с холодными степными (BSk) и пустынными элементами климата (BWk).

Географические координаты мест сбора *E. sibiricum* были получены нами на основе координат с этикеточных данных гербарного материала следующих фондов: АЛТВ (Южно-Сибирский ботанический сад Алтайского государственного университета, г. Барнаул – период охвата исследованного материала – с 1971 по 2013 гг.), NS (NSK) (Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН и Гербарий имени М.Г. Попова, г. Новосибирск – с 1941 по 2013 гг.). Дистанционно были задействованы данные коллекций MW (Московский

государственный университет имени М.В. Ломоносова – с 1837 по 1992 гг.) и Е (Королевский ботанический сад Эдинбурга, Великобритания – с 1971 по 2013 гг.) [30]. Ввиду того, что в гербарных фондах было всего 177 этикеток с точными координатами (без учётов повторов), а вид достаточно легко определяем по фотографии, то мы дополнительно использовали 396 наблюдений с iNaturalist и данные летописи природы Тигирекского государственного природного заповедника (период охвата наблюдений в природе – с 2005 по 2022 гг.). Сведения о локалитетах культивируемых растений и повторы с одинаковыми координатами (дубли) не использовались в исследовании (всего 111 таких случаев). После коррекции пространственной неравномерности мест произрастания *E. sibiricum* с помощью программы SDMtoolbox [31], являющейся приложением к программе ArcGIS 10.5, было исключено ещё 278 локалитетов (spatially rarefying occurrence data – 10 km). В итоге в работе в качестве фактической основы для моделирования потенциального ареала было использовано 184 локалитета.

При составлении карт распространения вида использовали ГИС-программу DIVA-GIS 7.5. Климатическое моделирование пригодных для расселения местообитаний производили в программе MaxEnt 3.4.1 [32].

Ввиду разнообразия типов климатов для местообитаний *E. sibiricum* при первоначальном моделировании нами были использованы все климатические параметры WorldClim [33]. Для составления прогнозной карты была применена климатическая модель с разрешением 5 км на один пиксель. При проведении анализа в программе MaxEnt для карт распространения видов использовали логистический выходной формат. Обучающая и тестовая выборка составили 75 и 25% соответственно (138 на 46 локалитетов). Индекс пригодности для прогнозного местообитания таксона (AUC) был рассчитан для обучающего и тестового набора данных. Выбор оптимальной модели производится пошагово, максимальное число итераций было установлено в 500 значений [34]. Ввиду достаточно большого числа уникальных локалитетов (184) и рекомендаций исследователей в данной области [7, 14, 34] были использованы все типы «функции предикторов». Набор точек отсутствия вида на территории заменён в MaxEnt случайной выборкой из фоновых точек [6]. Оценка вклада каждой переменной произведена по тесту «складной нож» («jackknife») [6]. Использо-

вание метода «jackknife» основано на сравнении моделей, построенных на каждом из факторов, с моделями, построенными без этого фактора [34]. Оценка вклада климатических параметров для моделирования произведена по показателю «permutation importance» [7]. Модель, полученная в результате анализа в программе MaxEnt, была обработана и подготовлена картографическая основа в программе DIVA-GIS 7.5. Территория для климатического моделирования прогнозного распространения *E. sibiricum* выбрана шире, чем его ареал и была ограничена следующим диапазоном координат: 40–70° N, 60–130° E.

Результаты и обсуждение

При моделировании в MaxEnt с помощью алгоритма «jackknife» установлено, что четыре переменные из девятнадцати оказывают наибольшее влияние (88,2 из 100%) (в порядке убывания вклада): BIO3 – изотермальность (BIO1/BIO7)×100 (26,7%); BIO14 – осадки наиболее сухого периода (22,3%); BIO7 – среднегодовая амплитуда колебания температуры (BIO5–BIO6) (19,7%) и BIO18 – осадки наиболее тёплого квартала (19,5%). Исходя из полученного результата вклада каждого фактора в модель по тесту «важность при пермутации», было произведено климатическое моделирование исключительно с данными по четырём параметрам (BIO – 3, 14, 18 и 7, рис. 1, см. цв. вкладку VIII). Это необходимо, как отмечают авторы [12, 35], в целях минимизирования действия факторов, оказывающих слабое влияние на климатическую модель, а также проблем мультиколлинеарности.

