

УДК 581.9+58.056

doi: 10.17223/19988591/52/5

Д.В. Санданов¹, А.С. Дугарова², И.Ю. Селютина³

¹ Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия

² Бурятский государственный университет, г. Улан-Удэ, Россия

³ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

Моделирование распространения видов секции *Xerobia* Bunge рода *Oxytropis* DC. на территории Центральной Азии при климатических изменениях в прошлом и будущем

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (проект №19-54-53014)
и частично по бюджетной теме № АААА-А17-117011810036-3.

На основе разработанной базы данных локалитетов для 19 видов *Oxytropis* секции *Xerobia* проведено моделирование географического распространения секции *Xerobia* и ее отдельных видов. Установлено, что переменные ENVIREM проводят более корректное моделирование распространения изучаемых видов *Oxytropis* в сравнении с переменными BIOCLIM. Для видов центральноазиатской приуроченности более значимы показатели температуры, тогда как для маньчжуро-даурских видов важны параметры увлажнения. Ключевыми факторами, определяющими современное распространение видов секции, являются показатели потенциальной эвапотранспирации самой сухой четверти года, индекс континентальности и метрика относительной влажности и аридности. Эти переменные являются детерминирующими факторами для условий среднего голоцена и последнего ледникового максимума, что свидетельствует об относительной стабильности экологических условий в изучаемом регионе. По результатам моделирования составлены прогнозные карты ареалов для различных климатических сценариев, которые демонстрируют незначительные изменения ареалов видов секции *Xerobia*, даже при наибольшем потеплении климата. Можно предполагать, что при прогнозируемых климатических изменениях в будущем появятся потенциальные экологические ниши на юго-западе и северо-востоке ареала секции *Xerobia* и небольшое сокращение ее ареала на юго-востоке.

Ключевые слова: *Oxytropis*; моделирование ареала вида; экологические переменные; Maxent; Центральная Азия.

Введение

Современные исследования в ботанике, выявляющие особенности распространения видов растений, основываются на анализе больших массивов данных. Имеющаяся информация по распространению видов, различных групп растений и растительных сообществ в основном обрабатывается с использованием различных методов моделирования [1]. На современном этапе

исследований картографирование биоразнообразия вышло на новый виток развития в связи с методологическим и технологическим переоснащением [2]. Несмотря на множество опубликованных карт по разнообразию и видовому богатству растений на глобальном уровне и для ряда крупных регионов мира, территории Северной и Центральной Азии все еще остаются слабо изученными. Помимо общей оценки флористического разнообразия актуальными являются аспекты изучения распространения ценных видов (редкие и исчезающие, эндемики, лекарственные растения и т.д.), а также некоторых полиморфных родов, имеющих модельное значение для целей фитогеографии. В числе последних можно упомянуть род остролодка (или остролодочник) – *Oxytropis* DC. (сем. Fabaceae), так как хорологические центры видов рода соответствуют схемам ботанико-географического районирования Северной и Центральной Азии [3]. Виды рода в основном горные растения, весьма разнообразные в таксономическом отношении, их насчитывается не менее 400 видов. В России и сопредельных государствах (в пределах бывшего СССР) выявлено 375 видов, тогда как в Европе менее 30, а в Северной Америке – несколько более 30 видов. Высокое разнообразие видов р. *Oxytropis* (153 вида) отмечается в Центральной Азии [4]. А.В. Положий [5] отмечает, что этот регион является крупным вторичным центром видообразования в роде *Oxytropis*. На территории Центральной Азии наиболее представленной является секция *Xerobia* Bunge, одна из древних секций рода, которая включает 19 видов в Азиатской России, включая недавно описанный для Республики Тыва *Oxytropis sobolevskajae* Руак [6, 7]. Секцию образуют стержнекорневые каудексовые травянистые многолетники с поликарпическими побегами розеточного типа [8].

В последние годы для видов секции *Xerobia* выявлено много новых местонахождений [9–11], проведена геопривязка распространения редких видов на территории Бурятии [12]. Эта информация в совокупности с ранее известными данными составляет основу настоящего исследования.

Цель исследования – моделирование распространения видов секции *Xerobia* для оценки влияния прошлого климата на современные ареалы и прогнозирования их динамики при будущих климатических изменениях.

Материалы и методики исследования

Нами разработана специализированная база данных, включающая информацию по распространению видов секции *Xerobia* (1 353 конкретных местонахождений 19 видов). База данных разработана только для видов секции, которые встречаются на территории Азиатской России. Для всех изученных видов проанализированы их полные ареалы, включая распространение видов на территориях сопредельных стран (Казахстан, Монголия, Китай). Остались неохваченными 13 центральноазиатских видов секции, распространение которых наиболее полно приведено лишь в сводке «Рас-

тения Центральной Азии» [4] и частично в монографии Н. Улзийхутага [13]. Большинство из этих видов (кроме *O. ciliata* Turcz. и *O. stracheyana* Benth. ex Baker) – эндемики и встречаются в небольших изолированных местообитаниях. Гербарные сборы этих видов (как и местонахождения в сводке «Распространения Центральной Азии») имеют слишком общие привязки, что не позволяет с определенной степенью точности обозначить географические точки их распространения. Оригинальные сведения по распространению других видов секции (эндемиков Китая и видов из Ближнего Востока) труднодоступны и в данной работе нами не анализировались. Данные о распространении этих видов, которые лишь частично доступны на портале Глобальной информационной системы о биоразнообразии (GBIF), нуждаются в корректировке и уточнении. Поэтому нами изучены 19 видов из данной секции (которые встречаются на территории Азиатской России), для которых имеется подробная информация по их распространению. Для выявления локалитетов видов секции *Xerobia* были использованы данные основных зарубежных и российских гербарных коллекций (PE, UB, LE, MW, TK, NS, NSK, KRAS, ALTB, HGU, IRK, IRKU, UUH, UUDE). При посещении гербариев образцы фотографировали, для цифровых гербариев проанализированы сканированные образцы. Информацию с гербарных этикеток (географическое положение пункта сбора, характеристика местообитания, коллектор, дата) вносили в базу данных. Большую часть точек сбора гербария привязывали с использованием имеющихся словесных описаний. Точки находок, которые не удавалось привязать, исключены. Всего обработано 559 изображений.

Проанализированные гербарные сборы датированы с 1869 по 2018 г. Основной объем гербарного материала собран в период 1960 по 1990 г. Для привязки образцов использованы карты в программе SAS.Planet, Яндекс. Карты и Google Планета Земля, онлайн-ресурс старых и современных карт (с 1600 по 2015 г.) «ЭтоМесто» (<http://www.etomesto.ru/>), сайт «Карты всего мира» с полным набором топографических карт Генштаба СССР и топографических карт ГГЦ (<http://loadmap.net/>). Дополнительно использованы онлайн-базы данных: Виртуальный гид по флоре Монголии Virtual Guide to the flora of Mongolia (<http://floragreif.uni-greifswald.de>), Плантариум (<http://www.plantarium.ru/>), данные полевых наблюдений авторов и информация из геоботанических описаний, любезно представленные Н.И. Макуниной и А.Ю. Королюком (ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск). Карты распространения изучаемых видов на территории Монголии вручную оцифрованы по сводке Н. Улзийхутага [13]. В имеющемся виде база данных содержит детальную информацию по распространению видов, включая конкретные местонахождения, полученные с GPS-навигаторов (их доля составляет 50,3%). Эти данные представляют надежную основу для моделирования, что и является первоочередной целью наших исследований.

