

The comparison of ecologo-climatic niches of two species feather grass *Stipa sareptana* A.K. Becker and *S. krylovii* Roshev. (Poaceae)

P.D. Gudkova^{1,2}, M.V. Olonova¹, D.S. Feoktistov¹

¹ Tomsk State University

Tomsk, Lenin Ave., 36, 634050, Russia. E-mail: olonova@list.ru

² Altai State University

Barnaul, Lenin Ave., 61, 656049, Russia. E-mail: PDGudkova2017@yandex.ru

Submitted: 31.10.2017. Accepted: 14.12.2017

Each species besides of having the unique morphological pattern also has an unique ecologo-climatic niche and geographical range. The study of ecologico-climatic and geographic divergence can make significant contribution to understanding of the species genesis and its volume. The purpose of this paper was to compare the ecologo-climatic niches of the closely related species *Stipa sareptana* and *S. krylovii* in order to reveal their identity. The research allowed specifying the areas of both species. Using GIS methods and based on the points of presence and six independent bioclimatic characters, their potential ranges – areas where the climatic conditions are favorable for growth – were identified and ecologo-climatic niches revealed. It was established that the most important factors determining the distribution of *S. krylovii* and *S. sareptana* are the mean annual temperature and seasonality of precipitation. Other factors play a subordinate role. The comparison of ecological niches, generated by MaxEnt, showed their differences at a statistically significant level.

Key words: ecologo-climatic niches modeling; Maxent; *Stipa krylovii*; *S. sareptana*; distribution

Сравнение эколого-климатических ниш двух видов ковылей – *Stipa sareptana* A.K. Becker и *S. krylovii* Roshev. (Poaceae)

П.Д. Гудкова^{1,2}, М.В. Олонова¹, Д.С. Феоктистов¹

¹ Томский государственный университет, Томск, Россия

² Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия

Каждый вид, помимо уникального морфотипа имеет уникальную эколого- климатическую нишу и географический ареал. Изучение эколого-климатической и географической дивергенции может внести значительный вклад в понимание генезиса вида и его объема. Целью данной работы было сравнение эколого-климатических ниш близких видов *Stipa sareptana* и *S. krylovii* с целью выявления их идентичности. Исследования позволили уточнить ареалы обоих видов. На основе координат местонахождений и 6 независимых биоклиматических переменных были определены их потенциальные ареалы – районы, где климатические условия благоприятны для роста, и выявлены эколого-климатические ниши. Установлено, что наиболее важными факторами, определяющими распределение *S. krylovii* и *S. sareptana*, являются среднегодовая температура и сезонность осадков. Другие факторы играют второстепенную роль. Сравнение экологических ниш, созданных программой MaxEnt, показало их различия на статистически значимом уровне.

Ключевые слова: эколого-климатическое моделирование; MaxEnt; *Stipa krylovii*; *S. sareptana*; распространение

Введение

Род *Stipa* L. принадлежит к трибе ковылёвых (*Stipeae* Dumort.) семейства злаки (*Poaceae* Barnh.) и является одним из наиболее крупных родов (Цвелев, 1976; GPWG, 2001). Род насчитывает около 150 видов, распространенных в умеренно теплых (за исключением значительной части лесной зоны) и субтропических странах Евразии, а отчасти так

же в горных районах тропиков и Северной Африки (Цвелев, 1968, 1976; Freitag 1985; Wu, Phillips, 2006; Nobis, 2013, 2014). Многие ковыли являются доминантами и эдификаторами равнинных и нагорных степей, кроме того до колошения они широко используются в качестве корма для скота, что говорит об их высоком практическом значении. Тем не менее, несмотря на значение рода, объем и границы многих видов *Stipa* до сих пор являются предметом дискуссий, особенно это касается ковылей секции *Leiostipa* Dumort. Особый интерес представляет разграничение и видовая самостоятельность *S. sareptana* A.K. Becker и *S. krylovii* Roshev.

Stipa sareptana и *S. krylovii* морфологически близки и отличаются друг от друга характером абаксиальной поверхности листовых пластинок и нижней цветковой чешуи, остальные признаки в значительной степени трансгрессируют.

