MODERN SPORE-POLLEN SPECTRA OF THE ALTAI-SAYAN REGION, THEIR RELATIONSHIP WITH CLIMATE AND TRANSFER FUNCTIONS FOR PALEOCLIMATE RECONSTRUCTIONS

Blyakharchuk T.A. 12*, Shefer N.V.2, Lukanina E.A.3, van Hardenbroek M.4, Juggins S.4, Zhang D.5,6

Citation: Blyakharchuk T.A., Shefer N.V., Lukanina E., van Hardenbroek M., Juggins S., Zhang D. 2024. Modern spore-pollen spectra of the Altai-Sayan region, their relationship with climate and transfer functions for palaeoclimate reconstructions. *Environmental Dynamics and Global Climate Change*. 15(2): 82–97.

DOI: 10.18822/edgcc635871

В работе проведён многомерный статистический анализ серии из 145 современных спорово-пыльцевых спектров (с.п.с.) с территории Алтае-Саянской горной области и прилегающих районов равнин с целью создания трансферных (переходных функций) для количественных реконструкций палеоклимата в Алтае-Саянском регионе. Проведённый кластерный анализ, а также PCA и RDA-анализы показали, что состав изученных споровопыльцевых спектров адекватно отражает не только особенности высотных поясов растительного покрова и состав материнских фитоценозов, но и температурно-влажностные градиенты, существующие на этой территории. Следовательно, несмотря на сложную комплексную структуру растительного покрова горного региона, представленная серия с.п.с. может быть использована в качестве обучающей выборки в построении трансферных (переходных) функций для использования их в палеореконструкциях на основе палеопалинологических данных. Статистический анализ показал, что по представленной выборке современных с.п.с. значимые модели можно построить для факторов TJUL, MAT, TJAN и MAP. Из 4 типов моделей, созданных нами на основе WA, WAPLS, MAT* и MLRC методов для 5 переменных MAT, MAP, TJAN, TJUL и GCI по представленной выборке с.п.с., наилучшие результаты моделей получены методом MAT* для факторов MAT, MAP, TJAN и GCI. Однако наиболее сильной оказалась модель переходной функции для TJUL, созданная методом MLRC ($R^2=0.7268$ и RMSE=1.68°C). По характеристикам она сопоставима с моделями, ранее опубликованными другими авторами и созданными для реконструкции среднеиюльской температуры арктической зоны Сибири и для реконструкции таких характеристик растительного покрова, как облесённость в Европе и Северной Азии, NDVI и фракционированность на Тянь-Шане.

Дальнейший статистический анализ данных и сопоставление результатов с опубликованными по соседнему региону Центрального Тянь-Шаня показал, что в Алтае-Саянских горах Южной Сибири ведущим климатическим фактором, контролирующим вариабельность спорово-пыльцевых спектров, выступает температура вегетационного периода, выражением которой является ТЛИL, в то время как в горах Центрального Тянь-Шаня таким фактором является годовое количество атмосферных осадков МАР. Это хорошо отражает природные географические закономерности зависимости растительности от климата в более северном и холодном Алтае и в более южном с жарким континентальным климатом — Тянь-Шане. Учитывая разные ведущие факторы, контролирующие вариабельность с.п.с. в двух рассматриваемых регионах, вновь созданные трансферные функции можно рекомендовать для палеоклиматических реконструкций в Алтае-Саянском регионе.

Ключевые слова: спорово-пыльцевой спектр, растительный покров, Алтае-Саянская горная область, климат, палеореконструкции, переходные функции.

Quantitative reconstruction of paleoclimate based on spore-pollen data remains an important task in the study of long-term climate dynamics. The construction of transfer pollen-climate functions on a training set of modern spore-pollen spectra is an effective method for such studies, especially necessary in areas that are poorly supported by numerical reconstructions of paleoclimate, which includes Siberia. To solve this problem, a series of 145 modern spore-pollen spectra were collected during summer expedition at different years from various phytocenoses (plant functional types) representing biomes of: mountain forest, lowland forest, forest-steppe, steppe, desert steppe and alpine tundra-steppe on the territory of

 $^{^{1}}$ Институт мониторинга климатических и экологических систем CO PAH, Tомск, Pоссия

²Томский государственный университет, Томск, Россия

³Georg-August-Universität Göttingen, Germany

⁴Newcastle University, Newcastle, UK

⁵The Regional Environmental Centre for Central Asia, Chinese Academy of Sciences, Urumqi, China

⁶Institute of Desert Meteorology, Ürümqi, China

^{*} blyakharchuk@mail.ru

the Altai-Sayan mountain region and adjacent areas of the plains (Fig. 1). At each sampling point, from 1 to 6 samples were taken in the form of moss pollsters or surface detritus, geographic coordinates were noted, and a geobotanical description of the vegetation was made. After physicochemical sample preparation, spore-pollen analysis was carried out using generally accepted methods. In common 143 pollen types were identified in study set of modern spore-pollen spectra. To create the transfer pollen-climate function, first of all, we studied by using the method of multivariate statistical analysis the relationship between the composition of the obtained spore-pollen spectra and the composition of maternal phytocenoses (based on geobotanical descriptions made during the collecting of samples), as well as with climatic parameters that could influence the composition of spores-pollen spectra. The results of constrained cluster analysis (Fig. 2) showed that each group of spore-pollen spectra characteristic of a particular biome is distinguished by a separate subcluster of the cluster tree, which confirms the possibility of identifying biomes by spore-pollen spectra. In addition, specific phytocoenoses characterizing plant functionl types are also distinguished by independent subclusters.

To study the general structure of the calibration set of modern spore-pollen spectra, a PCA analysis of sampling points (grouped by biomes) and pollen taxa was carried out using the "stats" package basic for "r", as well as the "vegan" packages 2.6-4 [Oksanen et al., 2018] and "ellipse" 0.5.0 [Murdoch et al., 2018]. Based on the distribution of species and their ecology, axis 1 of the PCA biplot (Fig. 3) reflects the moisture gradient, and axis 2 is associated with the temperature gradient. The pollen types were distributed according to these gradients. The fields of the corresponding biomes are highlighted, by different marks united by colored ovals, which are shown in Fig. 3. Thus, in the most humid and warm conditions, in the upper right quarter of the PCA graph there are located pollen types character for biomes of lowland forests and mountain dark coniferous and "chern" forests with abundance of fir (Abies sibirica), birch (Betual pendula) and linden (Tilia) with tall grass and fern grass cover. In cold and dry conditions (lower left quarter of the PCA plot) pollen types of the alpine tundra-steppe (yellow oval) and desert steppe (pink oval) biomes are located.