Разнообразие экологических и биоклиматических параметров местообитаний видов *Oxytropis* и секции *Xerobia* изучено с использованием совре-

менных методов. Моделирование географического распространения видов проведено с использованием программы Maxent 3.3.3k [14], так как в наличии имелись только данные по присутствию видов. В исследовании использована климатическая циркуляционная модель MIROC-ESM с разрешением 2,5 arc-minutes или ~5 км на пиксель. Применение данной циркуляционной модели дает более реалистичные прогнозы для территории Азии по сравнению с широко используемой моделью CCSM [15–16]. Анализ разных циркуляционных моделей показал, что модель MIROC-ESM может корректно использоваться для всех азиатских регионов, кроме Юго-Восточной Азии [17]. При проведении анализа в программе Maxent заданы следующие настройки: для статистического анализа точности полученные модели проверены случайной выборкой 25% местонахождений видов, для получения оптимальной модели использованы 1 500 шагов (итераций), на основе анализа разных моделей выбран параметр сложности (regularization multiplier), равный 0.9, случайные подвыборки выделены на основе кроссвалидации, доля ошибок оценена по величинам пороговых значений по показателю maximum training sensitivity plus specificity, проведен тест для измерения важности переменной «jackknife», на каждую переменную построены кривые отклика, выходные карты сформированы в логистической шкале от 0 до 1.

Проведен анализ 19 биоклиматических переменных BIOCLIM, усредненных за временной интервал 1960–1990 гг. (www.worldclim.org) [18] и 18 переменных ENVIREM [19]. Используются различные климатические сценарии согласно 5-му докладу Межправительственной комиссии по изменению климата – IPCC AR5: RCP8.5 – вариант, предусматривающий в будущем наибольшую концентрацию диоксида углерода, RCP2.6 – вариант, предусматривающий в будущем наименьшую концентрацию диоксида углерода, RCP6.0 – умеренный вариант. Для оценки влияния каждого варианта климатического сценария на распространение видов использованы прогнозные данные на 2070 г., где наблюдаются максимальные потенциальные различия в концентрации диоксида углерода. Прогнозное моделирование проведено только для переменных BIOCLIM ввиду отсутствия растровых данных будущего климата для переменных ENVIREM. Пространственно-временные изменения оценены при помощи прогнозных данных на 2050 и 2070 гг. при климатическом сценарии RCP8.5. Данные по прошлому климату оценены на основе переменных ENVIREM для двух периодов: последнего ледникового максимума (~22 000 лет назад) и среднего голоцена (~6 000 лет назад).

Результаты исследования и обсуждение

Ареал изученных видов секции *Xerobia* в основном охватывает территорию Центральной Азии (рис. 1). Лишь небольшая часть видов, таких как *Oxytropis grandiflora* (Pall.) DC. и *O. leptophylla* (Pall.) DC., в большей степени встречаются на восточных рубежах ареала секции (Забайкальский

край, Восточный аймак Монголии, провинция Внутренняя Монголия Китая). В сводке «Растения Центральной Азии» [4] *O. grandiflora* отнесен к секции *Orobia* Bunge, позднее Л.И. Малышев [6] включил этот вид в секцию *Xerobia*. М.Г. Попов [20] отмечает, что этот вид морфологически близок к *O. nitens* Turcz. из секции *Xerobia*.

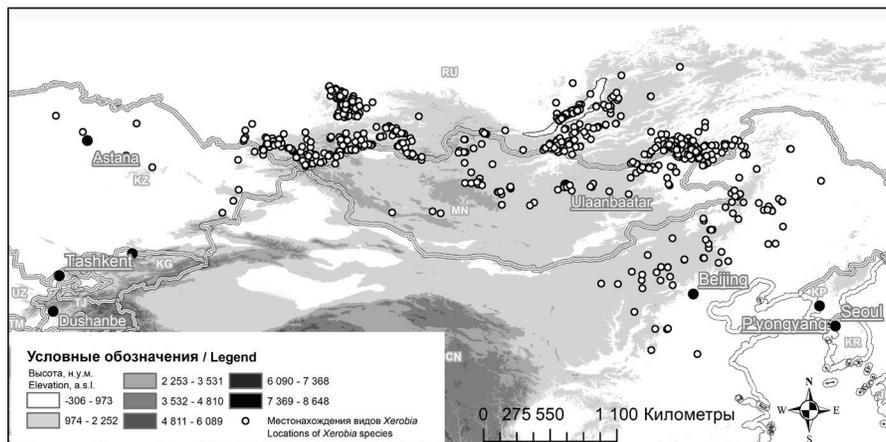
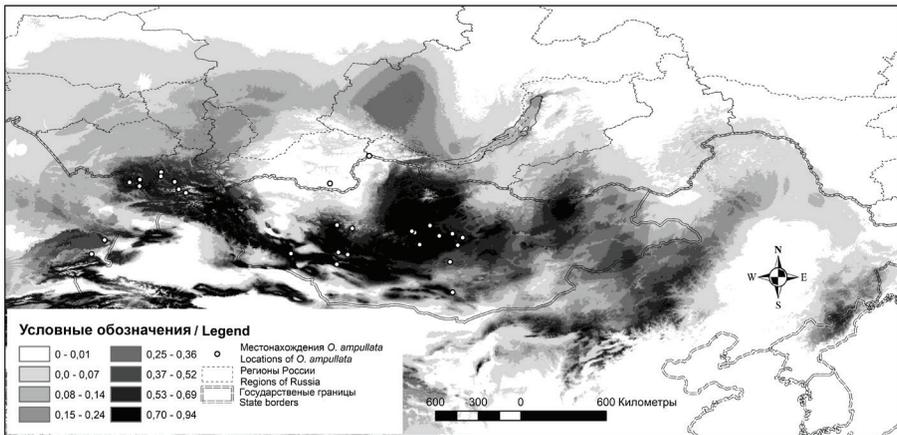


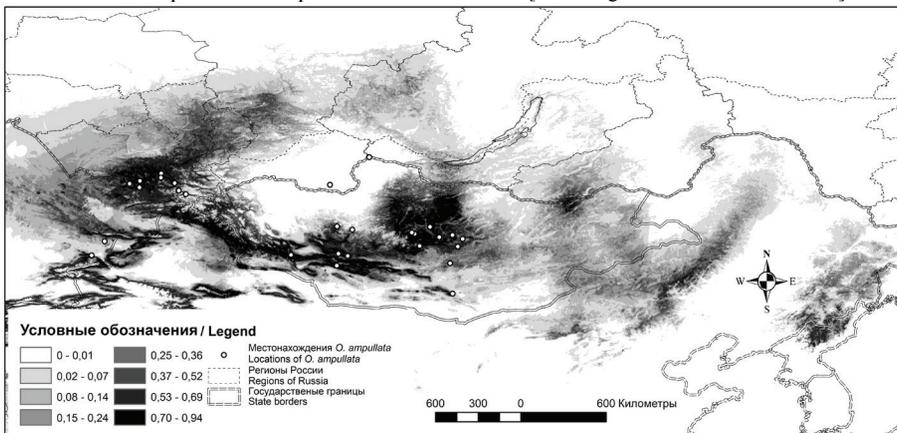
Рис. 1. Распространение видов секции *Xerobia* Bunge рода *Oxytropis* DC.
[Fig. 1. Species distribution of the section *Xerobia* Bunge of the genus *Oxytropis* DC.]

