

**ПРОСТРАНСТВЕННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ АРЕАЛОВ
ВОСТОЧНО-АЗИАТСКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ
И ДИНАМИКА ПОД ВЛИЯНИЕМ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ**

Д.В. Санданов, Б.Б. Найданов

*Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6, Республика Бурятия, e-mail: denis.sandanov@gmail.com*

Изучены особенности распространения модельных восточно-азиатских видов (*Astragalus membranaceus*, *Gueldenstaedtia verna*, *Scutellaria baicalensis*, *Sophora flavescens*). Составлены прогнозные карты для всех изученных видов. При моделировании в среде Maxent выявлено, что наибольшее влияние на пространственное распределение всех изученных видов оказывает комплекс факторов, связанных с многолетними значениями температуры. Прогнозные карты распространения видов для смоделированного сценария изменения климата показали видоспецифичный отклик. В целом полученные результаты не выявляют потенциального сокращения ареалов для изученных восточно-азиатских видов при умеренном сценарии климатических изменений. При сценарии, предусматривающем в будущем наибольшую концентрацию диоксида углерода, возможно сокращение ареалов видов.

Ключевые слова: восточно-азиатские виды растений, ареалы, климатические и биотические факторы, изменение климата, климатические сценарии.

**SPATIAL MODELING OF EAST-ASIAN PLANT SPECIES DISTRIBUTION:
CURRENT CONDITION AND FUTURE DYNAMIC UNDER CLIMATIC CHANGE**

D.V. Sandanov, B.B. Naidanov

*Institute of General and Experimental Biology, SB RAS,
670047, Ulan-Ude, Sakhyanovoi str., 6, Republic of Buryatia, e-mail: denis.sandanov@gmail.com*

Features of distribution of model East-Asian species *Astragalus membranaceus*, *Gueldenstaedtia verna*, *Scutellaria baicalensis*, *Sophora flavescens* have been studied. Prediction maps for each species under study have been composed. Modeling with using Maxent approach revealed that the spatial distribution of studied species is influenced by the complex of factors connected with mean parameters of temperature. Prediction maps for modeled climate change scenario showed the individual response for each species. Generally, obtained results didn't reveal the potential decrease of East-Asian species distribution according to moderate climate scenario. Scenario with high increasing of atmospheric CO₂ concentrations showed the possible decreasing of plant distribution.

Key words: East-Asian plant species, plants distribution, climatic and biotic factors, climate change, climate scenarios.

ВВЕДЕНИЕ

Выявление закономерностей формирования ареалов растений – фундаментальная проблема, которая тесно связана с историей видов в контексте глобальной и локальной эволюции природной среды. Познание этих закономерностей предоставляет возможности оценки перспектив дальнейшего существования видов и характера их ареалов под влиянием различных факторов. С появлением новых методов и технологий можно моделировать динамику ареалов видов на основе связей с климатическими параметрами, геосистемными характеристиками и структурой основных местообитаний (Guisan, Zimmermann, 2000; Douma et al., 2012; и др.). Это связано с тем, что каждый вид занимает определенную экологическую нишу. Ряд моделей

также охватывает особенности распространения видов в зависимости от условий природопользования и инвазионных характеристик (Guisan, Thuiller, 2005). Вместе с тем известные модели распространения видов не учитывают биотические процессы (Meineri et al., 2012), и перспектива дальнейших исследований лежит в более глубоком понимании экологии изучаемых видов (Rushton et al., 2004). Следует отметить, что в современных исследованиях большое внимание уделяется моделированию географического распространения биологических видов методом максимальной энтропии на базе программы Maxent.