To identify the influence of climatic factors on the variability of spore-pollen spectra, RDA analysis was performed on six factors: MAP - mean annual precipitation; TJAN - mean temperature of January; TJUL - mean temperature of July; MAT - mean annual temperature; Altitude and GCI - index continentality of Garchinski. Inflation Factors test showed that Altitude and GCI correlate positive with each other and strongly negative with MAT, hence they are not recommended for transfer function construction. The RDA plot (Fig. 4) revealed a positive correlation between MAP and TJAN, as well as Abies sibirica pollen and spores of ferns (Monolete), which reflects the spreading of dark coniferous tall-herb-fern mountain taiga and "chern" forests with fir, aspen, and linden on the western macroslope of the Kuznetski Alatau Mountains in an area with maximum precipitation and milder winters with abundant snow cover. A positive correlation was found between the Altitude factor and pollen of Pinus sibirica, Betula nana and Cyperaceae, reflecting the ecological conditions of the upper part of the mountain forest belt and the subalpine belt of sparse cedar forests with thickets of Betula nana, sedges and areas of alpine meadows. The pollen of xerophytic plants, from taxa Artemisia and Chenopodiaceae is strongly correlates with GCI. Pollen of Poaceae is equally correlates with GCI and Altitude factors, reflecting the distribution of grasses in both high-mountain tundra and steppe. Tree pollen of Pinus sylvestris and Betula pendula has maximum positive correlation with MAT, while with TJAN+MAP and TJUL these species correlate less strong.

The cluster analysis, as well as PCA and RDA analyses showed that the composition of the studied spore-pollen spectra adequately reflects not only the peculiarities of the altitudinal belts (biomes) of the vegetation cover and the composition of the parent phytocoenoses (plant functional types), but also the temperature-humidity gradients existing in this area. Consequently, despite the complex structure of the vegetation cover of the mountain region, the presented series of spore-pollen spectra can be used as a training set in the construction of transfer functions for their use in paleoreconstructions based on paleopalynological data.

Transfer function modeling was performed with the R package "rioja" 1.0-6 using the numerical methods WA, WA-PLS, MAT*, MLRC - evaluated by Bootstrap Cross-Validation to identify the strongest model for paleo reconstructions [Hall & Wilson, 1991; Payne et al., 2012]. Statistical analysis showed that for the presented set of modern spore-pollen spectra a significant models can be built for the factors TJUL, MAT, TJAN and MAP. Of the 4 types of models (based on WA, WAPLS, MAT* and MLRC methods) which we created for the 5 variables MAT, MAP, TJAN, TJUL and GCI for the presented set of modern spore-pollen spectra, the best model results were obtained by the MAT* method for the factors MAT, MAP, TJAN and GCI (Table 1). However, the transfer function model for TJUL created by the MLRC method (R2=0.7268 and RMSE=1.68°C) was the strongest. By performance characteristics our TJUL model is comparable to previously published models by other authors created for reconstruction the mean July temperature of the Arctic zone of Siberia [Klemm et al., 2013], and for reconstruction the vegetation cover characteristics such as afforestation [Tarasov et al., 2007; Zanon et al., 2018], NDVI [Liu et al., 2013; Chen et al., 2019], and fractional vegetation cover [Li et al., 2024].

Further statistical analysis of the data and comparison of the results with those published for the neighboring region of the central Tienshan Mountains [Li et al., 2024] showed that the leading climatic factor controlling the variability of spore-pollen spectra in the Altai-Sayan mountains of southern Siberia is the temperature of the growing season expressed as TJUL, while in the mountains of the central Tienshan such a factor is the annual precipitation - MAP. This reflects well the natural geographical patterns of vegetation-climate dependence in the more northern, humid and cold Altai and in the more southern hot and continental climate of Tienshan. Taking into account the different leading factors controlling the

variability of modern spore-pollen spectra and vegetation in the two regions under consideration, the newly created transfer functions can be recommended for paleoclimatic reconstructions in the Altai-Sayan region.

Key words: Spore-pollen spectrum, vegetation cover, Altai-Sayan mountain region, climate, paleo-reconstructions, transfer functions.

Используемые сокращения

WA – метод Взвешенной средней (Weighted Averaging);

WA-PLS – метод Взвешенной средней частичных наименьших квадратов (Weighted Averaging Partial Least Squares);

MAT* – техника Современных аналогов (Modern Analogue Technique);

MLRC – расчет Поверхности отклика максимальной вероятности (Maximum Likelihood response Surfaces);

МАТ – среднегодовая температура;

МАР – среднегодовое количество осадков

TJUL – температура самого теплого месяца (июля);

GCI – индекс континентальности Горчинского;

DCA – бестрендовый анализ соответствия (Detrended Correspondence Analysis);

PCA – метод главных компонент (Principal Component Analysis);

RDA – анализ избыточности (Redundancy Analysis);

 R^2 – коэффициент детерминации между наблюдаемым значением и реконструированным значением;

RMSE – среднее значение квадратической ошибки прогнозирования (Root Mean Square Error of prediction);

с.п.с. – спорово-пыльцевой спектр.

ВВЕДЕНИЕ

Современное изменение климата приводит к трансформации растительного и животного мира (IPCC, 2018). Не меньшую опасность представляет увеличение количества пожаров в результате современного изменения климата [Brushlinsky et al., 2008; Abatzoglou et al., 2019; Kukavskaya et al., 2013, 2016; Kharuk et al., 2015, 2018; Harrison et al., 2021]. Глобальное потепление также несёт риски сокращения поглощающей функции болот и изменения роли болотных экосистем с поглотителей парниковых газов на источники их эмиссии [Gallego-Sala et al., 2018]. Насколько наблюдаемые в наши дни явления обусловлены природной динамикой климата, а насколько антропогенным влиянием, возможно оценить только рассматривая долговременные изменения растительности и климата.

Современная глобальная сеть метеорологических наблюдений сложилась в XIX веке, то есть данные инструментальных наблюдений изменений климата охватывают лишь небольшой период истории нашей планеты. Объективные реконструкции долговременных количественных изменений климата прошлого возможны при использовании палеоэкологических методов исследования отложений прошлых эпох (озёрных, болотных, лёссовых), позволяющих реконструировать историю биологических сообществ, напрямую связанных с климатом. Предполагая, что взаимосвязи таксонов с экологическими условиями, благоприятными для их существования, остаются неизменными во времени, по крайней мере в течение четвертичного периода, можно реконструировать изменения прошлого климата на основе данных об ископаемых пыльцевых спектрах, отражающих материнские фитоценозы в период их формирования и захоронения. Используя данные о современном климате и современных сообществах организмов, существующих в конкретном климате, в качестве обучающего набора данных можно выявить статистические взаимосвязи между обилием таксонов в сообществах и количественными климатическими переменными [Seppä et al., 2004; Jiang et al., 2010; Lu et al., 2011; Klemm et al., 2013; Wei & Zhao, 2016]. Однако для успешной реконструкции палеоклимата необходим представительный набор данных современных спорово-пыльцевых спектров (с.п.с.), охватывающий все типы растительных сообществ, характерных для изучаемого региона и соседних территорий. Таким образом, изучение современных спорово-пыльцевых спектров различных ландшафтов региона необходимо для количественных реконструкций растительности и климата прошлого по ископаемым споровопыльцевым спектрам.