Наиболее важным результирующим показателем состоятельности прогнозной модели является индекс AUC (мера относительной вероятности присутствия). По значению AUC качество моделирования можно условно разделить на пять категорий: 0,9–1,0 – «отлично»; 0,8–0,9 – «хорошо»; 0,7–0,8 – «удовлетворительно»; 0,6–0,7 – «плохо»; 0,6 – «очень плохо» (моделирование не удалось) [32, 36]. Случайное же распределение результатов моделирования соответствует значению AUC = 0–0,5. По индексу AUC тестовой выборки наша прогнозная модель показала высокое качество интерпретации результата. AUC для *E. sibiricum* составил значение 0,966±0,006 (коэффициент оmissии – +0,04; кумулятивный порог – +1,6).

Графики тестирования качества полученных данных для *E. sibiricum* (рис. 2) под-

**А. В. Ваганов, Е. А. Жолнерова, В. Ф. Зайков, А. И. Шмаков
«Климатическое моделирование пригодности местообитаний
Erythronium sibiricum (Fisch. et C.A. Mey.) Krylov». С. 208.**

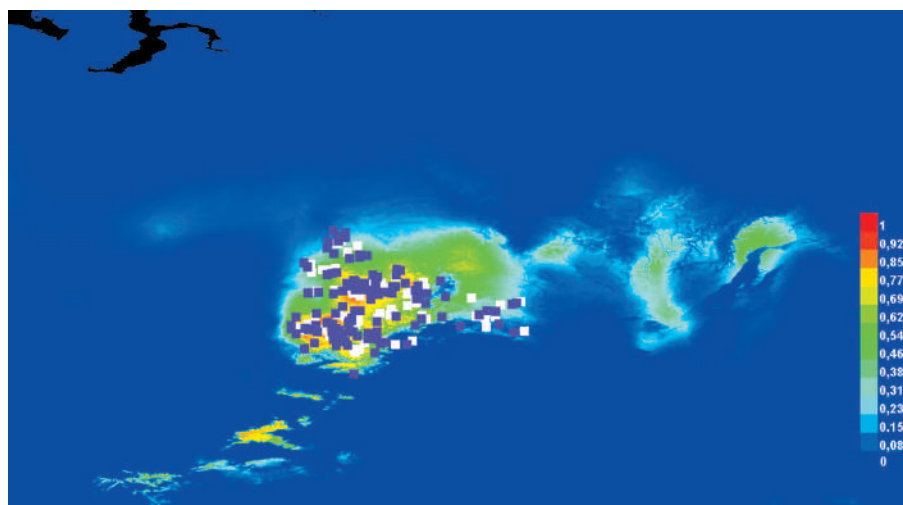


Рис. 1. Распределение пригодных местообитаний *E. sibiricum* по результатам климатического моделирования по параметрам WorldClim: BIO3, 14, 7 и 18. Карта представлена в диапазоне координат: 40–70°N, 60–130°E. Точки обучающей выборки – белые, тестовой – фиолетовые квадраты. Качество модели по индексу пригодности местообитания таксона (AUC) указано на шкале, где 1 – отлично, 0 – очень плохо

Fig. 1. Forecast map of *E. sibiricum* distribution based on WorldClim climatic parameters: BIO3, 14, 7 and 18. The map is presented in the range of coordinates: 40–70°N, 60–130°E. The points of the training sample are white squares, the test sample is purple. The quality of the model in terms of taxon habitat suitability index (AUC) is indicated on a scale where 1 is excellent, 0 is very poor