Программный пакет Maxent позволяет строить вероятностную модель распространения ана-

лизируемого вида на основе данных о его присутствии в серии конкретных точек, не обязательно представляющих весь ареал вида. С помощью его можно оценивать комплексные взаимоотношения между видами и различными экологическими факторами, как непрерывными, так и категорийными. В процессе анализа Maxent проводит различные статистические тесты на достоверность, которые в дальнейшем можно получить в выходных файлах, чтобы оценить характер вероятностного распределения и степень вклада тех или иных переменных. На основе всех полученных данных программа выстраивает прогностическую модель распространения вида с указанием мест возможных находок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Распространение восточно-азиатских видов растений, широко представленных на территории континентальной Азии, тесно связано с комплексом климатических и биотических факторов, распределение которых достаточно неравномерно на всем протяжении их ареала. При этом виды лесостепной группы, занимающие экотонные местообитания, обладают высокой чувствительностью к изменению климатических факторов. В качестве модельных нами были выбраны следующие восточно-азиатские виды: *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge, *Gueldenstaedtia verna* (Georgi) Boriss., *Scutellaria baicalensis* Georgi, *Sophora flavescens* Soland., которые распространены в составе растительности протяженного лесостепного экотона континентальной Азии и вследствие этого могут рассматриваться в качестве индикаторов происходящих в экосистемах динамических процессов.

Анализ ареалов модельных видов проводился на основе гербарного материала из главных коллекций России, Монголии и Китая (LE, MW, VLA, TK, NSK, IRK, IRKU, UUN, UB, PE, PEK). В общей сложности обработано более 3000 гербарных листов. Были определены географические координаты конкретных местонахождений – от 150 до 200 точек для каждого вида. Предыдущими исследованиями показано, что для широкоареальных видов при возможности необходимо использовать в анализе большее число местонахождений (до 150) для большей достоверности полученных результатов (Feeley, Silman, 2011). Поиск координат осуществлялся с помощью интернет-сервисов Google Earth, а также “Яндекс-карты”. При составлении карт распространения видов использовался ГИС-пакет ArcMap 9.3. Моделирование географического распространения видов проводилось с использованием программы Maxent 3.3.3k (Phillips, Dudik, 2008). Аналитические возможности программы хорошо представлены в руководстве, которое также доступно, и на русском языке (gis-lab.info/qa/

maxent.html). Подробный анализ климатических моделей, климатических сценариев, а также программных пакетов, используемых при пространственном моделировании распространения видов, приведен в следующих публикациях (Guisan, Zimmermann, 2000; Guisan, Thuiller, 2005; Forester et al., 2013). Несмотря на широкое использование в мировой практике методов моделирования ареалов видов, в российских исследованиях данное направление представлено очень слабо. На сегодня большей частью изучаются ареалы различных видов животных и оцениваются основные биоклиматические параметры, влияющие на их распространение (Ананьева, Голынский, 2013; Щепина и др., 2013; и др.). Для ботанических объектов имеются лишь отрывочные сведения (Гудкова, 2012; Санданов, 2014). В настоящем сообщении показаны возможности пространственного моделирования ареалов растений с использованием программы Maxent на примере восточно-азиатских видов.

maxent.html). Подробный анализ климатических моделей, климатических сценариев, а также программных пакетов, используемых при пространственном моделировании распространения видов, приведен в следующих публикациях (Guisan, Zimmermann, 2000; Guisan, Thuiller, 2005; Forester et al., 2013).

В нашем исследовании использовалась климатическая модель MIROC 3.2_medres с разрешением 2.5 arc-minutes или ~5 км на пиксель. Был проведен анализ 19 биоклиматических переменных BIOCLIM, усредненных за временной интервал 1950–2000 гг. (www.worldclim.org). Для проверки и апробирования методики были использованы различные климатические сценарии (согласно 4-му докладу Межправительственной комиссии по изменению климата – IPCC4): SRES A2 – вариант, предусматривающий в будущем наибольшую концентрацию диоксида углерода, SRES B1 – вариант, предусматривающий в будущем наименьшую концентрацию диоксида углерода, SRES A1B – умеренный вариант. Пространственно-временные изменения оценивались при помощи прогнозных данных на 2050 и 2080 гг. при самом сбалансированном климатическом сценарии SRES A1B. Для оценки влияния каждого варианта климатического сценария на распространение видов были использованы прогнозные данные на 2080 г., где потенциальные различия в концентрации диоксида углерода были максимальными.

