

## СЕТОЧНОЕ КАРТИРОВАНИЕ ФЛОРЫ: МИРОВОЙ ОПЫТ И СОВРЕМЕННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ

А.П. Серегин

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

Представлен обширный обзор публикаций по сеточному картированию флоры с особым вниманием к современным тенденциям (1990–2010-е гг.). Охватывает вопросы сбора данных, их представления и анализа (масштаб, объекты, задачи и конкретные приемы). Дан обзор существующих проектов сеточного картирования в виде атласов и интернет-ресурсов. Показано, что сеточное картирование является мощным инструментом упорядочивания флористических данных, позволяет переходить на уровень обобщений с использованием разнообразного статистического аппарата. Библиография насчитывает 140 наименований.

*Ключевые слова:* флора, флористика, биогеография, ботаническая география, сеточное картирование, флористические атласы, флористические базы данных.

### Введение

В классическом труде А.И. Толмачева (1974), который определил развитие отечественной географии растений на многие годы, указано, что сеточное картирование является одним из *способов изображения ареалов* видов (с. 30). Именно так, хотя за рубежом привязка флористических данных к квадратам координатной сетки используется, прежде всего, как *метод изучения флор*, универсализирующий труд флористов. А.И. Толмачев (1974) также указал, что этот метод может быть использован только при высокой степени изученности территории, коей Советский Союз не отличался. На наш взгляд, это утверждение не совсем корректно – регулярная сетка позволяет планировать исследования и в течение относительно небольшого периода достигать той самой, «высокой степени изученности» (или, как минимум, равномерной).

«Тенденции дальнейшего развития методов флористического обследования проявляются уже сейчас в странах с наивысшей плотностью накопленной флористической информации. Они заключаются в переходе к регулярному “картографированию флоры” на сеточной основе». Эти слова Б.А. Юрцева (1987), написанные более 25

лет назад, хорошо иллюстрируют в свете мировых тенденций общее направление наших работ по флоре Владимирской области. Как будет показано ниже, к моменту выхода этой работы Б.А. Юрцева в мире насчитывалось всего два полностью законченных национальных атласа – для Великобритании и Ирландии (Perring, Walters, 1962); Бельгии и Люксембурга (Van Rompaey, Delvosalle, 1972). Кроме того, к тому моменту вышло два тома из трех голландского атласа (Atlas van de Nederlandse..., 1980, 1985) и первые семь томов «Атласа флоры Европы» (Atlas Florae..., 1972–1986). Расцвет европейского сеточного картирования, связанный с быстрым развитием компьютерных технологий, был еще впереди.

Следует признать, что сеточное картирование – относительно молодая область биогеографии. Только в последние десятилетия накопленный объем фактического материала позволил перейти от классического анализа карт распространения отдельных видов и их групп к пространственно-статистическому анализу больших массивов хронологических данных.

В связи с бурным развитием вычислительной техники в последние два десятка лет и резким ростом мощностей персональных компьютеров уже в самые последние годы, в литературе предложено большое количество подходов и элементов анализа сеточных данных. Разработанный методический аппарат оказался настолько удобным, что для многих баз данных с точечной информацией были разработаны алгоритмы перевода на сеточную основу. В настоящем обзоре мы ограничимся работами, которые относятся к анализу флористических данных.

Вынужден констатировать, что на международный уровень выходит лишь та часть исследований, в которых разрабатываются новые методические приемы по анализу данных. Поскольку конкретные проекты сеточного картирования охватывают территорию одной страны, а чаще – небольшого региона, то результаты таких работ часто публикуются на национальных языках в местных изданиях. Безусловно, этот факт не позволяет считать представленный ниже обзор аналитических работ хоть сколько-нибудь полным. Это, скорее, срез современных тенденций 1990–2010-х гг.; по атласам информация более точная.

### **Атласы и базы данных (сбор и представление данных)**

**«Атлас флоры Европы».** После выхода первого тома «Флоры Европы» (Flora Europaеа, 1964) на очередной конференции в г. Орхус (Дания), посвященной координации работ и подготовке следующих томов, было решено создать Комитет по картированию флоры Европы. Это произошло 10 августа 1965 г., и с того времени большая

международная команда под эгидой Ботанического музея Хельсинкского Университета собирает пространственную информацию о распространении сосудистых растений Европы и издает в виде атласов (Suominen, 1999). В 1972 г. вышел первый том «Атласа», в 2010 г. – 15-й. По существующим оценкам, примерно четверть видов европейской флоры, таким образом, уже закартирована. Этот проект основан на регулярной сетке международного стандарта UTM с размерами ячеек около 2500 км<sup>2</sup>. Развитие компьютерных технологий позволило значительно улучшить как взаимодействие между участниками проекта, так и техническое обеспечение обработки и публикации данных. В 1990-е гг. все изданные атласы были оцифрованы, а распространение видов по квадратам представлено в виде компьютерной базы данных (Lahti, Lampinen, 1999). Примерно с конца 1990-х гг. на основе данных европейского «Атласа» стали публиковаться аналитические исследования с использованием количественной пространственной информации (см. ниже).

Итак, общеевропейский проект «Атлас флоры Европы» отображает информацию по квадратам 50×50 км. Рассмотрим важнейшие национальные (и межгосударственные) проекты по сеточному картированию, которые осуществляются по более мелким сеткам.

**Великобритания и Ирландия.** Традиции сеточного картирования флоры на Британских островах очень сильны. По сути, все флористические работы в стране независимо от масштаба подчинены сбору данных по единой сетке. Первый сеточный атлас, покрывший все Британские острова, «Atlas of the British flora» (Perring, Walters, 1962) стал вообще первым национальным сеточным атласом по флоре, увидевшим свет. Он был выполнен на основе регулярной сетки по квадратам в 100 км<sup>2</sup> (10×10 км), которые в британской литературе получили название «гектады» (*англ.* hectads). Этот атлас вместе с обширным критическим дополнением к нему (Perring, Sell, 1968) стал твердой основой для резкой интенсификации сбора первичной информации. Впрочем, долгое время никаких новых обобщений по распространению видов британской флоры не издавалось – второе и третье издание «Атласа» (Perring, Walters, 1976, 1982) принято критиковать за то, что в них исправлялись лишь явные ляпы, а информация обновлялась лишь по самым редким видам (Croft, Preston, 1999). В недавно изданном юбилейном обзоре, посвященном 50-летию картирования британской флоры (Braithwaite, Walker, 2012), поздние издания «Атласа» проигнорированы вовсе.

В сводках по отдельным графствам (*англ.* Watsonian vice-counties) все чаще фигурировали карты с сеткой по «тетрадам» – квадратам площадью 4 км<sup>2</sup> (2×2 км) (например, Dony, 1967; Halliday, 1997). Постепенное накопление новых данных, проведенное

Ботаническим обществом Британских островов исследование «Monitoring Scheme» и желание местных флористов насытить свои исследования точной и более подробной информацией привело к созданию нового атласа флоры Великобритании и Ирландии. В середине 1990-х гг. проект по переизданию атласа был запущен с привлечением широкого круга специалистов и волонтеров (Pearman, Preston, 1996). Уже в 2002 г. «New atlas of the British and Irish flora» (Preston et al., 2002) увидел свет. Сейчас сбор данных идет только по «тетрадам», которые, в случае необходимости, агрегируются в «гектады».

Безусловно, по точности и массовости собранной информации, по качеству ее обработки, по скорости отображения результатов в on-line версии атласа (BSBI..., 2013) британский проект сеточного картирования является образцовым. Два изданных национальных атласа (Perring, Walters, 1962; Preston et al., 2002) и россыпь новейших региональных конспектов флоры, снабженных сеточными картами (James, 2009; Chater, 2010; Sanford, Fisk, 2010; The new flora..., 2011; Hawksford, Hopkins, 2011; Greenwood, 2012) – лучшее тому подтверждение.

**Бельгия и Люксембург.** Общая площадь, которую занимают эти две страны невелика – 33,1 тыс. км<sup>2</sup>. В течение более чем 30 лет, начиная с 1939 г. (Van Rompaey, 1943)<sup>1</sup>, здесь осуществлялся первый масштабный проект по сеточному картированию флоры. Исходный материал собирался по выборочным квадратам 1×1 км, а затем данные агрегировались по квадратам 4×4 км, при этом необходимо было обследовать как минимум 4 квадрата из 16. В результате этой работы в 1972 г. вышел второй европейский сеточный атлас национального уровня (Van Rompaey, Delvosalle, 1972), который представил данные по этим государствам по небывалой для тех времен сетке с ячейками 16 км<sup>2</sup> (4×4 км), т.е. свыше 2000 квадратов!

Политические и социальные процессы в Бельгии привели к тому, что второе издание бельгийского атласа так и не вышло, однако во Фландрии был задуман и осуществлен второй этап сплошного сеточного картирования территории. Таким образом, для северной части страны (Брюссельский столичный и Фламандский регионы, общая площадь 13,7 тыс. км<sup>2</sup>) был недавно издан современный атлас по тем же квадратам 4×4 км (Van Landuyt et al., 2006). Впрочем, начиная с 1972 г. методология работ изменилась, и фактически все это время шло сплошное картирование территории по мелким квадратам 1×1 км, а северобельгийский атлас представил генерализованные карты. Новейшие аналитические работы фламандских авторов уже с успехом используют и анализируют информацию, собранную именно по

---

<sup>1</sup> По-видимому, это старейший из существующих проектов сеточного картирования.

квадратам 1×1 км, поскольку к 2010 г. уже в 6495 километровых квадратах было зарегистрировано свыше 100 видов (Van Landuyt et al., 2011). Исходные данные публикуются в Интернете через портал GBIF (Van Landuyt et al., 2012).

**Нидерланды.** В 1980-е гг. вышло три тома голландского атласа (Atlas van de Nederlandse..., 1980–1989), в котором использована сетка 5×5 км (площадь суши на сегодняшний день 33,9 тыс. км<sup>2</sup>). Из практических соображений виды в атласе группировались искусственно: в первом томе вышли карты по исчезнувшим и очень редким растениям (т.е. то, что можно было сделать быстро); во втором томе – по растениям редким и встречающимся изредка; в третьем томе – по обычным видам.

Дальнейшая интенсификация флористических работ в Нидерландах, как и в Бельгии, привела к использованию километровой сетки (1×1 км). Уже в апреле 2007 г. на сайте FLORON были опубликованы первые примеры карт готовящегося атласа, а в конце 2011 г. издание увидело свет (Nieuwe Atlas..., 2011). В новом голландском атласе фоном показано распространение видов в предыдущем атласе (Atlas van de Nederlandse..., 1980–1989) по квадратам в 25 км<sup>2</sup>, на которые сверху нанесены точки в мелких квадратах (1 км<sup>2</sup>). Благодаря этому видна и динамика видов, и встречаемость, и возможные ошибки прошлого издания. На картах наиболее распространенных видов видно, что голландским флористам удалось достигнуть почти сплошной изученности территории в километровом масштабе (так, *Urtica dioica* и *Ranunculus repens* известны почти в 30 тыс. квадратов каждый!).

**Центральная Европа в целом.** Ведущий немецкий флорист П. Шонфельдер (Schönfelder, 1999) признал, что начало современной эры картирования флоры Германии было в значительной мере результатом выхода «Атласа британской флоры» (Perring, Walters, 1962). Соображения Ф. Эрендорфера и У. Хаманна (Ehrendorfer, Hamann, 1965) по картированию флоры всех стран Центральной Европы на общей основе, как оказалось, были поддержаны и осуществлены в девяти странах – в Германии, Словении, Эстонии, Италии, Австрии, Хорватии, Венгрии, Чехии, Словакии. Сейчас квадраты этой сетки носят название СЕВА (Central European Basic Area) или Central European МТВ<sup>1</sup>. В ее основе лежит градусная сетка (а не километровая) с размерами ячеек 6' по широте и 10' по долготе. На огромных пространствах от Средиземного до Северного моря, таким образом, линейный размер ячеек меняется от 118 км<sup>2</sup> на севере до 160 км<sup>2</sup> на юге. Впрочем, на национальном уровне эти диспропорции уже не столь значительны, а на большей части активно картируемой территории

---

<sup>1</sup> От немецкого “Meßtischblätter” – лист стандартной топографической карты.

получаются ячейки с почти одинаковыми сторонами 11×11 км.