Для выявления взаимосвязей между составом пыльцевых спектров и показателями климата в количественном формате в зарубежных публикациях [Тагаsov et al., 2007; Liu et al., 2013; Zanon et al., 2018; Li et al., 2024] широко используется метод многомерного статистического анализа пыльцевых и климатических данных, включающий следующие техники расчета: связанный кластерный анализ; метод Взвешенной средней (WA – Weighted Averaging); метод Взвешенной средней частичных наименьших квадратов (WA-PLS – Weighted Averaging Partial Least Squares); технику Современных аналогов (МАТ* – Modern Analogue Technique), метод расчета Поверхности отклика максимальной вероятности (МLRC – Махітишт Likelihood response Surfaces). Несмотря на то, что современный растительный покров России в наибольшей степени сохранил черты естественной климатической зональности (по сравнению с Западной Европой и Китаем), данный подход и перечисленные статистические методы у нас в стране до сих пор использовались только для расчета переходных функций между составом современных с.п.с. и количественными климатическими параметрами на арктических территориях Сибири [Klemm et al., 2013]. Представляет интерес применение данного подхода для разработки переходных функций и для другого климатически чувствительного региона – горных районов Южной Сибири.

Горные районы Южной Сибири имеют ярко выраженную высотную зональность растительного покрова, аналогичную зональности на равнинной территории Северной Евразии [Кuminova, 1960; Smagin, 1980; Chytrý et al., 2008], но при меньших расстояниях между границами зон, что создаёт весьма сложную мозаику растительного покрова. Такая сложность растительного покрова долгое время отталкивала палеогеографов от детальных количественных палеореконструкций в горных районах. Мы же рассматриваем Алтае-Саянскую горную область и прилегающие к ней районы как естественную лабораторию для изучения взаимосвязей между растительными ассоциациями и климатическими параметрами не только в настоящем, но и в прошлом. Это связано с положением этой горной области на стыке различных климатических систем, где влажный умеренно континентальный климат Сибири встречается с сухим резко континентальным климатом Монголии. Современные ландшафты этой территории представляют собой мозаику биомов высотных поясов из межгорных степей, горных лесов и альпийских высокогорий в различном сочетании в зависимости от высоты над уровнем моря, экспозиции и климатического градиента снижения влажности и увеличения континентальности климата с северозапада на юго-восток Алтае-Саянской горной области [Кuminova, 1960; Rankova, Gruza, 2011].

Недавно опубликованы трансферные функции для количественных палеореконструкций, построенные с помощью техник ординации, для гор Центрального Тянь-Шаня [Li et al., 2024], расположенных к юго-западу от исследуемого нами региона. Авторы использовали обширную базу [Cao et al., 2022]: современных спорово-пыльцевых спектров (https://data.tpdc.ac/cn.), включающую 1058 современных пыльцевых спектров, покрывающих территорию в пределах 32°-58° с.ш. и 62°-100° в.д. Однако хотя Алтае-Саянский горный регион входит в означенную территорию, но в указанной базе данных он представлен лишь несколькими современными с.п.с., что не может достаточно хорошо отражать особенности растительного покрова этого региона. Кроме того, растительный покров в работе [Li et al., 2024] оценивался по спутниковым данным NDVI (https://landsweb.modaps.eosdis.nasa.gov). В нашем же исследовании мы представляем разработку новых трансферных функций для применения их конкретно для палеореконструкций в Алтае-Саянском регионе. Они основаны на дополнительной серии из 145 современных с.п.с., отражающих конкретные биомы и фитоценозы этого региона, связанные с наземными геоботаническими описаниями растительного покрова в точках отбора образцов.

Цель данного исследования состоит в разработке и оценке переходных (трансферных) функций между современными спорово-пыльцевыми спектрами, отобранными в различных растительных ассоциациях из всех высотных поясов Алтае-Саянской горной области, с прилегающими территориями равнин и климатическими параметрами для использования их в палеоэкологических и палеоклиматических реконструкциях в данном регионе на основе палеопалинологических данных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отбор субрецентных (современных) спорово-пыльцевых спектров

Район исследования довольно обширен: около 1100 км в направлении восток-запад и около 800 км в направлении север-юг и включает в себя как равнинные, так и горные территории, хотя в основном он принадлежит Алтае-Саянской горной области. Этот горный регион расположен на юге Западно-Сибирской равнины и Средне-Сибирского плоскогорья. Самые высокие его хребты поднимаются выше 3000-4000 м над уровнем моря и покрыты вечными снегами и ледниками. Нижерасположенные склоны покрыты горными лесами различного состава древесных видов, в зависимости от высоты над уровнем моря, экспозиции и увлажнённости склона. Межгорные котловины покрыты степной растительностью. В наиболее аридных условиях юго-восточного Алтая и Тувы встречаются опустыненные степи. Восточные и северные макросклоны Алтае-Саянской горной области покрыты берёзовыми и сосновыми лесами, переходящими в лесостепи и затем в степи по мере снижения и выравнивания рельефа. В период между 2000 и 2017 гг. было отобрано 145 субрецентных (современных) образцов с 57 участков региона, охватывающих все биомы исследуемой территории, включая прилегающие районы равнин – Алтайский край, Кемеровскую область, юг Томской области, Красноярский край, республики Алтай, Тува и Места отбора проб представлены на карте (Рис. 1). Согласно принятой в палеопалинологических реконструкциях классификации растительного покрова Сибири [Binney et al., 2017], субрецентные пыльцевые спектры были отобраны из 6 биомов: леса на возвышенностях (горные леса), леса на равнинах, лесостепи, степи, опустыненная степь и альпийская тундростепь. В качестве материала отбирались фрагменты напочвенных моховых подушек (польстеров) или фрагменты травяной подстилки и детрита, если мхи отсутствовали. Кроме этого, несколько образнов были представлены озерными отложениями. При отборе материала отмечались географические координаты и высота над уровнем моря, составлялись геоботанические описания окружающего растительного покрова.

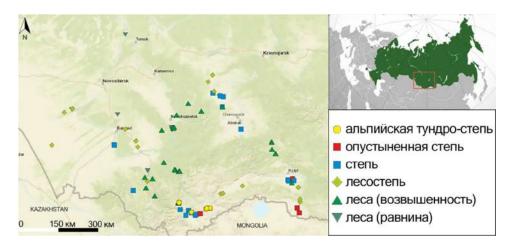


Рисунок 1. Расположение точек отбора современных (субрецентных) спорово-пыльцевых спектров в Алтае-Саянском горном регионе и прилегающих частях равнин (в каждой точке отбиралось от 1 до 6 образцов). Значками обозначены ключевые биомы.