Как известно, каждый вид характеризуется не только морфологической обособленностью, но и имеет уникальную эколого-климатическую нишу и географический ареал. Исследование эколого-климатической и географической дивергенции может внести в понимание объема вида и истории его формирования не меньший вклад, чем изучение морфологических хиатусов. Анализ, основанный на использовании геоинформационных систем с учетом данных о распространении и эколого-климатических факторов, является мощным инструментом для исследования микроэволюционных процессов и понимания уровня дивергенции (Graham et al., 2004; Kozak, Wiens, 2006; Peterson, Nyári, 2007). Методы эколого-климатического моделирования в настоящее время широко используются в разных областях биологии и географии как для оценки биологического разнообразия территорий, так и для выявления экологических ниш отдельных видов (Anderson et al., 2003; Ward, 2007, и др.). Современные методы экологического моделирования, основанные на ГИС-технологиях, позволяют установить потенциальный ареал вида – область, подходящую по своим климатическим характеристикам для произрастания того или иного вида или любого другого таксона (Sceldeman, van Zonneveld, 2010). Особенно востребованы прогнозные карты вероятного распространения тех или иных видов в будущем в соответствии с определенными сценариями изменения климата. Следует, однако, подчеркнуть, что речь идет лишь о моделировании вероятностного распределения климатических условий, благоприятных для произрастания того или иного вида, а успех внедрения в растительные сообщества и закрепление в них зависит в немалой мере и от других причин – конкурентной способности вида, его биологических особенностей, взаимосвязей компонентов сообщества.

Целью данной работы явилось сравнение эколого-климатических ниш близких видов *S. sareptana* и *S. krylovii* для выявления степени их идентичности. Для достижения поставленной цели следовало уточнить современное распространение *S. sareptana* и *S. krylovii*, построить модель потенциальных ареалов и выявить эколого-климатические ниши исследуемых видов на основе географических координат известных местонахождений и биоклиматических параметров, проанализировать и сравнить эколого-климатические ниши *S. sareptana* и *S. krylovii*.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили гербарные образцы, хранящиеся в фондах AA, ALTB, BM, E, GAT, K, KAS, KRA, KUZ, LE, M, MW, MHA, NS, NSK TK, Памирского биологического института (г. Хорог, Таджикистан), а также собственные сборы авторов с территории Сибири, Казахстана и Таджикистана. Всего было проанализировано 213 образцов *S. sareptana* и 256 – *S. krylovii*.

Поскольку для проведения анализа необходимы максимально точные данные о распространении видов, в анализ были включены только те данные, которые подтверждались гербарными образцами, и определение которых было тщательно выверенным.

Создание точечных карт и их визуализация проводились при помощи программного обеспечения Diva-GIS version 7.5, находящегося в свободном доступе (<http://www.diva-gis.org/>).

В настоящее время существует несколько методов биоклиматического моделирования. Как правило, они требуют географических координат не только тех пунктов, где вид присутствует (был собран, или зарегистрирован), но и точек, где он гарантировано отсутствует. Разумеется, такой подход применим только для хорошо изученных территорий, и совершенно не подходит для исследований, проводимых в Сибири и Центральной Азии. Методов, использующих данные только о присутствии видов, не так много.

Метод MaxEnt (метод максимальной энтропии), предложенный S.J. Phillips (Phillips, Dudich, 2008), считается одним из самых эффективных методов моделирования распределения видов на основании данных только о присутствии и широко используется (Elith et al., 2002; Franklin, 2009; Olova et al., 2016). MaxEnt оценивает распределение подходящих условий обитания для исследуемого вида в соответствии с принципами максимальной энтропии. При расчёте он генерирует распределение вероятности ячеек раstra, начиная с равномерного распределения и постепенно шаг за шагом уточняя соответствие модели введенным данным. Прирост начинается с нуля и асимптотически увеличивается в процессе расчета. Он определяется как средняя логарифмическая вероятность образцов присутствия, минус константа, которая делает равным нулю прирост равномерного распределения. В конце прохода, прирост показывает, насколько сильно модель сконцентрирована вокруг «точек присутствия». Алгоритм MaxEnt оценивает распределение подходящих условий обитания для исследуемого вида в соответствии с принципами максимальной энтропии. Получающаяся на выходе карта показывает вероятность присутствия объекта на различных территориях в соответствии с эколого-климатическими потребностями вида (Pearson et al., 2007). Оценить прогностическую способность модели можно с помощью двух показателей: ROC (receiver operating curve), «кривая ошибок» и AUC (area under curve), представляющая собой площадь под этой кривой и, собственно, измеряющая прогностическую способность модели. Если значения AUC ниже 0,5, то дискриминация не лучше

случайной, от 0,8–1 означает 80–100% вероятности того, что выбор модели соответствует фактическому (Fawcett, 2006).