Осуществленные на основе СЕВА исследования используют более мелкие квадраты со следующими вариантами разбивки базовой ячейки (указана примерная площадь ячеек, через тире приведено лишь по одной ссылке на примеры работ):

1 (6'×10') ≈ 140 км<sup>2</sup> – Atlas der Farn-... (1988);

1/4 (3'×5') ≈ 35 км<sup>2</sup> – Jogan et al. (2001);

1/16 (1'30"×2,5') ≈ 8,75 км<sup>2</sup> – Festi, Prosser (2000);

1/36 (1'×1'40") ≈ 3,9 км<sup>2</sup> – Tischler (1994);

1/64 (45"×1'15") ≈ 2,2 км<sup>2</sup> – Meierott et al. (2008);

1/100 (36"×1') ≈ 1,4 км<sup>2</sup> – Kolbek et al. (1999);

1/256 (22,5"×37,5") ≈ 0,55 км<sup>2</sup> – Petřík, Bruelheide (2006), Petřík, Wild (2006);

1/324 (20"×33,33") ≈ 0,43 км<sup>2</sup> – Mann (1997);

1/1024 (11,25"×18,75") ≈ 0,14 км<sup>2</sup> – Kresken (2004);

1/1440 (10"×15") ≈ 0,10 км<sup>2</sup> – Kraml (2001).

Безусловно, самые мелкие варианты разбивки используются не для флористических, а скорее для экологических исследований. Обзорный перечень 80 проектов, которые осуществляются по средневропейской сетке, и их основные параметры опубликованы недавно (Petřík et al., 2010).

**Германия.** Будучи основанным в Западной Германии (ФРГ), средневропейский проект долгое время развивался именно в этой стране. Свыше 1200 человек приняли участие в сборе полевых данных для западногерманского атласа – этот этап завершился в 1980 г. Спустя восемь лет обработки, редактирования и уточнения данных увесистый том «Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland» (1988) наконец увидел свет. Хронологически это был всего третий опубликованный национальный атлас, сделанный методом сеточного картирования. Распространение видов было дано по ячейкам 6'×10' (~120–140 км<sup>2</sup>).

Объединение Германии не привело к изданию сеточного атласа на всю страну, однако помогло ботаникам из Восточной Германии, используя технические наработки западных коллег, издать комплиментарный «Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands» (Benkert et al., 1996), который использовал вчетверо более подробную сетку (точнее, 3'×5' или ~30 км<sup>2</sup>).

Заявленный еще в конце 1990-х гг. (Schönfelder, 1999) общегерманский сеточный флористический атлас пока реализован лишь в виде необновляемой интернет-версии на портале «FloraWeb» (2013). Распространение всех видов здесь датировано декабрем 2006 г. и, к сожалению, дано на плохо читаемой основе.

**Словения.** Площадь страны 20,3 тыс. км<sup>2</sup> и, по сути, национальный словенский атлас по масштабу проделанной работы

сопоставим с одним из региональных проектов по картированию флоры, осуществляемому, скажем, в Германии или Италии. Тем не менее, национальный флористический атлас «Gradivo za Atlas flore Slovenije» (Jogan et al., 2001), включающий 3192 карты, – безусловное достижение. Как было сказано выше, в Словении в связи с небольшими размерами страны и значительным разнообразием горных ландшафтов используется мелкий вариант средневропейской сетки (3'×5' или 5,6×5,8 км = 32,5 км<sup>2</sup>).

**Эстония.** Как и в Западной Германии, для сбора информации и подготовки карт атласа использовалась сетка с ячейками 6' по широте и 10' по долготе. Из-за более северного положения площадь ячеек оказалась при этом меньше (в среднем, ~105 км<sup>2</sup>) при площади страны 45,2 тыс. км<sup>2</sup>. Изрезанность береговой линии и значительное количество островов привели к наличию большого числа квадратов с малым процентом суши. В 2005 г. увидел свет национальный эстонский атлас – «Eesti taimede levikuatlas» (2005), в предисловии к которому перечислены сотни исследователей, в т.ч. россиян, которые предоставили свои данные для этой книги.

Национальные проекты в **Австрии, Италии, Хорватии и Словакии** далеки от завершения, однако региональные проекты, которые в будущем станут хорошей основой для атласов, здесь с успехом развиваются (см., например, Nikolić et al., 1997). Вероятно, раньше, чем в этих странах национальные атласы могут появиться в **Венгрии** (см. Király, 2003) и **Чехии** (Petřík, unpubl.).

**Польша.** Почти одновременно с публикацией словенского атласа была завершена огромная работа, проделанная польскими флористами – в свет вышел «Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Polsce» (2001). В основе этого атласа лежит километровая сетка с квадратами 10×10 км. Эта сетка была выбрана произвольно, ее центром стала точка с координатами 53° с. ш. и 19° в. д., расположенная в центре страны. Таким образом, территория Польши (312,7 тыс. км<sup>2</sup>) была разделена сеткой примерно на 3150 ячеек, по которым велся сбор информации. М. Заяц и А. Заяц (Zajac, Zajac, 1999) упомянули несколько региональных польских проектов, которые используют мелкие сетки: 1×1 км, 2×2 км, 2,5×2,5 км, 5×5 км.

**Швейцария.** Швейцария – страна с очень сильными традициями во флористике. Однако до недавнего времени информация в швейцарских атласах привязывалась не к регулярной сетке, а к стандартизированным границам сотен мелких физико-географических выделов (отдельные долины, хребты и пр.) (Welten, Sutter, 1982). Сейчас для территории страны (41,3 тыс. км<sup>2</sup>) принята сетка с размерами ячеек 5×5 км. Информация концентрируется в базы данных Daten- und Informationszentrums zur Schweizer Flora и отображается on-line на сайте «Info Flora» (2013). Впрочем, несмотря на свободный доступ к

черновым картам, работа по сеточному картированию швейцарской флоры далека от завершения даже по скромным ячейкам 25 км<sup>2</sup>. Для удобства пользователей на сеточных картах портала «Info Flora» нанесены как точно привязанные данные, так и сведения из упомянутого атласа (Welten, Sutter, 1982). Недавно издан сеточный атлас для кантона Женева (Theurillat et al., 2011).

**Латвия.** В СССР полномасштабные проекты по сеточному картированию флоры существовали только в прибалтийских республиках. И если в Эстонской ССР за стандарт сразу была взята средневропейская («немецкая») сетка 6'×10', то в Латвийской ССР (площадь 64,6 тыс. км<sup>2</sup>) примерно с конца 1960-х гг. широко использовалась сетка топографических карт ГУГК СССР масштаба 1 : 25 000 (т.е. 5'×7,5'). Каждая ячейка, таким образом, имела площадь ~70,7 км<sup>2</sup> (9,3×7,6 км). Несмотря на то, что именно по этой сетке был накоплен огромный массив данных, позднее латвийские флористы стали переходить на километровую сетку со следующими вариантами разбивок: 10×10 км, 5×5 км, 1×1 км, 0,5×0,5 км и 0,1×0,1 км. На практике, квадраты по 25 км<sup>2</sup> стали наиболее широко использоваться – так, на их основе был создан атлас дендрофлоры Латвии «Latvijas kokaugu atlants» (Laiviņš et al., 2008), охватывающий как местные, так и культурные виды. Локальный атлас, использующий квадраты 0,5×0,5 км, издан для небольшого природного парка «Озеро Энгурес» (Gavrilova et al., 2005). Несмотря на очевидный прогресс (Krampis, 2012), перспективы создания полного флористического атласа в Латвии не ясны, а едва ли не большинство флористов продолжает использовать старую сетку ГУГК (Rurane, pers. comm.).

**Норвегия.** В Норвегии функционирует единая база данных, в которой на сеточной основе аккумулируется флористическая информация по ячейкам 10×10 км. Впрочем, по мнению О. Педерсена, который предоставил нам информацию из этой базы, в сравнительных работах имеет смысл использовать пока только информацию, агрегированную по крупным ячейкам 50×50 км. Это связано с тем, что по квадратам 10×10 км северные районы страны изучены существенно хуже, из-за чего встречаемость южных видов завышена. Выход норвежского атласа на сеточной основе в ближайшем будущем не ожидается.

**Испания и Португалия.** В рамках многофункционального проекта «Flora Iberica» одним из крупных субпроектов было заявлено сеточное картирование флоры Пиренейского полуострова. В качестве стабильной основы были взяты квадраты «Атласа флоры Европы» (50×50 км), разбитые на 25 более мелких ячеек. Таким образом, сейчас почти во всех существующих испанских и португальских региональных проектах картирование ведется по квадратам 10×10 км, к этим же квадратам привязываются издающиеся в Испании локальные конспекты

флоры. На основе мелких квадратов успешно развивается проект сеточного картирования флоры Канарских островов (см., например, Hortal et al., 2007).

**Финляндия.** В финском проекте сбор данных ведется по квадратам 1×1 км с дальнейшим представлением результатов 10×10 км. Впрочем, даже по квадратам 100 км<sup>2</sup> проект далек от завершения (см. например, Kurtto, Lampinen, 1999).

**Румыния.** G. Dihogu (1999) дал краткий обзор существовавших на тот момент двух конкурирующих сеточных схем, применявшихся в Румынии – градусной (5'×7,5' – сетка ГУГК) и километровой (10×10 км, не когерентна сетке «Атласа флоры Европы»). Обе схемы использовались для создания карт по отдельным группам (например, Nyárády, Vicol, 1973; Szabó, 1986) и, насколько нам известно, сейчас общерумынские проекты по сеточному картированию флоры отсутствуют.

**Болгария.** Как и в Испании, флористическое картирование в Болгарии ведется по квадратам 10×10 км на основе сетки «Атласа флоры Европы». Впрочем, на эту сетку наносятся известные по гербарным данным местонахождения при ревизии отдельных групп (например, Raucheва, Dimitrova, 2007; Yankova, Cherneva, 2007 и др.), но не ведется целенаправленное картирование территории. Единая база данных существует по выделам флористического районирования, а не для квадратов.

**Прочие европейские страны.** Ничего о крупных сеточных проектах во Франции, Швеции, Дании, Сербии, Черногории, Боснии и Герцеговине, Македонии, Албании, Исландии, Украине, Молдавии, выполняемых помимо картирования видов для «Атласа флоры Европы», нам неизвестно. В Греции подробное картирование флоры выполняется в рамках проекта «Flora Hellenica». В этом издании карты имеются на все виды, но они выполнены значковым методом. Примерно такая же ситуация в Белоруссии, где многие виды картируются значковым методом для «Флоры Беларуси» с текстовым перечислением нанесенных пунктов.

**Проекты сеточного картирования в России.** В России этот метод используется крайне ограничено, что является следствием обширной площади страны и небольшой «плотностью флористов». Помимо сбора информации с территории Европейской России для «Атласа флоры Европы», в нашей стране было предпринято единичные попытки отразить распространение видов на сеточных картах.

Во-первых, это карты распространения видов во «Флоре Центральной Сибири» (1979), в которой В.В. Бусик составлены карты распространения 1284 видов (из 2311) по сетке 30'×30' на территорию Бурятии, Читинской и Иркутской областей. Однако на этих картах отражено распространение видов по уже имевшимся данным

(преимущественно, по гербарным образцам) и не на все виды. Специального обследования ячеек для целей картирования не проводилось.

Другой работой стал «Атлас флоры водоемов Тульской области», созданный А.В. Щербаковым (1996), в котором использована сетка квадратов 10×10 км на основе ячеек «Атласа флоры Европы». Идеологической основой данной работы по парциальной прибрежно-водной флоре стала разработанная автором методика, по которой достаточно изучить 55% ячеек, чтобы составить представление о флоре в целом (Щербаков, Тихомиров, 1994). По итогам такого «шахматного» изучения территории возможен количественный анализ встречаемости видов, но, в то же время, переход от дискретных местонахождений к пониманию континуума ареала того или иного вида в пределах изучаемой территории уже затруднителен, а проведение точных границ флористического (т.е. на основании признаков флоры) районирования почти невозможно.

Для 29 видов орхидных Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская, Новгородская области и г. Санкт-Петербург) составлены сеточные карты по 1619 ячейкам с размерами 6'×12' (Ефимов, 2011, 2012).

