

## **Эколого-географический подход на базе географических информационных технологий в изучении экологии и распространения биологических объектов**

*Афонин А.Н., Санкт-Петербургский Государственный университет, [afonin-biogis@yandex.ru](mailto:afonin-biogis@yandex.ru)*

Синтез современных геоинформационных технологий и биогеографии создают предпосылки для превращения биогеографии из описательной науки в точную. Особенно четко это прослеживается в области эколого-географического анализа и моделирования пространственного распределения биологических объектов.

Самыми первыми задачами, которые ставились биологами перед географическими информационными системами (ГИС), были попытки моделирования распространения видов с использованием карт экологических факторов среды (Nix, H.A., 1986; Busby, J.R., 1991; FloraMap, 1999; Carpenter, G., Gillison, A. and Winter, J., 1993; DIVA-GIS, 2005; Afonin A., Greene S., 1999).

Классическим примером решения прикладной задачи из сферы биогеографии посредством ГИС может служить история выявления территорий пригодных для возделывания плантаций эвкалипта. Задача решалась австралийскими учеными в 1980-е начале 1990-х годов (Booth, T.H., 1990). Возможность ее эффективного решения на тот момент была обусловлена появлением и широким распространением персональной компьютерной техники, разработкой универсальных ГИС программ и методик составления компьютерных карт экологических факторов среды. Были определены факторы, лимитирующие распространение видов эвкалипта. В качестве экологических предикторов использовались шесть климатических элементов: среднегодовое количество осадков, характер выпадения осадков (равномерное или сезонное), продолжительность сухого периода, средние температуры самого холодного и жаркого месяца, средняя годовая температура. По каждому предиктору были составлены растровые компьютерные карты на территорию Австралии и тропическую область Земного шара, составлялись они по специально разработанной процедуре (Hutchinson, M.F., 1999). В компьютерную базу были введены также карты ареалов произрастания видов эвкалиптов на территории Австралии. Сопоставление карт ареалов и карт факторов среды, лимитирующих их распространение, проводилось посредством специально созданного программного обеспечения Plantgro. Программа позволяла снимать численные значения экологических факторов с

каждой клетки растра экологической карты в пределах территории, на которой вид встречается. Это позволило рассчитать экологические амплитуды вида по отношению к каждому значимому фактору среды. Далее, на экологической карте по каждому предиктору выделяли территорию, экологически пригодную для произрастания вида по данному фактору. Затем объединяли карты экологически пригодных территорий по всем предикторам и выдавали обобщенную растровую карту территории, потенциально пригодной для произрастания вида по всей сумме предикторов – то есть выделялись только те клетки растра, в пределах которых произрастание вида оказывалось возможным по всему комплексу учитываемых факторов. Сходный алгоритм лежит в основе всех современных геоинформационных технологий моделирования распространения видов, сортов и сообществ живых организмов базирующихся на эколого-географическом принципе, (рис.1).