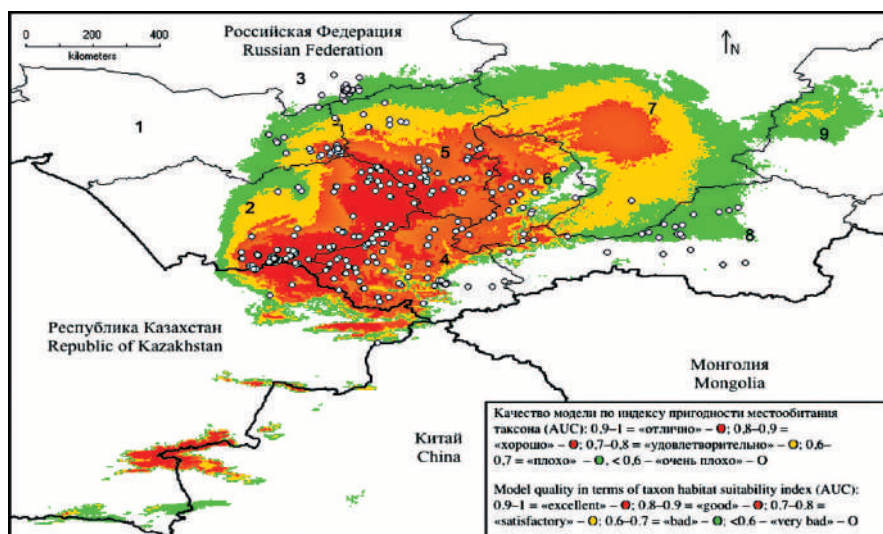


Рис. 3. Прогнозная карта распространения *E. sibiricum* на основе климатических параметров WorldClim по территории юга Сибири (БИО – 3, 14, 7 и 18) с точными данными распространения вида (локалитеты обозначены маркерами белого цвета). Субъекты Российской Федерации: 1 – Новосибирская область, 2 – Алтайский край, 3 – Томская область, 4 – Республика Алтай, 5 – Кемеровская область, 6 – Республика Хакассия, 7 – Красноярский край, 8 – Республика Тыва, 9 – Иркутская область

Fig. 3. Predictive map of *E. sibiricum* distribution based on WorldClim climatic parameters over the southern Siberia territory (BIO – 3, 14, 18 and 7) with accurate data on the species distribution (localities are indicated with white markers). The regions of the Russian Federation: 1 – Novosibirsk Region, 2 – Altai Territory, 3 – Tomsk Region, 4 – Republic of Altai, 5 – Kemerovo Region, 6 – Republic of Khakassia, 7 – Krasnoyarsk Territory, 8 – Republic of Tuva, 9 – Irkutsk Region