Наконец, с 2006 г. силами сотрудников и школьников Московской гимназии на Юго-Западе № 1543 под руководством П.А. Волковой и Л.А. Абрамовой несколько лет ведется работа по сеточному картированию флоры Удомельского района Тверской области по квадратам 5×5 км (Абрамова и др., 2011). Вероятно, эта работа в ближайшее время приведет к публикации атласа.

Сеточное картирование флоры Владимирской области было начато автором в 1998 г. по квадратам 5'×10' (площадь ячеек от 94,7 км<sup>2</sup> на севере области до 98,2 км<sup>2</sup> на юге). В итоговой схеме задействованы 337 ячеек. В рамках проекта было опубликовано три флористических атласа, охватывающих весь объем флоры сосудистых растений: итоговый атлас для всего региона (Серегин, 2012) и два издания атласа для территории национального парка «Мещера» по вчетверо меньшим квадратам (Серегин, 2004, 2013). Владимирская область, таким образом, – единственный регион в России, имеющий полный атлас флоры на сеточной основе.

**Проекты сеточного картирования за пределами Европы** имеются по отдельным группам в Австралии, Африке, Мексике. Все они используют сетку 1°×1° (см. ниже).

## **Методы и приемы (анализ данных)**

### *Масштаб анализируемых данных*

Любой проект сеточного картирования осуществляется путем создания базы данных, которая для любой находки включает, как минимум, информацию о квадрате (или точке), где встречен вид, и любую дополнительную информацию, предусмотренную форматом базы. В современной литературе публикуются аналитические исследования, оперирующими флористическими данными различного масштаба – от целого континента до городского лесопарка.

Используются они и для *глобальных оценок* биоразнообразия. Так, например, Й. Мутке и В. Бартлотт (Mutke, Barthlott, 2005) представили обновленную карту видового разнообразия сосудистых растений Земли, приведенного к стандартной площади в 10 тыс. км<sup>2</sup> в развитие идей Л.И. Малышева (1975). Безусловно, для территорий, по которым есть сеточные данные, цифры видового богатства являются более надежным источником информации для составления подобных карт.

Обзор основных работ, оперирующих оценками биоразнообразия на глобальном и континентальном уровне, в т.ч. на основе сеточных данных, недавно опубликован (Nogués-Bravo, Araújo, 2006).

Примерами работ *континентального масштаба* могут являться исследования по анализу пространственных закономерностей флор Европы, Австралии, Африки. М.Д. Крипп и соавторы (Crisp et al., 2001) в своем исследовании по центрам эндемизма Австралии использовали данные по распространению 8648 видов цветковых и голосеменных растений (половина австралийской флоры) по квадратам 1°×1°.

Полный объем информации из базы данных «Атласа флоры Европы», которая охватывает пятую часть европейских растений и оперирует квадратами 50×50 км, использован в ряде масштабных исследований. Так, В. Тюйе и др. (Thuiller et al., 2005) использовали данные по 1350 видам для оценки изменений во флоре Европы через 75 лет при моделировании изменения климата. В исследовании Й.-К. Свеннинга и соавторов (Svenning et al., 2008) данные по распространению 22 видов бореальных и неморальных видов деревьев использованы для реконструкции растительного покрова Европы во время последнего ледникового максимума (26 тыс. лет назад). Редакторы «Атласа флоры Европы» (Junikka, Uotila, 2002) опубликовали картосхемы сводного распространения в Европе видов, составляющих флору трех крупных полуостровов (Пиренейского, Апеннинского, Балканского).

Другим примером использования полного набора данных «Атласа флоры Европы» и сеточных данных по позвоночным животным, собранным в том же масштабе по той же сетке, является опубликованное исследование, в котором авторы (Whittaker et al., 2007) проверяли гипотезу Хокинса (Hawkins et al., 2003), что при движении с севера на юг теплообеспеченность перестает быть важнейшим

лимитирующим фактором для организмов, уступая место влагообеспеченности.

Сетка «Атласа флоры Европы» со временем была расширена для картирования флоры всего Средиземноморья (включая север Африки и Ближний Восток) в рамках проекта Euro+Med. Для сбора информации по распространению видов животных в континентальном масштабе для Африки была предложена усовершенствованная номенклатура QDGC (Quarter Degree Grid Cells) (Larsen et al., 2009).

Плотность имеющихся флористических данных по Африке гораздо ниже, чем по Европе или Австралии. В связи с этим, алгоритм перевода карт распространения видов, на которых нанесены лишь контуры ареалов, в сеточные карты разработала группа авторов при анализе общих закономерностей распределения флористического разнообразия в Африке к югу от Сахары (Ferla et al., 2002). Авторы перевели на сеточную основу (2169 ячеек размером  $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ ) карты сплошного распространения 3563 видов растений, дополнив их, по необходимости, сведениями о конкретных местонахождениях отдельных видов.

Такой прием «псевдосеточного» картирования, основанного не на конкретных данных, а на экстраполяции имеющихся контурных ареалов на квадраты  $25 \times 25$  км, был использован в «Атласе соотношений главных климатических параметров и ареалов основных деревьев и кустарников Северной Америки» (Thompson et al., 1999, 2000).

Сравнительные *межнациональные исследования* проводятся нечасто. Примером может быть работа группы исследователей проекта DAISIE, которые анализировали сеточные данные по флоре четырех европейских стран (Великобритании, Ирландии, Германии и Чехии) с целью установления статистических различий между размерами ареалов видов местной флоры и заносных растений (Williamson et al., 2009).

Чешские авторы (Petřík et al., 2010), сведя воедино основные показатели завершенных и продолжающихся проектов по сеточному картированию стран Центральной Европы по сетке  $6' \times 10'$  (и производным сеткам) установили, что основным показателем, влияющим на число выявленных видов, среди других является интенсивность исследований. Авторами предложены конкретные шаги по выравниванию степени изученности регионов с неравномерно обследованной флорой.

М. Буркарт (Burkart, 2001) дал обзор видов с долинным<sup>1</sup> типом распространения (River corridor plants, *англ.*; Stromtalpflanzen, *нем.*) в Центральной Европе (Германия, Польша) и причин подобного рисунка расселения. Среди основных названы гидрохория, постоянные нарушения почвенно-растительного покрова паводками,

---

<sup>1</sup> Фактически – пойменным.

приспособление к резким колебаниям уровня воды, более высокие летние температуры, повышенное содержание ЭМП в аллювиальных почвах и др. Как такового анализа сеточных данных в работе нет, но все карты с примерами ареалов заимствованы именно из сеточных исследований. Показано, что большинство видов имеют долинный тип распространения лишь в части своего ареала.

В обзоре состояния международного проекта по картированию эндемиков Балканского полуострова по квадратам «Атласа флоры Европы» (Stevanović et al., 2007) приведены сводные картосхемы распространения всех закартированных балканских эндемиков (60% от общего числа) в сравнении с узколокальными, обсуждаются пространственные закономерности эндемизма как явления. Показано, что район гор Парнас и Гиона (Греция) является наиболее богатым центром локального эндемизма в Европе благодаря положению на стыке двух флористически самобытных районов.

Новейшее исследование по флористическому районированию Пиренейского полуострова (Moreno Saiz et al., 2013) основано на данных по распространению 3041 видов сосудистых растений по 254 ячейкам 50×50 км, т.е. охватывает 40% от общего состава флоры полуострова.

Анализ данных сеточного картирования на **национальном уровне** широко распространен в тех странах, где собран достаточный для этого материал – прежде всего, в Германии, Нидерландах, Великобритании. Постепенно начинают выходить работы и по другим странам.

Проект по сеточному картированию флоры Нидерландов по квадратам площадью 1 км<sup>2</sup> в свое время имел неожиданные последствия. В 1984 г. на государственном уровне была разработана программа ландшафтно-экологического картирования Нидерландов, которая в качестве базовой основы использовала ту же километровую сетку (Canters et al., 1991). Сейчас страна обладает, пожалуй, наибольшим объемом накопленной фактической информации на сеточной основе, которая включает сведения как по биоте, так и по абиотическим параметрам среды. На сегодняшний день эта сетка детализирована до 1 м<sup>2</sup> (!!!).

Еще в 1995 г. в Нидерландах был начат проект по сеточному картированию распространения всех растительных сообществ страны (в ранге ассоциаций) по квадратам 5×5 км (Van Duuren et al., 1998). Всего в четырехтомном атласе растительности опубликовано свыше 300 карт распространения отдельных ассоциаций (Weeda et al., 2001–2004).

Позднее группа голландских авторов (Tamis et al., 2005a) выясняла основные направления изменений флоры Нидерландов в XX веке. В качестве основы для такого анализа была использована гигантская национальная флористическая база данных из 10 млн

записей для 1500 видов по квадратам 1 км<sup>2</sup>.

Возможности применения сеточных данных для целей практики продемонстрировано в исследовании Л. Фербанка и др. (Firbank et al., 1998) по сорнякам Великобритании. Авторами рассчитана корреляция между известным распространением сеgetальных сорняков и 12 различными типами почв. Таким образом, для каждого вида рассчитан потенциальный ареал в Великобритании с учетом известных находок и распространения того или иного субстрата.

Выход обширного иллюстрированного обзора М. Брэйтуэйта и К. Уокера (Braithwaite, Walker, 2012) был приурочен к конференции, посвященной 50-летию издания «Атласа британской флоры». Авторам удалось охватить как основные проекты, связанные с сеточным картированием Британских островов в разном масштабе, так и фундаментальные и прикладные исследования по анализу распространения видов, проводившиеся на основе собранных данных. В целом, данные из британской базы данных слабо вовлечены в количественный биогеографический анализ и отработку его методов, почти не публикуются британские исследования в международных журналах. Однако сам сбор и представление данных по распространению видов на Британских островах поставлен на очень высоком уровне.

И. Кюн и др. (Kühn et al., 2004) на основе базовой немецкой сетки 6'×10' сравнивали богатство флор 68 «городских» и 1856 «сельских» ячеек в Германии. Несколько ранее та же группа (Kühn, Klotz, 2003; Kühn et al., 2003) показала на основании сеточных данных, что на всей территории Германии прослеживается четкая корреляция в разнообразии заносных видов и видов местной флоры по ячейкам. Во всех этих работах плохо описанные ячейки выбраковывались на основании данных по отсутствию в них 45 наиболее широко распространенных видов по «списку Краузе» (Krause, 1998; см. также Seregin, 2011).

На основании данных для Германии опубликован прогноз изменения флористического разнообразия (Pompe et al., 2008) на основании возможных последствий климатических сдвигов и изменений в землепользовании. Другие авторы использовали сеточные данные по распространению 388 заносных растений в Германии для оценки «успеха» инвазий по большому набору биоморфологических параметров и показателям филогенетического родства (Küster et al., 2008).

Обширное исследование С. Шмидтляйна (Schmidtlein, 2004), выполненное для территории Германии по сетке 6'×10', успешно решило задачу оценки почвенно-ландшафтной дифференциации страны на основе распространения видов различных экологических групп, оцененных по шкалам Элленберга.

В другой работе немецких авторов (Römermann et al., 2007) проверялось, насколько точно распространение группы характерных видов обрисовывает картину распространения тех или иных местообитаний. Исходным материалом для исследования стала немецкая база данных и информация по конкретным местообитаниям в Баварии, затем полученные закономерности проверялись на примере трех земель Германии и экстраполировались на всю территорию страны.

Польские авторы (Moraczewski, Sudnik-Wójcikowska, 2007) на основании данных сеточного картирования, содержащихся в польском национальном атласе (Atlas rozmieszczenia..., 2001), сделали попытку выявить сосудистые растения, особенно характерные для городов. В качестве критерия выделения городских ячеек (по сетке 10×10 км) был выбран показатель плотности населения, рассчитанный для каждой ячейки.

В одной из немногих работ, посвященных анализу данных сеточного картирования флоры Эстонии (Kull et al., 2002), выявлены закономерности распространения наиболее редких видов эстонской флоры, известных менее чем из 5% ячеек (размеры 6'×10').

В диссертационном исследовании И. Крамписа (Krampis, 2011) проанализировано влияние климата на распространение деревьев на основании карт изданного ранее «Атласа древесных пород Латвии» (Laiviņš et al., 2008) по квадратам 5×5 км.

Приемы сеточного картирования используются для «пиксельного» представления преобладающей растительности на картах разного масштаба. Такой подход реализован, в частности, на национальном уровне для ячеек от 50×50 м до 1×1 км в Японии (Nakagoshi et al., 1998).

