

Структура эколого-климатических ниш *Poa palustris* L. и *P. nemoralis* L. (Poaceae) на территории Азиатской России

М. В. ОЛОНОВА, Т. С. ВЫСОКИХ, Н. С. МЕЗИНА

Томский государственный университет
634050, Томск, просп. Ленина, 36
E-mail: olonova@list.ru

Статья поступила 12.03.2018

Принята к печати 18.04.2018

АННОТАЦИЯ

Каждый вид, помимо уникального морфотипа, имеет уникальную эколого-климатическую нишу и географический ареал. Изучение эколого-климатической и географической дивергенции может внести значительный вклад в понимание генезиса вида и его объема. В работе проведено сравнение эколого-климатических ниш видов *Poa palustris* L., *P. nemoralis* L. и популяций, сочетающих признаки обоих видов, рассматриваемые здесь как гибридогенный комплекс *P. intricata* Wien, с целью выявления их идентичности. Исследования позволили уточнить ареалы обоих видов. С помощью ГИС-технологий и на основе координат местонахождений определены эколого-климатические ниши. Затем, на основании шести независимых биоклиматических переменных установлены их потенциальные ареалы – районы, где климатические условия благоприятны для произрастания. Сравнение эколого-климатических ниш, созданных программой MaxEnt, показало их различия на статистически значимом уровне.

Ключевые слова: эколого-климатическое моделирование, MaxEnt, *Poa*, распространение.

Климатический профиль вида, определяемый на основании биологически значимых климатических данных, нередко называют экологической нишей, однако это вряд ли можно признать корректным. Это понятие впервые введено Дж. Гриннеллом [Grinnell, 1917], который понимал под экологической нишей место, занимаемое видом в биоценозе, включающее комплекс его биоценологических связей и требований к факторам среды. Затем концепция данного понятия получила развитие в работах Ч. Элтона [Elton, 1927], Дж. Э. Хатчинсона [Hutchinson, 1957], П. Джиллера [1988], Р. Х. Макартура [MacArthur, 1968] и других экологов. В настоящее время

этот термин разными авторами трактуется неоднозначно [Озерский, 2011]: под экологической нишей понимается и сумма факторов существования данного вида, основным из которых является его место в пищевой цепи, и совокупность всех факторов среды, в пределах которых возможно существование вида в природе. Преобладающей в настоящее время является модель Дж. Э. Хатчинсона, согласно которой экологическая ниша представляет собой n -мерный объем, на осях которого отложены экологические факторы. По каждому фактору вид имеет свой диапазон, в котором он может существовать. Если провести проекции от крайних точек диапазонов

каждой оси факторов, получится n -мерная фигура, где n – количество значимых для вида экологических факторов. Согласно Дж. Э. Хатчинсону, экологическая ниша может являться фундаментальной – определяемой сочетанием условий и ресурсов, позволяющим виду поддерживать жизнеспособную популяцию, и реализованной – свойства которой обусловлены конкурирующими видами. При этом постулируется, что факторы независимы друг от друга, и реакция на один из них не зависит от воздействия другого [Грант, 1980].

В соответствии с общепринятыми представлениями, экологическая ниша предусматривает учет воздействия таких факторов, как увлажнение, освещение, температурный режим непосредственно в пунктах произрастания растения, и определяется с помощью экологических шкал [Раменский и др., 1956; Цаценкин, 1967; Селедец, Пробатова, 2007]. При этом опосредованно принимаются во внимание влияние микро- и мезорельефа, затенения, уровня грунтовых вод, гранулометрического состава почвы. Однако такой подход требует очень детальных инструментальных исследований или применения трудоемких биоиндикационных методов. В свою очередь, ГИС-технологии, при наличии точных географических координат известных пунктов сбора растений и 19 биологически важных эколого-климатических параметров, полученных для всей поверхности суши путем экстраполяции данных метеостанций с 1950 по 2000 г. и свободно размещенных в Интернете [Hijmans et al., 2004], позволяют не только определить характерный для таксона диапазон каждой биологически важной климатической переменной, но и на основании полученных данных выявить территории, подходящие по своим климатическим характеристикам для произрастания таксона. Полученные таким образом ниши отражают только общие тенденции изменения основных экологических факторов, и не учитывают особенностей отдельных местообитаний. Особенно сильно это проявляется в горной местности, где условия увлажнения и температуры могут кардинально изменяться на расстоянии в несколько метров. Таким образом, нишу, получаемую с помощью описываемых ГИС-технологий, правильнее назы-

вать не экологической, а эколого-климатической.

Модель распространения вида, полученная на основании выявленной эколого-климатической ниши, отражает только вероятностное распределение климатических условий, благоприятных для произрастания того или иного вида, а успех внедрения в растительные сообщества и закрепление в них зависит в немалой степени и от других причин – конкурентных способностей вида, его биологических особенностей, взаимосвязей компонентов сообщества. Полученная модель, скорее, соответствует потенциальному ареалу вида в понимании Т. А. Работнова [1983] и означает область, где климатические условия благоприятны для произрастания. Эта характеристика вплотную приближается к понятию экологического ареала, сформулированного В. П. Селедцом и Н. С. Пробатовой [2007], однако, в отличие от экологического ареала, который значительно более детально характеризует условия среды произрастания, выявление потенциального ареала не требует детального исследования и определения места вида в координатах экологических шкал и может быть определено с помощью ГИС-технологий.

Биологически значимые климатические факторы во многом определяют современные очертания ареалов и их изменения на протяжении геологических периодов. Поэтому выявление эколого-климатической ниши таксона является важной составляющей экологических и биогеографических исследований.

Poa palustris L. и *P. nemoralis* L. – наиболее известные и широко распространенные мезоморфные виды мятликов (*Poa* L.) секции *Stenopoa* Dum. Эти виды хорошо различаются по двум качественным признакам: у первого из них голая ось колоска и длинный, свыше 2 мм, язычок, в то время как у второго ось колоска опушена, а язычок не превышает 1 мм. Известно, что помимо морфологических различий, *P. palustris* и *P. nemoralis* различаются по своей экологической приуроченности: первый предпочитает открытые местообитания, в то время как второй обитает обыкновенно в более или менее затененных местах. Смещение границ ареалов *P. palustris* и *P. nemoralis*, имевшее место в плейстоцене, обусловило широкие возмож-

ности для гибридизации между этими видами [Цвелев, 1974], которая привела к образованию на территории Северо-Восточной Европы и Сибири целого ряда форм, сочетающих в разных комбинациях признаки обоих видов. Такие предположительно гибридогенные популяции в настоящее время широко распространены на территории Сибири [Олонова, 2001; Olonova et al., 2016], и в настоящее время их предложено рассматривать как гибридогенный агрегат – aggr. *P. intricata* [Олонова, 2010].

Современные ареалы *P. palustris* и *P. nemoralis* близки, но не совпадают: первый из них бореальный вид, а второй – неморальный. Оба вида играют заметную роль в сложении растительных сообществ, поэтому исследование их эколого-климатических предпочтений представляет не только научный, но и практический интерес. Перекрытие ареалов не означает, что виды обладают сходными экологическими нишами. В связи с этим возникает вопрос об идентичности экологических ниш данных видов: различаются ли их экологические ниши и, если различаются, то в какой степени.