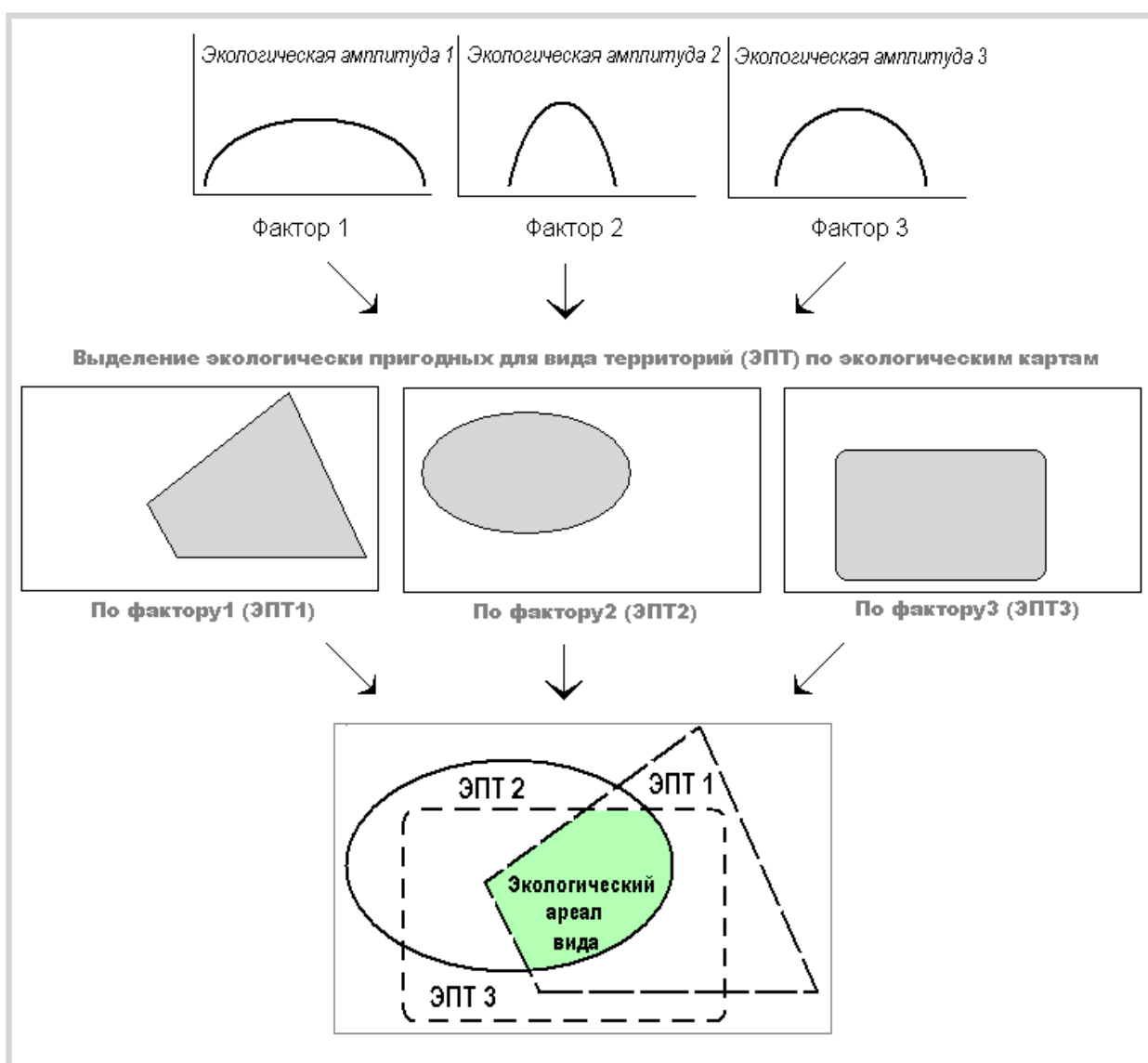


Рис.1. Алгоритм выявления потенциального экологического ареала вида.

Последовательность действий при выявлении потенциального экологического ареала биологического объекта посредством геоинформационных технологий включает:

- 1) Выявление лимитирующих распространение вида факторов среды
- 2) Количественное определение экологической амплитуды вида по отношению к каждому лимитирующему фактору – это достигается сопоставлением имеющихся сведений о местах нахождения объектов и экологических карт (операции наложения слоев и экстракции данных)
- 3) Выявление на экологических картах экологически пригодных территорий (ЭПТ) по отношению к каждому лимитирующему распространение вида фактору (операции реклассификации)
- 4) Картирование потенциального экологического ареала вида, как территории, пригодной для произрастания вида по каждой из всей совокупности ЭПТ (оверлеи и операции растровой алгебры).

Уточним некоторые используемые термины. Для обозначения территории, удовлетворяющей экологическим требованиям вида по одному из основных лимитирующих факторов, нами использован термин **экологически пригодная территория (ЭПТ)**. Например, территория, соответствующая экологическим требованиям вида по теплообеспеченности вегетационного периода, называется территорией экологически пригодной по теплообеспеченности. Вид не способен произрастать на всей территории, экологически пригодной по суммам тепла, - а только на ее части, - поскольку его экологические потребности не ограничиваются одними лишь суммами тепла, и характеризуются также вполне определенными требованиями и к другим факторам среды, например влагообеспеченности. Отметим также, что в естественных условиях вид не способен произрастать за пределами экологически пригодной по суммам тепла территории.

Под **потенциальным экологическим ареалом вида** мы понимаем территорию, пригодную для произрастания вида по всему комплексу основных экологических факторов среды, лимитирующих его распространение. То есть экологический ареал включает только те точки земной поверхности, которые пригодны для произрастания вида по **каждому** из лимитирующих факторов среды. Территория, относящаяся к потенциальному экологическому ареалу, как правило, шире фактического ареала, поскольку распространение вида по всей экологически пригодной площади лимитируется также биотическими взаимоотношениями в биоценозах, способностью видов к расселению (например, механизмами переноса семян), экологическими барьерами, исторической географией вида, в бореальных районах часто связанной с географией оледенений. Возможность выявления территорий потенциально пригодных для произрастания видов, но находящихся за пределами их естественного ареала и зон возделывания, очень важна для решения многих практических задач – планирования интродукционных мероприятий, прогноза инвазий карантинными службами...

Нетривиальной и требующей специальных экспертных знаний может являться задача определения основных факторов среды, лимитирующих произрастание вида. В существующих биологических ГИС она решается разными способами, от использования стандартного набора экологических предикторов в системах Bioclim и Plantgro (Busby, J.R., 1991, Booth T.H., 1990), до специально введенных в ГИС блоков факторного анализа (FloraMap, 1999).

Большой объем работ по картированию ареалов видов и оценке точности ранее созданных карт проводился авторами в рамках международного Проекта Агроатлас (Афонин А.Н., Гринн С.Л., Дзюбенко Н.И., Фролов А.Н., 2008). При этом мы использовали экспертную процедуру выявления лимитирующих распространение вида экологических факторов, базирующуюся на изучении экологических особенностей вида. Критерием правильности определения основных лимитирующих факторов в нашем методе служит соответствие границы ареала изолиниям соответствующего лимитирующего фактора. Опыт показывает, что распространение сходных жизненных форм растений в пределах одного региона (Россия, Евразия) лимитируется чаще всего одинаковым набором лимитирующих факторов. При этом виды отличаются экологическими амплитудами в пределах одного и того же набора лимитирующих факторов, что и приводит к различиям в конфигурации их ареалов. Набор основных лимитирующих факторов, обрисовывающих границу ареала с детальностью, отвечающей требованиям, предъявляемых к мелко- и среднемасштабным картам, - как правило, небольшой. Разные же экобиотипы и жизненные формы растений могут отличаться не только размахом экологической амплитуды, но и набором лимитирующих их распространение факторов среды.