Для Мексики существует пример анализа данных по распространению голосеменных по административным выделам, естественным районам и по сетке 1°×1° (Contreras-Medina, Luna-Vega, 2007; Contreras-Medina et al., 2007).

Анализ данных на *региональном уровне* зачастую дает более четкие результаты, поскольку в региональных проектах степень изученности территории более однородная, а полевые исследования поставлены на более высоком уровне. География региональных исследований, использующих сеточные данные, более широкая – она охватывает большинство стран Европы.

Анализ материала по флоре Фландрии (северная часть Бельгии), собранного по квадратам 4×4 км, наглядно показал, что эвтрофикация среды является важнейшим фактором изменения флористического состава отдельных ячеек (Van Landuyt et al., 2008). Исследование динамики видов, характерных для верещатников, проводилось на северо-западе Бельгии также по квадратам 4×4 км (Piessens, Hermy,

2006). Показано, что несмотря на уничтожение вересковых пустошей на 99% площадей полностью исчезло из флоры не более 11% видов, что сопоставимо с утратой видов других местообитаний (например, лесов). Впрочем, почти все виды вересчатников показывают отрицательную динамику в числе местонахождений.

Позднее флористическая база данных по Фландрии была использована бельгийскими авторами для целей создания флористического районирования северной части Бельгии (Van Landuyt et al., 2011). Накопленный материал позволил осуществить задуманное с помощью кластерного анализа флористических списков малых квадратов (1×1 км), оставшихся после выбраковки. Опубликовано подробное описание информации, которая содержится на сегодняшний день в базе данных «FlorabankI», которая охватывает флору Фландрии и Брюссельского столичного региона, приведен перечень публикаций, в которых представлен анализ этих пространственных данных (Van Landuyt et al., 2012).

На юго-западе Германии О. Оршидт (Orschiedt, 1995, 1996) разработал систему локальных хоротипов для региона Палатинат на основе кластерного анализа сеточных данных. На северо-западе Германии М. Дикманн и др. (Diekmann et al., 2008) анализировали данные сеточного картирования региона нижней Эльбы и нижнего Везера по сетке 1,5'×2,5' (1/16 стандартной немецкой ячейки, около 8 км<sup>2</sup>). Авторы сделали попытку установить корреляцию между богатством видов лесного (зонального) комплекса и общим видовым богатством.

Хорватская группа исследователей (Jelaska et al., 2010) использовала данные из «Flora Croatica Database» по флоре Далмации (90 тыс. находок по 2187 видам, квадраты 3'×5') для установления связи между районами с максимальным флористическим богатством и разнообразием редких видов.

В Центральной Италии К. Блази и соавторы (Blasi et al., 1999) на основании сеточных данных (сетка 6'×10' и 3'×5') изучали взаимоотношение бореальной и средиземноморской флоры при подъеме в горы с учетом климатических данных.

Классическим можно назвать исследование чешских авторов (Отурková et al., 2011), в котором проанализированы огромный массив флористической информации: 450 тыс. записей по 1299 видам Белых Карпат по квадратам 1,5'×2,5' (1/16 средневропейского квадрата). В работе даны многочисленные картосхемы распределения групп видов по территории Белых Карпат, включая средние значения шкал Элленберга для флор отдельных ячеек.

**Локальный уровень** анализа флористических сеточных данных является связующим звеном между работами флористов и исследованиями фитоценологов по растительным сообществам. Именно

на этом уровне чаще всего происходит заимствование методов обработки геоботанических описаний в практику флористических исследований.

П. Петржик и соавторы (Petřík, Bruelheide, 2006; Petřík, Wild, 2006) анализировали данные, собранные на небольшом Ештедском хребте на севере Чехии, который был изучен по сетке из 192 мелких квадратов (~0,52 км<sup>2</sup>). Ими установлены соотношение сопряженных групп видов на разных масштабах исследования (Petřík, Bruelheide, 2006) и зависимость распределения видов по территории от близости расположения ячеек (Petřík, Wild, 2006).

Хорватские авторы (Jelaska et al., 2003) на примере квадратов 0,75'×1,25' в пределах природного парка «Медведница» попытались статистически выявить зависимость в распространении видов от некоторых показателей рельефа (абсолютная высота, экспозиция, крутизна и пр.). Показано, по сути, что для решения подобной задачи данные сеточного картирования имеют ограниченное применение.

Традиционной задачей локальных флористических исследований по сетке является выявление закономерностей формирования городских флор. Для этого почти всегда используется сетка с ячейками не более 1×1 км.

Еще в 1983 г. немецкие авторы на основании флористических данных и данных геоботанических описаний, привязанных к сетке небольших квадратов (0,25×0,25 км), изучали влияние городского климата г. Мюнстера (Германия) на распространение термофильных растений (Gödde, Wittig, 1983).

С. Годфруа (Godefroid, 2001; Godefroid, Koedam, 2003ab) располагала 80 тыс. записей по 187 квадратам (1 км<sup>2</sup>) по флоре Брюсселя. М. Кент и соавторы (Kent et al., 1999) анализировали 130 тыс. находок 829 видов в рамках сеточного картирования Плимута (Великобритания) по 103 ячейкам (1 км<sup>2</sup>). Финские авторы после специального 10-летнего изучения флоры Хельсинки располагали данными по 100 тыс. находок 1100 видов сосудистых растений в 351 квадрате (1 км<sup>2</sup>), данные по редким видам привязаны к сетке с квадратами по 0,25 км<sup>2</sup> (Kurtto, Helynranta, 1998, 1999; Vähä-Piikkiö et al., 2004).

### *Объекты анализа*

Работы, использующие флористические данные, решают конкретные задачи, в связи с чем нет необходимости обрабатывать весь массив имеющейся по региону флористической информации. Кроме того, имеющиеся базы данных изначально неполны, что также является ограничением для выбора объектов исследования.

В целом, можно разделить все работы на три группы: 1)

использующие данные по всем видам; 2) использующие данные по всем имеющимся в базе данных видам (могут охватывать лишь часть флоры); 3) использующие данные по заведомо определенной (например, экологической или таксономической) группе видов; 4) использующие данные по экспертно отобраным видам. За пределами настоящего обзора мы оставляем те работы, в которых анализируется распространение каких-либо отдельных видов и их связь с условиями среды, поскольку эти исследования не оперируют данными по флоре.

С использованием данных по *всем видам* флоры установлены важнейшие изменения в составе городской флоры Брюсселя за 50 лет (Godefroid, 2001): рост числа и встречаемости заносных видов, нитрофильных и теневыносливых растений; сокращение встречаемости сорно-полевых, болотных и лесных видов. При этом общее число видов в каждом квадрате за этот период значительно не изменилось. Также весь объем флоры анализировался при установлении закономерностей размещения различных групп сосудистых растений на градиенте «город – опушка – лес» в Сонианском лесу близ Брюсселя (Godefroid, Koedam, 2003a) и при сравнении флористического состава крупных и мелких лесных массивов в городской черте (Godefroid, Koedam, 2003b).

Другая городская флора, г. Плимута, также анализировалась в полном объеме (Kent et al., 1999) для установления групп видов и их пространственного распределения в зависимости от характера землепользования. Авторы выделили 9 групп ячеек и установили индикаторные виды.

Также полная городская флора анализируется в работах по г. Хельсинки (Kurtto, Helynranta, 1998, 1999; Vähä-Piikkiö et al., 2004), впрочем, с акцентом на редкие и охраняемые виды. Сравнение закономерностей размещения редких видов и всего объема флоры выполнено также для территории Эстонии (Kull et al., 2002).

Полный объем флоры Германии учитывался в исследованиях немецких авторов под руководством И. Кюна (Kühn, Klotz, 2003; Kühn et al., 2003; Kühn et al., 2004). Авторы установили, что городские флоры богаче сельских как за счет адвентивных растений, так и за счет большего разнообразия видов местной флоры, которые заселяют новые типы местообитаний. Показана корреляция разнообразия заносных видов и видов местной флоры по отдельным ячейкам. Таким образом, на примере Германии стало известно, что в освоенных районах Западной Европы разнообразие заносных видов зачастую контролируется теми же факторами, что и разнообразие местных видов.

На основе данных по распространению всех видов сосудистых растений, включенных в шкалы Элленберга, в Германии показано, что анализ относительного участия экологических групп видов во флоре отдельных ячеек более четко выявляет природные закономерности, чем анализ абсолютного числа видов (Schmidtlein, 2004). Выделенные им 18

кластеров по участию во флоре видов различных экологических групп имеют четкую географическую приуроченность.

О. Оршидт (Orschiadt, 1995, 1996) на основе кластерного анализа данных по всем видам разработал чрезвычайно дробную систему из 74 локальных хоротипов для высокогорий Юго-Западной Германии.

Полностью анализировались данные по распространению всех видов растений во флоре четырех европейских стран с целью установления различий между размерами ареалов видов местной флоры и заносных растений (археофитов и кенофитов) (Williamson et al., 2009). Показано, что средняя встречаемость кенофитов по странам значимо меньше, чем у археофитов и видов местной флоры.

Польские авторы (Moraczewski, Sudnik-Wójcikowska, 2007), проанализировав распространение всех видов флоры, выявили сосудистые растения, характерные только для городов. С помощью ряда тестов установлено, что наиболее «урбанофильными» видами являются *Potentilla intermedia*, *Lepidium virginicum*, *Atriplex tatarica*, *Chenopodium strictum*, *Atriplex oblongifolia*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Centaurea diffusa*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Sisymbrium wolgensense*.

На основании кластерного анализа всей флоры создано флористическое районирование Фландрии (Van Landuyt et al., 2011). Показано что во Фландрии использовавшиеся ранее схемы районирования лишь отчасти коррелируют с разработанным флористическим районированием. Для каждого выдела выявлены наиболее характерные виды по показателю *IndVal*, предложенному ранее (Dufrêne, Legendre, 1997).

Полные базы данных по всем видам использованы и во многих других исследованиях разного масштаба (Tamis et al., 2005a; Petřík, Bruelheide, 2006; Petřík, Wild, 2006; Diekmann et al., 2008; Van Landuyt et al., 2008; Jelaska et al., 2010; Otýrková et al., 2011 и др.).

Работы, анализирующие данные «Атласа флоры Европы», используют **не все виды**, поскольку изданные тома атласа охватывают меньше четверти объема европейской флоры. В общеевропейских работах, как, например, исследование В. Тюе и др. (Thuiller et al., 2005) по климатическим сдвигам в Европе, также отбрасываются виды, распространенные локально (в обсуждаемой работе оставлено 1350 видов). Сходное исследование при участии В. Тюе было выполнено позднее для 550 видов флоры Германии в сравнении с 845 видами флоры Европы (Rompe et al., 2008). В других работах списки анализируемых видов ограничены географически или по доле участия во флоре (Junikka, Uotila, 2002; Jelaska et al., 2003).

Заметная часть видов флоры – от 10 до 60% – использована для ботанико-географических построений, установления центров разнообразия и эндемизма богатых флор Австралии (Crisp et al., 2001), Африки (Ferla et al., 2002), Пиренейского полуострова (Moreno Saiz et

al., 2013), Балканского полуострова (Stevanović et al., 2007).

В других исследованиях анализируемые группы видов ограничены экологически (термофильные виды – Gödde, Wittig, 1983; виды верещатников – Piessens, Hermy, 2006; сеgetальные сорняки – Firbank et al., 1998), таксономически (голосеменные – Contreras-Medina, Luna-Vega, 2007) или биоморфологически (только деревья и кустарники – Laiviņš et al., 2008; Krampis, 2011). Только заносные виды анализируются в ряде специальных исследований (например, Küster et al., 2008).

Необходимо отметить, что в последнее время стали преобладать именно работы по анализу всего состава флоры, а закономерности распространения отдельных групп видов уже сравниваются с общим распределением флористического богатства.