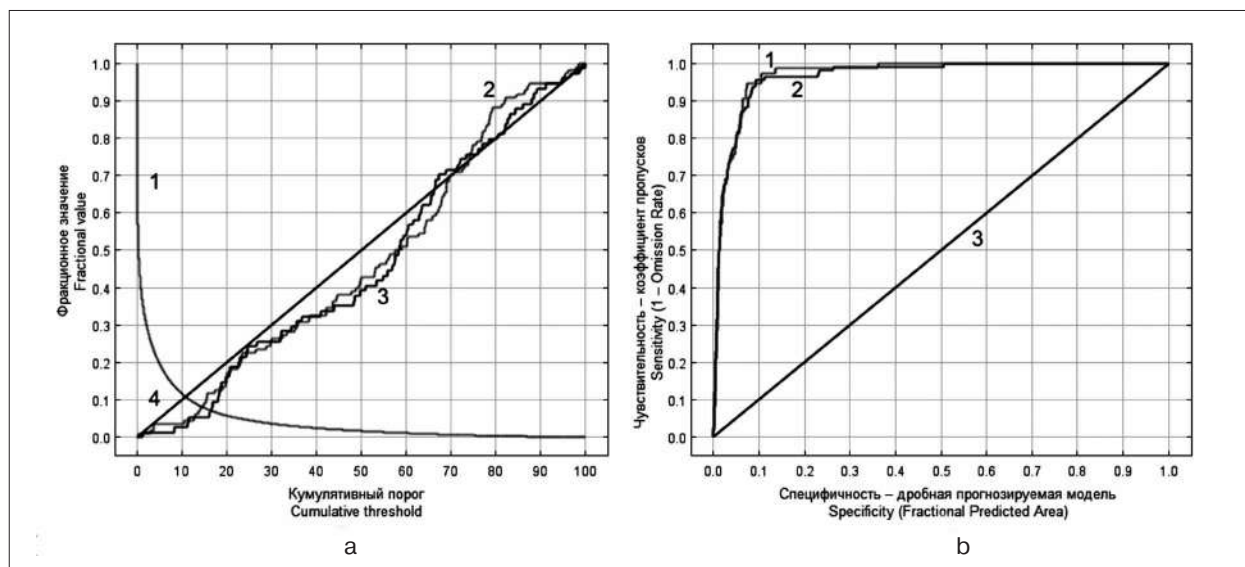


Рис. 2. Тестирование достоверности полученных данных для *E. sibiricum* (BIO3, 14, 7 и 18): а) 1 – исходные данные; 2 – тестовая выборка; 3 – обучающая выборка; 4 – предсказанная эмиссия; б) 1 – обучающая выборка (AUC = 0,915); 2 – тестовая выборка (AUC = 0,966), 3 – случайное предсказание (AUC = 0,5)

Fig. 2. Testing of the reliability of the data obtained for *E. sibiricum* (BIO3, 14, 7 and 18): а) 1 – fraction of background predicted; 2 – omission on test samples; 3 – omission on training samples; 4 – predicted omission; б) 1 – training date (AUC = 0.915); 2 – test date (AUC = 0.966); 3 – random prediction (AUC = 0.5)

тверждают надёжность прогноза модели, что свидетельствует об её достаточной ожидаемой способности.

Прогнозная модель по *E. sibiricum*, полученная в MaxEnt по четырём параметрам, была сгенерирована на карте в программе DIVA-GIS (рис. 3, см. цв. вкладку VIII). Эта карта также содержит данные о распространении *E. sibiricum* по 462 локалитетам по трансграничной территории юга Сибири, включающую территорию Алтае-Саянской горной страны.

Ценность новой опубликованной точки при таком «классическом» подходе зависит от её относительного положения. Как отмечалось ранее [34], если точка окажется внутри ареала, между другими точками, цена её очень невелика. Краевые находки «изменяют» наши представления об ареале, точнее о его «границах».

Заключение

В ходе проведения исследования уточнён ареал вида *E. sibiricum* и определена территория пригодности местообитаний – в пределах координат 48–57° N и 82–94° E. Прогнозная модель *E. sibiricum* узко локализована, преимущественно по границам повторяет современный ареал вида за исключением юга Восточного Казахстана. Так, результаты климатического моделирования указывают на высокое

значение вероятностного местонахождения *E. sibiricum* на территории Джунгарского Алатау (рис. 3, см. цв. вкладку VIII). При этом согласно данным флоры Джунгарского Алатау [37] и Красной книги Казахстана [22], пока не было подтверждённых сведений о местонахождении *E. sibiricum* на данной территории, что требует дополнительных исследований.

В результатах проводимого моделирования учитываются только климатические факторы, в анализ модели не включены данные о вероятностном нахождении с учётом конкурентных способностей вида, взаимосвязей компонентов сообщества, особенностей рельефа и показателей состояния почвы. Отдельно следует указать на один из самых важных экологических факторов, способствующих произрастанию *E. sibiricum* – приуроченность к лесному комплексу тёмнохвойной тайги и широколиственных лесов (берёза, осина), где он встречается на опушках и осветлённых местах. Следовательно, для устойчивого сохранения современных границ ареала *E. sibiricum* важно поддержание лесного фонда пихтово-кедровых, елово-кедровых, пихтовых лесов и березняков. Данное исследование, безусловно, вносит вклад в развитие системы мониторинга растительности [38].

Климатическое моделирование состояния *E. sibiricum* показало практически рав-

ное влияние температуры (46,4%) и осадков (41,8%) как факторов, сдерживающих расширение ареала вида. Данные выводы коррелируют с распространением *E. sibiricum* в пределах климатических зон [29], где благоприятными являются области с тёплым летом без сухого сезона и с сухой зимой, а сдерживающими – холодный климат без сухого сезона с холодным летом на севере и холодным степным и пустынным климатом на юге. При том, что вид демонстрирует достаточно широкую экологическую амплитуду, ему свойственны низкий коэффициент вегетативного размножения и слабая семенная продуктивность, что становится дополнительным сдерживающим фактором его распространения.

Исследование выполнено за счёт гранта Российской государственной академии наук (проект № 22-24-20002, <https://rscf.ru/project/22-24-20002/>).