При проведении анализа в программе Maxent для карт распространения видов использовали логистический выходной формат с градациями от 0 до 1, чтобы оценить вероятность находок видов. Для статистического анализа точности полученные модели проверялись случайной выборкой 25 % местонахождений видов. Также проводился тест для измерения важности переменной “jack-knife”, после на каждую биоклиматическую переменную были построены кривые отклика.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ ареалов модельных видов на территории континентальной Азии показал, что основной район их распространения – это южная часть Приморского края, восточная часть Китая и п-ов Корея. Характерной его особенностью является расположение в южной части умеренного климатического пояса и непосредственная близость к океану – в регионе с выраженным муссонным климатом. Здесь наблюдается наибольшее число местонахождений видов, тогда как северо-западные участки ареала на территории России представлены большей частью изолированными местонахождениями. Здесь наиболее широко распространены *Astragalus membranaceus* и *Gueldenstaedtia verna*. Это может быть связано с более широкой экологической амплитудой данных видов и их большей приуроченностью к лесному комплексу. В отличие от них изученные виды степного комплекса (*Sophora flavescens* и *Scutellaria baicalensis*) не встречаются западнее центральной части Восточного Забайкалья (Малышев, Пешкова, 1984).

Прогнозные карты показали для всех изученных видов наличие потенциально приемлемых местообитаний в разных районах Восточной и Центральной Азии (рис. 1). Из полученных данных видно, что разнообразие и география местообитаний для всех модельных видов изучены достаточно полно, поскольку не обнаружено новых территорий с высокой вероятностью находок. Новые местонахождения (большой частью) могут быть выявлены в рамках уже установленных ареалов. При этом для видов с более широким ареалом (*Astragalus membranaceus* и *Gueldenstaedtia verna*) характерно большее число доступных районов с наличием потенциально приемлемых местообитаний.

Статистический анализ полученных результатов показал для всех видов высокую точность определения. Даже для местообитаний *Scutellaria baicalensis*, характеризовавшихся наибольшим разбросом, данные по тестовым точкам хорошо совпадают с предсказанной динамикой, рассчитанной для тестовых данных, полученных из самого распределения Maxent (рис. 2, а). При этом стандартная ошибка, которая выражается в виде оценки площади под кривой (AUC – Area Under the Curve), для тестовых результатов характеризовалась высокими показателями. На графике видно, что кривые тестовых и тренировочных показателей расположены далеко от центральной линии, которая показывает надежность прогноза модели на случайном уровне, что свидетельствует о высокой ожидаемой способности полученной модели (рис. 2, б). Это, по-видимому, также связано с тем, что при анализе использовалось большое число точек местообитаний вида.

При моделировании в среде Maxent (тест “jack-knife”) выявлено, что наибольшее влияние на про-

странственное распределение всех изученных видов оказывает комплекс факторов, который включает четыре биоклиматические переменные: BIO1 (средняя годовая температура), BIO5 (максимальная температура самого теплого месяца года), BIO8 (средняя температура самой влажной четверти года), BIO11 (средняя температура самой холодной четверти года), причем первая переменная во всех случаях вносит наибольший вклад. Наши предыдущие исследования указывают на то, что структура и динамика популяций восточно-азиатских видов в большей степени связаны с градиентом континентальности–океаничности климата (Санданов, 2010). При моделировании с применением многолетних климатических данных установлено, что совокупность факторов, характеризующих температурный режим, также оказывает большое влияние на распространение восточно-азиатских видов. Эти данные подтверждаются лимитированием ареала таких видов, как *Gueldenstaedtia verna* и *Sophora flavescens* в широтном направлении, что определяется показателями ключевых изотерм (Санданов, Чимитов, 2013). Вместе с тем стоит отметить, что континентальность также индицируется температурными характеристиками. Однако некоторыми авторами отмечается, что широкие экологические амплитуды видов растений и растительности в целом не позволяют сделать однозначные выводы о климатическом благоприятствовании на основе изучения лишь общих климатических показателей (Крестов и др., 2009). Из ранних исследований видно, что для растительности Северо-Восточной Азии определяющее значение могут иметь следующие биоклиматические индексы: тепловой и холодовой индексы Кира (WK и SK), индекс континентальности (CI), омбро-эвапотранспирационный индекс (ИОЕ) (Крестов, 2006; Nakamura et al., 2007). Полномасштабный анализ фитогеографических закономерностей для территории Восточной Азии показал тесную взаимосвязь флористических элементов с широтным распределением, которое в свою очередь было скоррелировано с температурным фактором (Qian et al., 2003). По-видимому, в данном случае следует говорить о наличии разнонаправленных климатогенных трендов для отдельных видов растений, региональных флор и растительности в целом. Проведение дальнейших исследований на различных уровнях организации растительного покрова позволит более глубоко оценить процессы, связанные с влиянием климата на распространение видов растений и их сообществ.