### *Задачи аналитических исследований*

Задачи, которые решаются при анализе сеточных данных, разнообразны. Именно исходя из задач, исследователями подбирается аналитический аппарат, который на современном этапе включает большой набор методов математической статистики. Ниже приведен перечень наиболее общих задач, которые решаются в современных работах на основе сеточных данных:

1) установление зависимости между факторами среды и распределением флористического богатства или отдельных групп видов (Gödde, Wittig, 1983; Firbank et al., 1998; Blasi et al., 1999; Kent et al., 1999; Korsch, 1999; Scheuerer, Schönfelder, 2000; Kühn et al., 2003, 2004; Godefroid, Koedam, 2003ab; Jelaska et al., 2003; Schmidtlein, 2004; Petřík, Wild, 2006; Moraczewski, Sudnik-Wójcikowska, 2007; Römermann et al., 2007; Whittaker et al., 2007; Krampis, 2011; Otýpková et al., 2011) – факторы среды могут устанавливаться как напрямую с использованием ГИС-технологий, так и на основе данных по экологии видов;

2) установление корреляции в распространении различных групп видов без учета факторов среды (Ferla et al., 2002; Kühn, Klotz, 2003; Kühn et al., 2004; Contreras-Medina, Luna-Vega, 2007; Diekmann et al., 2008; Williamson et al., 2009; отчасти – Burkart, 2001);

3) флористическое районирование территории, установление характерных видов для районов или кластеров ячеек, выявление хоротипов и групп видов (Orschiedt, 1995, 1996; Kent et al., 1999; Godefroid, Koedam, 2003a; Petřík, Bruelheide, 2006; Contreras-Medina et al., 2007; Otýpková et al., 2011; Van Landuyt et al., 2011; Moreno Saiz et al., 2013; отчасти – Junikka, Uotila, 2002);

4) установление мест сосредоточения отдельных групп видов, преимущественно в связи с решением природоохранных задач (эндемики Австралии – Crisp et al., 2001; редкие виды Африки – Ferla et

al., 2002; редкие виды Эстонии – Kull et al., 2002; редкие и охраняемые растения Хельсинки – Vähä-Piikkiö et al., 2004; голосеменные Мексики – Contreras-Medina, Luna-Vega, 2007; эндемики Балкан – Stevanović et al., 2007; редкие виды Далмации – Jelaska et al., 2010);

5) динамика флоры и (или) отдельных групп видов (Kurtto, Helynranta, 1999; Godefroid, 2001; Tamis et al., 2005ab; Braithwaite et al., 2006; Piessens, Hermy, 2006; Van Landuyt et al., 2008; Williamson et al., 2009);

6) разработка и проверка методических приемов сбора и представления данных (Schölzel et al., 2002; Stockwell, Peterson, 2003; Vogtländer et al., 2004; Graham, Hijmans, 2006; Dormann et al., 2007; Hansen, 2007; Hawkins et al., 2008; Carrea, 2008; Petřík et al., 2010; Rocchini et al., 2011);

7) климатические прогнозы (для Европы – Thuiller et al., 2005; для Германии – Pompe et al., 2008) и реконструкции (Svenning et al., 2008).

### *Методы обработки данных*

Последнее, на чем бы мы хотели остановиться в обзоре литературы, – это методы обработки данных. Они довольно разнообразны, однако некоторые встречаются в современных работах чаще других. С методами тесно связаны и результаты, получаемые исследователями.

М. Дюфрен и П. Лежандр (Dufrière, Legendre, 1997) на схеме представили все возможные способы классического анализа матрицы «вид» – «квадрат» (рис. 1). В первом случае основная задача исследователя заключается в классификации ячеек, т.е. в создании районирования территории. Эта задача может решаться: 1) напрямую путем иерархического кластерного анализа (метод невзвешенного попарного среднего – UPGMA, метод Варда – WARD и множество других); 2) неиерархической классификации методом k-средних после ранжирования ячеек одним из статистических методов (метод главных компонент – РСoA, анализ соответствий – CA, неметрическое многомерное шкалирование – MDS, смещенный анализ соответствий – DCA).

Во втором случае исходная матрица транспонируется, и задача исследователя заключается в классификации видов в зависимости от распространения по ячейкам, т.е. по рисунку ареала в пределах изучаемой территории. Эта задача решается идентичным образом, итогом является выявление групп (кластеров) видов.

Иерархическая классификация как ячеек, так и видов осуществлена в нашем диссертационном исследовании.

Примером работы, в которой проведена иерархическая

классификация ячеек, является новейшее исследование по флористическому районированию Испании и Португалии (Moreno Saiz et al., 2013). В нем построено и пространственно интерпретировано две дендрограммы: на основе кластерного анализа ячеек методом невзвешенного попарного среднего по метрике Жаккара и на основе метода парсимонического анализа эндемизма (РАЕ). Выявленные ботанико-географические границы связаны, прежде всего, с типами субстратов, что показывает необходимость пересмотра традиционного деления Пиренейского полуострова. Также РАЕ применялся для анализа сеточных данных по голосеменным Мексики (Contreras-Medina et al., 2007) и по канарским эндемикам совместно с кластерным анализом и NDM-методом (Carine et al., 2009).

Иерархическая классификация сеточных данных по Германии методом главных компонент (РСА) позволила С. Шмидтляйну (Schmidtlein, 2004) разделить 2971 ячейку на 18 кластеров по участию во флоре видов различных экологических групп по шкалам Элленберга (Ellenberg et al., 1992, 2002): влажности (F), трофности (N), реакции субстрата (R) и наличия солей (S). Как следует из представленной в статье карты, выделенные кластеры имеют четкую географическую приуроченность.

Иерархическая классификация видов на основе кластерного анализа сеточных данных с выделением 74 хоротипов проведена в уже упомянутых работах О. Оршидта (Orschiedt, 1995, 1996) для Палатината (Юго-Западная Германия).

Широкое распространение в анализе сеточных данных получил метод TWINSPAN («двухвходовый анализ индикаторных видов»), разработанный для классификации геоботанических описаний. Он используется для классификации ячеек и установления пространственной неоднородности флоры локальных проектов сеточного картирования (примеры исследований: Kent et al., 1999; Godefroid, Koedam, 2003a; Petřík, Wild, 2006; Otýpková et al., 2011). Характерной особенностью TWINSPAN является то, что в каждом узле дерева для ветвей подбираются индикаторные виды, наилучшим образом характеризующие это разделение. Таким образом, одновременно с классификацией ячеек исследователь получает и группы индикаторных видов.

Также имеется пример успешного использования алгоритма СОСКТАИЛ для выделения сопряженных групп видов на трех уровнях: для сообществ и для ячеек сеточного картирования флоры двух размерных классов на примере небольшого хребта в Чехии (Petřík, Bruelheide, 2006). Показано, что группы ценотически сопряженных видов (выделенные при обработке геоботанических описаний) сопряжены и на уровне локальных флор, а вот флористически сопряженные виды могут присутствовать в разных сообществах.

В иерархическом кластерном анализе для выделенных групп ячеек индикаторные виды устанавливаются не в ходе кластеризации, а с помощью расчета показателя *IndVal* (Dufrene, Legendre, 1997). Пример использования этого индекса можно найти в работе по флористическому районированию северной части Бельгии на основе кластерного анализа методом k-средних (Van Landuyt et al., 2011). Этот же подход использован нами.

Регулярно в работах по анализу сеточных данных используется пространственный автокорреляционный анализ, который устанавливает зависимость сходства флор двух ячеек от их близости. Международная группа авторов опубликовала обзор методов учета пространственной автокорреляции в анализе данных по распространению видов (Dormann et al., 2007). Серьезной критики авторы подвергли модели, основанные на автоковариации, широко применяющиеся при исследованиях взаимоотношения видов и климатических параметров. Этот обзор нацелен на практику и включает программные коды для различных приемов пространственного статистического анализа.

Автокорреляцию учитывали разные авторы при работе на континентальном (Crisp et al., 2001; Whittaker et al., 2007; Petřík et al., 2010), национальном (Kühn, Klotz, 2003; Kühn et al., 2004; Römermann et al., 2007) и на локальном (Petřík, Wild, 2006) уровнях. Чаще всего пространственная автокорреляция рассчитывается с использованием коэффициента Морана–1.

В установлении богатства городских и сельских флор Германии удачно использован ковариационный анализ случайных выборок в повторности 10000 (Kühn et al., 2004). Авторами установлено, что повышенное видовое богатство хорошо коррелирует с разнообразием субстратов в пределах квадрата, что часто наблюдается в городах.

Несколько ранее те же авторы (Kühn, Klotz, 2003) показали, что на всей территории Германии прослеживаются сходные закономерности в распределении разнообразия заносных видов и видов местной флоры по ячейкам (использована корреляция Пирсона).

Английские авторы (Kent et al., 1999) сопоставили результаты классификации ячеек методом TWINSpan с ординацией ячеек методом канонического анализа соответствий (CCA). Показана зависимость сходства флор от характера землепользования и основных физико-географических параметров. Тот же канонический анализ соответствий был проведен для увязки абиотических факторов с распределением видов в работе по Ештедтскому хребту на севере Чехии (Petřík, Bruehlheide, 2006).

Методы обработки геоботанических описаний при сравнении флористических списков избранных видов по квадратам использованы для установления климатических закономерностей размещения бореальной и средиземноморской флоры в Центральной Италии (Blasi et

al., 1999): в частности, неметрическое многофакторное шкалирование (NMDS) при ординации, нечеткий кластерный анализ методом С-средних.

Многоступенчатый статистический аппарат был использован в работе бельгийских авторов по лесопарковой зоне Брюсселя (Godefroid, Koedam, 2003a). Для того чтобы показать, что в непосредственной близости от города число нелесных видов выше, а лесные виды не показывают приуроченности к наиболее удаленной от города части лесного массива были использованы канонический анализ соответствий и репрезентативный дифференциальный анализ (RDA). Для отдельных видов приуроченность к опушке рассчитана с помощью  $\chi^2$ -теста и точного теста Фишера. Кроме того, ячейки классифицированы методом TWINSpan.

Тот же метод  $\chi^2$  использован для сравнительного анализа различных параметров наиболее редких и наиболее распространенных видов флоры Эстонии (Kull et al., 2002), а репрезентативный дифференциальный анализ – для объяснения факторов, вызывающих сдвиги в экологическом спектре флоры под воздействием деятельности человека в Нидерландах (Tamis et al., 2005a). В последнем случае было показано, что наиболее значительные изменения связаны: 1) с исчезновением видов олиготрофных местообитаний при росте числа находок видов эвтрофных местообитаний; 2) с резким снижением находок приморских солелюбивых видов (особенно в первой половине XX в.); 3) с сокращением луговых видов при росте находок лесных видов и видов высокотравья.

Приуроченность растений к городам установлена в Польше с использованием метода  $\chi^2$  и коэффициента линейной корреляции (Moraczewski, Sudnik-Wójcikowska, 2007). Коэффициенты корреляции для широтных и долготных градиентов у деревьев Латвии рассчитал И. Крампис (Krampis, 2011). Показано, что в Латвии, выходящей на западе к берегам Балтики, климатические (а не эдафические) показатели лимитируют распространение большинства видов деревьев, при этом градиент запад – восток более значим для большинства видов, чем градиент север – юг.

Исследование по флоре Белых Карпат (Otúrková et al., 2011) включало решение различных задач. Связь флористического разнообразия и факторов среды установлена с помощью коэффициентов корреляции Спирмена, ординация осуществлена методом главных компонент, а установление влияния отдельных факторов среды – тестом Монте-Карло при репрезентативном дифференциальном анализе.

Для четырех европейских стран показано, что средняя встречаемость кенофитов по странам значимо меньше, чем у археофитов и видов местной флоры (Williamson et al., 2009). Авторами сделана попытка объяснить это с позиций даты первой находки и

гипотезы продолжающегося расселения адвентивных видов с использованием дисперсионного анализа, линейной и локально-линейной регрессии, редуцированном методе главных осей. По мнению авторов, в среднем 150 лет необходимо адвентивному виду в Западной Европе для достижения своей максимальной встречаемости на территории в 100 тыс. км<sup>2</sup>.

Для нижней Эльбы и нижнего Везера на севере Германии с использованием коэффициента корреляции Спирмена показано, что на территории, обезлесенной в результате сельскохозяйственной деятельности число лесных видов во флоре коррелирует с общим видовым богатством (Diekmann et al., 2008). Установлено, что ячейки с сохранившимися старыми лесными массивами имеют большее число видов, чем ячейки с лесными посадками.

В исследованиях по динамике флоры сравнение различных параметров флоры двух временных периодов проводится с использованием t-теста (Godefroid, 2001) или общих линейных моделей (Piessens, Hermy, 2006; Van Landuyt et al., 2008). В последней работе использован методический аппарат, позволяющий сравнивать флористические описания двух периодов, сделанных с разной полнотой. Описаны приемы выявления зависимостей исчезновения видов отдельных биоморф и стратегий с использованием тестов Крускала – Уоллиса, Манна – Уитни, ранговой корреляции Спирмена (Piessens, Hermy, 2006).