Известно, что гибриды обычно обладают более широкой экологической нишей, чем родительские виды [Clausen, Hiesey, 1958; Цвелев, 1972], и это экспериментально подтверждено на мятликах [Hiesey, Nobs, 1970, 1982]. В этой связи интересно проанализировать эколого-климатическую нишу гибридогенного aggr. *P. intricata*.

Цель настоящей работы – исследование эколого-климатических ниш *P. palustris*, *P. nemoralis* и гибридогенного aggr. *P. intricata* на территории Азиатской России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для определения точек местонахождений *P. palustris*, *P. nemoralis* и *P. intricata* на территории Азиатской России и их картирования использованы гербарные коллекции [ALTB, KUZ, IRKU, LE, MAG, MHA, MW, NS, NSK, SASU, TK, UUN, VLA], некоторые точки взяты из “Арктической Флоры СССР” [Цвелев, 1964], “Флоры Центральной Сибири” [Пешкова, 1979], “Флоры Сибири” [Олонова, 1990] и многотомной сводки “Со-

судистые растения Советского Дальнего Востока” [Пробатова, 1985]. Для моделирования потенциального распространения на территории Азиатской России отобраны 290 местонахождений *P. palustris*, 229 *P. nemoralis* и 97 *P. intricata*, которые предположительно полностью охватывают климатические ниши этих видов. Климатические данные* с пространственным разрешением 2,5 угловых минуты, полученные путем экстраполяции данных метеостанций 1950–2000 гг., взяты из базы WORDCLIM [Hijmans et al., 2004]. Для выявления эколого-климатической ниши и визуализации биоклиматических параметров видов использовано программное средство Diva-GIS [Hijmans et al., 2005], опция BIOCLIM [Nix, 1986]. Модели распространения видов получены при помощи программы MaxEnt [Phillips et al., 2006; Phillips, Dudik, 2008]. Этот метод в настоящее время является одним из самых эффективных методов моделирования распределения видов на основании данных только о его присутствии [Anderson et al., 2003; Elith et al., 2006; Franklin, 2009]. Модели, сконструированные в результате анализа, спроецированы на карты, построенные с помощью программы ArcGIS 10 [ESRI, 2012]. Оценка прогностической возможности каждой модели проводилась при помощи параметра AUC [Phillips et al., 2011].

Для выявления роли каждой переменной в построении модели следовало строить модели на основании мало зависимых между собой переменных, чтобы избежать негативного влияния на результат оценки [Brown,

*Bio1 – среднегодовая температура; Bio2 – суточные колебания температуры (среднемесячные); Bio3 – изотермальность $(\text{Bio1}/\text{Bio7}) \times 100$; Bio4 – сезонность температуры (коэффициент вариации); Bio5 – максимальная температура наиболее теплого периода; Bio6 – минимальная температура наиболее холодного периода; Bio7 – среднегодовая амплитуда колебания температуры $(\text{Bio5} - \text{Bio6})$; Bio8 – средняя температура наиболее влажного квартала; Bio9 – средняя температура наиболее сухого квартала; Bio10 – средняя температура наиболее теплого квартала; Bio11 – средняя температура наиболее холодного квартала; Bio12 – среднегодовые осадки; Bio13 – осадки наиболее влажного периода; Bio14 – осадки наиболее сухого периода; Bio15 – сезонность осадков (коэффициент вариации); Bio16 – осадки наиболее влажного квартала; Bio17 – осадки наиболее сухого квартала; Bio18 – осадки наиболее теплого квартала; Bio19 – осадки наиболее холодного квартала.

2014a, b]. В результате теста на независимость переменных для анализа отобрано восемь биологически значимых климатических переменных (Bio1, Bio2, Bio5, Bio7, Bio8, Bio12, Bio15), коэффициент корреляции между которыми не превышал 0,7, и модели строились на их основании. Оценка влияния каждой переменной на результирующую модель проводилась тремя независимыми методами – при помощи процентного вклада, пермутации и теста джекнайф [Scheldeman, van Zonneveld, 2010].

Для проверки гипотезы об идентичности ниш модели строились на основании всех 19 переменных.

Тест идентичности ниш (I), реализованный в программе ENMTools [Warren et al., 2008, 2011], дает возможность сравнивать экологические ниши таксонов с перекрывающимися ареалами и позволяет выявить статистически значимую разницу между моделями эколого-климатических ниш. Он предусматривает сравнительный анализ эколого-климатических ниш с использованием мер I – стандартизированное расстояние Хеллингера и D – индекс Шенера [Warren et al., 2008]. Тест идентичности проведен между всеми рассматриваемыми таксонами в 10-кратной повторности (10 реплик).