Метод хорош и тем, что позволяет оценить вклад каждой климатической переменной в полученную модель распространения вида, поэтому мы можем оценить роль каждого биологически значимого фактора, включенного в анализ. Кроме того, мы получаем ценную экологическую информацию, характеризующую виды. Оценка вклада каждой переменной производится в MaxEnt тремя независимыми способами: прямой оценкой вклада в процентном отношении, оценкой после пермутации и с помощью опции jackknife.

Поскольку MaxEnt в настоящее время признан одним из лучших алгоритмов для моделирования ареалов видов, он динамично развивается, разработчиками принимаются во внимание все новые аспекты, появляются новые возможности, существенно повышающие качество модели. Такие дополнительные возможности реализованы в программе SDMtoolbox (Brown, 2014 a, b), которая является свободно распространяемым приложением к лицензионной программе ArcGIS. Улучшения касаются как данных о присутствии, так и климатических характеристик. Как уже отмечалась, высокая корреляция между переменными сильно затрудняет, а нередко делает невозможной правильную оценку вклада каждой из них в построенную модель распространения вида. SDMtoolbox позволяет снизить корреляцию между климатическими характеристиками путем выявления и удаления высоко скоррелированных переменных (Brown, 2014).

В настоящее время широкое признание получил метод, niche-identity test (I-test), реализованный в программе ENMTools (Warren, et al., 2008), который дает возможность сравнивать экологические ниши и позволяет выявить статистически значимую разницу между моделями эколого-климатических ниш, вычисленными для разных таксонов. Этот тест позволяет проверить гипотезы об идентичности ниш и является важным инструментом исследования дивергенции и эволюции.

Тест идентичности ниш (I-test), применяющийся для таксонов с перекрывающимися ареалами, предусматривает сравнительный анализ эколого-климатических ниш с использованием мер I – стандартизированное расстояние Хеллингера и D – индекс Шенера (Warren et al., 2008). Тест идентичности ниш рекомендуется проводить со всеми 19-ю переменными в 100-кратной повторности (100 реплик).

Для выявления эколого-климатических ниш видов и построения прогнозных карт помимо данных о местонахождении вида была использована информация о текущем климате. Эти данные – 19 биологически значимых климатических переменных (BIO1 – среднегодовая температура; BIO2 – суточные колебания температуры (среднемесячные); BIO3 – изотермальность (BIO1/ BIO7) x 100; BIO4 – сезонность температуры (коэффициент вариации); BIO5 – максимальная температура наиболее теплого периода; BIO6 – минимальная температура наиболее холодного периода; BIO7 – среднегодовая амплитуда колебания температуры (BIO5 – BIO6); BIO8 – средняя температура наиболее влажного квартала; BIO9 – средняя температура наиболее сухого квартала; BIO10 – средняя температура наиболее теплого квартала; BIO11 – средняя температура наиболее холодного квартала; BIO12 – среднегодовые осадки; BIO13 – осадки наиболее влажного периода; BIO14 – осадки наиболее сухого периода; BIO15 – сезонность осадков (коэффициент вариации); BIO16 – осадки наиболее влажного квартала; BIO17 – осадки наиболее сухого квартала; BIO18 – осадки наиболее теплого квартала; BIO19 – осадки наиболее холодного квартала) – были взяты из базы Worldclime (Hijmans et al, 2004).

Для проверки точности модели 25% точек было использовано в качестве тестирующей выборки; также был установлен порог в 10 процентилей, который предусматривал исключение из процесса 10% точек, находящихся в предельных для вида климатических условиях. Они рассматривались как произрастающие в нетипичных для вида условиях и не принимались во внимание при построении модели. В качестве выходного формата нами был выбран логистический формат.

Высокая корреляция между 19 биоклиматическими переменными может помешать оценке истинного вклада такой переменной в модель (Brown, 2014), по этой причине была произведена фильтрация переменных, в результате которой в дальнейший анализ были включены только шесть переменных, корреляция между которыми не превышала 0.7.