Подготовка материала и спорово-пыльцевой анализ

При химической обработке образцов использовался модифицированный метод фон Поста [Grichuk, Zaklinskaya, 1948], включающий этапы обработки: 10% КОН, сито (300 мкм), HF, 10% HCl, в случаях с большим количеством минеральных частиц использовалась тяжелая жидкость KI + CdI + H₂O. Определение и подсчёт палиноморф проводились при увеличении × 400, образцы окрашивались фуксином. Для определения палиноморф использовали определители [Kupriyanova, 1965; Kupriyanova, Aleshina, 1972, 1978; Bobrov et al., 1983; Moore et al., 1991] и коллекцию пыльцы растений современной

флоры района исследований, имеющуюся в палеоэкологической группе ИМКЭС СО РАН. В каждом образце было подсчитано не менее 250 пыльцевых зерен (лишь в 2 образцах сумма составила 237). Всего было идентифицировано 143 таксона. Для последующего анализа были рассчитаны процентные соотношения таксонов, общая сумма пыльцевых таксонов принималась за 100%. Процент спор рассчитывался относительно этой суммы.

Климатические данные

Климат районов Алтае-Саянской горной области очень разнообразен. Среднегодовая температура приземного воздуха колеблется от +2 до -4°С. Средние температуры января колеблются от -12 до -30°С, средние температуры июля — от 20 до 12°С. Влажность климата меняется от очень влажного и относительно мягкого на западных и северных мегасклонах горной страны (с месячным количеством осадков более 80 мм) до резко континентального влажного и затем резко континентального сухого климата (с месячным количеством осадков менее 20 мм) — в направлении с северо-запада на юго-восток [Китіпоva, 1960; Polikarpov et al., 1986; Rankova, Gruza, 2011]. В зимнее время из-за контрастов рельефа и наличия межгорных долин и котловин широко распространены температурные инверсии. В связи с этим самые низкие температуры наблюдаются в Чуйской межгорной котловине, где средняя температура января составляет -31.7°С, абсолютный минимум достигает -60°С [Gvozdetsky, Mikhailov, 1978].

Для оценки соответствия растительности и климата и создания трансферных функций между с.п.с и климатическими параметрами было выбрано пять климатических переменных: TJUL — средняя температура июля, TJAN — средняя температура января, MAT — средняя температура года, MAP — среднегодовое количество атмосферных осадков, GCI — индекс континентальности Горчинского, отражающий степень континентальности климата в конкретном месте отбора образца, который был рассчитан по следующей формуле [Gorzyński, 1920]:

$$GCI = 1.7*(A-B)/C-20.4$$
,

где A – средняя TJUL за период наблюдений для отмеченного образца, B – средняя TJAN за период наблюдений для отмеченного образца, С – синус географической широты для отмеченного образца.

Для исследования использовались численные данные гидрометеорологических наблюдений сети Росгидромета (http://www.meteo.ru), составленные Е.Ү. Rankova and G.V. Gruza [2011] в виде карт на основе метеорологических данных 8 метеостанций (6 из которых расположены на территории Алтае-Саянской горной области и 2 — на прилегающих равнинных территориях). Для описания современного климата взят период 1976-2005 гг. Кроме того, мы использовали информацию из отечественных геоботанических монографий [Кuminova, 1960; Smagin et al., 1980] о конкретных функциональных типах растительности (фитоценозах), в которых отбирались современные пыльцевые спектры.

Статистические методы, используемые в исследовании

Статистическими методами решались три основные задачи исследования: 1 — выявление особенностей спорово-пыльцевых спектров различных биомов и фитоценозов Алтае-Саянского региона и прилегающих равнин; 2 — выявление основных климатических факторов, влияющих на состав с.п.с., и оценка их пригодности для создания переходных (трансферных) функций; 3 — собственно создание или моделирование трансферных функций, необходимых для палеореконструкций в исследуемом регионе.

При проведении статистической обработки данных мы исключили таксоны, встречающиеся реже чем в 4 спорово-пыльцевых спектрах. Для уменьшения влияния на модель экстремальных значений произведена подготовка данных путём перевода абсолютных значений подсчетов пыльцы и спор в их квадратные корни. В ходе работы выполнены:

- 1) связанный кластерный анализ для статистической оценки различий в с.п.с. разных природных зон, биомов и фитоценозов Южной Сибири с использованием пакета «rioja» 0.9-21 [Juggins, 2019];
- 2) DCA (бестрендовый анализ соответствия) для проверки градиента наших образцов по отношению к выбранным экологическим факторам. Длина оси DCA1 составила 1.92, что указывает на допустимость применения методов линейной ординации PCA и DCA [ter Braak, 1994; Birks, 1995];

- 3) РСА (метод главных компонент) точек отбора проб и отмеченных таксонов для изучения общей структуры калибровочного набора с использованием базового для «г» пакета «stats», а также пакетов «vegan» 2.6-4 [Oksanen et al., 2018] и «ellipse» 0.5.0 [Murdoch et al., 2018];
- 4) RDA (анализ избыточности) для изучения влияния климатических факторов на распределение данных. Для RDA и дальнейшего анализа из набора данных были исключены таксоны с широким экологическим ареалом;
- 5) моделирование трансферных функций проведено с помощью пакета R «rioja» 1.0-6 с использованием численных методов WA, WA-PLS, MAT*, MLRC оцененных методом бутстрэп (Bootstrap Cross-Validation) для выявления наиболее сильной модели для палеореконструкций [Hall, Wilson, 1991; Payne et al., 2012].

Методы построения трансферных функций WA и WA-PLS учитывают нелинейные взаимоотношения видов растений с окружающей средой. Они предполагают, что в благоприятных климатических нишах виды растений имеют наивысшую численность и что широта ниши определяет экологическую толерантность вида, то есть на исследуемом участке будут доминировать таксоны с оптимумами, близкими к условиям на участке [ter Braak & Juggins, 1993; Valle et al., 2019]. Реконструкции с использованием WA подвержены «краевому эффекту», когда реконструированные значения климатической переменной оказываются смещенными вблизи концов градиента в обучающем наборе. Чтобы уменьшить эту проблему, WA применяет коррекцию предполагаемых значений. Регрессионная модель подгоняется между «реконструированными» и «целевыми» значениями из современных образцов, чтобы оценить, насколько уменьшился диапазон, затем реконструкции масштабируются по отношению к диапазону целевых значений [Chevalier et al., 2020]. Мы попробовали использовать модель вывода WA с понижением веса толерантности, выделяя таксоны с меньшей толерантностью к климатическим переменным.

Метод WA-PLS в меньшей степени подвержен «краевому эффекту». При построении трансферной функции дополнительные компоненты используют «остаточные структуры» видовых данных для уточнения оптимумов с целью получения оценок выборки, которые лучше соответствуют переменной окружающей среды. Количество компонент для использования в WA-PLS оценивается методом перекрестной проверки (cross-validation) и рандомизированным t-тестом.