Полученные выводы о ключевой роли комплекса температурных факторов в некоторой степени согласуются с результатами прогноза на 2050 и 2080 гг. при умеренном климатическом сценарии для вида с наиболее широким ареалом из изучен-

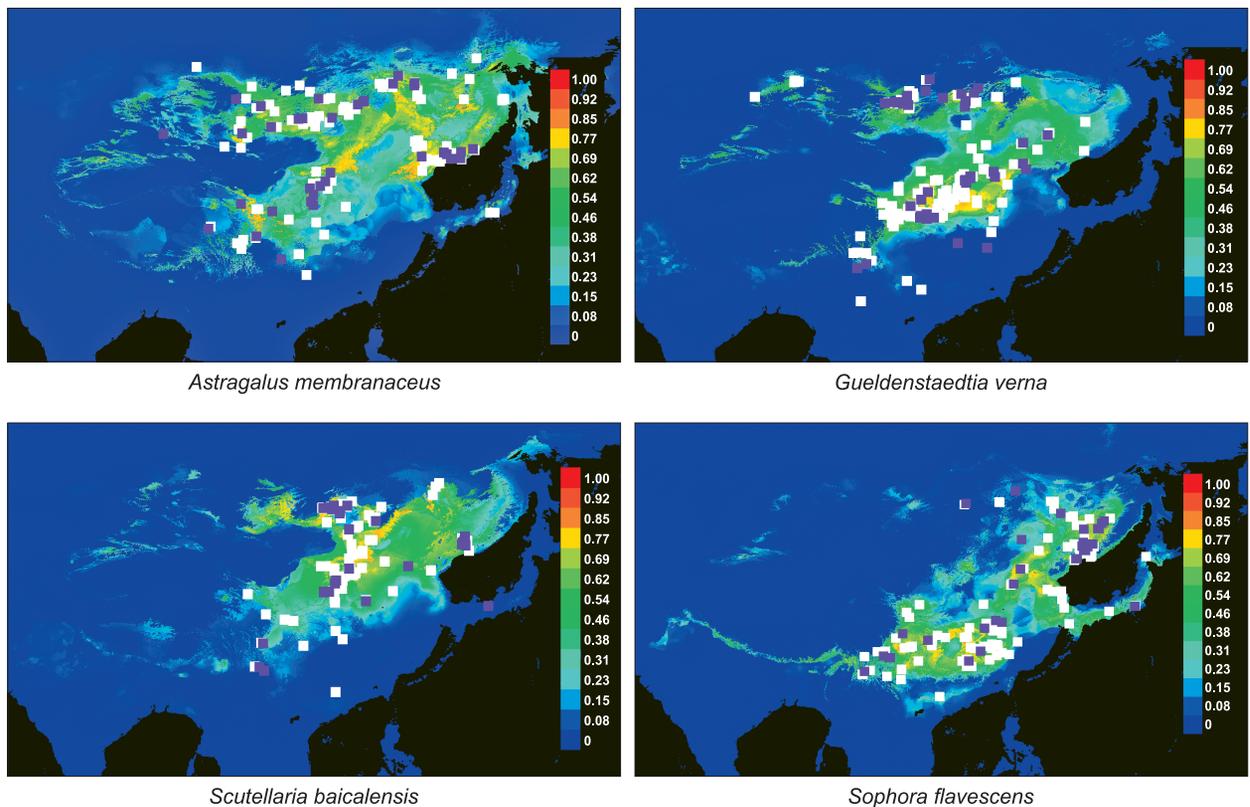


Рис. 1. Прогнозные карты распространения модельных восточно-азиатских видов на основе биоклиматических переменных BIOCLIM (интерполяция данных с 1950 по 2000 г.).