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований гербарного материала и полевых сборов было уточнено распространение *S. sareptana* и *S. krylovii*, определены географические координаты точек сбора и составлены точечные карты их ареалов (рис.1).

Stipa sareptana и *S. krylovii* морфологически сходны, достоверно различаясь лишь по характеру абаксиальной поверхности листовых пластинок, остальные признаки в значительной степени перекрываются. На рисунке 1 представлены ареалы обоих видов, где видно, что они перекрываются на значительной территории. Известно, что перекрывание ареалов не означает, что виды обладают сходными эколого-климатическими нишами. В связи с этим возникает вопрос об идентичности эколого-климатических ниш данных видов: различаются ли их эколого-климатические ниши и, если различаются, то в какой степени. Программа ENMtools (Warren et al., 2010, 2011) позволяет показать разницу между моделями распространения видов, построенными MaxEnt, в числовом выражении.

Сравнение эколого-климатических ниш производится на основании моделей распространения видов, которые были построены с помощью программы MaxEnt. Потенциальный ареал *S. krylovii* и *S. sareptana* был построен с учетом

шести биоклиматических факторов (Bio1, Bio8, Bio12, Bio14, Bio15 и Bio19), коэффициент корреляции между которыми не превышал 0.7.

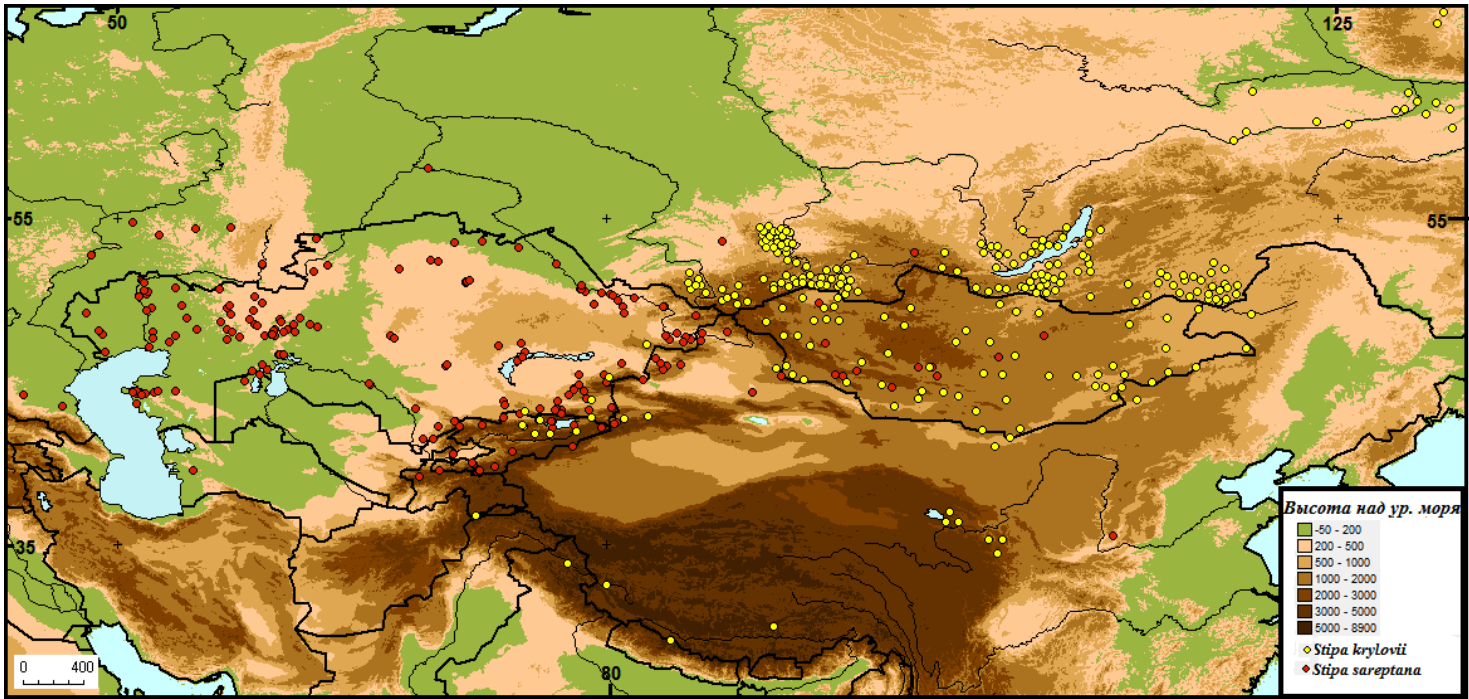


Рис. 1. Распространение *Stipa sareptana* и *S. krylovii*

В результате были получены модели потенциального распространения *S. krylovii* и *S. sareptana*, на которых от красного к желтому показана расчетная вероятность благоприятных климатических условий для произрастания видов (более темным – высокая вероятность с переходом к светлому – вероятность уменьшается).