МАТ*, как и другие методы палеореконструкции с использованием трансферных функций, опирается на современный калибровочный набор данных с.п.с. Он использует коэффициенты разнородности для измерения различий между ископаемыми образцами и потенциальными современными аналогами (субрецентными образцами) [Overpeck et al., 1985; Ohlwein, Wahl, 2012]. Для палеоклиматических реконструкций МАТ* выбирает «лучший» аналог, который определяется как современный образец, находящийся на наименьшем расстоянии несходства от данного ископаемого образца [Ohlwein, Wahl, 2012]. То есть экологические параметры для каждого ископаемого образца реконструируются, используя как основу параметры «лучших» (наименее несходных с ними) современных образцов-аналогов. Количество современных аналогов с наилучшими показателями выбирается путем сравнения значений R² (коэффициентом детерминации между наблюдаемым значением и реконструированным значением) и RMSEP (средним значением квадратической ошибки прогнозирования) для 1-10 ближайших аналогов.

MLRC (поверхности отклика максимальной вероятности) строит кривые отклика с использованием обобщенных линейных моделей, подбирая отдельную модель отклика для каждого таксона. Набор моделей отклика и пропорций таксонов в ископаемых образцах позволяет оценить переменную с помощью метода максимальной вероятности (maximum likelihood) [Oksanen et al., 1988].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Результаты кластерного анализа

Перед анализом все спектры были ранжированы по градиенту высоты от равнинных лесов (внизу диаграммы до высокогорной тундростепи (в верхней части диаграммы) на основе геоботанических описаний соответствующих биомов (Рис. 2). Связанный кластерный анализ всей выборки современных

с.п.с. выделил 9 кластеров, которые хорошо отражают естественную широтную и высотную зональность исследуемого региона. Биом равнинных лесов выделяется внизу графика кластером с доминированием пыльцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) при содоминирующей роли пыльцы березы повислой (*Betula pendula*). Спектры биома горных лесов оказались представлены 3 кластерами, один из которых связан с равнинными лесами, другой — с лесостепями. Третий (центральный и более независимый) кластер отражает спектры с обилием пыльцы пихты (*Abies sibirica*) и берёзы при повышенном обилии спор папоротников (Monolete). Этот кластер отражает горные темнохвойные берёзово-пихтовые высокотравно-папоротниковые леса и черневые леса, распространённые на западных склонах Кузнецкого Алатау и на северных склонах Западного Саяна. Горные кедровые леса здесь занимают верхнюю часть лесного пояса, а в Центральном Алтае они совместно с лиственницей формируют лесной пояс. Поскольку в этих лесах исчезает высокотравно-папоротниковый покров, но возрастает участие осок, то в спорово-пыльцевых спектрах этого кластера абсолютно доминирует пыльца кедра сибирского (*Pinus sibirica*), повышено обилие пыльцы карликовой берёзки (*Betula nana*) и осоки, но исчезают споры папоротников. Пыльца сосны обыкновенной присутствует в них в фоновом обилии.

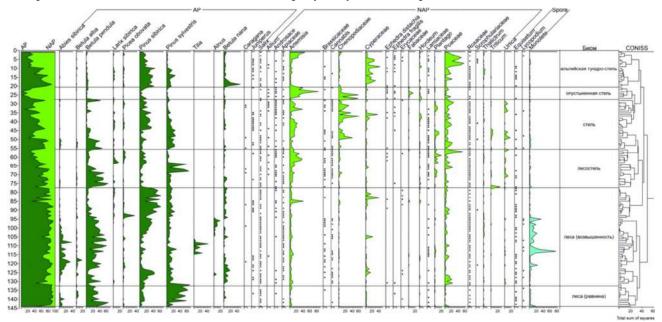


Рисунок 2. Результаты связанного кластерного анализа современных (субрецентных) споровопыльцевых спектров Алтае-Саянского региона и прилегающих частей равнин.

Лесостепные спектры также представлены двумя кластерами. В первом кластере абсолютно доминирует пыльца берёзы повислой (спектры берёзовой лесостепи равнины). Во втором кластере повышено обилие пыльцы кедра и лиственницы при обилии пыльцы полыни (Artemisia). Этот кластер отражает спектры островных степей Алтая, окруженных горными склонами с кедрово-лиственничными горными лесами. В нескольких пыльцевых спектрах абсолютно доминирует пыльца сосны обыкновенной. Они представляют растительный покров ленточных и островных сосновых боров, окруженных степными пространствами. Во всех лесостепных спектрах повышено обилие пыльцы полыни, злаков и маревых. Степные спектры также представлены двумя кластерами, первый из которых имеет связь с лесостепными спектрами, а второй – с кластером опустыненной степи. Во всех степных спектрах повышено обилие пыльны полыни, маревых и злаков и в различной степени древесных вилов в зависимости от места отбора образцов. Кластер с.п.с. опустыненной степи имеет связь со степными спектрами, отличаясь максимальным обилием пыльцы полыни и маревых при минимальном обилии пыльцы древесных видов. Спектры высокогорной тундростепи отличаются повышенным обилием пыльцы осок (Carex) и злаков (Poaceae). Часть из них содержит много пыльцы полыни, а другая часть много пыльцы карликовой берёзки (Betula nana). Обилие пыльцы кедра во многих спектрах этой группы тоже повышено за счет заноса её из ближайших кедровых лесов, произрастающих у верхней границы

лесного пояса. Таким образом, кластерный анализ изученных спорово-пыльцевых спектров четко выявил как высотную поясность растительного покрова (биомы), так и конкретные фитоценозы (функциональные типы растительности), в которых отбирались образцы.

Результаты анализа методом главных компонент (РСА)

Для РСА были использованы только таксоны, представленные не менее чем в 4 споровопыльцевых спектрах. Результаты РСА-анализа четко распределяют пыльцевые типы по биомам: равнинных лесов; горных лесов; лесостепи; степей; опустыненной степи и альпийской тундростепи (Рис. 3). Судя по распределению видов и их экологии, ось 1, объясняющая 7.2% вариабельности спектров, отражает градиент влажности, а ось 2, объясняющая 6.2% вариабельности, связана с градиентом температуры. Соответственно этим градиентам распределились типы палиноморф. Выделяются поля соответствующих биомов, которые на рисунке 3 обозначены разными значками и цветом овалов. Так, в наиболее влажных и тёплых условиях в правой верхней четверти графика РСА расположены палиноморфы, характерные для биомов равнинных лесов и горных темнохвойных и черневых лесов с обилием пихты (Abies sibirica), берёзы (Betula pendula) и липы (Tilia) с высокотравнопапоротниковым травяным покровом. В холодных и сухих условиях (левая нижняя четверть графика РСА) расположены палиноморфы биомов альпийской тундростепи (желтый овал) и опустыненной степи (розовый овал). Биомы равнинных лесов, горных темнохвойных и черневых лесов практически не пересекаются с биомами альпийской тундростепи и опустыненной степи на графике РСА.