Красный цвет шкалы – участки, где имеется высокая вероятность подходящих условий для вида; зеленый – условия, сходные с современным распространением; оттенки синего – маловероятные условия для нахождения вида. Тестовые точки показаны фиолетовыми квадратами, остальные точки местонахождения видов отмечены белыми квадратами.

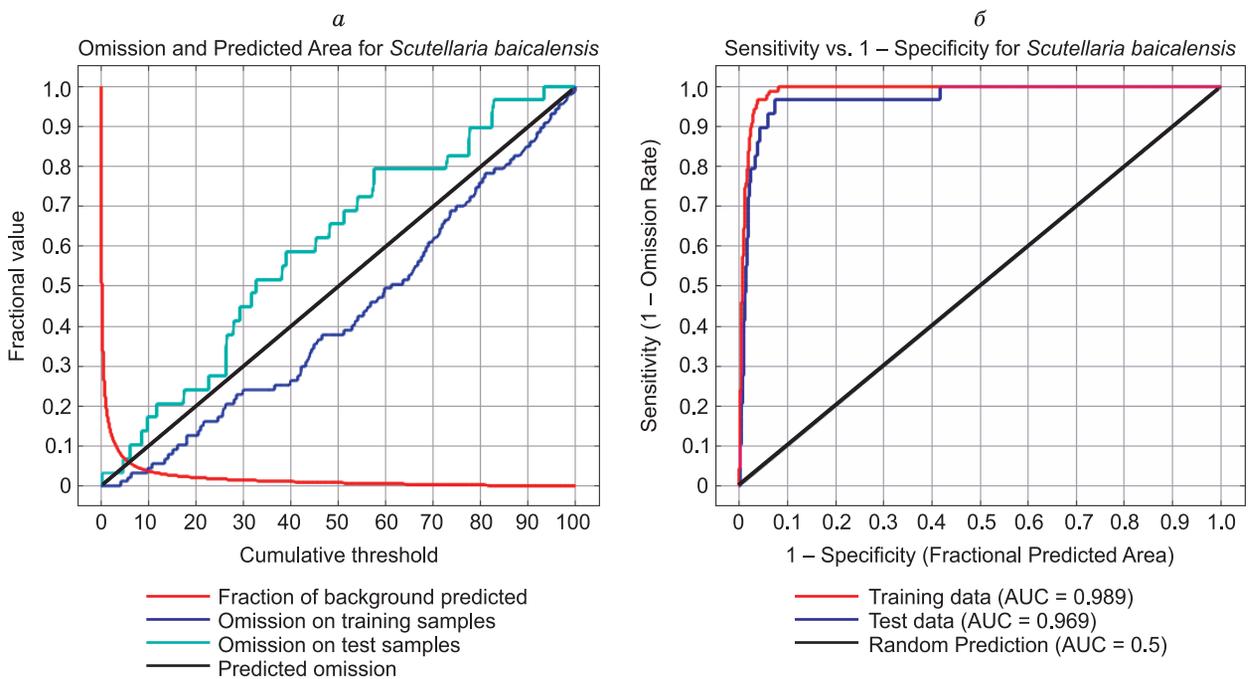
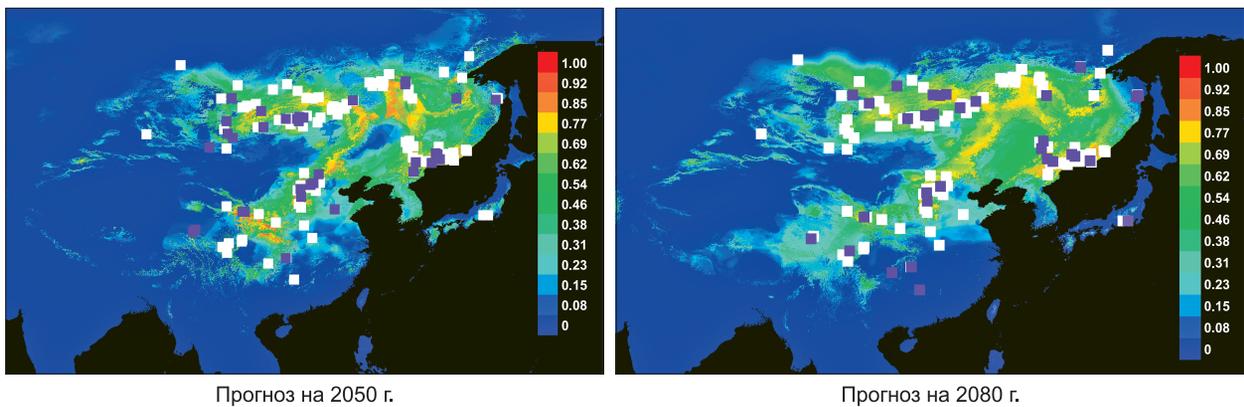