Важным для нас исследованием является работа немецких авторов (Römermann et al., 2007), в которой проверялось, насколько точно совместное распространение группы характерных видов может охарактеризовать распространение отдельных местообитаний. Для этого использовались две модели – регрессионная (компьютерная) и оптимизационная («ручная»). Точность модели проверялась каптастатистикой. На примере Германии установлено, что при наличии пространственных данных о местообитаниях (например, карты растительности хотя бы на часть территории) можно «откалибровать» модель совместного распространения пула видов, выявив пороговые значения для наличия того или иного местообитания. Показано, что совместное произрастание примерно четверти видов, характерных для того или иного редкого местообитания, надежно указывает на наличие самого этого местообитания. Таким образом, при работах методом сеточного картирования возможен переход от чисто флористических данных к пространственным данным о местообитаниях или растительных сообществах, основанных на совместной встречаемости видов.

Хорватские авторы на примере 37 видов пытались оценить возможность предсказания распространения видов на основании цифровой модели рельефа небольшого природного парка близ Загреба в

Хорватии (Jelaska et al., 2003). Для этой цели использован дискриминантный анализ, логистическая регрессия и деревья классификации.

В другом исследовании (Petřík, Wild, 2006) авторы рассматривали влияние различных экологических факторов и собственно пространственной сопряженности ячеек на распределение видов по территории Ештедского хребта (Чехия). С помощью канонического и смещенного анализа соответствий (ССА и DCA) установлено, что ближайшее соседство ячеек в меньшей степени объясняет вариацию флористического разнообразия, чем экологические факторы.

В работах, анализирующих изменение ареалов растений под воздействием климатических сдвигов, используются модели, основанные на концепции экологических ниш и реализованные в программе BIOMOD (Thuiller et al., 2005; Pompe et al., 2008). В этих работах даны такие прогнозы: по негативному раскладу, 2% видов флоры Европы могут исчезнуть, а у 22% видов ареал сократится на 80–99% (Thuiller et al., 2005); по умеренному сценарию климатические изменения в Германии могут привести к потере 15–19% существующих сейчас видов в каждом из квадратов (Pompe et al., 2008).

В исследовании Й.-К. Свеннинга и соавторов (Svenning et al., 2008) для 22 видов бореальных и неморальных видов деревьев, карты которых заимствованы из «Атласа флоры Европы», составлены и откалиброваны модели современного распространения в зависимости от климатических параметров (моделирование Maxent). Затем эти модели приведены в соответствие с климатическими данными во время последнего ледникового максимума (26 тыс. лет назад), на основании чего построены карты потенциальных ареалов видов в ту эпоху.

Обобщенные добавочные модели (GAMs) – еще один метод статистического анализа взаимоотношений между видом и климатом. Они использованы для проверки гипотезы Хокинса («вода – энергия») по распространению птиц, амфибий, млекопитающих и растений Европы (Whittaker et al., 2007).

### **Вместо заключения**

Осуществляемая нами работа по сеточному картированию флоры Владимирской области, результатом которой стала региональная «Флора» (Серегин, 2012), идет в русле новейших мировых тенденций изучения флоры территорий с высокой плотностью флористической информации.

Данные, собранные на сеточной основе, отлично приспособлены для всевозможного пространственного анализа (количественного и качественного) для решения большого числа вопросов, связанных с

распространением растений при разных масштабах исследований. Анализ наших данных идет по алгоритмам, отраженным в упомянутых современных публикациях, в т.ч. в ряде высокорейтинговых журналов.

Из-за широких возможностей анализа сеточных данных в связи с различными аспектами ботанической географии, локальной флористики и экологии почти каждое опубликованное аналитическое исследование вносит что-то новое в методику обработки данных. С одной стороны, это увеличивает набор инструментов для установления новых закономерностей размещения биоты, но, с другой стороны, в литературе почти отсутствуют сравнительные исследования, выполненные по данным с нескольких территорий. Некоторые элементы анализа в нашей работе являются оригинальными и пока не апробированы на данных с других территорий.

В заключение отмечу, что критика сеточного картирования как метода сбора данных идет исключительно со стороны ботаников, которые не работают этим методом. Эта критика носит скорее характер оправдания или простого отмахивания, а не системного анализа достоинств других методов. Выражу уверенность, что сеточное картирование, несмотря на колоссальную трудоемкость сбора данных, постепенно будет завоевывать сторонников среди российских флористов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова Л.А., Волкова П.А., Борисова П.Б., Митирева Е.А.* Предварительные итоги сеточного картирования флоры Удомельского района Тверской области // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2011. № 24. С. 127–143.
- Ефимов П.Г.* Орхидеи северо-запада Европейской России. М.: КМК, 2011. 211 с.; 2-е изд. 2012. 220 с.
- Мальшев Л.И.* Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 11. С. 1537–1550.
- Серегин А.П.* Флора сосудистых растений национального парка «Мещера» (Владимирская область): Аннотированный список и карты распространения видов. М.: НИА Природа, 2004. 182 с.
- Серегин А.П.* Флора Владимирской области: конспект и атлас / А.П. Серегин при участии Е.А. Боровичева, К.П. Глазуновой, Ю.С. Кокошниковой, А.Н. Сенникова. Тула: Гриф и К, 2012. 620 с.
- Серегин А.П.* Новая флора национального парка «Мещёра» (Владимирская область): Конспект, атлас, характерные черты, динамика в распространении видов за десять лет (2002–2012). Тула: АСТРА, 2013. 297 с.
- Толмачев А.И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
- Флора Центральной Сибири. В 2-х тт. / Под ред. Л.И. Мальшева и Г.А. Пешковой. Новосибирск: Наука, 1979. 1045 с.

- Щербаков А.В.** Атлас флоры водоемов Тульской области. М.: Русский университет, 1999. 45 с.
- Щербаков А.В., Тихомиров В.Н.** Трудности анализа региональных флор водоемов и пути их преодоления // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 4. С. 83–87.
- Юрцев Б.А.** Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Мат-лы 2-го рабочего совещ. по сравнительной флористике (Неринга, 1983). Л.: Наука, 1987. С. 47–66.
- Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland / Eds. H.E. Haeupler, P. Schönfelder. Stuttgart: Ulmer, 1988. 768 S.
- Atlas Florae Europaeae: Distribution of vascular plants in Europe. Helsinki: Committee for Mapping the Flora of Europe, Societas Biologica Fennica Vanamo: Vol. 1: Pteridophyta (*Psilotaceae* to *Azollaceae*) / Ed. J. Suominen. 1972. 121 p.; Vol. 2: Gymnospermae (*Pinaceae* to *Ephedraceae*) / Eds. J. Jalas, J. Suominen. 1973. 40 p.; Vol. 3: *Salicaceae* to *Balanophoraceae* / Eds. J. Jalas, J. Suominen. 1976. 128 p.; Vol. 4: *Polygonaceae* / Eds. J. Jalas, J. Suominen. 1979. 71 p.; Vol. 5: *Chenopodiaceae* to *Basellaceae* / Eds. J. Jalas, J. Suominen. 1980. 119 p.; Vol. 6: *Caryophyllaceae* (*Alsinoideae* and *Paronychioideae*) / Eds. J. Jalas, J. Suominen. 1983. 176 p.; Vol. 7: *Carophyllaceae* (*Silenoideae*) / Eds. J. Jalas, J. Suominen. 1986. 229 p.; Vol. 8: *Nymphaeaceae* to *Ranunculaceae* / Eds. J. Jalas, J. Suominen. 1989. 261 p.; Vol. 9: *Paeoniaceae* to *Capparaceae* / Eds. J. Jalas, J. Suominen. 1991. 110 p.; Vol. 10: *Cruciferae* (*Sisymbrium* to *Aubrieta*) / Eds. J. Jalas, J. Suominen. 1994. 224 p.; Vol. 11: *Cruciferae* (*Ricotia* to *Raphanus*) / Eds. J. Jalas, J. Suominen. 1996. 310 p.; Vol. 12: *Resedaceae* to *Platanaceae* / Eds. J. Jalas, J. Suominen. 1999. 250 p.; Vol. 13: *Rosaceae* (*Spiraea* to *Fragaria*, excl. *Rubus*) / Eds. A. Kurtto, R. Lampinen, L. Junikka. 2004. 320 p.; Vol. 14: *Rosaceae* (*Alchemilla* and *Aphanes*) / Eds. A. Kurtto, S.E. Fröhner, R. Lampinen. 2007. 200 p.; Vol. 15: *Rosaceae* (*Rubus*) / Eds. A. Kurtto, H.E. Weber, R. Lampinen, A.N. Sennikov. 2010. 362 p.
- Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Polsce = Distribution atlas of vascular plants in Poland / Eds. A. Zajac, M. Zajac. Kraków: Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego, 2001. 715 p.
- Atlas van de Nederlandse flora. Deel 1: Uitgestorven en zeer zeldzame planten / Eds. J. Mennema, A.J. Quené-Boterenbrood, C.L. Plate. Amsterdam: Kosmos, 1980. 226 p.; Deel 2: Zeldzame en vrij zeldzame planten / Eds. J. Mennema, A.J. Quené-Boterenbrood, C.L. Plate. Utrecht: Bonn, Scheltema en Holkema, 1985. 347 p.; Deel 3: Minder zeldzame en algemene soorten / Eds. R. Van der Meijden, E.J. Weeda, C.L. Plate. Leiden: Oerzoekinstituut Rijksherbarium / Hortus botanicus; Voorburg/Heerlen: Central Bureau voor de Statistiek, 1989. 264 p.
- Benkert D., Fukarek F., Korsch H.** Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands (Mecklenburg-Vorpommern, Brandenburg, Berlin, Sachsen-Anhalt, Sachsen, Thüringen). Jena et al.: G. Fischer, 1996. 615 S.
- Blasi C., Carranza M.L., Filesi L. et al.** Relation between climate and vegetation along a Mediterranean–Temperate boundary in central Italy // Global Ecology and Biogeography. 1999. Vol. 8 (1). P. 17–27.

- Braithwaite M.E., Ellis R.W., Preston C.D.** Change in the British flora 1987–2004. London: Botanical Society of the British Isles, 2006. 382 p.
- Braithwaite M., Walker K.** 50 Years of mapping the British and Irish flora 1962–2012. London: Botanical Society of the British Isles, 2012. 45 p.
- BSBI maps scheme: hectad maps. [Electronic resource]. 2013. Mode of access: <http://www.bsbimaps.org.uk/atlas/main.php> (запрос от 23.09.2013).
- Burkart M.** River corridor plants (Stromtalpflanzen) in Central European lowland: a review of a poorly understood plant distribution pattern // *Global Ecology and Biogeography*. 2001. Vol. 10 (5). P. 449–468.
- Canter K.J., den Herder C.P., de Veer A.A. et al.** Landscape-ecological mapping of the Netherlands // *Landscape Ecology*. 1991. Vol. 5 (3). P. 145–162.
- Carine M.A., Humphries C.J., Guma I.R. et al.** Areas and algorithms: evaluating numerical approaches for the delimitation of areas of endemism in the Canary Islands archipelago // *Journal of Biogeography*. 2009. Vol. 36 (4). P. 593–611.
- Carrea A.** A rapid methodology for the survey of Floristic Cartography quadrants in the Po Plain (North Italy) // *Scientifica Acta*. 2009. Vol. 2 (2). P. 55–59.
- Chater A.O.** Flora of Cardiganshire. [No place], 2010. 950 p.
- Contreras-Medina R., Luna-Vega I.** Species richness, endemism and conservation of Mexican gymnosperms // *Biodiversity and Conservation*. 2007. Vol. 16 (6). P. 1803–1821.
- Contreras-Medina R., Luna-Vega I., Morrone J.J.** Application of parsimony analysis of endemism to Mexican gymnosperm distributions: grid-cells, biogeographical provinces and track analysis // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2007. Vol. 92 (3). P. 405–417.
- Crisp M.D., Laffan S., Linder H.P., Monro A.** Endemism in the Australian flora // *Journal of Biogeography*. 2001. Vol. 28 (2). P. 183–198.
- Croft J.M., Preston C.D.** Recording projects and interpretative studies in the British Isles, 1983–1997 // *Acta Botanica Fennica*. 1999. Vol. 162. P. 35–41.
- Diekmann M., Duprè C., Kolb A., Metzger D.** Forest vascular plants as indicators of plant species richness: A data analysis of a flora atlas from northwestern Germany // *Plant Biosystems*. 2008. Vol. 142 (3). P. 584–593.
- Dihoru G.** Mapping the plants of Romania // *Acta Botanica Fennica*. 1999. Vol. 162. P. 85–90.
- Dony J.G.** Flora of Hertfordshire. Hitchin: Hertfordshire Hitchin Museum, 1967. 112+56 p.
- Dormann C.F., McPherson J.M., Araújo M.B. et al.** Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review // *Ecography*. 2007. Vol. 30 (5). P. 609–628.
- Dufrêne M., Legendre P.** Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach // *Ecological Monographs*. 1997. Vol. 67 (3). P. 345–366.
- Eesti taimede levikuatlas = Atlas of the Estonian flora / Eds. T. Kukk, T. Kull. Tartu, 2005. 527 l.
- Ehrendorfer F., Hamann U.** Vorschläge zu einer floristischen Kartierung von Mitteleuropa // *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 1965. Bd. 78. S. 35–50.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R. et al.** Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa,