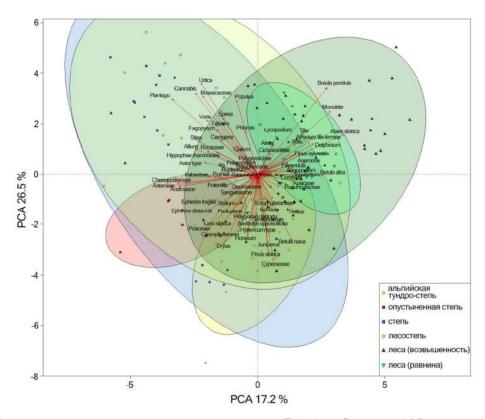


Рисунок 3. Биплот анализа методом главных компонент (PCA) выборки из 145 современных споровопыльцевых спектров Алтае-Саянского региона и прилегающих частей равнин. Значками и цветом овалов обозначены с.п.с. различных биомов на территории исследования.

Но в целом биом горных лесов (зелёный овал) имеет гораздо более широкие экологические границы по сравнению с первым, пересекаясь со всеми биомами региона исследования, что отражает комплексную природу растительного покрова Алтае-Саянского региона. Также широкую амплитуду толерантности к экологическим условиям демонстрирует биом степи (голубой овал). Биом лесостепи

(светло-зелёный овал) в большей части совпадает с биомами степи по экологическим требованиям, но несколько сдвинут в сторону лесного биома от биома альпийской тундростепи и опустыненной степи. На РСА-графике в левой верхней четверти хорошо выделяются пыльцевые типы, маркирующие антропогенное влияние: *Triticum, Urtica, Cannabis, Fagopirum*. Экологические условия произрастания этих растений менее влажные, чем в черневых и темнохвойных горных лесах, но более мягкие и влажные, чем в опустыненной степи и в высокогорной тундростепи. То есть в исследуемом регионе человек освоил для земледелия и проживания (судя по присутствию пыльцы антропогенных индикаторов) наиболее благоприятные по климату районы степного и лесостепного биомов.

Результаты анализа методом избыточности (RDA)

RDA-метод был использован для изучения влияния климатических факторов на состав споровопыльцевых спектров и для выявления факторов статистически пригодных для построения переходных (трансферных функций). RDA-анализ был выполнен для 6 климатических параметров: TJUL, MAP, TJAN, MAT, GCI и Altitude (средняя температура июля, средняя температура года, средняя температура января, среднегодовое количество атмосферных осадков, индекс континентальности Горчинского и высота над уровнем моря соответственно) (Рис. 4 A). График RDA выявил положительную корреляцию между MAP и TJAN, а также с пыльцой Abies sibirica и спорами папоротника (Monolete), что четко отражает распространение темнохвойной высокотравно-папоротниковой горной тайги и черневых лесов с пихтой, осиной и липой на западном макросклоне Кузнецкого Алатау и на северном макросклоне Западного Саяна (без липы) в районах с максимальным количеством атмосферных осадков и более мягкими зимами с обильным снежным покровом. Положительная корреляция обнаружена между фактором Altitude и пыльцой Pinus sibirica, Betula nana и Cyperaceae, что отражает климатические условия верхней части пояса горных лесов и субальпийского пояса разреженных кедровников с зарослями Betula nana, осоки и участками альпийских лугов. Пыльца ксерофитных растений из таксонов Artemisia и Chenopodiaceae сильно положительно коррелирует с континентальностью климата Горчинского (GCI). Пыльца злаков Роасеае в равной степени коррелирует с факторами GCI и Altitude, отражая распространение злаков как в высокогорных тундрах, так и в степях. В Юго-Восточном Алтае и в Туве эти факторы (GCI и Altitude), действуя совместно, создают условия для сохранения реликтового типа растительности ледникового периода – тундростепи. Среди древесной пыльцы максимальную положительную корреляцию с MAT имеет пыльца Pinus sylvestris и Betula pendula. С совмещенными факторами TJAN+MAP эти виды коррелируют в меньшей степени, но также положительно. Сильную отрицательную корреляцию они имеют с факторами GCI и Altitide.

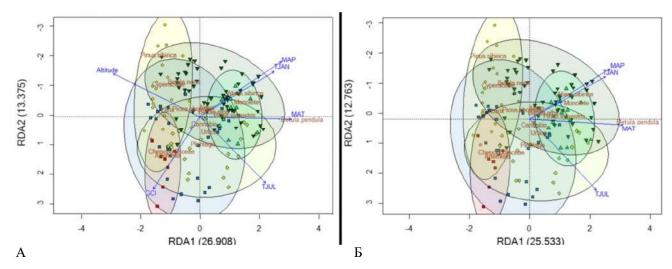


Рисунок 4. Биплоты RDA-анализа выборки из 145 современных спорово-пыльцевых спектров Алтае-Саянского региона и прилегающих частей равнин. A- до теста VIF, B- после теста VIF (условные обозначения см. на Рис. 3).

Интересно, что пыльца антропогенных индикаторов, таких как *Plantago, Urtica, Cannabis,* также сильно коррелирует с ТЈUL. Это означает, что высокие значения средней температуры июля (ТЈUL) являются свойством ландшафтов, наиболее пригодных для сельскохозяйственного освоения человеком. Именно температура вегетационного сезона наиболее важна для успешного выращивания урожая в зоне рискованного земледелия, каковой является Сибирь. С МАР у антропогенных компонентов корреляция тоже положительная, но очень слабая. В то же время высокогорные, резко континентальные и излишне увлажнённые районы Алтае-Саянской горной области для земледелия непригодны, и в с.п.с. этих районов отсутствует пыльца антропогенных индикаторов.