Большинство изученных видов секции *Xerobia* имеют ограниченное распространение и часто приурочены к специфическим экотопам. В этом случае моделирование распространения узколокальных эндемичных видов с использованием только биоклиматических данных является нецелесообразным. Поэтому нами выбраны виды центральноазиатской – *Oxytropis ampullata* (Pall.) Pers. (рис. 2) и маньчжуро-даурской приуроченности – *O. grandiflora* (рис. 3, A). Выбранные виды также различаются и по экологии местообитаний: *O. ampullata* – горный вид, тогда как большая часть местонахождений *O. grandiflora* приурочена к равнинам и среднегорью. Статистический анализ показал высокую точность моделей для двух наборов переменных. Величина показателя «площадь под кривой» (AUC) для тренировочных данных во всех случаях выше 0,9 (табл. 1).

Факторами, детерминирующими распространение *O. ampullata*, являются показатели температуры (среднегодовая температура и изотермичность) и потенциальной эвапотранспирации в самые сухие и холодные периоды года (см. табл. 1). Показатель изотермичности оценивает уровень флуктуации между дневными и ночными температурами относительно ежегодных флуктуаций летних и зимних температур. Например, значение показателя равного 100, показывает, что дневной диапазон температур является эквивалентным среднегодовому диапазону температур.



A – моделирование с переменными BIOCLIM [Modeling with BIOCLIM variables]



B – моделирование с переменными ENVIREM [Modeling with ENVIREM variables]

Рис. 2. Потенциальный ареал *Oxytropis ampullata* по результатам моделирования в Maxent на основе переменных BIOCLIM и ENVIREM. Цветом обозначена пригодность местообитаний согласно логистической шкале от 0 до 1. Более темным цветом показаны области с большей пригодностью местообитаний [Fig. 2. Potential distribution of *Oxytropis ampullata* under Maxent modeling with BIOCLIM and ENVIREM variables. Colors show habitat suitability in logistic scale from 0 to 1. More dark colors show more suitable habitats]

Все значения ниже данного показателя являются индикатором более низкого уровня вариабельности температуры в среднем за месяц относительно вариабельности за год. Значения этой переменной при моделировании варьируют в пределах от 20 до 40, что свидетельствует о высокой контрастности между дневным и ежегодным диапазоном температур в изучаемом регионе. Это подтверждается различиями в потенциальной эвапотранспирации в разные периоды года. Показатели потенциальной эвапотранспирации в сухие и холодные периоды года имеют ключевое значение, так как в

аридных условиях растения получают основные запасы влаги в холодный период, когда нет интенсивного испарения, также важна сохранность влаги в наиболее засушливый сезон года.

Таблица 1 [Table 1]

Вклад ключевых экологических переменных в модель потенциального распространения изученных видов *Oxytropis* DC.
 [Contribution of the key environmental variables to the predictive model of distribution for the studied species of *Oxytropis* DC.]

Ключевые переменные [Key variables]	<i>Oxytropis ampullata</i>		<i>Oxytropis grandiflora</i>	
	Вклад [Contribution], %	Коэффициент пермутации [Permutation coefficient]	Вклад [Contribution], %	Коэффициент пермутации [Permutation coefficient]
BIOCLIM				
Среднегодовая температура (Bio1) [Average annual temperature]	33,8	61,2	0,1	0,7
Изотермичность (Bio3) [Isothermality]	19,5	9,0	2,1	5,1
Сумма осадков в самой холодной четверти года (Bio19) [Precipitation of the coldest quarter]	15,6	1,3	11,9	1,4
Сезонность температуры (Bio4) [Temperature seasonality]	13,9	17,5	5,2	64,1
Сезонность осадков (Bio15) [Precipitation seasonality]	0,0	0,0	33,2	0,4
Годовая амплитуда температуры (Bio7) [Annual Temperature Range]	0,5	0,4	20,3	0,1
ENVIREM				
ПЭТ самого сухого периода года [PET of the driest quarter]	25,5	0,9	19,0	0,0
ПЭТ самого холодного периода года [PET of the coldest quarter]	24,8	50,5	3,0	0,0
Индекс неровности земной поверхности [Terrain Roughness Index]	20,7	2,3	7,6	0,2
Индекс континентальности [Continental Index]	11,3	0,0	9,9	16,1
Сезонность ПЭТ [PET seasonality]	1,7	5,6	20,8	0,1
Метрика относительной влажности и аридности [Climatic Moisture Index]	6,4	0,0	10,5	49,6
AUC BIOCLIM	0,992		0,994	
AUC ENVIREM	0,995		0,994	

Примечание. Анализ проведен отдельно для каждого набора переменных. ПЭТ – потенциальная эвапотранспирация. Полужирным шрифтом выделен вклад наиболее значимых переменных.

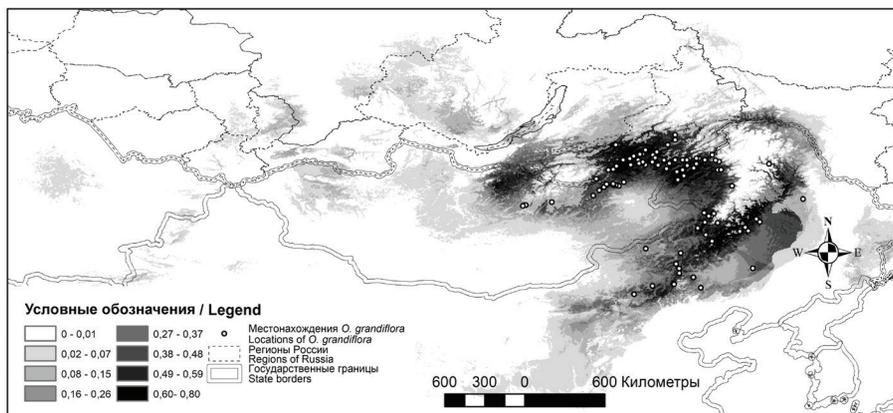
[*Note.* Analysis has been done separately for each group of variables. PET - Potential evapotranspiration. Contribution of more significant variables is in bold].

Распространение *O. grandiflora* лимитируется коэффициентом вариации осадков, годовой амплитудой температуры, сезонностью потенциальной эвапотранспирации и ее показателями в самый сухой период года. Отметим, что коэффициент вариации осадков в основном отображает континентальность климата, индекс которого в переменных ENVIREM также имеет высокие показатели вклада этой переменной (см. табл. 1). Можно отметить, что для распространения *O. ampullata* более значимы показатели температуры, тогда как для *O. grandiflora* важны параметры увлажнения. При этом для распространения обоих видов немаловажное значение имеют сходные переменные, такие как сумма осадков в самой холодной четверти года и потенциальная эвапотранспирация в самый сухой период года (см. табл. 1). Это, по-видимому, связано с тем, что местообитания изучаемых видов в центральной части Азии характеризуются дефицитом увлажнения, поэтому для растений важное значение имеют осадки в зимний период и высокая потенциальная эвапотранспирация летом (т.е. когда увлажнение в летний период при имеющемся режиме температуры и влажности является избыточным и может потенциально испаряться с почвы и растительности). Вклад ключевых переменных для более аридной части Азии [21] отличается от таковых для видов восточноазиатской приуроченности, где большей частью преобладали температурные показатели [22].