Рис. 2. Тестирование достоверности полученных данных (на примере модели с биоклиматическими переменными, построенной для *Scutellaria baicalensis*):

a – по оси ординат – фракционное значение, по оси абсцисс – кумулятивный порог. Зеленая кривая (тестовые данные), синяя кривая (тренировочные данные), красная кривая (фракция исходных данных, которые были предсказаны), черная прямая (предсказанная эмиссия); *б* – по оси ординат – чувствительность, по оси абсцисс – специфичность. Синяя кривая (тестовые данные), красная кривая (тренировочные данные), черная прямая (случайное предсказание).



Прогноз на 2050 г.

Прогноз на 2080 г.

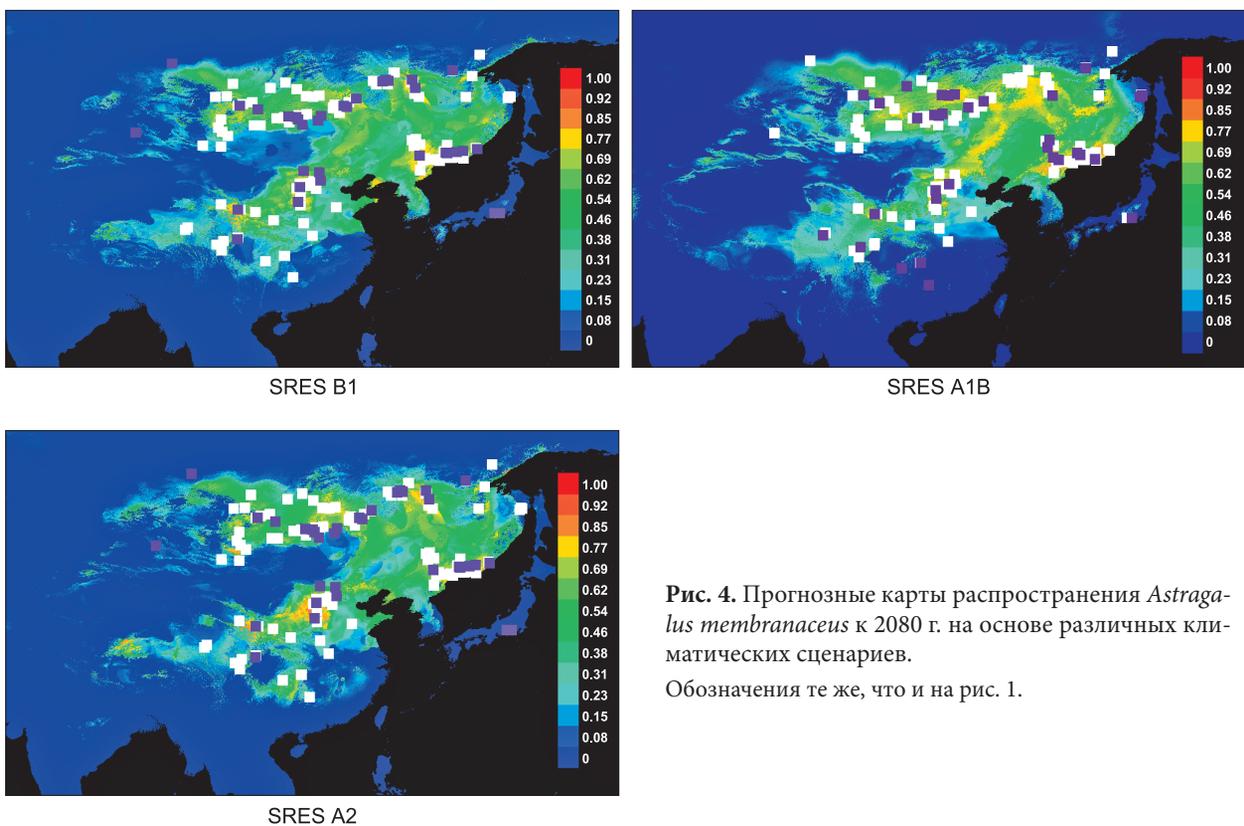
Рис. 3. Прогнозные карты распространения *Astragalus membranaceus* к 2050 и 2080 гг. на основе климатического сценария A1B.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