Согласно полученной модели (рис. 2), потенциальный ареал *S. krylovii* дизъюнктивный, включает северную часть Казахстана, Киргизию, Китай, Республику Бурятия, Монголию, Иркутскую область, Красноярский край, Республику Алтай, Хабаровский край и Якутию. Он несколько шире, чем действительный ареал вида, базирующийся на зарегистрированных образцах, даже с учетом порога 10 перцентилей (в логистическом формате его значение составляет 0.323), отдаленные участки представлены в Армении, Таджикистане, на северо-западе Ирана, севере Пакистана, юге Урала.

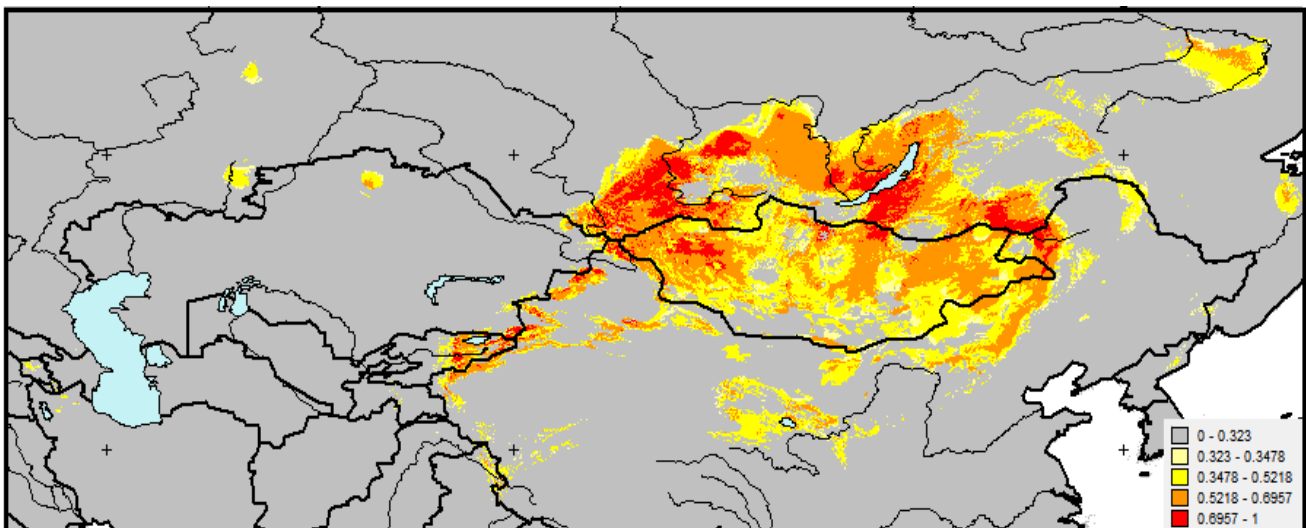


Рис. 2. Потенциальный ареал *Stipa krylovii*

Оценка полученной модели показала, что обучающая AUC составила 0.916, а тестирующая – 0.921. Оба значения AUC превышают 0.9 и соответствуют отличной прогностической возможности модели (Sceldeman, van Zonneveld, 2010).

Так же была проведена статистическая оценка вклада каждой переменной, на основании которой был построен потенциальный ареал, при помощи двух независимых тестов – пермутации и jackknife. Тест пермутации предусматривает случайное изменение в анализе значения каждой переменной. При этом значение каждой переменной отразится на изменении обучающей AUC. Чем сильнее уменьшается значение AUC, тем сильнее модель

зависит от этой переменной. Jackknife тест – это альтернативная оценка важности переменной, для расчета которой создается набор моделей, где каждая переменная по очереди исключается из анализа и модель создается только с остальными переменными, затем модель создается только с этой переменной и последняя модель создается со всеми. Сравнение результатов моделирования позволяет оценить значение каждой переменной, а также наличие уникальной информации.