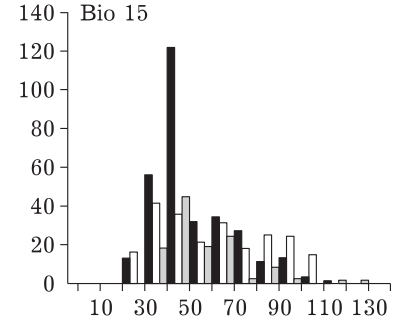
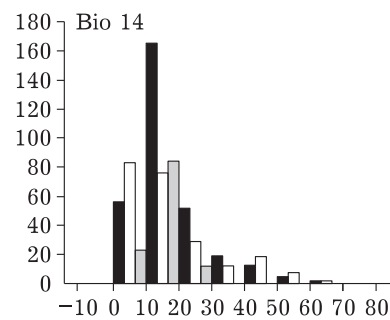
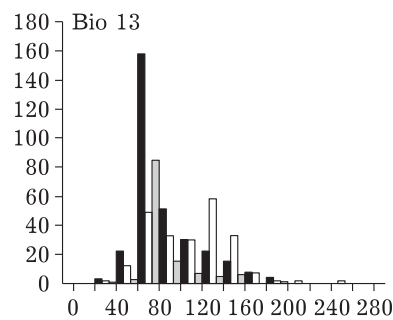
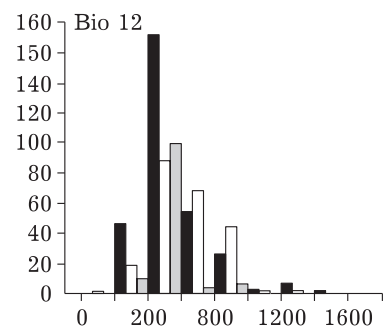
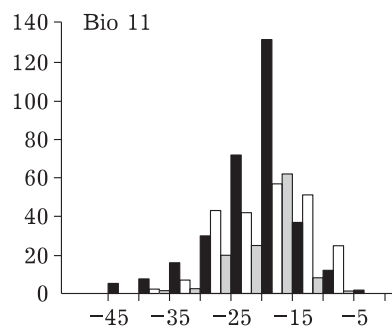
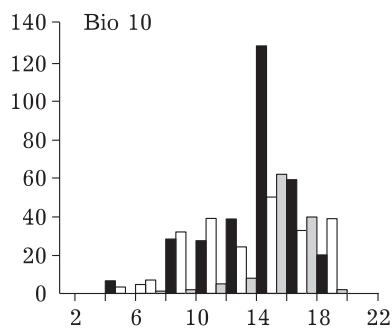
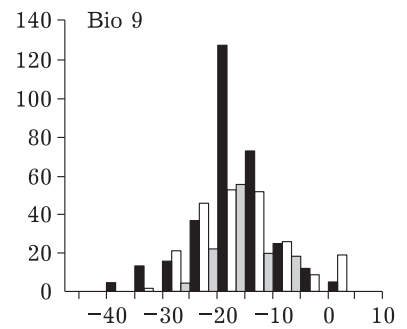
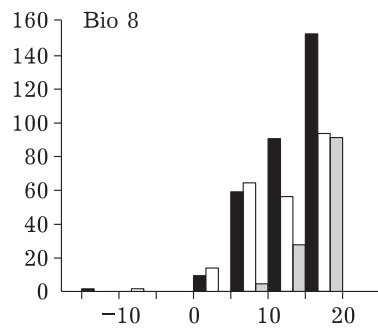
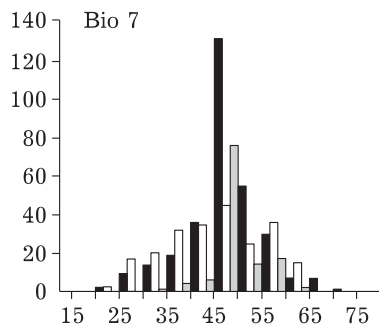
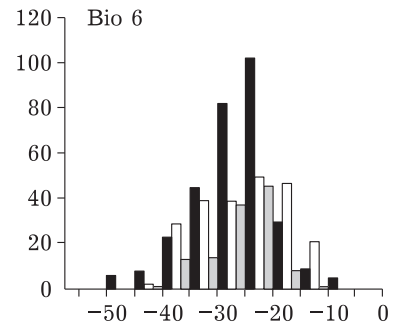
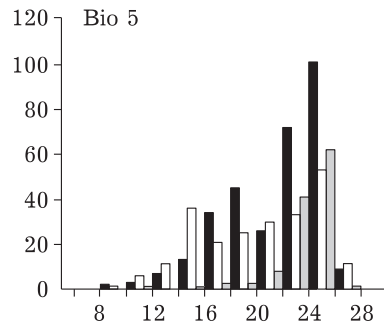
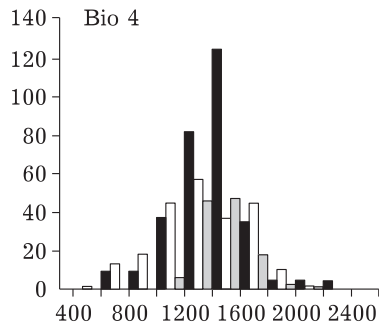
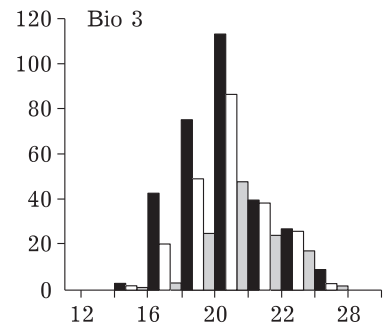
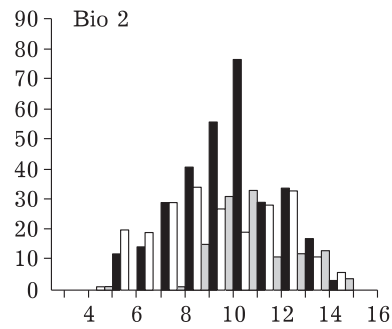
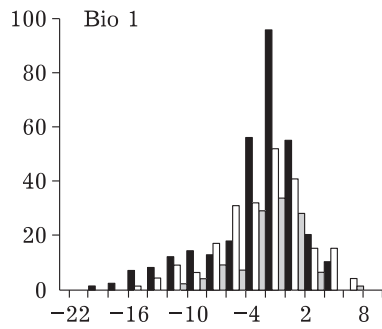
РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Каждый вид адаптирован к определенному диапазону изменчивости эколого-климатических условий. Оценить его по каждому параметру в отдельности и сравнить у разных видов позволяет программа BIOCLIM, которая визуализирует занимаемую видом эколого-климатическую нишу в виде гистограмм, которые отражают частоты различных климатических параметров, наблюдаемых у вида в заданной области (рис. 1). По оси абсцисс показана напряженность фактора, а по оси ординат – частоты встречаемости.

Анализ полученных гистограмм климатических переменных и сравнение результатов, полученных для *P. palustris*, *P. nemoralis* и *P. intricata*, показало что пиковые значения всех трех видов приблизительно совпадают, хотя в отдельных случаях распределение и отличается от нормального. Вместе с тем у

P. nemoralis наблюдались двухвершинные кривые по девяти переменным, отражающим как температурные характеристики (Bio2, Bio4, Bio5, Bio7, Bio8, Bio10), так и осадки (Bio13, Bio16, Bio18). Эта двувершинность выражена у разных переменных в разной степени, от явно выраженной (Bio2, Bio13, Bio16, Bio18) до нерезкой (Bio4, Bio6, Bio7, Bio10). Нетрудно заметить, что она ярче выражена у переменных, характеризующих осадки, и в меньшей степени – температуры. Объясняется это, очевидно, высокой неравномерностью распределения климатических условий на исследуемой территории: на тихоокеанском побережье резко возрастает увлажнение, и графики большинства параметров, описывающих увлажнение, демонстрируют резкую асимметрию. Двувершинность графиков *P. nemoralis* объясняется, по видимому, тем, что благодаря как особенностям современного климата, так и историческим причинам ареал этого вида на территории Азиатской России распадается на два слабо изолированных участка – сибирский и дальневосточный, и каждый из них демонстрирует свою кривую распределения.

Действительно, двумерные графики распределения видов в зависимости от долготы местности отчетливо разбиваются на две группы вдоль долготного градиента вне зависимости от характера климатических переменных (рис. 2). Разрыв приходится около 110–120° в. д., именно там проходит условная граница между Сибирью и Дальним Востоком, именно там, в южной части, уже проявляется влияние муссонного климата, коренным образом влияющее на распределение осадков. Причудливая конфигурация суши в восточной части также вносит свои коррективы в форму облака, однако на всех графиках заметно, что *P. palustris* и *P. intricata* тяготеют к континентальной части (хотя *P. palustris* успешно конкурирует с *P. nemoralis* и на востоке), в то время как облако *P. nemoralis* в силу вполне объяснимых причин явно смещено в восточную часть. Очевидно, что именно этот разрыв, более выраженный у *P. nemoralis*, и отражался на гистограммах в виде двухвершинной кривой, и, возможно, более детальные исследования этого вида с применением молекулярно-генетических методов дадут ответ на вопрос о