Литература

1. Araújo M.B., Peterson A.T. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling // *Ecology*. 2012. V. 93. No. 7. P. 1527–1539.
2. Лисовский А.А., Дудов С.В., Оболенская Е.В. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 1. Общие подходы // *Журнал общей биологии*. 2020. Т. 81. № 2. С. 123–134.
3. Лисовский А.А., Оболенская Е.В. Исследование ареалов мелких млекопитающих Юго-восточного Забайкалья методом моделирования экологической ниши // *Журнал общей биологии*. 2014. Т. 75. № 5. С. 353–371.
4. Guisan A., Zimmermann N.E. Predictive habitat distribution models in ecology // *Ecological Modelling*. 2000. V. 135. P. 147–186.
5. Anderson R.P., Lew D., Peterson A.T. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting models // *Ecological Modelling*. 2003. V. 162. P. 211–232.
6. Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecological Modelling*. 2006. V. 190. P. 231–259.
7. Phillips S.J., Dudik M. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. V. 31. P. 161–175.
8. Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudik M., Chee Y.E., Yates C.J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // *Diversity and Distributions*. 2011. V. 17. P. 43–57.
9. Олонова М.В., Гао Х. Потенциальные возможности распространения адвентивного растения *Poa compressa* L. в Сибири // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2014. Т. 4. № 28. С. 56–69.

10. 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.

11. Dudov S.V. 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*. 2016. V. 77. No. 7. P. 246–257.

12. Korznikov K.A. Climate envelope models of *Kalopanax septemlobus* and *Phellodendron amurense* var. *sachalinense* in the insular part of the Russian Far East // *Biol Bull Russ Acad Sci*. 2019. V. 46. No. 6. P. 626–635.

13. Makunina N.I., Egorova A.V., Pisarenko O.Yu. Drawing of potential areas of plant communities for geobotanical zoning purposes (on example of Tuva forests) // *Contemp. Probl. Ecol*. 2020. V. 13. No. 4. P. 412–417.

14. Merow C., Smith M.J., Silander J.A. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter // *Ecography*. 2013. V. 36. No. 10. P. 1058–1069.

15. Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudik M., Chee Y.E., Yates C.J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // *Diversity and Distributions*. 2011. V. 17. P. 43–57.

16. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

17. Вальтер Г. Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 261 с.

18. Chen I.-C., Hill J.K., Ohlemüller R., Roy D.B., Thomas C.D. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming // *Science*. 2011. V. 333. P. 1024–1026.

19. Elton C.S. The ecology of invasions by animal and plants. London: Methuen, 1958. 181 p.

20. Москаленко Г.П. Оценка потенциальной опасности адвентивных видов для ландшафтов // *Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов: сборник материалов Круглого стола «Всероссийской конференции по экологической безопасности России»*. М.: ИПЭЭ имени А.Н. Северцова, IUCN (МСОП), 2002. С. 94–104.

21. Седелникова Л.Л. Кандык сибирский: Биология, распространение, использование. Новосибирск: Издательство СО РАН, филиал «Гео», 2018. 102 с.

22. Красная книга Казахстана. Т. 2: Растения. Астана: АртПринтXXI, 2014. 452 с.

23. Rare endangered endemic higher plants in Xinjiang of China. CIP, 2006. 159 p.

24. Седелникова Л.Л. Особенности биоморфы *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C.F. Mey.) Kryl. // *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XII международной научно-практической конференции*. Барнаул: Издательство АлтГУ, 2013. С. 96–99.