Составлению экологической модели вида или сообщества должно предшествовать глубокое экологическое, физиологическое, фенологическое изучение свойств рассматриваемого биологического объекта. Очень важным моментом в методологии моделирования ареалов биологических объектов является следование принципу Оккама: - «Не нужно множить сущности без необходимости». Частой ошибкой исследователей, делающих первые шаги в эколого-географическом анализе и не очень хорошо знакомых с биологическими свойствами изучаемого объекта, является стремление использовать в моделях максимум экологических показателей. Принцип «много не мало, а ГИС разберется» может привести к существенному занижению прогнозируемой площади распространения вида при попытке перевода модели на новую территорию (Афонин А.Н., 2011).

Границы распространения древесных растений на территории России и сопредельных государств определяются в первую очередь суммами тепла за период вегетации, минимальными температурами зимнего периода и индексом увлажнения территории. Важным в методологии картирования и оценки точности карт ареалов при эколого-географическом подходе является выбор наиболее подходящих экологических индексов и избегание использования дублирующих экологических показателей.

Например, - показателем теплообеспеченности вегетационного периода могут служить как суммы тепла выше 0, 5, 10°C (для разных видов существенны разные температуры, поскольку в силу своих физиологических особенностей виды могут характеризоваться разным уровнем жизнедеятельности при разных температурных значениях), так и продолжительность вегетационного периода (рассчитываемая как количество дней с температурами выше определенных значений). Суммы тепла и продолжительность периода вегетации - это в значительной степени тождественные показатели, выражающие один фактор – теплообеспеченность территории. Коэффициент корреляции между ними составляет для территории б.СССР более 0.9, поэтому одновременное их использование является чаще всего неоправданным.

Увлажнение территории также может характеризоваться разными индексами – простой суммой осадков или каким-либо из гидротермических коэффициентов. Сразу отметим, что сумма осадков является неудовлетворительным показателем при анализе распространения вида на обширной территории, характеризующейся значительными различиями в температурном режиме, поскольку показатель сумм осадков не учитывает испаряемость. Действительно, одинаковые суммы осадков могут приводить как к заболачиванию на территориях характеризующихся низкой испаряемостью, например, - север России, - тундровая зона, - так и к формированию ксерофитных сообществ в зоне повышенной испаряемости (юг России). Имеются свои недостатки и у традиционно используемого гидротермического коэффициента Селянинова, поскольку он не учитывает количество выпавших зимних осадков, которые формируют влагозапас в почве, также используемый растениями в ходе вегетационного периода. Оптимальными показателями влагообеспеченности могут служить гидротермические индексы, учитывающие наряду с осадками за вегетационный период и влагозапас, создаваемый осадками, выпадающими в период, когда растения активно не вегетируют.

Набор факторов, лимитирующих распространение многолетних травянистых растений может быть несколько другим, чем у древесных растений. Например, к учитываемым абиотическим факторам могут добавиться глубина снежного покрова, особенно критичным становится учет биотического фактора – например, границ распространения древесной растительности. Для незимующих однолетников может оказаться не обязательным учет зимних температур.

Пример эколого-географического анализа с использованием геоинформационных технологий, рассмотрим на примере ареала дуба черешчатого (*Quercus robur L.*). Специально выбран вид, география которого очень хорошо изучена и карты распространения широко представлены. Это позволяет выявить пределы точности эколого-географического анализа при сопоставлении смоделированного потенциального экологического ареала с фактическим распространением вида.

Карты ареалов дуба имеются в многочисленных атласах и монографиях. Использованная нами для анализа карта ареала дуба взята из Атласа ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР (Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР, 1980). Карта геопривязана и отвекторизована в программе MapInfo (<http://www.mapinfo.com>) и введена в ГИС. Карты экологических факторов среды, лимитирующих распространение дуба по территории бывшего СССР взяты из Агроатласа (2008). Карты растровые, пространственное разрешение карт 10 км на клетку раstra. Эколого-географический анализ и моделирование экологического ареала осуществлялось в ГИС Idrisi (Eastman, J.R., 1993).

Дуб черешчатый распространен почти во всей Европе до Урала. Является типичным доминантным видом зоны широколиственных лесов на Восточно-Европейской равнине. Изредка встречается и в подзоне южной тайги. В степной зоне он уходит с плакоров и растет главным образом по долинам рек, и в балках, образуя долинные и балочные леса.

Высокие деревья до 40 м высотой и метра в диаметре с ветвистой кроной. Корневая система мощная, широко и глубоко уходит в почву. Это делает его эдификаторным видом в пределах зоны широколиственных лесов. В то же время на южной границе ареала дуб неконкурентоспособен с ясенем, формирующим более мощную корневую систему и характеризующимся более высокой фотосинтетической активностью. На северной границе ареала легко вытесняется елью [Боголюбов А.С. и др., 2002].