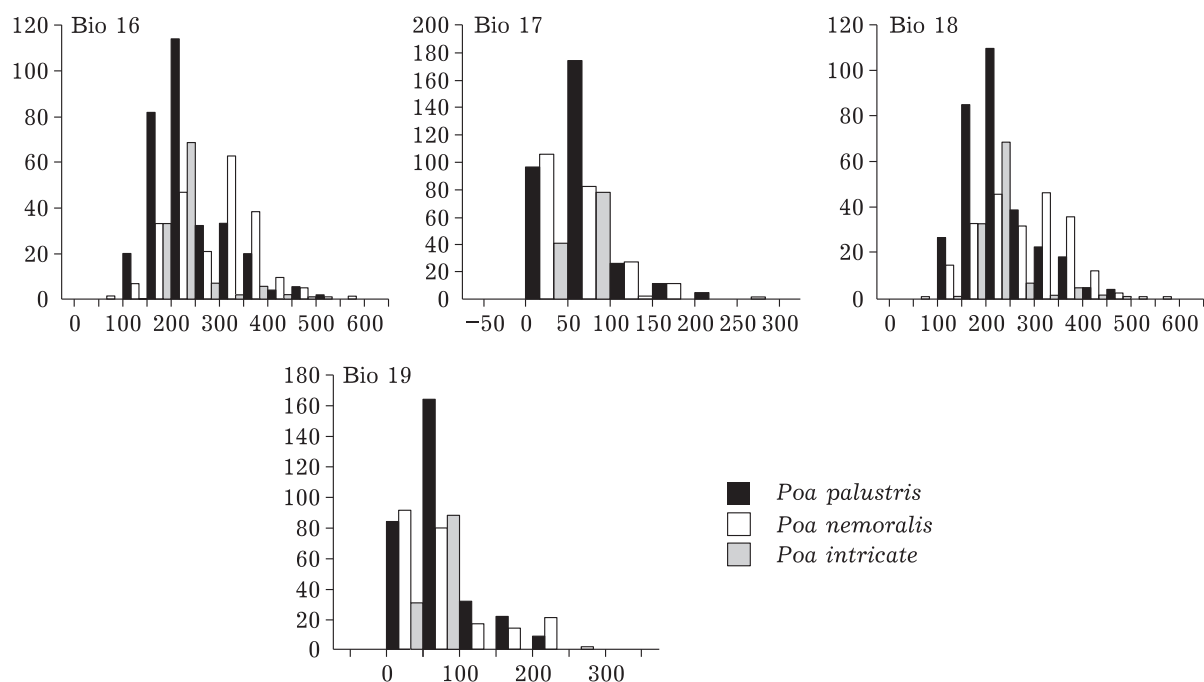


Рис. 1. Гистограммы различных климатических характеристик Bio 1–19, наблюдаемых у *P. palustris* ($n = 290$), *P. nemoralis* ($n = 229$) и *P. intricata* ($n = 97$) на территории Азиатской России (ось абсцисс – напряженность фактора, ось ординат – частоты)

возможной дивергенции вида на континентальную и пацифическую расы. При этом заметно, что гибридогенные *P. intricata* сосредоточены главным образом в сибирской, континентальной части. Вместе с тем из полученных графиков не следует, что эколого-климатические амплитуды гибридогенного *P. intricata* превышают амплитуды предполагаемых родительских видов.

Представленные графики отражают различия в климатических потребностях исследованных видов. Модели потенциального распространения видов на основании биоклиматических характеристик дополняют эту картину. Для сравнения климатических ниш *P. palustris*, *P. nemoralis* и *P. intricata* на территории Азиатской России построены прогнозные карты распространения этих видов (рис. 3). Следует напомнить, что эти карты отражают возможности расселения видов, обусловленные климатом. Конкурентные способности видов, их биологические особенности, реально обеспечивающие виду успех в расселении, антропогенное воздействие в данном случае не подразумевается и не учитывается.

Полученные при помощи алгоритма MaxEnt прогнозные карты в целом соответствуют

распространению исследуемых видов на территории Азиатской России. Тем не менее, принимая во внимание порог в 10 процентилей и трансформацию всех подпороговых значений в нулевые (см. таблицу), результирующая модель прогнозирует для всех видов низкие вероятности распространения их на большей части Восточной Сибири, отличающейся сухим климатом и низкими температурами, и в Арктике. Согласно исследованным образцам и литературным данным, *P. palustris* широко распространен в Западной Сибири и на Дальнем Востоке, достигая в отдельных местах арктических тундр. Вместе с тем он предсказывался для Средней Азии и Сычуани. Оценка полученной модели показала высокие значения AUC – обучающая и тестирующая равнялись 0,887 и 0,871 соответственно (см. таблицу). Обе характеристики превышают 0,8, что свидетельствует о хорошей оценке [Schelderman, van Zonneveld, 2010]. Стандартное отклонение при этом составило 0,016.

Ареал *P. nemoralis* несколько смещен к востоку, в неморальную зону тихоокеанского побережья, где он широко распространен и в районах с более холодным климатом. Этот вид вполне обычен в Магаданской об-