Собственные значения пропорций, объясняющих вариабельность и оценки R^2 , оказались довольно низкими в RDA, и мы провели тест на выявление факторов инфляции дисперсии (Variance Inflation Factors – VIF), чтобы проверить, все ли выбранные нами климатические факторы объясняют вариабельность спорово-пыльцевых спектров. На рисунке 4 представлено два графика RDA: А – до теста VIF, Б – после теста VIF. Если значение VIF исследуемого фактора было больше 10, то это означало, что данный климатический фактор сильно коррелирует с другими факторами и индивидуально объясняет малую долю вариабельности данных [ter Braak, 1988]. На рисунке 4Б показаны те климатические факторы, которые прошли тест VIF и по статистическим законам рекомендуются для построения переходных функций. Таковыми оказались TJUL, MAT, TJAN и MAP (средняя температура июля, средняя температура года, средняя температура января и среднегодовое количество осадков соответственно). Фактор GCI (индекс континентальности Горчинского) и фактор Altitude (высота над уровнем моря) не прошли теста VIF. Эти два фактора оказались сильно связаны друг с другом и с МАТ, поэтому использовать их для построения трансферной функции не рекомендуется. Модели на их основе будут статистически незначимы, поскольку не определена доля их участия в совместном влиянии факторов Altitude, GCI и MAT. Статистически значимые факторы могут быть использованы для построения трансферных функций, а незначимые – не могут. Тем не менее высота над уровнем моря – это важный фактор в экологии растительных сообществ. Эмпирически известно, что температура в горах Алтая изменяется вдоль высотных градиентов. Так, TJUL понижается с поднятием в горы, а TJAN, наоборот, повышается до определённого уровня за счет явления зимних температурных инверсий. Так же с поднятием в горы увеличивается МАР с 133 мм/год, согласно данным метеостанции Кош-Агач (1750 м н.у.м.), до 539 мм/год – на метеостанции Актру (2150 м н.у.м.). Это объясняет сильную негативную корреляцию факторов Altitude и TJUL на левом RDA-графике. Корреляция Altitude с MAP и TJAN менее сильная, но тоже отрицательная. Таким образом, модель (переходная функция) для Altitude (если игнорировать рекомендации статистики) в горах Алтая будет отражать как высоту над уровнем моря, так и влияние MAT, TJUL и MAP. То же касается модели GCI. Мы также выявили долю совместного и индивидуального вклада статистически значимых климатических факторов в вариабельность с.п.с. Оказалось, что TJUL является наиболее независимым (от других факторов) климатическим фактором, контролирующим максимальную долю вариабельности – 10,6%. Это может быть связано с доминирующим влиянием географической широты на растительный покров и его с.п.с. В то же время влияние MAP и TJAN оказалось значительно слабее, составляя 3.5 и 2.7% соответственно. фактора контролируются влиянием западных влагоносных воздушных течений, обеспечивающих атмосферными осадками Алтае-Саянскую горную область, и поэтому эти факторы (MAР и TJAN) сильно связаны.

Таким образом, проведённый статистический анализ 145 современных с.п.с. с территории Алтае-Саянской горной области и прилегающих районов равнин показал, что их состав адекватно отражает высотные и температурно-влажностные градиенты, несмотря на сложную комплексную структуру растительного покрова, и представленная серия с.п.с. применима для обучающей выборки в создании трансферных (переходных) функций для использования их в палеореконструкциях на основе палеопалинологических данных. По статистическим законам значимые модели можно построить для факторов TJUL, MAT, TJAN и MAP.

Трансферные функции

Мы создали четыре типа моделей вывода для нашей обучающей выборки с.п.с. на основе температурно-влажностных показателей климата. Характеристики работы четырех типов трансферных

функций (WA, WAPLS, MAT* и MLRC) для 5 переменных (МАТ, МАР, ТЈАN, ТЈИL и GCI), построенных на обучающей выборке из 145 спорово-пыльцевых спектров Алтае-Саянского региона и климатических параметров, соответствующих каждому спектру, показаны в таблице 1. Для большинства экологических параметров наилучшие результаты показала модель MAT* со значениями t-критериев R^2 в пределах 0.74-0.83 и ошибками 1.2° для MAT, 137 мм для MAP, 2.7° для ТЈАN и 6.7 для GCI (Табл. 1). Количество аналогов, использованных для достижения наилучших результатов в MAT*, составило 5. Единственным исключением стал ТЈUL, где наибольший R^2 и наименьший RSME были получены для модели MLRC ($R^2 = 0.7268$, RMSE = 1.6819°C). То есть для реконструкции среднегодовых температур (МАТ), среднеянварских температур (ТЈАN) и годового количества осадков (МАР) рекомендуется использовать модель MAT*, а для реконструкции среднеиюльских температур (ТЈUL) лучшие результаты даёт модель MLRC. При проверке моделей методом бутстрэп все значения RMSE составили: 1.18-1.33°C для МАТ; 136.33-152.88 мм для МАР; 2.74-3.68°C для ТЈАN; 1.55-1.71°C для ТЈUL и 6.75-9.27 для GCI (Табл. 1).

Таблица 1. Характеристики моделей трансферных функций

	WA		WAPLS		MAT*		MLRC	
Parameters	R^2	RMSE	\mathbb{R}^2	RMSE	R ²	RMSE	R ²	RMSE
MAT	0.6792	1.2255	0.72254	1.1812	0.7574	1.2382	0.7308	1.3298
MAP	0.6516	136.33	0.6515	136.43	0.7447	137.04	0.6366	152.88
TJAN	0.5876	3.2174	0.663	3.0424	0.8247	2.743	0.5863	3.6722
TJUL	0.6325	1.6378	0.6909	1.5563	0.691	1.7044	0.7268	1.6819
GCI	0.5251	8.1331	0.5253	8.1502	0.8153	6.7586	0.5466	9.265

Сравнение выявленных статистических связей и созданной модели переходной функции с другими авторами

К настоящему времени опубликовано всего несколько статей, касающихся современных споровопыльцевых спектров Южной Сибири, но полученные нами результаты хорошо согласуются с опубликованными [Pelànkovà et al., 2008]. Среди подтверждённых закономерностей отметим следующие: 1. Повышение обилия пыльцы Artemisia, Poaceae, Betula pendula, Pinus sibirica, P. sylvestris является наилучшим индикатором состава растительности, типа ландшафта и климатических характеристик в горах Южной Сибири; 2. Большое обилие пыльцы Artemisia, Poaceae, Chenopodiaceae и присутствие пыльцы Ephedra является индикатором степей; 3. Доминирование пыльцы Pinus sibirica, P. sylvestris и Abies в с.п.с. разделяет разные типы хемибореальных лесов. В дополнение к этому наши исследования показали, что повышенное обилие пыльцы Pinus sibirica, отмеченное в с.п.с. у верхней границы леса, индицируют более влажные условия и более низкие температуры июля. Пыльца Betula pendula, по данным [Pelànkovà et al. 2008], является индикатором влажных условий. Наши же данные свидетельствуют о том, что берёза, кроме достаточной влажности климата, предпочитает более тёплые летние и зимние температуры, что хорошо согласуется с распространением сосновых и берёзовых лесов в низкогорьях Алтая. Напротив, пыльца Larix является индикатором более сухих условий и более низких температур января, что отражает распространение лиственницы в Центральном Алтае на больших относительных высотах и в условиях более континентального и сухого климата.

Рассматривая статистические закономерности связи современных с.п.с. Алтае-Саянского региона и прилегающих районов равнин с климатическими параметрами, выявленными в данном исследовании, напомним, что максимально независимое влияние на вариабельность спектров здесь оказывает фактор TJUL, который объясняет 10,6% вариабельности, далее идёт фактор MAP (3,5%) и затем фактор TJAN

(2,7%). Если сравнить эти данные с аналогичными, опубликованными для Центрального Тянь-Шаня [Li et al., 2024], то в них максимально независимое влияние на растительность и современные с.п.с. оказывает фактор МАР (обозначенный как Pann в оригинальной публикации), объясняющий 15% вариабельности. Затем следуют фактор ТЈАN (9,3%) и фактор ТЈUL (4,3%). Таким образом, статистические исследования современных с.п.с. в их связи с климатическими параметрами показали, что в Алтае-Саянских горах Южной Сибири ведущим климатическим фактором, контролирующим вариабельность с.п.с и, следовательно, материнской растительности, является температура вегетационного периода, выражением которой является ТЈUL, а в горах Центрального Тянь-Шаня таким фактором является годовое количество атмосферных осадков — МАР. Это хорошо отражает природные закономерности более северного и холодного Алтая и более южного с более жарким континентальным климатом Тянь-Шаня. Учитывая разные ведущие факторы, контролирующие вариабельность с.п.с. в двух рассматриваемых регионах, создание отдельных трансферных функций для Алтае-Саянского горного региона оправдано и необходимо.