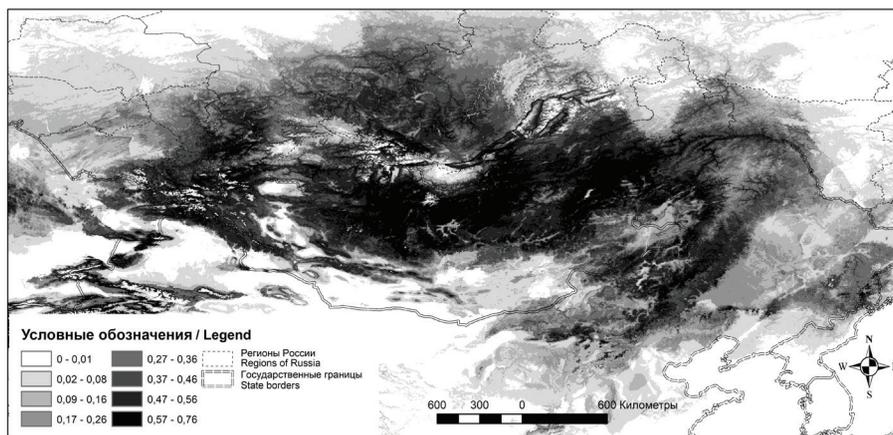
Анализ результирующих карт потенциального ареала изучаемых видов выявил лучшие результаты для набора переменных ENVIREM (рис. 2). Карты потенциального ареала на основе данных BIOCLIM прогнозируют возможные находки *O. ampullata* в довольно широких пределах местообитаний на большей части Центральной Азии, что в целом не соответствует экологии изучаемого вида. Моделирование на основе переменных ENVIREM характеризуется более корректными результатами. Это, по-видимому, связано с тем, что переменные ENVIREM подготовлены на основе дополнительно обработанных переменных BIOCLIM, а также включают различные индексы (индекс аридности, индекс континентальности и т.д.) и переменные, связанные с рельефом (индекс неровности земной поверхности, топографический индекс влажности). Разработчики ENVIREM отмечают, что данный пакет переменных в большей степени связан с экофизиологией видов и поэтому может выдавать лучшие результаты моделирования по сравнению с обобщенными климатическими показателями [19].

Проведенный анализ распространения *Oxytropis ampullata* на основе переменных ENVIREM показал, что существует несколько территорий, экологически подходящих для произрастания вида. В основном это горные массивы, такие как Хангай, Монгольский Алтай, горы Джунгарии, хребет Тарбагатай и Алтай. Изучаемый вид ранее был отмечен в данных местообитаниях. Дополнительно моделирование спрогнозировало высокую вероятность находок вида в долине р. Селенга (см. рис. 2). Поэтому будет интересно провести рекогносцировочные исследования и поисковые исследования

на этой территории. По материалам нашей базы данных вид встречается в горных степях (в том числе и криофитных) в высотных пределах от 500 до 2 800 м над у. м. Местонахождения этого вида в Казахстане и Монголии отмечаются на больших высотах, нижний предел высот начинается от 1 200 м над у. м.



A



B

Рис. 3. Потенциальный ареал *Oxytropis grandiflora* (A) и секции *Xerobia* (B) по результатам моделирования в Maxent на основе переменных ENVIREM. Цветовые обозначения те же, что и на рис. 2

[Fig. 3. Potential distribution of *Oxytropis grandiflora* (A) and the section *Xerobia* (B) under Maxent modeling with ENVIREM variables. Figure captures are the same as in Fig. 2]

Современный ареал *O. grandiflora* изучен довольно подробно, подходящие экологические условия для произрастания вида, где возможны новые находки, выявляются только на Хэнтэе (рис. 3, A). Изучаемый вид встречается в диапазоне высот от 200 до 1 800 м над у. м., большая часть местонахождений вида отмечена на высотах 600–1 000 м над у. м. Высотные

характеристики хребта Хэнтэй в основном варьируют в пределах от 1 200 до 1 800 м над у. м., поэтому часть местообитаний действительно может быть благоприятной для произрастания данного вида.

Поскольку ареал секции *Xerobia* (совокупность ареалов видов секции) является довольно целостным (рис. 1; 3, В) и характеризуется рядом общих детерминирующих факторов для видов разных ареалогических групп (см. табл. 1), дальнейший анализ проводили для всей секции. Данный подход позволяет оценить отклик горных ксерофитных видов *Oxytropis* в центре Азии на параметры прошлого и будущего климата. В современный период ключевыми факторами распространения видов секции *Xerobia* по переменным ENVIREM являются потенциальная эвапотранспирация самой сухой четверти года, индекс континентальности и метрика относительной влажности и аридности (табл. 2). Данные переменные также имели важное значение в условиях среднего голоцена и последнего ледникового максимума. Это свидетельствует о том, что экологические условия на изучаемой территории оставались достаточно стабильными и в прошлые геологические эпохи. Территория Центральной Азии была в меньшей степени затронута оледенением по сравнению с более северными регионами. Однако большие площади оледенения наблюдались в ее северной части в различных горных массивах. Реконструкция оледенения массива Монгун-Тайга (северо-запад Внутренней Азии) в максимум малой ледниковой эпохи показала, что площадь оледенения в этот период превосходила современную почти на 50%. На изучаемой территории в голоцене наблюдалась активизация восходящих движений в большинстве районов Алтая и Саян. При этом предполагается, что на северо-западе Внутренней Азии количество осадков было не больше, чем в максимум оледенения [23]. Второй климатический оптимум голоцена (оптимальное сочетание теплообеспеченности и увлаженности, обеспечивающее максимальную биологическую продуктивность и видовое разнообразие растительности) наблюдался в промежутке 6,2–5,3 тыс. л.н. и более отчетливо выразился в приатлантических районах [24]. К середине голоцена количество осадков сильно сократилось, но условия были достаточно теплыми. Различия показателей летней температуры на юге Западной Сибири и на Алтае в оптимум голоцена в сравнении с современным климатом были небольшими и в среднем составили 0,5 °С [25]. Полученные нами результаты согласуются с вышеуказанными палеогеографическими исследованиями и отмечают, что в изучаемом регионе различия основных климатических показателей на довольно большом временном промежутке оставались достаточно стабильными.

Карты потенциального ареала секции *Xerobia* показывают большее распространение видов на северо-западе в период последнего ледникового максимума и сокращение их ареалов со среднего голоцена и до настоящего времени (рис. 4).