25. Седельникова Л.Л. Ареал и местообитание *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl. // Декоративные растения и их интродукция в Западную Сибирь. Новосибирск: Наука, 1977. С. 73–76.
26. Флора Сибири. Т. 4. Araceae – Orchidaceae. Новосибирск: Наука, 1987. 248 с.
27. Каташ С.С., Крюков А.С., Чечегова Е.В. Горно-Алтайская автономная область. Горно-Алтайск: Областное книжное издательство, 1963. 123 с.
28. Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск: ТГУ, 1962. 439 с.
29. Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification // Hydrology and Earth System Sciences. 2007. V. 11. P. 1633–1644.
30. GBIF – Global Biodiversity Information Facility GBIF Occurrence Download [Электронный ресурс] <https://doi.org/10.15468/dl.rbusy9> (Дата обращения: 15.01.2021).
31. Brown J.L. SDMtoolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses // Methods in Ecology and Evolution. 2014. V. 5. No. 7. P. 694–700.
32. Phillips S.J., Dudik M., Schapire R.E. Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1) [Электронный ресурс] http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/ (Дата обращения: 11.12.2020).
33. WorldClim. Maps, graphs, tables, and data of the global climate [Электронный ресурс] <https://www.worldclim.org> (Дата обращения: 15.01.2021).
34. Лисовский А.А., Дудов С.В. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 2. MaxEnt // Журнал общей биологии. 2020. Т. 81. № 2. С. 135–146.
35. Austin M. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches // Ecological Modelling. 2007. V. 200. P. 1–19.
36. Araújo M.B., Pearson R.G., Thuiller W., Erhard M. Validation of species-climate impact models under climate change // Glob. Change Biol. 2005. V. 11. No. 9. P. 1504–1513.
37. Голоскоков В.П. Флора Джунгарского Алатау (Конспект и анализ). Алма-Ата: Наука, 1984. 224 с.
38. Домнина Е.А., Адамович Т.А., Тимонов А.С., Ашихмина Т.Я. Изучение лесовосстановления по космическим снимкам высокого разрешения // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 3. С. 38–43.
- distribution modeling methods. 1. A general approach // Biology Bulletin Reviews. 2020. V. 81. No. 2. P. 123–134 (in Russian). doi: 10.31857/S0044459620020037
3. Lissovsky A.A., Obolenskaya E.V. A study of the distribution ranges of small mammals from South-Eastern Transbaikalia with ecological niche modeling methods // Biology Bulletin Reviews. 2014. V. 75. No. 5. P. 353–371 (in Russian).
4. Guisan A., Zimmermann N.E. Predictive habitat distribution models in ecology // Ecological Modelling. 2000. V. 135. P. 147–186. doi: 10.1016/S0304-3800(00)00354-9
5. Anderson R.P., Lew D., Peterson A.T. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting models // Ecological Modelling. 2003. V. 162. P. 211–232. doi: 10.1016/S0304-3800(02)00349-6
6. Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // Ecological Modelling. 2006. V. 190. P. 231–259. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
7. Phillips S.J., Dudik M. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation // Ecography. 2008. V. 31. P. 161–175. doi: 10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x
8. Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudik M., Chee Y.E., Yates C.J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // Diversity and Distributions. 2011. V. 17. P. 43–57. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x
9. Olova M.V., Gao X. Potential possibilities of spreading the adventive plant *Poa compressa* L. in Siberia // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya (Tomsk State University Journal of Biology). 2014. V. 4. No. 28. P. 56–69 (in Russian). doi: 10.17223/19988594/28/4
10. Sandanov D.V., Naidanov B.B. Spatial modeling of East Asian plant species distributions: current condition and future dynamic under climatic changes // Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii (Flora and Vegetation of Asian Russia). 2015. No. 3 (19). P. 30–35 (in Russian).
11. Dudov S.V. 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. 2016. V. 77. No. 7. P. 246–257. doi: 10.1134/S2079086417030021
12. Korznikov K.A. Climate envelope models of *Kalopanax septemlobus* and *Phellodendron amurense* var. *sachalinense* in the insular part of the Russian Far East // Biol Bull Russ Acad Sci. 2019. V. 46. No. 6. P. 626–635. doi: 10.1134/S1062359019040083
13. Makunina N.I., Egorova A.V., Pisarenko O.Yu. Drawing of potential areas of plant communities for geobotanical zoning purposes (on example of Tuva forests) // Contemp. Probl. Ecol. 2020. V. 13. No. 4. P. 412–417. doi: 10.1134/S1995425520040095
14. Merow C., Smith M.J., Silander J.A. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What