2. Aufl. // *Scripta Geobotanica*. 1992. Vol. 18. P. 1–258; 3., durchgesehene Aufl. // *ibid.* 2002. Vol. 18. P. 1–261.
- Ferla B.L., Taplin J., Ockwell D., Lovett J.C.** Continental scale patterns of biodiversity: can higher taxa accurately predict African plant distributions? // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2002. Vol. 138 (2). P. 225–235.
- Festi F., Prosser F.** La flora del Parco Naturale Paneveggio–Pale di S. Martino: Atlante corologico e repertorio delle stazioni // *Suppl. Annali del Museo Civico di Rovereto, Sezione di Archeologia, Storia e Scienze*. 2000 [1997]. Vol. 13. 438 p.
- Firbank L.G., Ellis N.E., Hill M.O. et al.** Mapping the distribution of weeds in Great Britain in relation to national survey data and to soil type // *Weed Research*. 1998. Vol. 38. P. 1–10.
- Flora Europaea*. Vol. 1: *Lycopodiaceae* to *Platanaceae* / Eds. T.G. Tutin, V.H. Heywood, N.A. Burges et al. Cambridge: Cambridge University Press, 1964. 34+464 p.
- FloraWeb* – Daten und Informationen zu Wildpflanzen und zur Vegetation Deutschlands. [Electronic resource]. 2013. Mode of access: <http://www.floraweb.de> (запрос от 23.09.2013).
- Gavrilova Ģ., Krampis I., Laiviņš M.** Engures ezera dabas parka floras atlants. Vaskulārie augi // *Latvijas veģetācija*. 2005. Vol. 10. Lpp. 1–229.
- Gödde M., Wittig R.** A preliminary attempt at a thermal division of the town of Münster (North Rhine-Westphalia, West Germany) on a floral and vegetational basis // *Urban Ecology*. 1983. Vol. 7 (3). P. 255–262.
- Godefroid S.** Temporal analysis of the Brussels flora as indicator for changing environmental quality // *Landscape and Urban Planning*. 2001. Vol. 52 (4). P. 203–224.
- Godefroid S., Koedam N.** Distribution pattern of the flora in a peri-urban forest: an effect of the city–forest ecotone // *Landscape and Urban Planning*. 2003a. Vol. 65 (4). P. 169–185.
- Godefroid S., Koedam N.** How important are large vs. small forest remnants for the conservation of the woodland flora in an urban context? // *Global Ecology and Biogeography*. 2003b. Vol. 12 (4). P. 287–298.
- Graham C.H., Hijmans R.J.** A comparison of methods for mapping species ranges and species richness // *Global Ecology and Biogeography*. 2006. Vol. 15 (6). P. 578–587.
- Greenwood E.** *Flora of North Lancashire*. Lancaster: Carnegie Publishing, 2012. 640 p.
- Halliday G.** *A flora of Cumbria: comprising the vice-counties of Westmorland with Furness (vc 69), Cumberland (vc 70) and parts of north-west Yorkshire (vc 65) and north Lancashire (vc 60)*. Lancaster, 1997. 611 p.
- Hansen A.E.** *Designing mobile tools for flora mapping: Master thesis*, Østfold University College. Halden, 2007. 107 p.
- Hawkins B.A., Field R., Cornell H.V. et al.** Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness // *Ecology*. 2003. Vol. 84 (12). P. 3105–3117.
- Hawkins B.A., Rueda M., Rodríguez M.Á.** What do range maps and surveys tell us about diversity patterns? // *Folia Geobotanica*. 2008. Vol. 43 (3). P. 345–355.
- Hawksford J.E., Hopkins I.J.** *The Flora of Staffordshire*. Staffordshire Wildlife

- Trust, 2011. 432 p.
- Hortal J., Lobo J.M., Jiménez-Valverde A.** Limitations of biodiversity databases: case study on seed-plant diversity in Tenerife, Canary Islands // *Conservation Biology*. 2007. Vol. 21 (3). P. 853–863.
- Info flora. Das nationale Daten- und Informationszentrum der Schweizer Flora. [Electronic resource]. 2013. Mode of access: <http://www.infoflora.ch> (zarpoc or 23.09.2013).
- James T.J.** Flora of Hertfordshire. Welwyn Garden City: Hertfordshire Natural History Society, 2009.
- Jelaska S.D., Antonić O., Nikolić T. et al.** Estimating plant species occurrence in MTB/64 quadrants as a function of DEM-based variables – a case study for Medvednica Nature Park, Croatia // *Ecological Modelling*. 2003. Vol. 170 (2). P. 333–343.
- Jelaska S.D., Nikolić T., Jelaska L.Š. et al.** Terrestrial biodiversity analyses in Dalmatia (Croatia): a complementary approach using diversity and rarity // *Environmental Management*. 2010. Vol. 45 (3). P. 616–625.
- Jogan N., Bačič T., Frajman B. et al.** Gradivo za Atlas flore Slovenije. Miklavž na Dravskem polju: Center za kartografijo favne in flore, 2001. 443 s.
- Junikka L., Uotila P.** Comparison of the vascular flora of Mediterranean peninsulas on the basis of distribution mapping // *Bocconea*. 2002. Vol. 16(2). P. 711–716.
- Kent M., Stevens R.A., Zhang L.** Urban plant ecology patterns and processes: a case study of the flora of the City of Plymouth, Devon, UK // *Journal of Biogeography*. 1999. Vol. 26 (6). P. 1281–1298.
- Király G.** A magyarországi flóratérképezés módszertani alapjai. Útmutató és magyarázat a hálótérképezési adatlapok használatához // *Flora Pannonica*. 2003. Vol. 1 (1). P. 3–20.
- Kolbek J., Mladý F., Petříček V. et al.** Květena Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko I. Mapy rozšíření cévnatých rostlin. Praha, Průhonice, 1999. 300 p.
- Korsch H.** Chorologisch-ökologische Auswertungen der Daten der Floristischen Kartierung Deutschlands (Teil II des Abschlußberichtes des Projektes «Datenbank Gefäßpflanzen»). Bonn, 1999. 200 S. (Schriftenreihe für Vegetationskunde. Hf. 30).
- Kraml G.P.A.** Flora Cremifanensis. Analyse historischer und aktueller Verbreitungsmuster der Farn- und Blütenpflanzen in der Umgebung von Kremsmünster (Oberösterreich) auf Grundlage einer Feinrasterkartierung: Dissertation, Universität Wien. Wien, 2001.
- Krampis I.** Boreālā un nemorālā bioma kokaugu sugu reģionālā izplatība Latvijā: Promocijas darbs, Latvijas Universitāte. Rīga, 2011. 128 lpp.
- Krampis I.** Mapping the distribution of species in Latvia, methods and results // *Scientific proceedings of Riga Technical University*. Ser. 11. Geomatics. 2012. Vol. 8.
- Krause A.** Floras Alltagskleid oder Deutschlands 100 häufigste Pflanzenarten // *Natur Landschaft*. 1998. Bd. 73. S. 486–491.
- Kresken G.-U.** Atlas der Flora von Lauenburg und Umgebung // *Berichte des Botanischen Vereins zu Hamburg*. 2004. Bd. 21. S. 5–106.
- Kühn I., Brandl R., Klotz S.** The flora of German cities is naturally species rich //

- Evolutionary Ecology Research. 2004. Vol. 6 (5). P. 749–764.
- Kühn I., Brandl R., May R., Klotz S.** Plant distribution patterns in Germany – Will aliens match natives? // Feddes Repertorium. 2003. Bd. 114 (7–8). S. 559–573.
- Kühn I., Klotz S.** The alien flora of Germany – basics from a new German database // Plant invasions: ecological threats and management solutions / Eds. L.E. Child, J.H. Brock, G. Brundu et al. Leiden: Backhuys, 2003. P. 89–100.
- Kull T., Kukk T., Leht M. et al.** Distribution trends of rare vascular plant species in Estonia // Biodiversity and Conservation. 2002. Vol. 11 (2). P. 171–196.
- Kurtto A., Helynranta L.** Helsingin kasvistoria William Nylanderin ajoista nykypäivään // Finnish Museum of Natural History, Yearbook 1999. Helsinki, 1999. P. 37–58.
- Kurtto A., Helynranta L.** Helsingin kasvit – Kukkilta kiviltä metsän syliin. Helsinki, 1998. 400 s.
- Kurtto A., Lampinen R.** Atlas of the distribution of vascular plants in Finland – a digital view of the national floristic database // Acta Botanica Fennica. 1999. Vol. 162. P. 67–74.
- Küster E.C., Kühn I., Bruelheide H., Klotz S.** Trait interactions help explain plant invasion success in the German flora // Journal of Ecology. 2008. Vol. 96 (5). P. 860–868.
- Lahti T., Lampinen R.** From dot maps to bitmaps: Atlas Florae Europaeae goes digital // Acta Botanica Fennica. 1999. Vol. 162. P. 5–9.
- Laiviņš M., Bice M., Krampis I. et al.** Latvijas kokaugu atlants. Rīga: Mantojums, 2008. 608 lpp.
- Larsen R., Holmern T., Prager S.D. et al.** Using the extended quarter degree grid cell system to unify mapping and sharing of biodiversity data // African Journal of Ecology. 2009. Vol. 47 (3). P. 382–392.
- Mann M.** Die Verbreitungsmuster der Gefäßpflanzen des Gemeindegebietes von Gaaden in Niederösterreich und ihre standörtlich-vegetationskundlichen Grundlagen. (Floristische Kartierung und statistische Auswertung): Dissertation, Universität Wien. Wien, 1997.
- Meierott L.,** unter Mitarbeit von **Elsner O. et al.,** und mit Beiträgen von **Büttner G. et al.** Flora der Hassberge und des Grabfelds. Neue Flora von Schweinfurt. Eching: IHW-Verlag, 2008: Bd. 1. P. 1–688; Bd. 2. P. 689–1448.
- Moraczewski I.R., Sudnik-Wójcikowska B.** Polish urban flora: conclusions drawn from *Distribution Atlas of Vascular Plants in Poland* // Annales Botanici Fennici. 2007. Vol. 44 (3). P. 170–180.
- Moreno Saiz J.C., Donato M., Katinas L. et al.** New insights into the biogeography of south-western Europe: spatial patterns from vascular plants using cluster analysis and parsimony // Journal of Biogeography. 2013. Vol. 40 (1). P. 90–104.
- Mutke J., Barthlott W.** Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales // Biologiske Skrifter. 2005. Vol. 55. P. 521–531.
- Nakagoshi N., Hikasa M., Koarai M. et al.** Grid map analysis and its application for detecting vegetation changes in Japan // Applied Vegetation Science. 1998. Vol. 1 (2). P. 219–224.
- Nieuwe Atlas van de Nederlandse Flora. Nijmegen: KNNV Publishing, 2011. 169 p.
- Nikolić T., Bukovec D., Šopf J., Jelaska S.D.** Kartiranje flore Hrvatske –