Таблица 2 [Table 2]

Вклад ключевых экологических переменных в модель потенциального распространения секции *Xerobia* в условиях прошлых климатических эпох
[Contribution of the key environmental variables to the predictive model of distribution for *Xerobia* section in conditions of the past climate]

Переменные ENVIREM [ENVIREM variables]	Современный климат [Current climate]		Средний голоцен [Mid-Holocene]		Последний ледниковый максимум [Last Glacial Maximum]	
	Вклад [Contribution], %	Коэффициент пермутации [Permutation coefficient]	Вклад [Contribution], %	Коэффициент пермутации [Permutation coefficient]	Вклад [Contribution], %	Коэффициент пермутации [Permutation coefficient]
ПЭТ самого сухого периода года [PET of the driest quarter]	28,4	8,8	25,7	6,7	14,9	6,3
Индекс континентальности [Continentality Index]	12,9	10,2	9,2	8,4	12,5	58
Метрика относительной влажности и аридности [Climatic Moisture Index]	10,4	41,3	9,7	12,9	6	7,1
Сезонность ПЭТ [PET Seasonality]	9,7	0,3	23,7	3,2	17,5	2
Индекс неровности земной поверхности [Terrain Roughness Index]	9,6	1,4	7	2,6	8,7	4,1
ПЭТ самого влажного периода года [PET of the wettest quarter]	7,2	2,1	10,5	6,3	10,7	3,5

Примечание. Обозначения, как и в табл. 1.

[Note. Symbols are the same as in Table 1].

На востоке ареала секции наблюдается расширение распространения видов, которое в современный период охватило и ее северо-восточную часть (Забайкалье и частично центральную часть Сибири). Распространение видов в большей степени приурочено к горным массивам, которые являлись рефугиумами для видов секции *Xerobia*. В период последнего ледникового максимума ареал видов был более целостным, в последующее время образовались дизъюнкции. Полученные результаты согласуются с мнением А.В. Положий [5] о том, что центром происхождения рода *Oxytropis* является Южная Сибирь, а после оледенений наблюдалось расселение видов на территорию Центральной Азии. Это также подтверждается высоким видовым богатством рода в изучаемом регионе, для которого характерно наличие большого числа эндемиков вторичного происхождения [4].

Необходимо отметить, что для прошлых геологических эпох повышается значимость такой переменной, как сезонность потенциальной эвапотранспирации (см. табл. 2). Данный факт косвенно подтверждается анализом различных климатических сценариев в максимум малой ледниковой эпохи, когда на юго-востоке Внутренней Азии в этот период предположительно наблюдалось резкое падение количества осадков [24]. В современный период эта часть ареала секции характеризуется наилучшими условиями увлажнения за счет влияния тихоокеанского муссона, поэтому здесь отмечается некоторое расширение распространения видов *Oxytropis*.

Составлены прогнозные карты ареала секции для различных климатических сценариев. Для условий современного климата значимыми являются следующие переменные: средняя температура самой сухой четверти года, средняя суточная амплитуда температуры за каждый месяц, изотермичность (22,5; 18,7; 15,3, % вклада переменных соответственно).

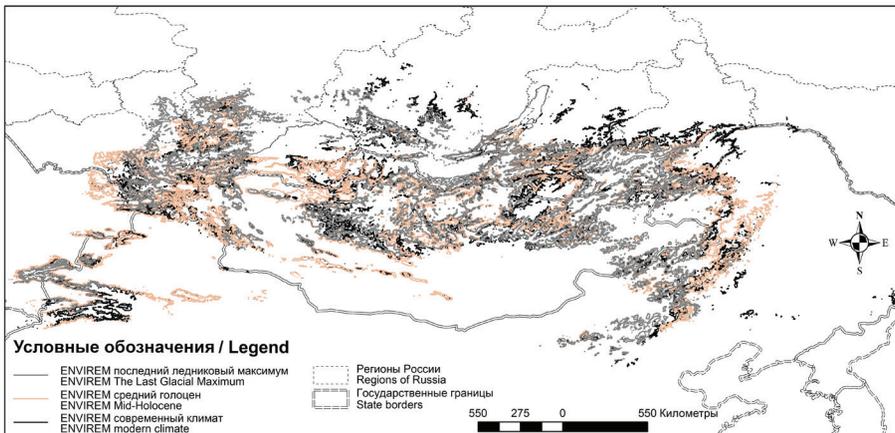


Рис. 4. Потенциальные ареалы видов секции *Xerobia* по результатам моделирования в Maxent на основе переменных ENVIREM. Сравнение ареалов проводится при значениях вероятности 0,54 на логистической шкале Maxent (среднее значение, характерное для условий, сходных с современным распространением видов)

[Fig. 4. Potential distribution of species of the section *Xerobia* under Maxent modeling with ENVIREM variables. Comparison of distribution is done according to 0.54 meaning of logistic scale of Maxent (average meaning for conditions close to modern distribution of species)]

При анализе различных климатических сценариев на 2050 и 2070 гг. набор ключевых переменных остается таким же, к ним лишь добавляется сезонность температуры. Эта переменная оценивает изменения температурных показателей в течение года, т.е. стандартное отклонение температур. Все разработанные сценарии Межправительственной комиссии по изменению климата предполагают в будущем рост температурных показателей в большей или меньшей степени, поэтому вариабельность температурных показателей будет неизбежно расти. Вследствие того, что изучаемый реги-

он характеризуется выраженной континентальностью климата и аридными условиями, ареалы видов секции *Xerobia* по результатам моделирования в будущем могут измениться в незначительной степени даже при наибольшем потеплении климата (сценарий RCP8.5). При потеплении климата появляются новые потенциальные экологические ниши на северо-западе (Синцзян-Уйгурский автономный район) и северо-востоке Китая (провинции Внутренняя Монголия и Хэйлуцзян), а также в центральной и восточной части Забайкальского края и на юго-востоке Иркутской области (рис. 5). Также прогнозируется незначительное сокращение ареала секции *Xerobia* в ее юго-восточной части. В целом характер прогнозируемых изменений к 2070 г. при наиболее неблагоприятном климатическом сценарии является относительно невысоким, и распространение изучаемых видов будет отмечаться в границах ареалов, близких к современным.

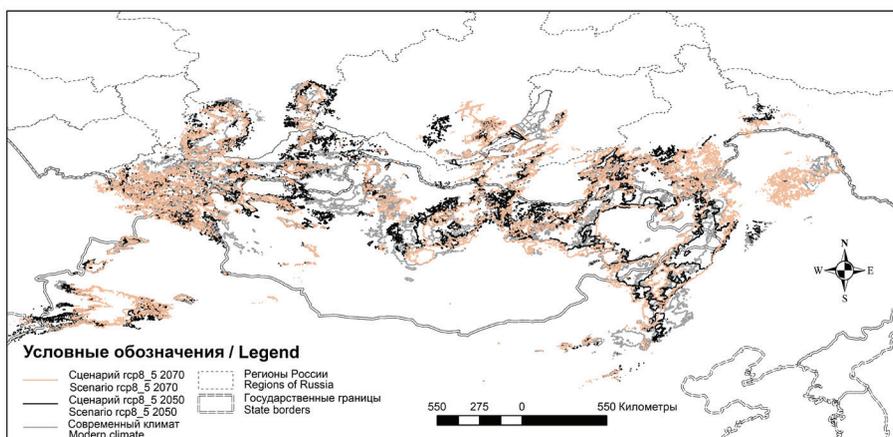


Рис. 5. Прогнозные потенциальные ареалы видов секции *Xerobia* по результатам моделирования в Maxent на основе переменных BIOCLIM. Используются значения, как и на рис. 4

[Fig. 5. Forecast potential distribution of species of the section *Xerobia* under Maxent modeling with BIOCLIM variables. Figure captures are the same as in Fig. 4]

Результаты моделирования распространения изучаемых видов секции показывают относительно небольшие изменения их ареалов в прошлом, а также при прогнозируемых климатических изменениях в будущем даже при возможности реализации самого негативного климатического сценария.