Цветение весеннее, одновременное с распусканием листьев. Семенные годы случаются раз в 4-6 лет. На урожайность желудей могут влиять весенние заморозки в период цветения. Желуди быстро теряют всхожесть. Распространяются птицами, в основном сойками.

Дуб теплолюбив. Иногда страдает от весенних заморозков. Зимние морозы также нередко повреждают деревья на северной и восточной границе ареала. Характеризуется средней теневыносливостью.

К почве требователен. Хорошо растет на плодородных почвах. На маломощных и бедных песчаных почвах рост замедленный. Сравнительно засухоустойчив и не выносит переувлажнения. Лучше клена, ясеня и липы выносит засоление.

Границы ареала дуба на его протяжении определяются разными экологическими факторами. Например, в России границы распространения дуба черешчатого на север и восток определяются температурными факторами, на юг и юго-восток – фактором влажности. Экологические факторы, лимитирующие распространение вида, не всегда очевидны. Показателен пример с ареалами древесных растений. Широко распространено мнение о северном их лимите, определяемом низкими зимними

температурами. В действительности же сравнение северной границы дуба черешчатого и других эдификаторных пород древесных растений с изолиниями зимних температур показывает, что лимитом распространения древесных пород на север низкие температуры не являются (рис. 2В).

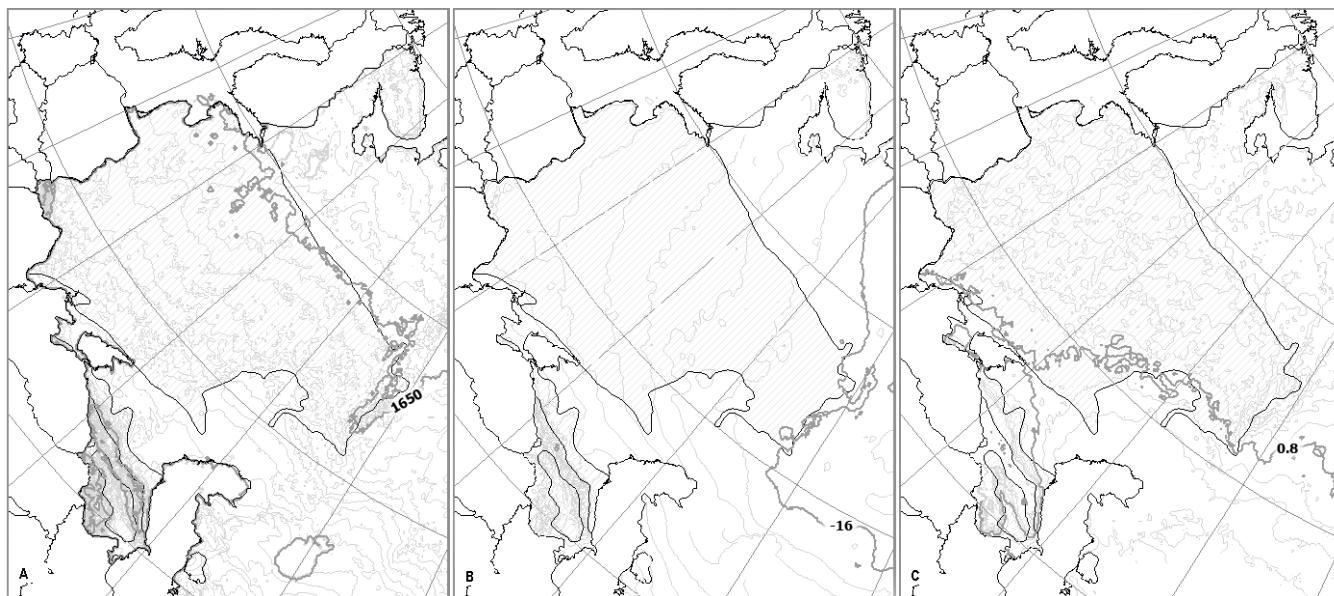


Рис.2. Выявление лимитирующих факторов и определение экологической амплитуды дуба черешчатого по изолиниям лимитирующих факторов: А – соответствие северной границы ареала и изолинии сумм тепла 1650°C; В - соответствие восточной границы ареала и январской изотермы -16°C; С - соответствие южной границы ареала и изолинии ГТК 0.8.

В самом деле, - изолинии январских температур не обрисовывают северную границу дуба, а пересекают ее почти под прямым углом. Если принять, что низкие зимние температуры регулируют распространение древесных растений на север, необъяснимым становится факт отсутствия дубов в Мурманской области (средняя температура января -10°C), при том, что при точно таких же или даже более низких зимних температурах января в Тамбовских лесах дуб является доминирующей породой. - В действительности, основным лимитом распространения древесных пород на север служат температуры, но не зимние, а летние. Строго определенные специфичные для каждого вида суммы тепла за лето необходимы растениям для созревания семян, и прохождения ими всего комплекса адаптивных реакций, направленных на подготовку растений к неблагоприятным условиям перезимовки - вызревание древесины для древесных пород, закаливание и пр. Минимальные суммы тепла необходимые для реализации дубом черешчатым комплекса адаптивных реакций составляют 1650°C – именно такое значение имеет изолиния среднеголетних сумм тепла выше 10°C за вегетационный период в наилучшей степени обрисовывающая северную границу распространения дуба на территории нашей страны (рис. 2А). Для сравнения, - для нормального роста и развития менее