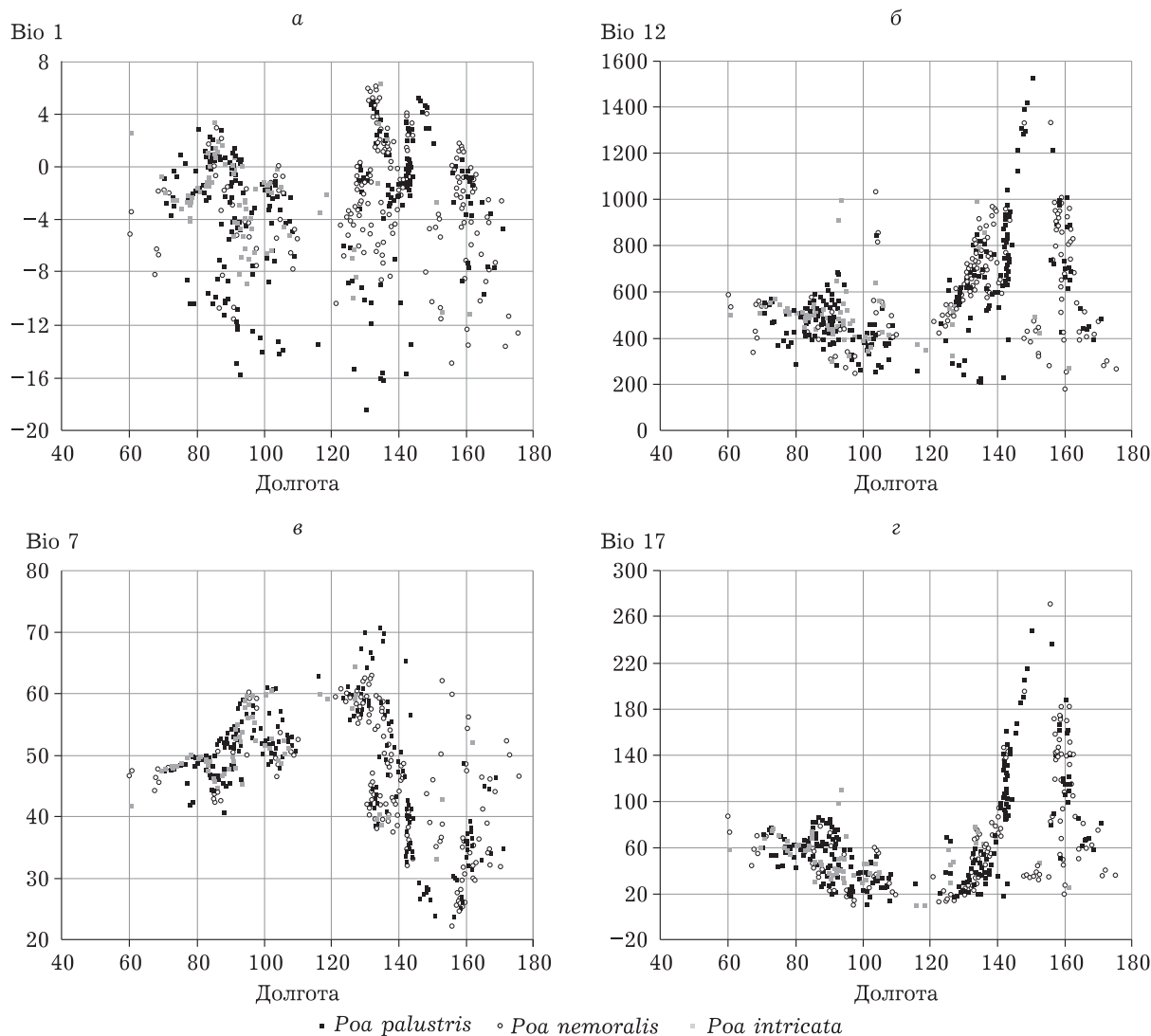


Рис. 2. Зависимость распределения *P. palustris*, *P. nemoralis* и *P. intricata* на территории Азиатской России от долготы местности (а – среднегодовая температура, б – среднегодовые осадки, в – амплитуда температур, г – осадки самого влажного квартала)

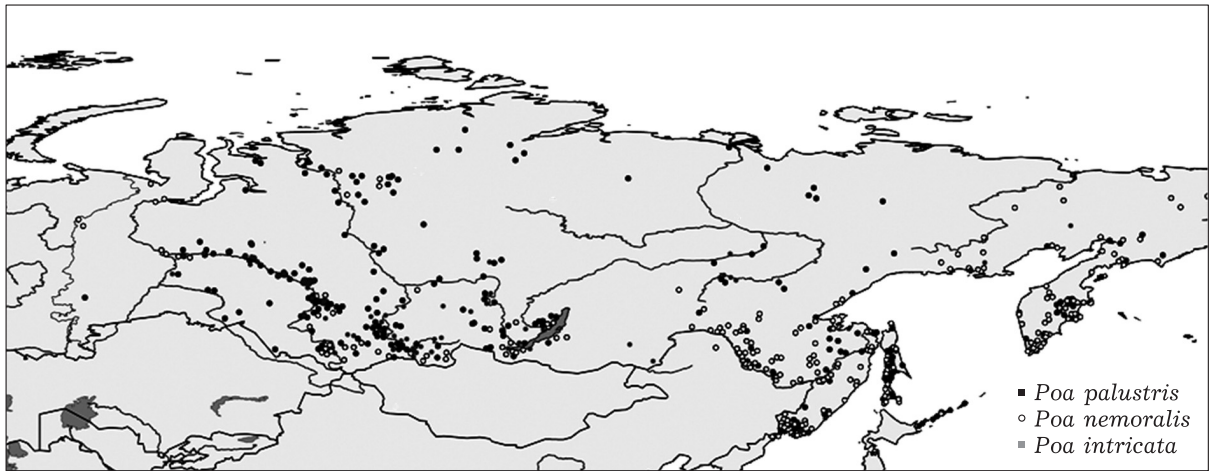
ласти и на Камчатке [Пробатова, 1985]. Так же как и для предыдущего вида, большая часть Восточной Сибири, за исключением гумидных районов Прибайкалья, неблагоприятна для произрастания *P. nemoralis*, но в соответствии со своей климатической нишей он может достигать арктического побережья в низовьях р. Обь, расти в горах Средней Азии и относительно гумидных районах Сычуани. Обучающая и тестирующая AUC этой модели равнялись 0,920 и 0,902 соответственно, что свидетельствует об отличной оценке прогностической возможности модели.

И, наконец, третий вид – гибридогенный *P. intricata* – отличается по своему потенци-

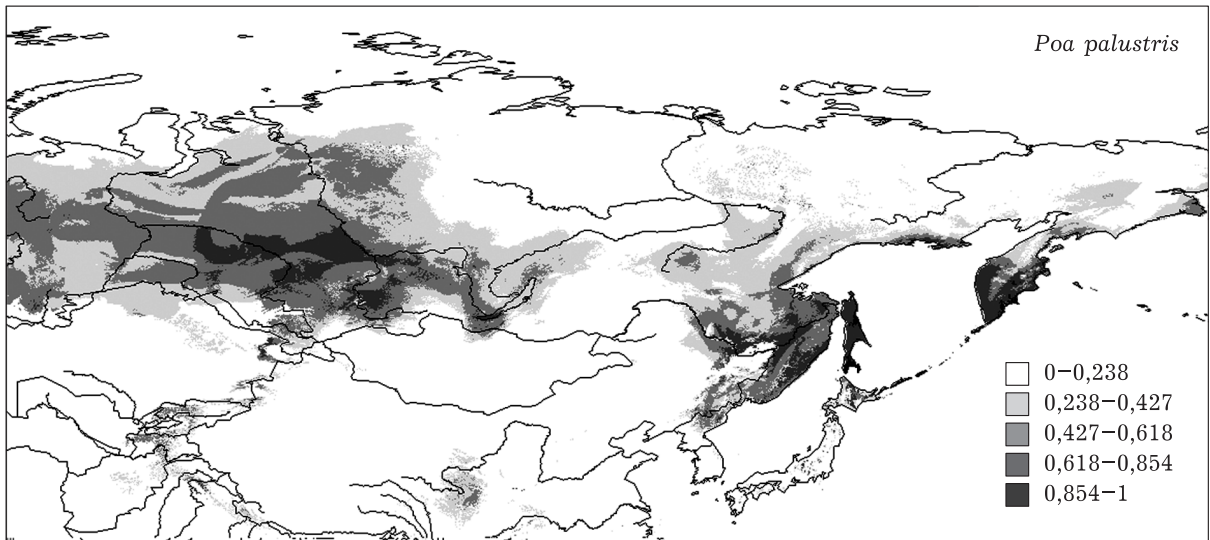
альному ареалу от обоих предположительно родительских видов. Его распространение прогнозируется с высокой долей вероятности в Южной Сибири, а вот на Дальнем Востоке, особенно в северных районах, в отличие от *P. palustris* и *P. nemoralis* его нахождение прогнозируется слабо (рис. 3, в). Прогностические возможности этой модели также оцениваются как отличные и хорошие (AUC обучающая и AUC тестирующая равны 0,922 и 0,884 соответственно) (см. таблицу).