Заключение

Оценка потенциального распространения видов секции *Xerobia* в программном пакете Maxent показала, что переменные ENVIREM проводят более корректное моделирование в сравнении с переменными BIOCLIM. Основными факторами, определяющими распространение видов централь-

ноазиатской приуроченности, являются показатели температуры (среднегодовая температура и изотермичность) и потенциальной эвапотранспирации в самые сухие и холодные периоды года. Распространение маньчжуро-даурских видов лимитируется коэффициентом вариации осадков, годовой амплитудой температуры, сезонностью потенциальной эвапотранспирации и ее показателями в самый сухой период года. Для распространения видов этих ареалогических групп важное значение также имеют сумма осадков в самой холодной четверти года и потенциальная эвапотранспирация в самый сухой период года

В современный период ключевыми факторами распространения видов секции *Xerobia* по переменным ENVIREM являются потенциальная эвапотранспирация самой сухой четверти года, индекс континентальности и метрика относительной влажности и аридности. Эти переменные также являются детерминирующими факторами для условий среднего голоцена и последнего ледникового максимума. Это может свидетельствовать о том, что экологические условия на изучаемой территории оставались достаточно стабильными и в прошлые геологические эпохи.

Анализ прогнозных карт ареалов для различных климатических сценариев на основе переменных BIOCLIM выявил незначительную степень изменений ареалов видов секции *Xerobia* при различных вероятных климатических сценариях в будущем, в том числе и при максимальном потеплении климата.

Литература

1. Санданов Д.В. Современные подходы к моделированию разнообразия и пространственному распределению видов растений: перспективы их применения в России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2019. № 46. С. 82–114. doi: [10.17223/19988591/46/5](https://doi.org/10.17223/19988591/46/5)
2. Огуреева Г.Н., Котова Т.В. Картографирование биоразнообразия // География и мониторинг биоразнообразия. М. : Издательство научного и учебно-методического центра, 2002. С. 216–246.
3. Малышев Л.И. Модельное значение рода *Oxytropis* (Fabaceae) для ботанико-географического районирования Северной и Центральной Азии // Ботанический журнал. 2006. Т. 91, № 8. С. 1145–1156.
4. Растения Центральной Азии. По материалам Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Вып. 86: Род Остролодочник / сост. В.И. Грубов. СПб. : Изд-во СПФХА, 1998. 92 с.
5. Положий А.В. К вопросу о происхождении и эволюции рода *Oxytropis* (Fabaceae) // Ботанический журнал. 2003. Т. 88, № 10. С. 55–59.
6. Малышев Л.И. Разнообразие рода Остролодка (*Oxytropis*) в Азиатской России // Turczaninowia. 2008. Т. 11, вып. 4. С. 5–141.
7. Рюк А.И. *Oxytropis sobolevskajae* sp. nov. (Fabaceae: Papilionoideae, Galegeae) from Tuva Republic (south Siberia, Russia) // Nordic Journal of Botany. 2014. Vol. 32. PP. 139–142. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00196.x>
8. Селютина И.Ю. Анализ состояния ценопопуляций редких видов *Oxytropis* секции *Xerobia* Южной Сибири // Проблемы изучения растительного покрова Сибири :

- материалы VI Междунар. науч. конф. (Томск, 24–26 октября 2017 г.). Томск: Издательский дом ТГУ, 2017. С. 229–231.
9. Селютина И.Ю., Санданов Д.В., Кониченко Е.С. Находка в Республике Бурятия *Oxytropis tryphylla* (Fabaceae) – эндемика западного побережья оз. Байкал // Ботанический журнал. 2010. Т. 95, № 8. С. 1164–1170.
 10. Чимитов Д.Г., Иметхенова О.В., Найданов Б.Б., Санданов Д.В., Кривенко Д.А. Новые данные о распространении *Oxytropis triphylla* (Fabaceae) и *Stipa glareosa* (Poaceae) в Республике Бурятия // Растительный мир Азиатской России. 2017. № 1 (25). С. 10–18. doi: [10.21782/RMAR1995-2449-2017-1\(10-18\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2017-1(10-18))
 11. Селютина И.Ю., Санданов Д.В. Демографическая структура и численность популяций редких эндемичных видов рода *Oxytropis* степей Приольхонья // Растительный мир Азиатской России. 2018. № 1 (29). С. 14–23. doi: [10.21782/RMAR1995-2449-2018-1\(14-23\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-1(14-23))
 12. Санданов Д.В. Геоинформационный анализ распространения редких сосудистых растений на территории Бурятии // Ученые записки Забайкальского государственного университета. 2016. Т. 11, № 1. С. 38–45.
 13. Улзийхутаг Н. Бобовые Монголии (таксономия, экология, география, филогения и хозяйственное значение). Улаанбаатар: Бемби сан, 2003. 588 с.
 14. Phillips S.J., Dudik M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // Ecography. 2008. Vol. 31. PP. 161–175. doi: <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
 15. Kimura M.K., Uchiyama K., Nakao K., Moriguchi Y., San Jose-Maldia L., Tsumura Y. Evidence for cryptic northern refugia in the last glacial period in *Cryptomeria japonica* // Annals of Botany. 2014. Vol. 114, № 8. PP. 1687–1700. doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mcu197>
 16. Tsuyama I., Nakao K., Higa M., Matsui T., Shichi K., Tanaka N. What controls the distribution of the Japanese endemic hemlock, *Tsuga diversifolia*? Footprint of climate in the glacial period on current habitat occupancy // Journal of Forest Research. 2014. Vol. 19, № 1. PP. 154–165. doi: <https://doi.org/10.1007/s10310-013-0399-9>
 17. McSweeney C.F., Jones R.G., Booth B.B.B. Selecting ensemble members to provide regional climate change information // Journal of Climatology. 2012. Vol. 25. PP. 7100–7121. doi: <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-11-00526.1>
 18. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2005. Vol. 25. PP. 1965–1978. doi: <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
 19. Title P.O., Bemmels J.B. ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling // Ecography. 2018. Vol. 41. PP. 291–307. doi: <https://doi.org/10.1111/ecog.02880>
 20. Попов М.Г. Флора Средней Сибири. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1957. Т. 1. С. 336–352.
 21. Санданов Д.В., Liu Y., Wang Z., Королюк А.Ю. Древесные и травянистые растения Внутренней Азии: видовое богатство и эколого-географические особенности // Сибирский экологический журнал. 2020. № 4. С. 450–462.
 22. Санданов Д.В., Найданов Б.Б. Пространственное моделирование ареалов восточно-азиатских видов растений: современное состояние и динамика под влиянием климатических изменений // Растительный мир Азиатской России. 2015. № 3 (19). С. 30–35.
 23. Ганюшкин Д.А. Гляциогенные комплексы резкоконтинентального района северо-запада Внутренней Азии: дис. ... д-ра геогр. наук. СПб., 2015. 429 с.
 24. Зубаков В.А. Глобальные климатические события плейстоцена. Л. : Гидрометеоздат, 1986. 288 с.
 25. Климанов В.А., Величко А.А., Борзенкова И.И. Климатические характеристики голоцена (интервал 6000–5500 л.н.) // Палеоклиматы и палеоландшафты

внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен – голоцен. М., 2009. С. 20–24.