ных – *Astragalus membranaceus* (рис. 3). Данные показывают, что в будущих условиях не выявляется принципиальных изменений в конфигурации ареала вида. Однако общая динамика ареала прогнозируется как “пульсирующая” – с некоторым сокращением к 2050 г. и некоторым расширением на север и запад к 2080 г. В целом прогнозируется несколько более значительная экспансия вида в континентальных районах по сравнению с районами, где муссонный климат. Сходная динамика ареала наблюдалась и для *Scutellaria baicalensis*. Однако из прогнозных карт для *Gueldenstaedtia verna* видно небольшое расширение ареала вида на юге к

2080 г., а также значительное сокращение потенциальных местонахождений для *Sophora flavescens*. При этом прогнозные данные для умеренного сценария указывают к 2050 г. на некоторое сокращение ареалов всех модельных видов.

Оценка влияния разных климатических сценариев на распространение видов показала существенное сокращение ареала *Astragalus membranaceus* к 2080 г. при условиях климатического сценария SRES A2 (рис. 4). При этом характер распространения вида в сценариях SRES B1 и SRES A1B был довольно сходным. Наблюдается лишь несколько большее число сохранных местообита-



SRES B1

SRES A1B

SRES A2

Рис. 4. Прогнозные карты распространения *Astragalus membranaceus* к 2080 г. на основе различных климатических сценариев.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

ний вида при потенциально низких уровнях концентрации CO₂. Полученные результаты свиде-

тельствуют о возможном сокращении ареала видов при негативных сценариях изменения климата.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, прогнозные карты распространения видов для смоделированного сценария показали видоспецифичный отклик на возможные климатические изменения. В целом, судя по результатам, не ожидается значительного сокращения современных ареалов изученных восточноазиатских видов при умеренном варианте климатического сценария. Однако наиболее негативный вариант изменения климата SRES A2 может привести к сокращению ареалов видов. Влияние вклада различных биоклиматических компонент в пространственное распределение изучаемых видов в будущем будет изменяться, также будут совершенствоваться модели изменения климата. Поэтому с появлением новых данных необходимо дора-

батывать прогнозные карты и проводить дальнейший мониторинг динамики ареалов модельных видов.