требовательной к теплу или обыкновенной необходима сумма тепла выше  $10^{\circ}\text{C}$  за лето составляет около  $600^{\circ}\text{C}$ . Показатель не менее 4 месяцев с суточными температурами выше  $10^{\circ}\text{C}$  за вегетационный период использует Г. Вальтер (1982) для определения северной границы дуба. Напомним, что суммы тепла за вегетационный период аналогичны показателю количества дней с температурами выше  $10^{\circ}\text{C}$  за вегетационный период - изолиния 120 дней с температурами выше  $10^{\circ}\text{C}$  практически совпадает с изолинией сумм тепла выше  $10^{\circ}\text{C}$  равной  $1750^{\circ}\text{C}$  – то есть очень близка к выбранной нами северной границе. Отметим, что проведение границ ареалов объектов всегда в значительной степени условно. Даже при наличии обширного материала (что является редкостью) перед автором карты ареала всегда стоит вопрос: включать ли в площадь ареала территорию, на которой вид встречается с частотой одна особь на десять квадратных километров? Сто? Тысячу?... Все зависит от изученности объекта, используемой методики и масштаба карты. Зачастую граница ареала просто проводится по крайним известным точкам нахождения видов. В случае эколого-географического ГИС моделирования существует принципиальная возможность проведения границ ареала с учетом вероятной встречаемости вида. В данной статье этот аспект не рассматривается.

Восточную границу распространения дуба черешчатого в Евразии определяют именно низкие зимние температуры. Соответствие восточной границы распространения дуба изолинии средней январской температуры  $-16^{\circ}\text{C}$  очень четко прослеживается на рисунке 2, В.

Вслед за Вальтером (1982) отметим тот факт, что, абиотические факторы среды, хорошо определяя границу распространения вида, сами по себе не обязательно являются элиминирующими. Часто под воздействием лимитирующего фактора наблюдается не гибель растений, а ослабление их конкурентоспособности и, соответственно, вытеснение более приспособленными видами. Дуб черешчатый в посадках встречается и за пределами естественного ареала, например, восточнее Урала под Новосибирском (Веснина Н. Н., 2007). Отметим, что средняя температура января под Новосибирском составляет  $-19^{\circ}\text{C}$  – на 3 градуса ниже чем на восточной границе ареала дуба. Интродуцированные деревья все же перезимовывают, желуди на них вызревают и образуют подрост вокруг деревьев. Однако, проникновения подроста дуба в окружающие естественные леса не происходит. Это может быть объяснено недостаточной конкурентоспособностью дуба по отношению к основным лесобразующим породам на восточном пределе его ареала.

Аналогичная картина наблюдается и в южной Карелии на северном пределе дуба черешчатого (Еглачева А.В., 2007), где граница распространения дуба определяется уже не зимними температурами, а суммами тепла за лето. Среднемноголетнее значение сумм тепла выше  $10^{\circ}$  в районе исследования составляет около  $1550^{\circ}$ . Дуб удовлетворительно растет и плодоносит, но не распространяется за пределы искусственных посадок. Отмечено, что на территории Карелии дуб



может иметь жизненную форму кустарника. Это способствует противодействию неблагоприятным абиотическим факторам, но при этом снижается конкурентоспособность дуба в ценозах.

Рассмотрим также южную границу распространения дуба черешчатого. В нашей стране, как и граница лесостепи, она определяется фактором влажности. При продвижении на юг в зону недостаточного увлажнения широколиственные леса смещаются с плакоров в пониженные участки рельефа – балки, овраги и долины рек. Следует учитывать, что в зоне диспергированного распространения лесов проведение границы ареала традиционными методами (глазомерная генерализация по имеющемуся набору точек) очень субъективно. При комбинированном точечно-контурном показе ареала, границы контуров, проведенные разными авторами для одного вида, могут расходиться на сотни километров. В качестве экологического индекса для характеристики влагообеспеченности дуба используем гидротермический коэффициент. Южная граница распространения дуба черешчатого, представленная в Атласе лекарственных растений (1980), ближе всего описывается изолинией ГТК 0.8 (рис. 2С). Довольно значительное несовпадение изолинии с южной границей ареала наблюдается в нескольких районах и наибольшее из них в районе Волго-Дона и Волго-Ахтубинской поймы. Чтобы определить, что в данном случае точнее – модель или существующая карта, для этой территории желательно провести специальное обследование. Мощным современным инструментом, который позволяет проследить границы распределения древесной растительности, является крупномасштабная космическая съемка. На съемке метрового разрешения возможно наблюдать отдельные деревья! Наиболее всеохватывающий и удобный для использования архив космической съемки представлен в настоящее время на сервере Google (Google Earth version 4.2). По представленным на Google крупномасштабным фрагментам космической съемки мы провели сравнительный анализ распространения древесной растительности в районах с ГТК 0.8, а также на территории, на которой значения ГТК ниже, но они включены авторами Атласа лекарственных растений в контур ареала дуба. Большую сложность для анализа представляла почти полная антропогенная нарушенность обследуемой территории (распашка). Тем не менее, результаты обследования фрагментов естественной растительности показали, что древесная растительность на территории с ГТК ниже 0.8 приурочена в основном к долинам рек и не выходит на суходолы, тогда как на территории с ГТК выше 0.8 фрагменты лесов и отдельные деревья стабильно выходят из приречных понижений на суходольные участки.