Анализ результатов тестирования показал, что после прохождения теста пермутации наиболее значительным фактором остался Bio 1 – среднегодовая температура. Вторым по значению оказался Bio15 – сезонность осадков, а наименьшее влияние на результат моделирования оказал Bio 14 – осадки самого засушливого месяца. При оценке модели при помощи jackknife самым значительным фактором также был признан Bio 1. У него оказался самый лучший результат AUC при построении модели только с одной переменной, и самый низкий из всех при ее исключении, что говорит о наличии уникальной информации. Второй по значению оказалась переменная Bio 15, которая при также обладала уникальной информацией. И, наконец, самую незначительную роль сыграла переменная Bio12 – среднегодовые осадки. В целом же возрастание роли переменных в построении модели в результате теста jackknife происходило в следующем порядке: Bio 12, Bio 14, Bio 19, Bio 8, Bio15, Bio 1.

Потенциальный ареал *S. sareptana* практически совпал с фактическим распространением вида (рис. 3). Логарифмическое значение 10-перцентильного порога, полученное для этого вида равно 0.282. В соответствии с потенциальным ареалом вид может продвнуться южнее, поскольку на границе Ирака и Турции были выявлены области высокой вероятности его произрастания.

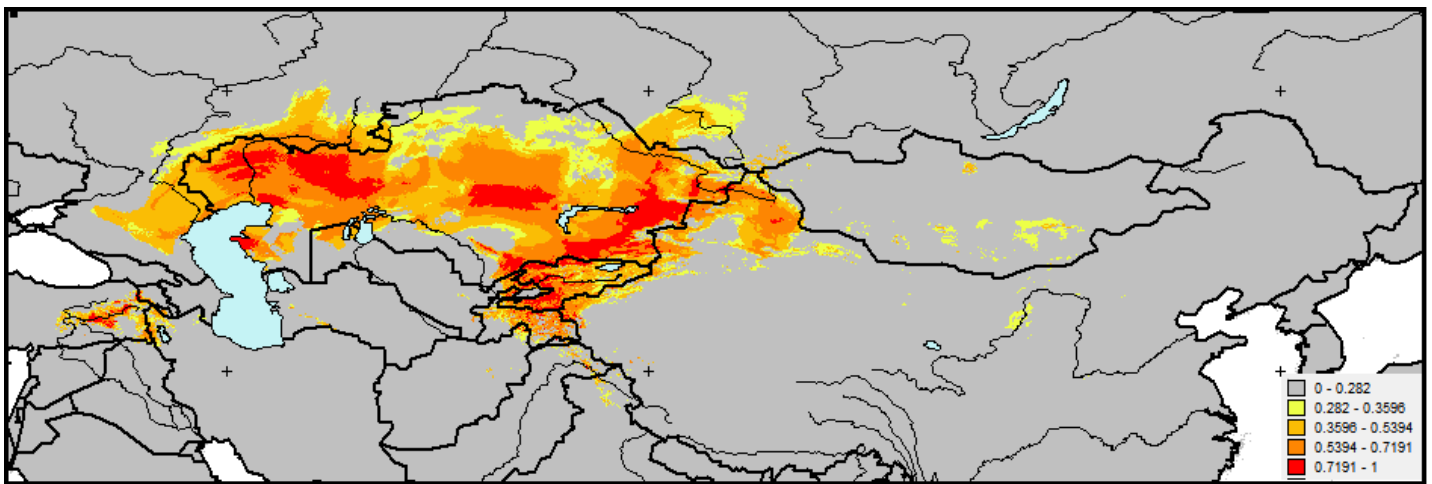


Рис. 3. Потенциальный ареал *Stipa sareptana*

Оценка полученной модели также показала отличные результаты: обучающая AUC составила 0.913, а тестирующая – 0.911.