References

- it does, and why inputs and settings matter // *Ecography*. 2013. V. 36. No. 10. P. 1058–1069. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x
15. Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudik M., Chee Y.E., Yates C.J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // *Diversity and Distributions*. 2011. V. 17. P. 43–57. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x
16. Whittaker R. *Communities and ecosystems*. Moskva: Progress, 1980. 327 p. (in Russian).
17. Walter G. *General geobotany*. Moskva: Mir, 1982. 261 p. (in Russian).
18. Chen I.-C., Hill J.K., Ohlemüller R., Roy D.B., Thomas C.D. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming // *Science*. 2011. V. 333. P. 1024–1026. doi: 10.1126/science.1206432
19. Elton C.S. *The ecology of invasions by animal and plants*. London: Methuen, 1958. 181 p.
20. Moskalenko G.P. Assessment of the potential danger of adventive species for landscapes // *Environmental safety and invasions of alien organisms “Collection of materials of the Round table of the All-Russian conference on environmental safety of Russia”*. Moskva: IPEE imeni A.N. Severtsova, IUCN (MCOII), 2002. P. 94–104 (in Russian).
21. Sedelnikova L.L. *Siberian fawnlily lily: Biology, distribution, use*. Novosibirsk: Publishing house of the SB RAS, branch “Geo”, 2018. 102 p. (in Russian). doi: 10.21782/B978-5-9909584-6-3
22. *Red Book of Kazakhstan. V. 2. Rasteniya*. Astana: ArtPrintXXI, 2014. 452 p. (in Russian).
23. *Rare endangered endemic higher plants in Xinjiang of China*. CIP, 2006. 159 p.
24. Sedelnikova L.L. Features of the biomorph of *Erythronium sibiricum* (Fisch. Et C.F. Mey.) Kryl. // *Problems of botany of Southern Siberia and Mongolia: collection of scientific articles based on the materials of the XII international scientific-practical conference*. Barnaul: Altai State University Publishing House, 2013. P. 96–99 (in Russian).
25. Sedelnikova L.L. Range and habitat of *Erythronium sibiricum* (Fisch. Et Mey.) Kryl. // *Ornamental plants and their introduction to Western Siberia*. Novosibirsk: Nauka, 1977. P. 73–76 (in Russian).
26. *Flora of Siberia. V. 4. Araceae – Orchidaceae*. Novosibirsk: Nauka, 1987. 248 p. (in Russian).
27. Katash S.S., Kryukov A.S., Chechegoeva E.V. *Gorno-Altai Autonomous Region. Gorno-Altaysk: Oblastnoe knizhnoe izdatelstvo*, 1963. 123 p. (in Russian).
28. Shumilova L.V. *Botanical geography of Siberia*. Tomsk: TGU, 1962. 439 p. (in Russian).
29. Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification // *Hydrology and Earth System Sciences*. 2007. V. 11. P. 1633–1644. doi: 10.5194/hess-11-1633-2007
30. GBIF – Global Biodiversity Information Facility. GBIF Occurrence Download [Internet resource] <https://doi.org/10.15468/dl.rbycy9> (Accessed: 15.01.2021).
31. Brown J.L. SDMtoolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses // *Methods in Ecology and Evolution*. 2014. V. 5. No. 7. P. 694–700. doi: 10.1111/2041-210X.12200
32. Phillips S.J., Dudik M., Schapire R.E. Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1) [Internet resource] http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/ (Accessed: 11.12.2020).
33. WorldClim. Maps, graphs, tables, and data of the global climate [Internet resource] <https://www.worldclim.org> (Accessed: 15.01.2021).
34. Lissovsky A.A., Dudov S.V. Advantages and limitations of application of the species distribution modeling methods. 2. MaxEnt // *Biology Bulletin Reviews*. 2020. V. 81. No. 2. P. 135–146 (in Russian). doi: 10.31857/S0044459620020049
35. Austin M. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches // *Ecological Modelling*. 2007. V. 200. P. 1–19. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2006.07.005
36. Araújo M.B., Pearson R.G., Thuiller W., Erhard M. Validation of species-climate impact models under climate change // *Glob. Change Biol*. 2005. V. 11. No. 9. P. 1504–1513. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.01000.x
37. Goloskokov V.P. *Flora of the Dzungarian Alatau (summary and analysis)*. Almaty: Nauka, 1984. 224 p. (in Russian).
38. Domnina E.A., Adamovich T.A., Timonov A.S., Ashikhmina T.Ya. Reforestation study based on high resolution satellite imagery // *Theoretical and Applied Ecology*. 2021. No. 3. P. 38–43 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2021-3-038-043