По нашему мнению, сплошную контурную границу ареала дуба и для района Волго-Дона было бы правильнее провести примерно по изолинии ГТК 0.8, сузить контур в районе Волго-Ахтубинского междуречья, а прочие встречающиеся фрагменты приречных лесов показать ленточным способом или точками.

Отметим также некоторую избыточность территории, описываемой соответствующей изолинией, по сравнению с контуром ареала дуба из Атласа лекарственных растений (1980) на юго-востоке Ростовской области и северо-западе Краснодарского края. Отсутствие дубняков на этой территории может быть связано с полной ее антропогенной освоенностью. Дуб черешчатый вполне успешно мог бы произрастать здесь не только в понижениях, но в ряде мест и на плакорах, о чем свидетельствует его обычность и хорошее развитие в лесопосадках на этой территории. Гораздо лучшее по сравнению с районом Волго-Дона состояние лесополос в этом регионе очень четко прослеживается на космических снимках высокого разрешения – лесополосы не разрежены и диаметры крон составляющих их деревьев значительно шире.

Выделение экологического ареала при наличии экологических карт и программного ГИС обеспечения после определения лимитирующих факторов и экологических амплитуд вида по отношению к каждому лимфактору представляет собой несложную техническую задачу. В качестве основных лимитирующих факторов и экологических границ распространения дуба черешчатого нами выбраны: суммы тепла ( $t > 10^\circ$ ) больше  $1650^\circ\text{C}$  (северная граница), средняя температура самого холодного месяца выше  $-16^\circ\text{C}$  (восточная граница), гидротермический коэффициент более 0.8 (южная и юго-восточная граница). Сначала по каждому лимитирующему фактору на соответствующей экологической карте выделяются экологически пригодные территории (рис. 3А,В,С) – это стандартная реклассификационная задача, выполняемая многими геоинформационными компьютерными программами. Выявленные экологически пригодные территории объединяются в единый слой, на котором представлены только участки земной поверхности, которые пригодны для произрастания вида по всему комплексу рассмотренных факторов (рис. 3D) – это стандартные оверлейные действия или операции растровой алгебры.