Оценка методом пермутации влияния переменных на построение модели показала, что наиболее значительную роль сыграла Bio 1, и далее, в порядке убывания, Bio 15, Bio 12, Bio 8, Bio 14, и Bio 19. Для *S. sareptana* также был проведен тест Jackknife. Оценка роли переменных с помощью этого теста совпала с оценкой путем пермутации. Согласно его оценке наиболее важной переменной для построения модели, также является Bio1, которая, к тому же, обладает уникальной информацией, поскольку исключение ее из анализа приводило к резкому ухудшению AUC модели. Вторым по значению *оказался* также оказался сезонности осадков Bio15, однако в данном случае он не нес уникальной информации и его исключение в целом мало отражалось на качестве модели. Самый малый вклад в построение модели был сделан переменной Bio19 – осадки наиболее холодного квартала. Ведущими факторами, определяющими распространение этого вида, как и *S. krylovii*, являются среднегодовая температура и сезонность осадков, тем не менее, остальные переменные имеют различное значение для формирования ареалов *S. krylovii* и *S. sareptana*.

Полученные результаты не позволяют сделать предположений об идентичности ниш этих видов, поэтому для их сравнения и оценки возможной разницы был использован I-тест, предложенный группой ученых (Warren et al., 2008), реализованный в программе ENM (Warren et al., 2011).

В результате сравнения полученных эколого-климатических ниш была построена гистограмма с суммарной информацией всех 100 реплик (100-кратного сравнения). На графике (рис. 4) красная точка слева указывает положение значения, показывающего перекрытие эколого-климатических ниш между видами. Диаграмма справа иллюстрирует распределение перекрытия в репликах. Красная точка стоит на графике на значительном расстоянии от диаграммы, что свидетельствует о том, что нулевая гипотеза об идентичности моделей ниш должна быть отвергнута.

Таким образом, тест идентичности показал, что, несмотря на перекрытие ареалов, *S. krylovii* и *S. sareptana*, имеют свои, отличные друг от друга, эколого-климатические ниши.

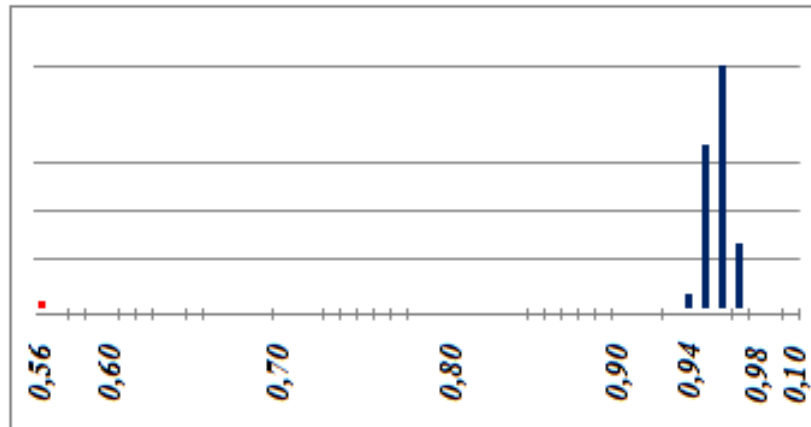


Рис. 4. I-тест – показатель подобия экологических ниш

В то же время, как отмечает R. Zink (2015), если разные популяции живут в различающихся климатических условиях, I-тест может иметь высокое значение, но это еще не свидетельствует об их эколого-климатической дивергенции, поскольку они могут существовать в разных условиях за счет экологической пластичности. Для того, чтобы выявить экологическую, а в данном случае, эколого-климатическую дивергенцию на генетическом уровне, необходимо использовать другие инструменты.

Заключение

Проведенные исследования позволили уточнить и детализировать ареалы *S. krylovii* и *S. sareptana*. С помощью методов эколого-климатического моделирования были определены их потенциальные ареалы. На основе анализа вклада биологически значимых климатических переменных в полученные модели было установлено, что наиболее важными факторами, определяющими границы распространения *S. krylovii* и *S. sareptana*, являются среднегодовая температура и сезонность осадков. Остальные факторы играют подчиненную роль. Сравнение экологических ниш, генерированных MaxEnt, выявило их различия на статистически значимом уровне.

Благодарности

Авторы благодарят кураторов гербариев AA, ALTB, BM, E, GAT, K, KAS, KRA, KUZ, LE, M, MW, MHA, NS, NSK TK, а также Памирского биологического института за предоставленную возможность работы с коллекциями, Томаса Олбрайта, профессора Университета штата Невада (Рино, США), за консультации по геостатистическому моделированию и ценные советы. Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты №16-04-01605 и №16-34-60195) и гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых-кандидатов наук № МК-2230.2017.4.