Помимо прогнозирования областей, пригодных по своим климатическим показателям для произрастания видов, алгоритм MaxEnt может также выявить роль каждой перемен-

a



б



в

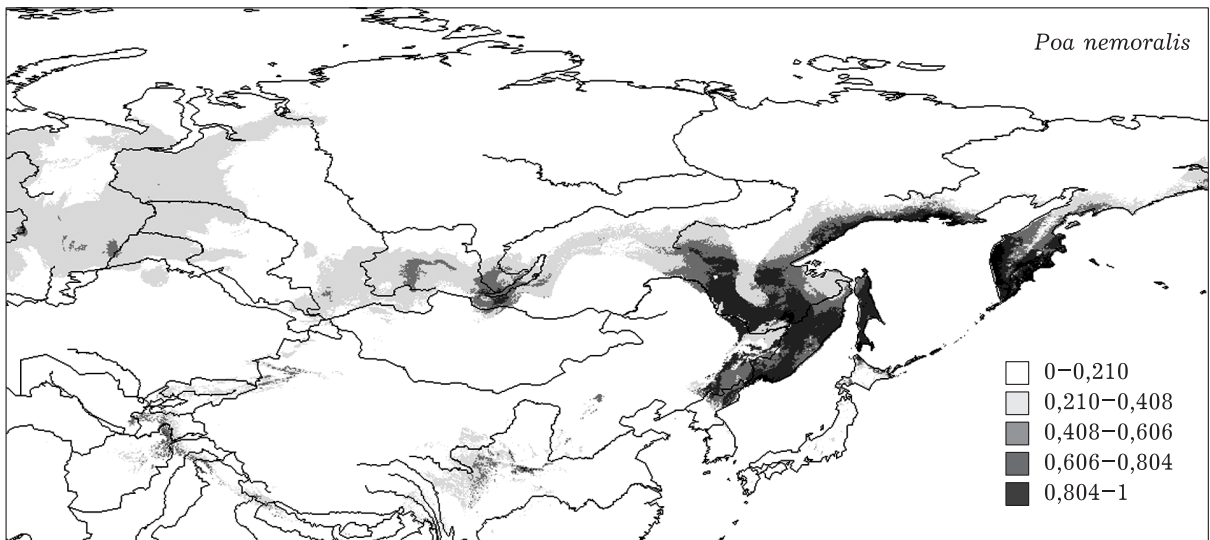


Рис. 3. (Начало)

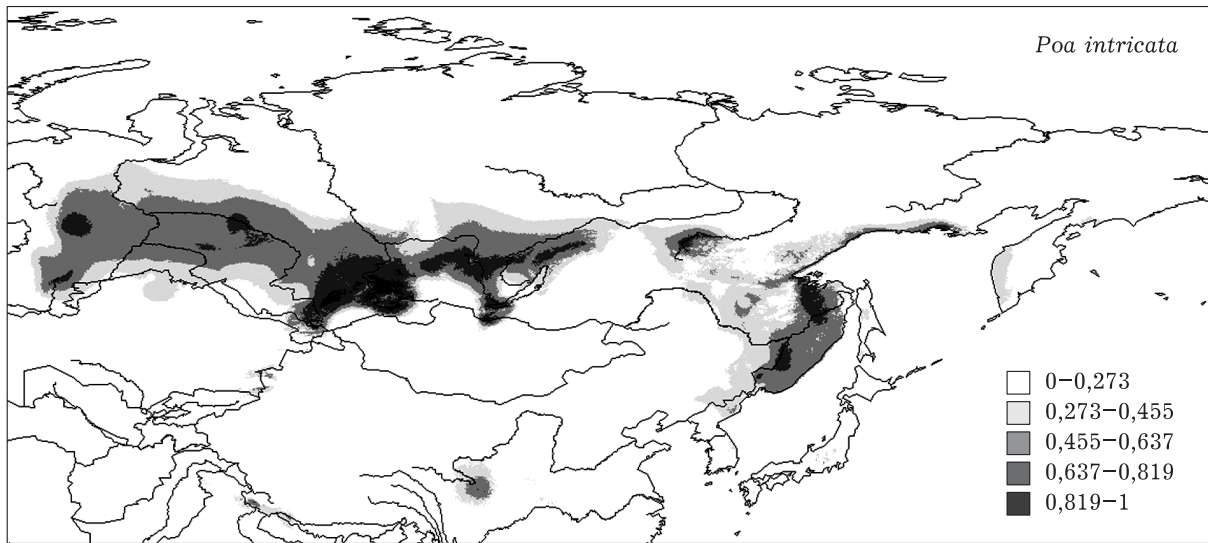


Рис. 3. (Окончание). Модели потенциального распространения *P. palustris*, *P. nemoralis* и *P. intricata* на территории Азиатской России, построенные при помощи алгоритма MaxEnt на основании климатических переменных Bio1, Bio2, Bio5, Bio7, Bio8, Bio12, Bio15 для современного климата.

a – местонахождения всех трех видов, *б* – *P. palustris*, *в* – *P. nemoralis*, *г* – *P. intricata*

ной в построении модели. Оценка влияния переменных, использовавшихся в реконструкции областей потенциального распространения *P. palustris*, *P. nemoralis* и *P. intricata* на территории Азиатской России, получена с помощью трех взаимодополняющих подходов – процентного вклада, пермутации и теста джекнайф. Первый тест, который касается прямого вклада переменных и во многом зависит от хода и порядка вычислений,

показал аналогичное значение переменных для всех трех видов. Отмечена значительная роль среднегодовых осадков (32,6 % для *P. palustris*, 42,7 % – для *P. nemoralis* и 36,8 % – для *P. intricata*), среднегодовой температуры (20,5, 15,1 и 29,7 % соответственно) и сезонность осадков (11,1 % у *P. palustris* и 22,1 % – у *P. intricata*). У *P. nemoralis* этот признак не входит в четверку наиболее важных, замещаясь там Bio2 (суточные колеба-

Основные характеристики моделей распространения *P. palustris*, *P. nemoralis* и *P. intricata* на территории Азиатской России, построенных при помощи алгоритма MaxEnt

	<i>Poa palustris</i> n = 290		<i>Poa nemoralis</i> n = 229		<i>Poa intricata</i> n = 97	
<i>n</i> tr / <i>n</i> tst	218/72		172/57		73/24	
AUCtr/AUCtst	0,887/0,871		0,920/0,902		0,922/0,884	
Стандартное отклонение	0,016		0,020		0,036	
Логистический порог	0,236		0,210		0,273	
Оценка	Процентный вклад	Пермутация	Процентный вклад	Пермутация	Процентный вклад	Пермутация
	Bio12 = 32,6	Bio12 = 25,3	Bio12 = 42,7	Bio1 = 29,7	Bio12 = 36,8	Bio1 = 25,5
	Bio5 = 22,9	Bio1 = 23,6	Bio1 = 15,1	Bio2 = 24,1	Bio1 = 29,7	Bio15 = 22,2
	Bio1 = 20,5	Bio15 = 18,5	Bio5 = 13,5	Bio15 = 23,9	Bio15 = 22,1	Bio8 = 20,1
	Bio15 = 11,1	Bio5 = 14,6	Bio2 = 13,3	Bio5 = 7,3	Bio8 = 5,3	Bio12 = 17,7

П р и м е ч а н и е. *n* tr – размер обучающей выборки, *n* tst – размер тестирующей выборки; AUCtr – AUC обучающей выборки; AUCtst – AUC тестирующей выборки.