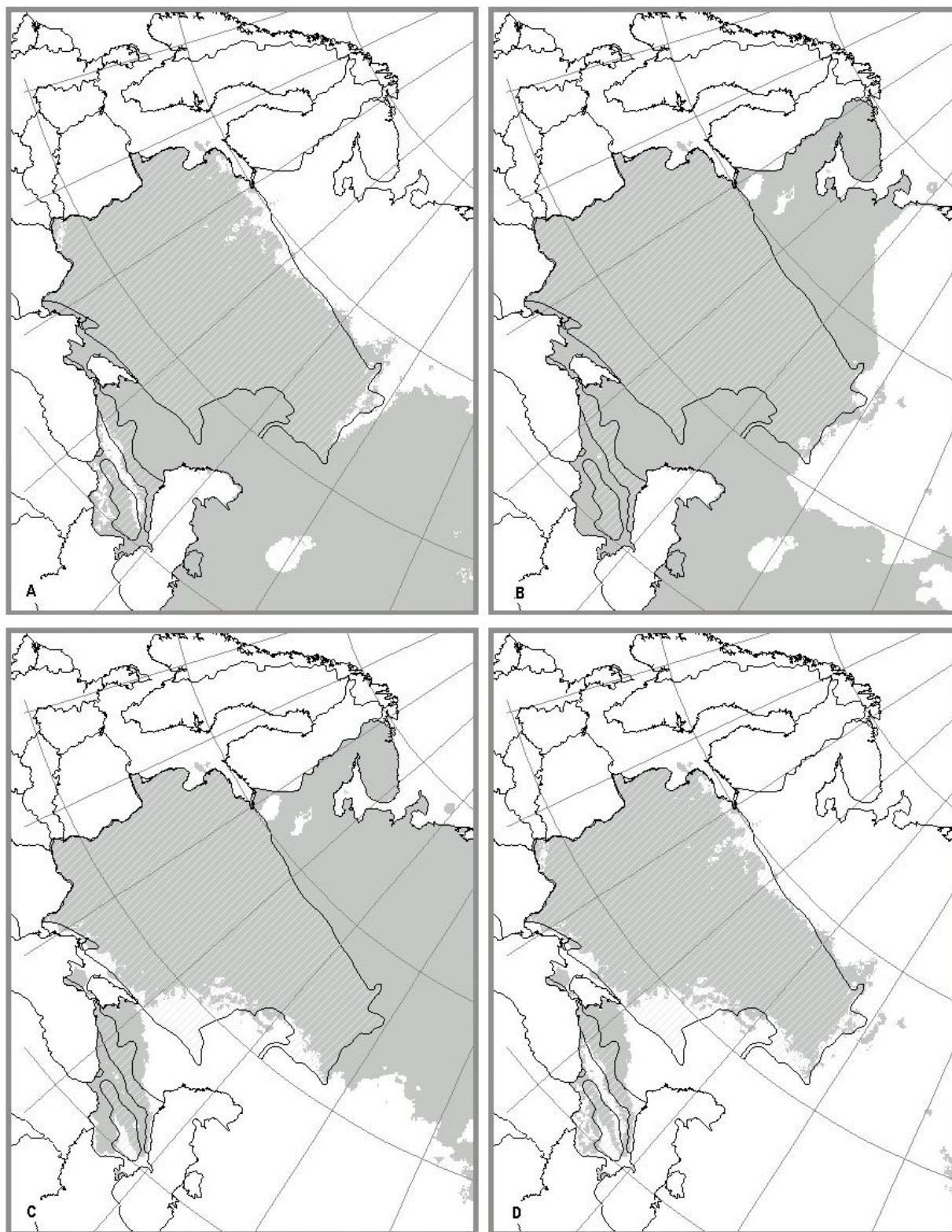


Рис. 3. Выявление территории потенциального экологического ареала дуба черешчатого (*Quercus robur* L.)

А – экологически пригодная территория по суммам тепла выше 10°C (более 1650°); В – ЭПТ по средним температурам самого холодного месяца (выше -16°C); С – ЭПТ по степени засушливости (ГТК больше 0.8); D – потенциальный экологический ареал вида в сравнении с контуром ареала из Атласа лекарственных растений СССР (1980).

Смоделированный потенциальный экологический ареал дуба показывает неплохое совпадение с границами фактического ареала. Некоторые выявленные несовпадения служат отправной точкой для дополнительного анализа, в результате которого могут быть уточнены ранее созданные карты ареалов или экологические карты, а также получены дополнительные сведения об экологических потребностях видов.

Соответствие потенциального экологического ареала вида территории произрастания двух других лесообразующих пород ясеня (*Fraxinus excelsior L.*) и липы сердцевидной (*Tilia cordata (L.) Mill.*) можно видеть на рисунке 4(А, В). Территория потенциального экологического ареала видов выделена по описанной методике, фактические точки произрастания взяты из Атласа «Ареалы деревьев и кустарников СССР» (Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А., 1977).

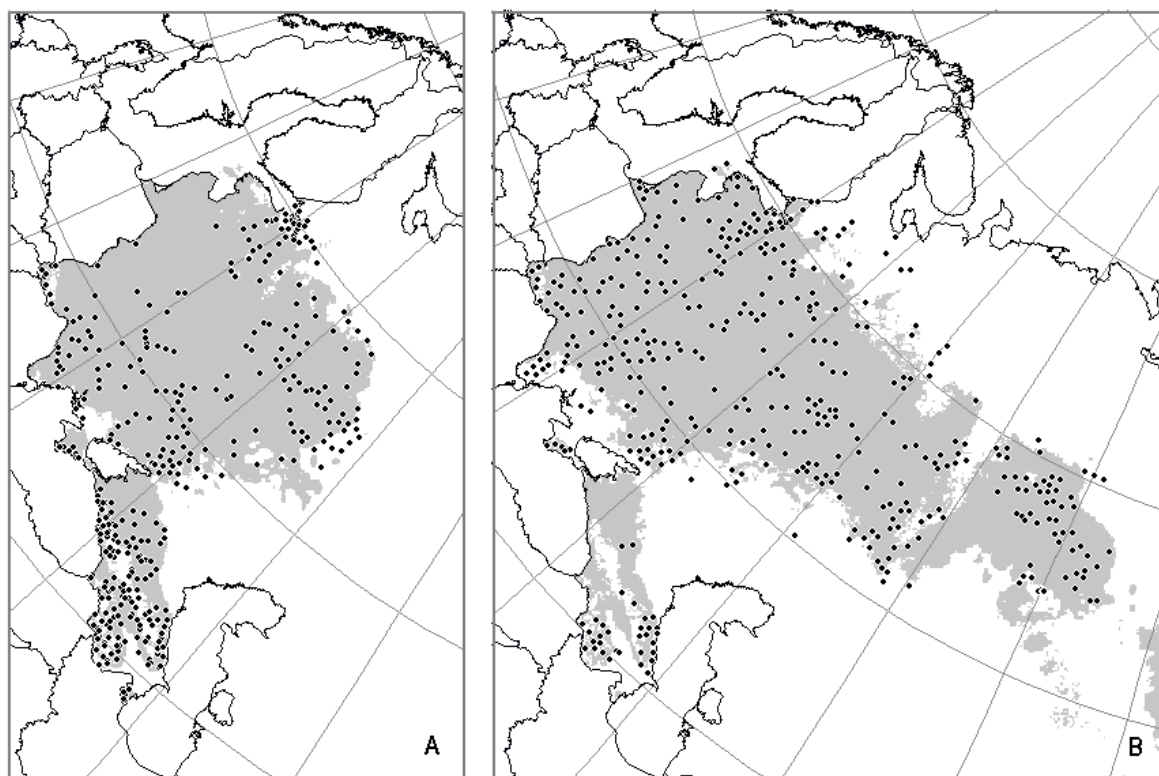


Рис. 4. Соответствие потенциального экологического ареала и фактических точек произрастания ясеня обыкновенного (А) и липы сердцевидной (В).