Поступила в редакцию 02.06.2020 г.; повторно 31.08.2020 г.; принята 27.10.2020 г.; опубликована 29.12.2020 г.

Авторский коллектив:

Санданов Денис Викторович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории флористики и геоботаники, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН» (Россия, 670047, г. Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8504-3485>

E-mail: sdenis1178@mail.ru

Дугарова Анастасия Сергеевна – магистрант 2-го курса кафедры ботаники, Федеральное государственное бюджетное учреждение образования «Бурятский государственный университет» (Россия, 670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а).

E-mail: anastasia.dugarova@yandex.ru

Селютина Инесса Юрьевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории экологии и геоботаники, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Центральный сибирский ботанический сад СО РАН» (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотогоринская, 101).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-5032-2065>

E-mail: selyutina.inessa@mail.ru

Для цитирования: Санданов Д.В., Дугарова А.С., Селютина И.Ю. Моделирование распространения видов секции *Xerobia* Bunge рода *Oxytropis* DC. на территории Центральной Азии при климатических изменениях в прошлом и будущем // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 52. С. 85–104. doi: 10.17223/19988591/52/5

For citation: Sandanov DV, Dugarova AS, Selyutina IYu. Species distribution modeling for the section *Xerobia* Bunge of the genus *Oxytropis* DC. on the territory of Central Asia under past and future climate change. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;52:85-104. doi: 10.17223/19988591/52/5 In Russian, English Summary

Denis V. Sandanov¹, Anastasia S. Dugarova², Inessa Yu. Selyutina³

¹ *Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, Russian Federation*

² *Buryat State University, Ulan-Ude, Russian Federation*

³ *Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation*

Species distribution modeling for the section *Xerobia* Bunge of the genus *Oxytropis* DC. on the territory of Central Asia under past and future climate change

Modern botanical studies revealing patterns of plant species distribution are based on analysis of big datasets. Despite publishing many maps of diversity and species richness on the global scale and for huge biogeographic regions of the world, the territories of Northern and Central Asia remain poorly studied.

We elaborated a special database, including distribution of 19 *Oxytropis* species of the section *Xerobia* with 1353 localities (See Fig. 1). For all species, we analyzed their whole distribution range, including data from Kazakhstan, Mongolia and China. Species distribution was detected according to the main foreign and Russian herbaria, online databases, field data and relevés. Species distribution modeling was performed using Maxent 3.3.3k with MIROC-ESM model in resolution of 2.5 arc-minutes.

19 BIOCLIM and 18 ENVIREM variables were analyzed. Past climate change was evaluated using ENVIREM variables for the Mid-Holocene (ca. 6.000 yr. BP) and the Last Glacial Maximum (ca. 22.000 yr. BP). Future distribution modeling was carried out basing on different climatic scenarios, according to IPCC AR5: RCP8.5, RCP2.6 and RCP6.0.

Species distribution from the section *Xerobia* mostly occupied the territory of Central Asia (See Fig. 1). Few species, such as *Oxytropis grandiflora* (Pall.) DC. and *O. leptophylla* (Pall.) DC., were mostly found in the western part of *Xerobia* section distribution on the territory of Zabaykal'skiy region of Russia, Eastern province of Mongolia and Inner Mongolia province of China. The most part of *Xerobia* species have isolated distribution and often occupy specific habitats. In such case, using SDM with only bioclimatic variables for local endemic species is pointless. So, we chose species *Oxytropis ampullata* (Pall.) Pers. (See Fig. 2) with Central Asian distribution and *O. grandiflora* with Manchuro-Daurian distribution for modeling (See Fig. 3A). The selected species differ in their ecology: *O. ampullata* is a mountainous species, whereas most habitats for *O. grandiflora* are river valleys and mid-mountainous regions. Our analysis showed that ENVIREM variables provide more correct modeling results than BIOCLIM variables (See Fig. 2). Predictive maps on the basis of BIOCLIM variables showed wide potential distribution for *O. ampullata*, which does not correspond well to the species ecology. The main habitats for this species are such mountainous regions as the Khangai mountains, the Russian and the Mongolian Altai mountains, the Dzhungarian mountains, and the Tarbagatai ridge. Additionally, modeling showed potential distribution for the species in the Selenga river valley. Modern distribution of *O. grandiflora* was studied quite well; suitable habitats with new localities for the species can be found in the Khentii mountains (See Fig. 3A).

The determinants for *O. ampullata* are mean annual temperature, isothermality and potential evapotranspiration (PET) of the driest and coldest quarter (See Table 1). PET parameters in the driest and the coldest time of the year have the key meaning because in arid conditions plants receive the main portion of moisture in the colder period when the evaporation is not intense, also it is important to conserve the moisture during the dry season. Distribution of *O. grandiflora* is limited by temperature and precipitation seasonality, temperature annual range, PET seasonality, and PET of the driest quarter (See Table 1). Determinants for the species with Central-Asian distribution *O. ampullata* are connected with temperature variables, whereas for Manchuro-Daurian species *O. grandiflora* precipitation matters (See Table 1 and Fig. 3A).

The key factors for modern distribution of the studied *Xerobia* species are mean monthly potential evapotranspiration of the driest quarter, continentality index and climatic moisture index (See Fig. 3B). All these variables were determinants for the mid-Holocene and the Last Glacial Maximum (See Table 2 and Fig. 4), which might give evidence of relatively stable environmental conditions in the studied region. Central Asia has not been severely affected by glaciation as more northern latitudes and climate conditions on that territory were relatively stable during a long period.

Modeling for the past climate showed a wider distribution for *Xerobia* species in the north-west during the Last Glacial Maximum and future shrinking during the Mid-Holocene till modern time (See Fig. 4). The north-eastern territories, such as Zabaykal'skiy region of Russia and, partially, the central part of Siberia, are characterized by a wider distribution under modern climate conditions. Species habitats of that territory are mostly confined with mountains. It is consistent with previous studies that described Southern Siberia as one of the centers of speciation for the genus *Oxytropis*. This region has now high *Oxytropis* species richness with a great number of endemics.

Predictive maps for different climate scenarios reveal insignificant changes in distribution of the section *Xerobia*, even for the maximum climate warming (RCP8.5 scenario) (See Fig.5). Under predicted climate change, potential habitats in the south-west and in the north-east of *Xerobia* distribution, as well as a slight shrinking in the south-east can be observed in the future.

The paper contains 5 Figures, 2 Tables and 25 References.

Key words: *Oxytropis*; species distribution modeling; environmental variables; Maxent; Central Asia.

Funding: The reported study was funded by the Russian Foundation for Basic Research (Project No 19-54-53014) and partially by the Russian Federal Budget (Project No AAAA-A17-117011810036-3).