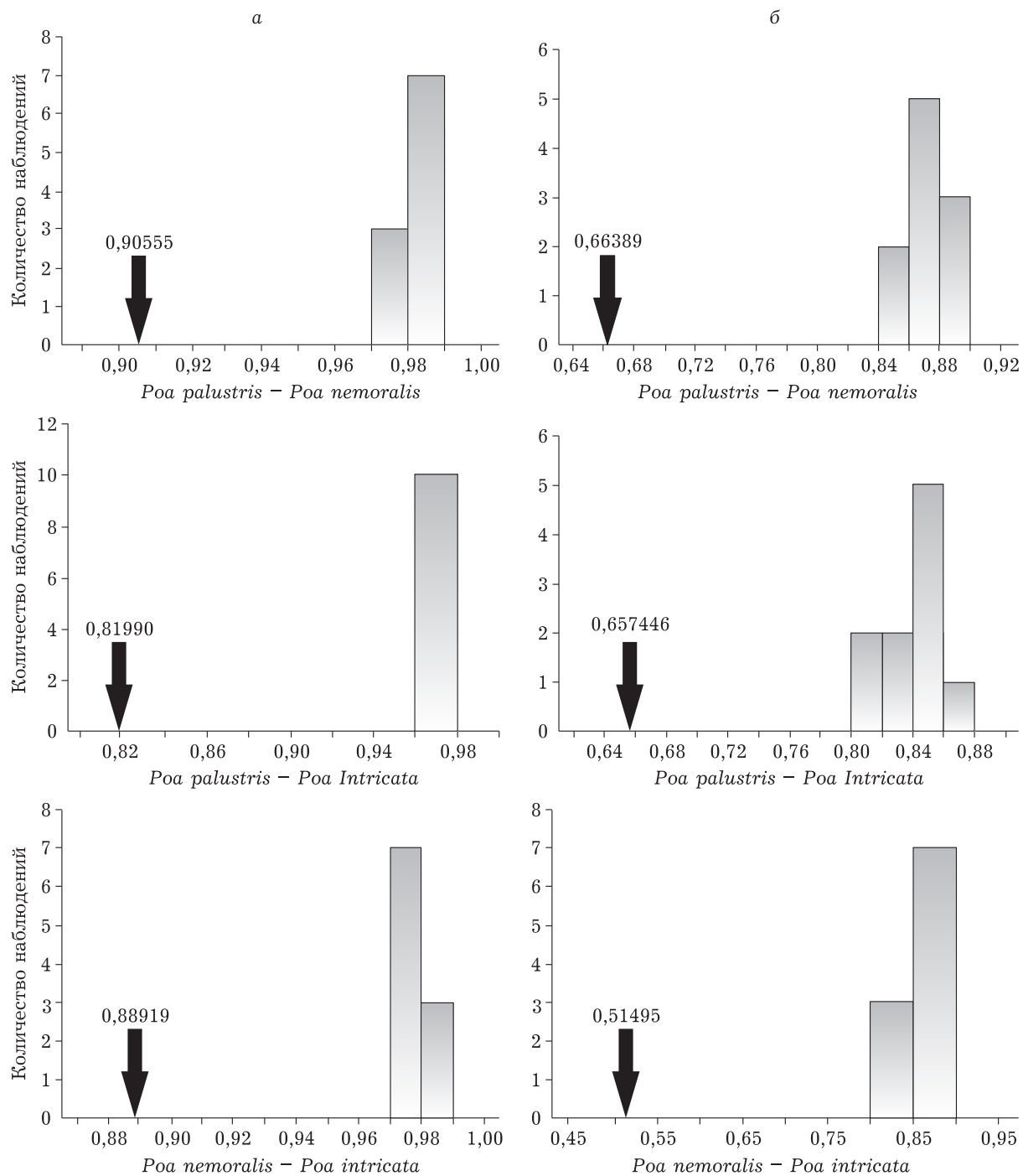


Рис. 4. I-тест – показатель подобия экологических ниш.

а – стандартизированное расстояние Хеллингера; б – индекс Шенера

ния температур, 13,3 %). Далее данные разнятся еще более – у *P. intricata* в четверку наиболее важных параметров входит Bio8 (средняя температура самого влажного квартала, 5,3 %). После пермутации (перестановки) оценка переменных изменилась. Наиболее значимой переменной у *P. nemoralis* и *P. in-*

tricata стала среднегодовая температура (29,7 и 25,5 % соответственно), а у *P. palustris* сохранила свои лидирующие позиции переменная Bio12 – среднегодовые осадки (25,3 %), и вообще разница между приоритетными переменными увеличилась (см. таблицу). Еще большие различия в значении переменных для со-

здания моделей разных видов обнаружались в результате теста джекнайф. Так, у *P. palustris* наибольшую ценность при составлении модели показали Bio1, Bio12, Bio15 (переменные перечислены в порядке убывания их ценности), у *P. nemoralis* – Bio12, Bio1, Bio2 Bio 5, а у *P. intricata* – Bio5, Bio12, Bio8, Bio1.

Полученные результаты показывают некоторые различия в эколого-климатических потребностях видов, но существенное наложение их ареалов не позволяет с определенностью отвергнуть гипотезу об идентичности их эколого-климатических ниш. Для проверки этой гипотезы проведен *I*-тест, предложенный в работе [Warren et al., 2008].

В результате попарного сравнения эколого-климатических ниш, сконструированных на основании всех 19 биологически значимых климатических переменных для трех видов, получены гистограммы с суммарной информацией 10 реплик (10-кратного сравнения). На графиках (рис. 4) стрелками указано положение значения, показывающее перекрывание эколого-климатических ниш между видами. Диаграмма справа иллюстрирует распределение перекрывания в репликах. На всех графиках стрелки стоят на значительном расстоянии от диаграмм, что свидетельствует о том, что нулевая гипотеза об идентичности моделей ниш должна быть отвергнута. В то же время, как отмечает Р. Зинк [Zink, 2015], если разные популяции живут в различающихся климатических условиях, *I*-тест может иметь высокое значение, но это еще не свидетельствует об их эколого-климатической дивергенции, поскольку они могут существовать в разных условиях за счет экологической пластичности. Для того чтобы выявить экологическую, а в данном случае, эколого-климатическую дивергенцию на генетическом уровне, необходимо использовать другие инструменты.

Проведенный анализ эколого-климатических ниш *P. palustris*, *P. nemoralis* и *P. intricata* выявил различия как между потенциальными областями распространения, так и в роли климатических переменных в построении моделей. Это может свидетельствовать о различиях в их климатических предпочтениях и адаптациях.

Тест идентичности показал, что, несмотря на перекрывание ареалов, все три вида

имеют свои, отличные друг от друга, эколого-климатические ниши.

Авторы благодарят кураторов гербариев ALTB, KUZ, IRKU, LE, MAG, МНА, MW, NS, NSK, SASY, ТК, UUN, VLA за предоставленную возможность работы с коллекциями.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, гранты №16-04-01605, № 15-29-02599.