- moğúcnosti i standardi // *Natura Croatica*. 1998. Vol. 7. P. 1–62.
- Nogués-Bravo D., Araújo M.B.** Species richness, area and climate correlates // *Global Ecology and Biogeography*. 2006. Vol. 15 (5). P. 452–460.
- Nyárády A., Vicol E.C.** O nouă contribuție la metodologia de cartare a florei României // *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*. 1973. Vol. 7. P. 35–38.
- Orschiédit O.** Arealtypen pfälzischer Gefäßpflanzen [I] // *Mitteilungen der Pollichia*. 1995. Vol. 82. P. 247–295; II // *ibid.* 1996. Vol. 83. P. 77–110.
- Otýpková Z., Chytrý M., Tichý L. et al.** Floristic diversity patterns in the White Carpathians biosphere reserve, Czech Republic // *Biologia, Section Botany*. 2011. Vol. 66 (2). P. 266–274.
- Pearman D.A., Preston C.D.** Atlas 2000: a new atlas of flowering plants and ferns // *British Wildlife*. 1996. Vol. 7 (5). P. 305–308.
- Perring F.H.** assisted by **Sell P.D.** Critical supplement to the Atlas of the British flora. London, 1968. P. 8+159.
- Perring F.H., Walters S.M.** Atlas of the British flora. London, Edinburgh, 1962. XXIV+482 p.
- Perring F.H., Walters S.M.** Atlas of the British flora. 2 ed. East Ardsley, 1976. 26+432 p.
- Perring F.H., Walters S.M.** Atlas of the British flora. 3 ed. East Ardsley, 1982. 26+432 p.
- Petřík P., Bruelheide H.** Species groups can be transferred across different scales // *Journal of Biogeography*. 2006. Vol. 33(9). P. 1628–1642.
- Petřík P., Pergl J., Wild J.** Recording effort biases the species richness cited in plant distribution atlases // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2010. Vol. 12 (1). P. 57–65.
- Petřík P., Wild J.** Environmental correlates of the patterns of plant distribution at the meso-scale: a case study from Northern Bohemia (Czech Republic) // *Preslia*. 2006. Vol. 78 (2). P. 211–234.
- Piessens K., Hermy M.** Does the heathland flora in north-western Belgium show an extinction debt? // *Biological Conservation*. 2006. Vol. 132 (3). P. 382–394.
- Pompe S., Hanspach J., Badeck F. et al.** Climate and land use change impacts on plant distributions in Germany // *Biology Letters*. 2008. Vol. 4 (5). P. 564–567.
- Preston C.D., Pearman D.A., Dines T.D.** New atlas of the British and Irish flora. An atlas of the vascular plants of Britain, Ireland, the Isle of Man and the Channel Islands. Oxford: Oxford University Press, 2002. 11+910 p.
- Raycheva T., Dimitrova D.** Critical reassessment of the distribution of some taxa of *Rumex* subg. *Rumex* (*Polygonaceae*) in Bulgaria // *Phytologia Balcanica*. 2007. Vol. 13 (2). P. 141–151.
- Rocchini D., Hortal J., Lengyel S. et al.** Accounting for uncertainty when mapping species distributions: the need for maps of ignorance // *Progress in Physical Geography*. 2011. Vol. 35 (2). P. 211–226.
- Römermann C., Tackenberg O., Scheuerer M. et al.** Predicting habitat distribution and frequency from plant species co-occurrence data // *Journal of Biogeography*. 2007. Vol. 34 (6). P. 1041–1052.
- Sanford M.N., Fisk R.J.** A flora of Suffolk. Ipswich, 2010. 552 p.
- Schmidtlein S.** Coarse-scale substrate mapping using plant functional response types

- // Erdkunde. 2004. Bd. 58. S. 137–155.
- Schölzel C.A., Hense A., Hübl P. et al.** Digitization and geo-referencing of botanical distribution maps // *Journal of Biogeography*. 2002. Vol. 29 (7). P. 851–856.
- Schönfelder P.** Mapping the flora of Germany // *Acta Botanica Fennica*. 1999. Vol. 162. P. 43–53.
- Seregin A.P.** The most common plant species in temperate Europe based on frequency of occurrences in the national grid mapping projects // *Feddes Repertorium*. 2010 [2011]. Vol. 121 (5–6). P. 194–208.
- Stevanović V., Tan K., Petrova A.** Mapping the endemic flora of the Balkans – a progress report // *Bocconea*. 2007. Vol. 21. P. 131–137.
- Stockwell D., Peterson A.T.** Comparison of resolution of methods used in mapping biodiversity patterns from point-occurrence data // *Ecological Indicators*. 2003. Vol. 3 (3). P. 213–221.
- Suominen J.** The state of Atlas Florae Europaeae – past and present // *Acta Botanica Fennica*. 1999. Vol. 162. P. 1–3.
- Svenning J.C., Normand S., Kageyama M.** Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling // *Journal of Ecology*. 2008. Vol. 96 (6). P. 1117–1127.
- Tamis W.L.M., Van't Zelfde M., Van Der Meijden R. et al.** Ecological interpretation of changes in the Dutch flora in the 20th century // *Biological Conservation*. 2005a. Vol. 125 (2). P. 211–224.
- Tamis W.L.M., Van't Zelfde M., Van Der Meijden R., Udo De Haes H.A.** Changes in vascular plant biodiversity in the Netherlands in the 20th century explained by their climatic and other environmental characteristics // *Climatic Change*. 2005b. Vol. 72. P. 37–56.
- The new flora of Bedfordshire / Eds. C.R. de Boon, A.R. Outen. Bedfordshire Natural History Society, 2011. 717 p.
- Theurillat J.P., Schneider C., Latour C.** Atlas of the flora of the city of Geneva. Catalog and distribution of the native flora = Atlas de la flore du canton de Genève: Catalogue analytique et distribution de la flore spontanée. 2011. 720 p. (Publication Hors-Série, № 13).
- Thompson R.S., Anderson K.H., Bartlein P.J.** Atlas of relations between climatic parameters and distributions of important trees and shrubs in North America: Part 1. Introduction and conifers; Part 2. Hardwoods. Denver: USGS, 1999. 269+423 p.
- Thompson R.S., Anderson K.H., Bartlein P.J., Smith S.A.** Atlas of relations between climatic parameters and distributions of important trees and shrubs in North America. Part 3. Additional conifers, hardwoods, and monocots. Denver: USGS, 2000. 385 p.
- Thuiller W., Lavorel S., Araújo M.B. et al.** Climate change threats to plant diversity in Europe // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2005. Vol. 102 (23). P. 8245–8250.
- Tischler R.** Die räumliche Differenzierung der Flora des Flysch-Wienerwaldes insbesondere aufgrund des geologischen Untergrundes: Diplomarbeit, Universität Wien. Wien, 1994.
- Vähä-Piikkiö I., Kurtto A., Hahkala V.** Species number, historical elements and protection of threatened species in the flora of Helsinki, Finland // *Landscape*

- and Urban Planning. 2004. Vol. 68 (4). P. 357–370.
- Van Duuren L., Schaminée J., Weeda E.** Atlas of plant communities in the Netherlands // *Annali di Botanica*. 1998. Vol. 56 (1). P. 93–100.
- Van Landuyt W., Hoste I., Vanhecke L. et al.** Atlas van de Flora van Vlaanderen en het Brussels Gewest. Brussel/Meise: Instituut voor natuur- en bosonderzoek, Nationale Plantentuin van België & Flo. Wer., 2006. 1007 p.
- Van Landuyt W., Vanhecke L., Brosens D.** Florabank1: a grid-based database on vascular plant distribution in the northern part of Belgium (Flanders and the Brussels Capital region) // *PhytoKeys*. 2012. Vol. 12. P. 59–67.
- Van Landuyt W., Vanhecke L., Hoste I., Bauwens D.** Do the distribution patterns of vascular plant species correspond to biogeographical classifications based on environmental data? A case study from northern Belgium // *Landscape and Urban Planning*. 2011. Vol. 99 (2). P. 93–103.
- Van Landuyt W., Vanhecke L., Hoste I. et al.** Changes in the distribution area of vascular plants in Flanders (northern Belgium): eutrophication as a major driving force // *Biodiversity and Conservation*. 2008. Vol. 17 (12). P. 3045–3060.
- Van Rompaey E.** Hoe staat het met de plantenkaartjes? // *Wetenschappelijke tijdingen*. 1943. Jg. 8 (6).
- Van Rompaey E., Delvosalle L.** Atlas de la flore belge et luxembourgeoise: Ptéridophytes et spermatophytes = Atlas van de belgische en luxemburgse flora: Pteridofyten en spermatofyten. Meise: Jardin Botanique National de Belgique, 1972. 282 p.
- Vogtländer J.G., Lindeijer E., Witte J.P.M., Hendriks C.** Characterizing the change of land-use based on flora: application for EIA and LCA // *Journal of Cleaner Production*. 2004. Vol. 12 (1). P. 47–57.
- Weeda E.J., Schaminée J.H.J., Van Duuren L.** Atlas van Plantengemeenschappen in Nederland. Utrecht: KNNV Publishing: Deel 1: Wateren, moerassen en natte heiden. 2001. 334 p.; Deel 2: Graslanden, zomen en droge heiden. 2002. 223 p.; Deel 3: Kust en binnenlandse pioniermilieus. 2003. 224 p.; Deel 4: Bossen, struwelen en ruigten. 2004. 280 p.
- Welten M., Sutter R.** Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz. Basel: Birkhäuser, 1982: Bd. 1. 716 S.; Bd. 2. 698 S.
- Whittaker R.J., Nogués-Bravo D., Araújo M.B.** Geographical gradients of species richness: a test of the water–energy conjecture of Hawkins et al. (2003) using European data for five taxa // *Global Ecology and Biogeography*. 2007. Vol. 16 (1). P. 76–89.
- Williamson M., Dehnen-Schmutz K., Kühn I. et al.** The distribution of range sizes of native and alien plants in four European countries and the effects of residence time // *Diversity and Distributions*. 2009. Vol. 15 (1). P. 158–166.
- Yankova E., Cherneva Z.** Notes on the species distribution of genus *Angelica* in Bulgaria // *Phytologia Balcanica*. 2007. Vol. 13 (2). P. 189–192.
- Zajac M., Zajac A.** Mapping projects of vascular plants distribution in Poland // *Acta Botanica Fennica*. 1999. Vol. 162. P. 61–66.

РИСУНКИ

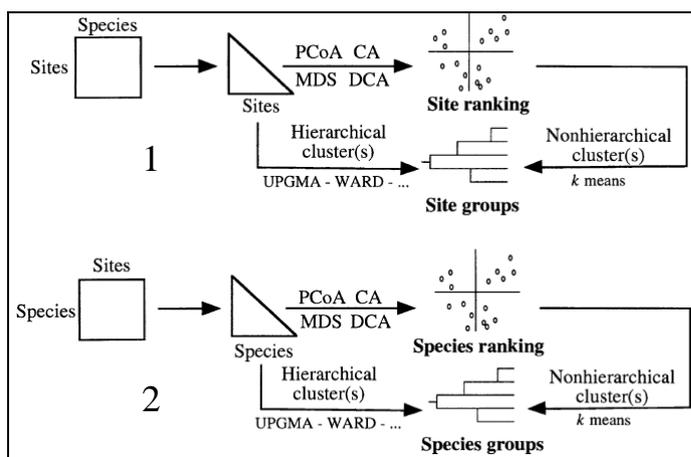


Рис. 1. Схема принципиально возможных способов анализа бинарных данных сеточного картирования для выявления групп объектов (по Dufrêne, Legendre, 1997).

## FLORISTIC GRID MAPPING: GLOBAL EXPERIENCE AND CURRENT TRENDS

**A.P. Seregin**

This is a review of publications on floristic grid mapping with a special reference to current trends (1990–2010s). It includes some issues of data collecting and data presentation, as well as data analysis (i.e. scale, objects, research problems, and techniques). A review of ongoing grid mapping projects is given including both printed atlases and on-line databases. Grid mapping is a powerful method of data storing and normalization; it allows to proceed on theoretical level using statistical methods. Bibliography includes 140 references.

*Key words: flora, floristics, biogeography, plant geography, grid mapping, floristic atlases, floristic databases.*

Сведения об авторе:

СЕРЕГИН Алексей Петрович, к.б.н.,  
научный сотрудник Гербария, каф. геоботаники, биологический  
факультет, Московский государственный университет имени М.В.  
Ломоносова;  
119991, Москва, Ленинские Горы, д. 1;  
allium@hotbox.ru  
(495) 939-50-21; (926) 369-99-35