References

- Anderson, R.P., Lew D., Peterson, A.T. (2003). Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting models. *Ecological Modeling*, 162, 211-232.
- Brown, J.L. (2014a). SDMtoolbox User Guide. Available on: <http://www.sdmtoolbox.org>.
- Brown, J.L. (2014b). SDMtoolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(7), 694-700.
- GPWG (GrassPhylogenyWorkingGroup) (2001). Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88, 373-457.
- Diva-GIS version 7.5. Available on <http://www.diva-gis.org>.
- Elith, E., Burgman, M.A., Regan, H.M. (2002). Mapping epistemic uncertainties and vague concepts in predictions of species distribution. *Ecological Modeling*, 157, 313-329.
- Fawcett, T. (2006). An introduction to ROC analysis. *Journal Pattern Recognition Letters*, 27, 861-874.
- Franklin, J. (2009). *Mapping species distribution: spatial inference and prediction*. Cambridge.
- Freitag, H. (1985). The genus *Stipa* (Gramineae) in southwest and south Asia. *Notes from the Royal Botanical Garden, Edinburgh*, 42, 355-489.
- Graham, R.T., McCaffrey, S.M., Jain, T.B. (2004). Science basis for changing forest structure to modify wildfire behavior and severity. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-120. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station.
- Hijmans, R.J., Cameron, S., Parra, J. (2004). Climate data from Worldclim. Available on: <http://www.worldclim.org>.

- Kozak, K.H., Wiens, J.J. (2006). Does niche conservatism drive speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution*, 60(12), 2604–2621.
- Nobis, M. (2013). Taxonomic revision of the *Stipa lipskyi* group (Poaceae: *Stipa* section *Smirnovia*) in the Pamir Alai and Tian-Shan Mountains. *Plant Systematics and Evolution*, 299, 1307–1354.
- Nobis, M. (2014). Taxonomic revision of the Central Asian *Stipa tianschanica* complex (Poaceae) with particular reference to the epidermal micromorphology of the lemma. *Folia Geobotanica*, 49, 283–308.
- Olonova, M.V., Mezina, N.S., Vysokikh, T.S., Shiposha, V.D., Albright, T.P. (2016). Will *Poa compressa* (Poaceae) become invasive in Siberia? *Phyton (Horn, Austria)*, 56(2), 183–194.
- Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M. (2007). Predicting species' distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34(1), 102–117.
- Peterson, A.T., Nyari, A. (2007). Ecological niche conservatism and Pleistocene refugia in the Thrushlike Mourner, *Schiffornis* sp., in the Neotropics. *Evolution*, 62, 173–183.
- Phillips, S.J., Dudik, M. (2008). Modelling of species distribution with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161–175.
- Scheldeman, X., van Zonneveld, M. (2010). Training manual on spatial analysis of plant diversity and distribution. Biodiversity International. Rome.
- Tzvelev, N.N. (1968). Zlaki. Rasteniya Tzentralnoi Azii [Grasses. Plants of Central Asia]. Vol. 4. Leningrad (in Russian)
- Tzvelev, N.N. (1976). Zlaki SSSR [Grasses of the Soviet Union]. Nauka, Leningrad (in Russian)
- Ward, D.F. (2007). Modelling the potential geographic distribution of invasive ant species in New Zealand. *Biological Invasions*, 9, 723–735.
- Warren, D.L., Glor, R.E., Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62, 2868–2883.
- Warren, D.L., Glor, R.E., Turelli, M. (2010). ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33 (3), 607–611.
- Warren, D.L., Glor, R.E., Turelli, M. (2011). ENMTools User Manual v1.3.
Available from: http://www.danwarren.net/enmtools/builds/ENMTools_1.4.3.zip/ Accessed on 20.10.2017
- Wu, Z.L., Phillips, S.M. (2006). *Stipa* L. in: Flora of China. Vol. 22. Beijing – St.-Louis.
- Zink, R.M. (2015). Genetics, morphology, and ecological niche modeling do not support the subspecies status of the endangered Southwestern Willow Flycatcher (*Empidonax traillii extimus*), 117, 76–86.

Citation:

Gudkova, P.D., Olonova, M.V., Feoktistov, D.S. (2017). The comparison of ecologo-climatic niches of two species feather grass *Stipa sareptana* A.K. Becker and *S. krylovii* Roshev. (Poaceae). *Ukrainian Journal of Ecology*, 7(4), 263–269.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0. License