ЛИТЕРАТУРА

- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 470 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Озерский П. В. К формализации концепции экологической ниши Элтона – Одум. История вопроса // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. 2013. Т. 13, № 1. С. 55–69.
- Олонова М. В. Обзор секции *Stenopoa* рода *Poa* (Poaceae) на территории Сибири // Ботан. журн. 2010. Т. 95, № 6. С. 869–881.
- Олонова М. В. *Poa* L. – Мятлик // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 163–186.
- Олонова М. В. Популяционное исследование гибридогенных комплексов *Poa palustris* L. – *P. nemoralis* L. – *P. urssulensis* Trin. на юге Западной Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 2001. Вып. 7. С. 13–33 (тр. гербария им. В. В. Сапожникова).
- Пешкова Г. А. Семейство Poaceae, или Gramineae – Мятликовые, или Злаки // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1. С. 69–139.
- Пробатова Н. С. Семейство мятликовые или злаки // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89–382.
- Работнов Т. А. Фитоценология. 2-е изд. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1983. 292 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 471 с.
- Селедец В. П., Пробатова Н. С. Экологический ареал вида у растений. Владивосток: Дальнаука, 2007. 98 с.
- Цаценкин И. А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе: Дониш, 1967. 266 с.
- Цвелев Н. Н. О значении гибридационных процессов в эволюции злаков (Poaceae) // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 5–16.
- Цвелев Н. Н. О роде мятлик (*Poa* L.) в СССР // Новости сист. высш. раст. 1974. Т. 11. С. 24–41.
- Цвелев Н. Н. *Poa* L. – Мятлик // Арктическая флора СССР / под ред. А. И. Толмачева. М.; Л., 1964. Вып. 2. С. 112–162.
- Anderson R. P., Lew D., Peterson A. T. Evaluating predictive models of species' distributions: Criteria for selecting models // Ecol. Modelling. 2003. Vol. 162. P. 211–232.
- Brown J. L. SDMtoolbox User Guide. 2014a. URL: <http://www.sdmttoolbox.org> (accessed: 18.04.2017).
- Brown J. L. SDMtoolbox: A python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species dis-

- tribution model analyses // *Methods in Ecol. Evolution*. 2014b. Vol. 5 (7). P. 694–700.
- Clausen J., Hiesey W. M. Experimental Studies on the Nature of Species. IV. Genetic Structure of Ecological Races. Carnegie Inst. Washington Pub., 1958. Vol. 57. 615 p.
- Elith J., Graham C. H., Anderson R. P., Dudik M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R. J., Huettmann F., Leathwick J., Lehmann A., Li J., Lohmann L. G., Loiselle B., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J. McC., Peterson A. T., Phillips S., Richardson K., Scachetti-Pereira R., Schapire R., Sobers J., Williams S., Wisz M., Zimmerman N. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data // *Ecogeography*. 2006. Vol. 29. P. 129–151.
- Elton Ch. *Animal Ecology*. L.: Sidwick & Jackson, 1927. 207 p.
- ESRI. ArcGIS Desktop and Spatial Analyst Extension: Release 10.1. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute, 2012.
- Franklin J. *Mapping Species Distribution: Spatial Inference and Prediction*. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. 340 p.
- Grinnell J. The niche-relationships of the California Thrasher // *Auk*. 1917. Vol. 34. P. 427–433.
- Hiesey W. M., Nobs M. A. Experimental studies on the nature of species. VI. Interspecific hybrids derivatives between facultatively apomictic species of bluegrasses and their responses to contrasting environments. Washington, D.C.: Carnegie Institution of Washington Publication 636, 1982. 120 p.
- Hiesey W. M., Nobs M. A. Genetic and transplant structure on contrasting species and ecological races of the *Achillea millefolium* complex // *Bot. Gazette*. 1970. Vol. 131. P. 245–259.
- Hijmans R. J., Cameron S., Parra J. Climate data from Worldclim. 2004. URL: <http://www.worldclim.org>. (accessed: 18.09.2017).
- Hijmans R. J., Guarino L., Jarvis A. et al. DIVA-GIS Users manual, version 5.2. 2005. URL: <http://www.Diva-GIS.org/DIVA-GIS> DIVA-GIS 5_manual.pdf (accessed: 18.04.2017).
- Hutchinson G. E., Concluding Remarks // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 1957. Vol. 22. P. 415–422.
- MacArthur R. H. The theory of the niche *Population biology and evolution* / ed. R. C. Lewontin. New York; Syracuse: Syracuse University Press, 1968. P. 159–176.
- Nix H. A biogeographic analysis of Australian Elapid snakes. *Snakes: Atlas of Elapid snakes of Australia* // Australian Flora and Fauna. Ser. Australian Government. Canberra: Publishing Service, 1986. Vol. 7. P. 4–15.
- Olonova M. V., Gussarova G. L., Brysting A. K., Mezina N. S. Introgressive hybridization in mesomorphic bluegrasses, *Poa* section *Stenopoa*, in western Siberia // *Ann. Bot. Fennici*. 2016. Vol. 53. P. 43–55.
- Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecol. Modelling*. 2006. Vol. 190. P. 231–259.
- Phillips S. J. A brief Tutorial on Maxent 2011. URL: <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/tutorial/tutorial.doc>. (accessed: 18.04.2017).
- Phillips S. J., Dudik M. Modelling of species distribution with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. Vol. 31. P. 161–175.
- Scheldeman X., van Zonneveld M. *Training manual on spatial analysis of plant diversity and distribution*. Rome: Biodiversity International, 2010. 180 p.
- Warren D. L., Glor R. E., Turelli M. Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution // *Evolution*. 2008. Vol. 62. P. 2868–2883.
- Warren D. L., Glor R. E., Turelli M. ENMTools User Manual v1.3. Available. 2011. http://www.danwarren.net/enmtools/builds/ENMTools_1.4.3.zip
- Zink R. M. Genetics, morphology, and ecological niche modeling do not support the subspecies status of the endangered // *Southwestern Willow Flycatcher* (*Empidonax traillii extimus*). 2015. Vol. 117. P. 76–86. DOI: 10.1650/CONDOR-14-27.1

The Structure of Ecological-Climatical Niches of *Poa palustris* L. and *P. nemoralis* L. (Poaceae) in the Territory of Asian Russia

M. V. OLONOVA, T. S. VYSOKIKH, N. S. MEZINA

Tomsk state university
634050, Tomsk, Lenin ave., 36
E-mail: olonova@list.ru

Each species besides of having the unique morphological pattern, also has a unique ecological and climatic niche and a geographical range. The study of ecological-climatic and geographic divergence can make significant contribution to understanding of the species genesis and its volume. The purpose of this paper was to compare the ecologo-climatical niches of related species *Poa palustris* L., *P. nemoralis* L. and populations, which combined the morphological features of both and treated here as hybridogenous species *P. intricata* Wien. in order to reveal their identity. The research allowed to specify the areas of these species. Using GIS methods and based on the points of presence their ecologo-climatical niches were revealed. Then, taking into account 6 independent bioclimatic characters, their potential ranges – areas where the climatic conditions are favorable for growth – were identified and ecologo-climatical niches compared. It was established that the ecologo-climatical niches of three species, generated by MaxEnt, showed their differences at a statistically significant level.

Key words: ecologo-climatical niches modeling, Maxent, *Poa*, distribution.