Основные лимитирующие факторы те же, что и у дуба. Северная граница определяется теплообеспеченностью периода вегетации – для ясеня как и для дуба  $1650^{\circ}\text{C}$ . Липа менее требовательна к сумме тепла и способна стабильно существовать при меньших суммах тепла (до  $1500^{\circ}\text{C}$ ). Ясень менее устойчив к вымерзанию по сравнению с дубом и не продвигается восточнее изолинии  $-13^{\circ}\text{C}$ , липа морозоустойчива – ее лимит  $-20^{\circ}\text{C}$  позволяет ей продвинуться дальше на восток. Южная граница распространения двух видов определяется фактором влажности. Ясень несколько

более засухоустойчив – граница его плакорного распространения определяется ГТК Селянинова 0.75. Ареал липы заходит в Зауралье, где соотношение сумм зимних и летних осадков отлично от Европейского. В связи с этим предпочтительно использование индекса увлажнения, учитывающего и количество зимних осадков, - граница распространения липы по модифицированному индексу составляет 1.1. Снова отметим совпадение потенциального экологического ареала вида с территорией фактического произрастания видов.

В приведенном примере потенциальный экологический ареал вида, определен с учетом только основных зональных экологических факторов. Однако и при таком упрощенном варианте моделирования его конфигурация очень точно описывает контуры существующих карт ареалов, а обнаруженные несовпадения очень часто могут служить для уточнения ранее созданных карт. При наличии дополнительных крупномасштабных карт лимитирующих факторов они легко включаются в ГИС и позволяют уточнить карту экологического ареала вида и повысить ее предикативность. В связи с этим эколого-географическое моделирование распространения вида с использованием ГИС является мощным инструментом для уточнения имеющихся карт ареалов, экологических карт, количественного определения экологических лимитов видов, а также для оценки перспектив интродукции или инвазий видов в новые районы.

### **Список литературы**

1. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР / Под ред. П. С. Чикова. – Москва, 1980. – 340 с.
2. Афонин А.Н. О принципе Оккама в методологии эколого-географического ГИС моделирования распространения биологических объектов/ BioGIS, 2011.
3. 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 [Интернет-версия 2.0]. 2008 <http://www.agroatlas.ru>
4. Боголюбов А.С., Васюкова О.В., Жданова О.В., Кравченко М.В., Лазарева Н.С. Деревянистые растения Средней полосы России /Москва, "Экосистема", 2002-2004. - [www.ecosystema.ru](http://www.ecosystema.ru)
5. Вальтер Г. Общая геоботаника. – М.: Мир, 1982. – 255с.

6. Веснина Н. Н. Особенности сложения группировок *Quercus robur* и *Tilia cordata* в фитоценозах приобского соснового леса/ Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. I часть Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. - с.108-113.
7. Еглачева А.В. Древесные растения в городских экосистемах карелии/ Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. 03.00.05 – ботаника, 03.00.16 – экология. – Петрозаводск, 2007.
8. Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т.1. - Л.: «Наука», 1977. – 240 стр.
9. Afonin A., S.L.Greene. Shaping germplasm collections using modern geographic information technologies: directions being explored by the N.I. Vavilov Institute of Plant Industry/ in: "Linking Genetics and Geography: emerging strategies for conserving crop biodiversity" CSSA Special Publication no.27. Chapter 6. 1999.
10. Booth, T.H. (1990) Mapping regions climatically suitable for particular tree species at the global scale. *Forest Ecology and Management* 36: 47-60.
11. Busby, J.R. BIOCLIM - a bioclimatic analysis and prediction system. Pp. 64-68 in Margules, C.R. and Austin, M.P. (eds) *Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and data Analysis*. Melbourne, 1991: CSIRO
12. Carpenter, G., Gillison, A.N. and Winter, J. DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation* 2, 1993: 667-680.
13. DIVA-GIS Version 5.2 Manual / Robert J. Hijmans, Luigi Guarino, Andy Jarvis, Rachel O'Brien, Prem Mathur, Coen Bussink, Mariana Cruz, Israel Barrantes, Edwin Rojas. 2005. 73 p.
14. Eastman J.R. (1993) IDRISI version 4.1. Clark University, Graduate School of Geography, Worcester, Massachusetts, 1993. 209 pp.
15. FloraMap: A computer tool for predicting the distribution of plants and other organisms in the Wild - P.G. Jones and A. Gladkov, edited by Annie L. Jones; CD-ROM Series, Version 1, Centro Internacional de Agricultura, Tropical (CIAT), Cali, Columbia, 1999, 99 pp.
16. Google Earth version 4.2 /<http://earth.google.com>
17. Hutchinson M.F. ANUSPLIN User Guide Version 4.0. Centre for Resource and Environmental Studies, Australian National University, Canberra. 1999.

18. Nix H.A. A biogeographic analysis of Australian Elapid Snakes. In. Atlas of Elapid Snakes of Australia. (ed.) R. Longmore pp. 4-15. Australian Flora and Fauna Series Number 7. Australian Government Publishing Service: Canberra. 1986.

**Контактные данные:** Афонин Александр Николаевич – СПб, Пушкин, ул. Хазова, д.8, кв.1. Телефон: 465-07-51, 8-921-552-28-14. Электронная почта: acer737@yandex.ru