Благодарности. Авторы благодарны всем кураторам гербариев за помощь и содействие в работе с коллекциями. Особую признательность выражаем профессору Пекинского университета Хуньяну Лю за организацию исследований в основных гербарных коллекциях Китая.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проекта № 12-04-31179-мол_a и по теме "Современное состояние разнообразия растительного покрова и его ресурсов в Байкальском регионе", № 52.1.9.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананьева Н.Б., Голынский Е.А.** Анализ распространения горной кольцевхвостой туркестанской агамы *Paralaudakia lehmanni* (Nikolsky, 1896): Использование программы Максент // Тр. ЗИН РАН. 2013. № 4. С. 426–437.
- Гудкова П.Д.** Род *Stipa* L. (Poaceae) во флоре Южной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2012. 25 с.
- Крестов П.В.** Растительный покров и фитогеографические линии Северной Пацифики: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 2006. 42 с.
- Крестов П.В., Баркалов В.Ю., Омелько А.М., Якубов В.В., Накамура Ю., Сато К.** Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов Северо-Восточной Азии // Комаровские чтения. 2009. Вып. LVI. С. 5–63.
- Малышев Л.И., Пешкова Г.А.** Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 264 с.
- Санданов Д.В.** Оценка состояния популяций восточноазиатских видов растений в различных частях ареала // Раст. мир Азиатской России. 2010. № 2 (6). С. 80–87.
- Санданов Д.В.** Пространственное моделирование ареалов восточноазиатских видов растений и тенденции их трансформации под влиянием климатических изменений // Экосистемы озера Байкал и Восточной Азии: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Иркутск, 10–11 окт. 2014 г.). Иркутск, 2014. С. 80–82.
- Санданов Д.В., Чимитов Д.Г.** Характер современного распространения степных восточноазиатских видов в связи с климатогенными трендами // Вестн. Бурят. гос. ун-та. 2013. Вып. 4. С. 70–73.
- Щепина Н.А., Борисова Н.Г., Старков А.И.** Ареал монгольской жабы в Байкальском регионе: настоящее и прошлое // Вестн. Бурят. гос. ун-та. 2013. № 4. С. 147–149.
- Douma J.C., Witte J.-Ph.M., Aerts R., Bartholomeus R.P., Ordoñez J.C., Venterink H.O., Wassen M.J., Van Bodegom P.M.** Towards a functional basis for predicting vegetation patterns; incorporating plant traits in habitat distribution models // *Ecography*. 2012. V. 35. P. 294–305.
- Feeley K.J., Silman M.R.** Keep collecting: accurate species distribution modelling requires more collections than previously thought // *Diversity and Distributions*. 2011. V. 17. P. 1132–1140.
- Forester B.R., DeChaine E.G., Bunn A.G.** Integrating ensemble species distribution modelling and statistical phylogeography to inform projections of climate change impacts on species distributions // *Diversity and Distributions*. 2013. V. 19. P. 1480–1495.
- Guisan A., Thuiller W.** Predicting species distribution: offering more than simple habitat models // *Ecol. Lett.* 2005. V. 8. P. 993–1009.
- Guisan A., Zimmermann N.E.** Predictive habitat distribution models in ecology // *Ecol. Model.* 2000. V. 135. P. 147–186.
- Meineri E., Skarpaas O., Vandvik V.** Modeling alpine plant distributions at the landscape scale: Do biotic interactions matter? // *Ecol. Model.* 2012. V. 231. P. 1–10.
- Nakamura Y., Krestov P.V., Omelko A.M.** Bioclimate and vegetation complexes in Northeast Asia: a first approximation to integrated study // *Phytocoenologia*. 2007. V. 37, No. 3–4. P. 443–470.
- Phillips S.J., Dudik M.** Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. V. 31. P. 161–175.
- Qian H., Song J.-S., Krestov P., Guo Q., Wu Z., Shen X., Guo X.** Large-scale phytogeographical patterns in East Asia in relation to latitudinal and climatic gradients // *J. Biogeogr.* 2003. V. 30. P. 129–141.
- Rushton S.P., Ormerod S.J., Kerby G.** New paradigms for modelling species distributions? // *J. Appl. Ecol.* 2004. V. 41. P. 193–200.