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Sandanov DV. Modern approaches to modeling plant diversity and spatial distribution of plant species: Implication prospects in Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:82-114. doi: [10.17223/19988591/46/5](https://doi.org/10.17223/19988591/46/5) In Russian, English Summary
2. Ogureeva GN, Kotova TV. Kartografirovanie bioraznoobraziya [Mapping of biodiversity]. In: *Geografiya i monitoring bioraznoobraziya* [Geography and monitoring of biodiversity]. Moscow: Izdatel'stvo nauchnogo i uchebno-metodicheskogo tsentra; 2002. pp. 216-246. In Russian
3. Malyshev LI. Model significance of the genus *Oxytropis* (Fabaceae) for the botanical geographical zoning of the Northern and Central Asia. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical J*. 2006;91(8):1145-1156. In Russian
4. *Rasteniya Tsentral'noy Azii. Po materialam Botanicheskogo Instituta im. V.L. Komarova RAN* [Plants of Central Asia. Proceedings of V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences]. Grubov VI, compiler. Saint-Petersburg: Saint-Petersburg Chemistry and Pharmacy Academy Publ.; 1998. Vol. 8b. 92 p. In Russian
5. Polozhiy AV. On the problem of the origin and evolution of the genus *Oxytropis* (Fabaceae). *Botanicheskiy zhurnal = Botanical J*. 2003;88(10):55-59. In Russian
6. Malyshev LI. Diversity of the genus *Oxytropis* in Asian Russia. *Turczaninowia*. 2008;11(4):5-141. In Russian
7. Pyak AI. *Oxytropis sobolevskajae* sp. nov. (Fabaceae: Papilionoideae, Galegeae) from Tuva Republic (south Siberia, Russia). *Nordic J Botany*. 2014;32:139-142. doi: [10.1111/j.1756-1051.2013.00196.x](https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00196.x)
8. Selyutina IYu. Analiz sostoyaniya tsenopopulyatsiy redkikh vidov *Oxytropis* seksii *Xerobia* Yuzhnoy Sibiri [Analysis of the state of rare *Oxytropis* species cenopopulations of the *Xerobia* section in Southern Siberia]. In: *Problemy izucheniya rastitel'nogo pokrova Sibiri*. Materialy VI mezhd. nauch. konf. [Problems of studying the vegetation cover of Siberia. Proceedings (Tomsk, Russia, 24-26 October, 2017)]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2017. pp. 229-231. In Russian, English Summary
9. Selyutina IYu, Sandanov DV, Konichenko ES. The finding of endemic species *Oxytropis triphylla* (Pall.) Pers. in the Republic of Buryatia. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical J*. 2010;95(8):1164-1170. In Russian
10. Chimitov DG, Imetkhenova OV, Naydanov BB, Sandanov DV, Krivenko DA. New data relating to the distribution *Oxytropis triphylla* (Fabaceae) and *Stipa glareosa* (Poaceae) in the Republic of Buryatia. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii*. 2017;1(25):10-18. doi: [10.21782/RMAR1995-2449-2017-1\(10-18\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2017-1(10-18))

11. Selyutina IYu, Sandanov DV. Demographic structure and population size of rare endemic *Oxytropis* species from Priol'khonye steppe. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii*. 2018;1(29):14-23. doi: [10.21782/RMAR1995-2449-2018-1\(14-23\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-1(14-23))
12. Sandanov DV. GIS-analysis of rare vascular plants distribution on the territory of Buryatia. *Uchenye zapiski Zabayskogo gosudarstvennogo universiteta = Scholarly Notes of Transbaikalian State University*. 2016;11(1):38-45. In Russian
13. Ulziykhutag N. Bobovye Mongolii (taksonomiya, ekologiya, geografiya, filogeniya i khozyaystvennoe znachenie) [Legumes of Mongolia (Taxonomy, ecology, geography, phylogeny and practical meaning)]. Ulaanbaatar, 2003. 588 p. In Russian, English Summary
14. Phillips SJ, Dudik M. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*. 2008;31:161-175. doi: [10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x](https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x)
15. Kimura MK, Uchiyama K, Nakao K, Moriguchi Y, San Jose-Maldia L, Tsumura Y. Evidence for cryptic northern refugia in the last glacial period in *Cryptomeria japonica*. *Annals of Botany*. 2014;114(8):1687-1700. doi: [10.1093/aob/mcu197](https://doi.org/10.1093/aob/mcu197)
16. Tsuyama I, Nakao K, Higa M, Matsui T, Shichi K, Tanaka N. What controls the distribution of the Japanese endemic hemlock, *Tsuga diversifolia*? Footprint of climate in the glacial period on current habitat occupancy. *J Forest Research*. 2014;19(1):154-165. doi: [10.1007/s10310-013-0399-9](https://doi.org/10.1007/s10310-013-0399-9)
17. McSweeney CF, Jones RG, Booth BBB. Selecting ensemble members to provide regional climate change information. *J Climatology*. 2012;25:7100-7121. doi: [10.1175/JCLI-D-11-00526.1](https://doi.org/10.1175/JCLI-D-11-00526.1)
18. Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatology*. 2005;25:1965-1978. doi: [10.1002/joc.1276](https://doi.org/10.1002/joc.1276)
19. Title PO, Bemmels JB. ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. *Ecography*. 2018;41:291-307. doi: [10.1111/ecog.02880](https://doi.org/10.1111/ecog.02880)
20. Popov MG. Flora Sredney Sibiri [Flora of Middle Siberia]. Shishkin BK, editor. Moscow, Leningrad: Soviet Academy of Science Publ.; 1957. Vol. 1. pp. 336-352.
21. Sandanov DV, Liu Y, Wang Z, Korolyuk AYu. Erratum to: Woody and herbaceous plants of Inner Asia: Species richness and ecogeographic patterns. *Contemporary Problems of Ecology*. 2020;4:360-369. doi: [10.1134/S1995425520040101](https://doi.org/10.1134/S1995425520040101)
22. Sandanov DV, Naidanov BB. Spatial modeling of East-Asian plant species distribution: Current condition and future dynamic under climatic change. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii*. 2015;3(19):30-35. In Russian
23. Ganyushkin DA. *Glyatsiogennye komplekсы rezkokontinental'nogo rayona severo-zapada Vnutrenney Azii* [Glaciogenic complexes of the sharp continental district in the north-west of Inner Asia]. DrSci. Dissertation, Geography]. Saint-Petersburg: Saint-Petersburg State University; 2015. 429 p. In Russian
24. Zubakov VA. Global'nye klimaticheskie sobytiya pleystotsena [Global climatic events of the Pleistocene]. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1986. 288 p.
25. Klimanov VA, Velichko AA, Borzenkova II. Klimaticheskie kharakteristiki golotsena (interval 6000-5500 l.n.) [Climate characteristics of the Holocene (6000-5500 years ago)]. In: *Paleoklimaty i paleolandshafty vnetropicheskogo prostranstva Severnogo polushariya. Pozdny pleystotsen – golotsen* [Paleoclimates and paleoenvironments of extra-tropical regions of the Northern Hemisphere. Late Pleistocene – Holocene. Atlas-monograph]. Velichko AA, editor-in-chief. Moscow: GEOS Publ.; 2009. pp. 20-24.

Author info:

Sandanov Denis V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Floristics and Geobotany, Federal State Budgetary Institution of Science Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 6 Sakhyanovoi Str., Ulan-Ude 670047, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8504-3485>

E-mail: sdenis1178@mail.ru

Dugarova Anastasia S, Master's Student, Department of Botany, Federal State Budgetary Institution of Education Buryat State University, 24a Smolina Str., Ulan-Ude 670000, Russian Federation.

E-mail: anastasia.dugarova@yandex.ru

Selyutina Inessa Yu, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Ecology and Geobotany, Federal State Budgetary Institution of Science Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirisk 600090, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-5032-2065>

E-mail: selyutina.inessa@mail.ru