Модель переходной функции для TJUL, созданная нами методом MLRC (R²=0.7268 и RMSE=1.68°C) на основе представленной в данной работе обучающей выборки с.п.с., является достаточно сильной и сравнимой с опубликованными ранее моделями. Градиент изменения TJUL в исследованном регионе составляет 5.6-20.8°C. Статистически полученная нами модель сравнима и даже несколько сильнее ранее опубликованной модели переходной функции для t° июля арктической зоны Сибири [Klemm et al., 2013], где температурный градиент равен 7.5–18.7°C, а R^2 =0.61 и RMSE=1.57°C. касается опубликованных к настоящему времени других переходных функций для палеореконструкций на основе палеопалинологических данных для Евразийского континента, то в них использовались иные подходы оценки растительного покрова, при которых растительный покров определялся преимущественно на основе оценки космических снимков, а не на основе конкретных геоботанических описаний в точках отбора современных с.п.с. Так были созданы переходные функции для оценки доли лесного покрова в Северной Азии [Tarasov et al., 2007] с характеристиками модели R^2 =0.77 и RMSE=11.69; для оценки NDVI в Северном Китае [Liu et al., 2013] с силой модели R^2 =0.62 и Внутренней Монголии [Chen et al., 2019] с характеристикой модели R^2 =0.72 и RMSE=0.08; для реконструкции доли лесного покрова в Восточноазиатском регионе [Tian et al., 2016] с характеристикой модели R^2 =0.66 и RMSE=9.18; для реконструкции лесного покрытия в Европе [Zanon et al., 2018] с силой модели R²=0.75; для оценки степени фракционированности растительного покрова в Центральном Тянь-Шане и прилегающих территориях [Li et al., 2024] с силой модели R^2 =0.78 и RMSE=0.12.

Таким образом, созданная нами модель переходной функции сравнима по статистической достоверности с ранее опубликованными, но более точна в плане отражения экологических потребностей конкретных видов растений и растительных сообществ, распространённых в Алтае-Саянском регионе, поскольку она основана на конкретных геоботанических описаниях в точках отбора спорово-пыльцевых спектров, составляющих обучающую выборку модели.

ВЫВОДЫ

Многомерный статистический анализ 145 современных спорово-пыльцевых спектров с территории Алтае-Саянской горной области и прилегающих районов равнин, проведённый с помощью техник кластерного анализа РСА и RDA, показал, что их состав адекватно отражает высотные пояса растительного покрова и температурно-влажностные градиенты, существующие на этой территории, а также состав материнских фитоценозов. Следовательно, несмотря на сложную комплексную структуру растительного покрова, представленная серия с.п.с. может применяться в качестве обучающей выборки в построении трансферных (переходных) функций для использования их в палеореконструкциях на основе палеопалинологических данных.

Проведенный статистический анализ показал, что по представленной выборке современных с.п.с. значимые модели можно построить для факторов TJUL, MAT, TJAN и MAP. Из 4 типов моделей (WA, WAPLS, MAT* и MLRC), созданных нами для 5 переменных (MAT, MAP, TJAN, TJUL и GCI) на основе представленной выборки с.п.с., наилучшие результаты моделей получены методом MAT* для факторов MAT, MAP, TJAN и GCI. Однако наиболее сильной оказалась модель переходной функции для TJUL,

созданная методом MLRC (R^2 =0.7268 и RMSE=1.68°C). По характеристикам эта модель сопоставима с ранее опубликованными моделями других авторов, созданными для реконструкции среднеиюльской температуры арктической зоны Сибири и для реконструкции таких характеристик растительного покрова, как облесённость, NDVI и фракционированность.

Дальнейший статистический анализ наших данных и сопоставление полученных результатов с опубликованными по соседнему региону (Центральный Тянь-Шань) показали, что в Алтае-Саянских горах Южной Сибири ведущим климатическим фактором, контролирующим вариабельность споровопыльцевых спектров, является температура вегетационного периода, выражением которой является ТЈUL, а в горах Центрального Тянь-Шаня таким фактором является годовое количество атмосферных осадков — МАР. Это хорошо отражает природные географические закономерности зависимости растительности от климата в более северном и холодном Алтае и в более южном с жарким континентальным климатом Тань-Шане. Учитывая разные ведущие факторы, контролирующие вариабельность с.п.с. в двух рассматриваемых регионах, вновь созданные трансферные функции можно рекомендовать для палеоклиматических реконструкций в Алтае-Саянском регионе.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке бюджетного проекта ИМКЭС СО РАН № FWRG-2021-0003. Авторы благодарны Бляхарчуку Павлу Анатольевичу за помощь при сборе современных пыльцевых спектров в экспедициях.

ЛИТЕРАТУРА

Abatzoglou J.T., Williams A.P., Barbero R. 2019. Global emergence of anthropogenic climate change in fire weather indices. *Geophysical Research Letters*, 46 (1): 326-336.

Binney H., Edwards M., Macias-Fauria M., Lozhkin A., Anderson P., Kaplan J. O., Andreev A., Bezrukova E., Blyakharchuk T., Jankovska V., Khazina I., Krivonogov S., Kremenetski K., Nield J., Novenko E., Ryabogina N., Solovieva N., Willis K., Zernitskaya V. 2017. Vegetation of Eurasuia from the last glacial maximum to present: Key biogeographic patterns. *Quaternary Science Reviews*, 157: 80-97. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.11.022.

Birks H.J. B. 1995. Quantitative palaeoenvironmental reconstructions. In: *Statistical Modelling of Quaternary Science Data. Technical Guide* (D. Maddy, J.S. Brew, eds.), vol. 5. pp. 161-254. Quaternary Research Association, Cambridge.

Bobrov A.E., Kupriyanova L.A., Litvintseva M.V., Tarasevich V.F. Spores of ferns and pollen of pteridophyta and monocotyledonous plants of the flora of the European part of the USSR. Nauka, L., 1983. 208 pp. [Бобров А.Е., Куприянова Л.А., Литвинцева М.В., Тарасевич В.Ф. 1983. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Ленинград: Наука. 208 с.].

Brushlinsky N.N., Wagner P., Sokolov S.V. 2003. The problem of fires in the world at the beginning of the XXI century. *Fire and Explosion Safety*, 12 (1): 7–14 (in Russian). [Брушлинский Н.Н., Вагнер П., Соколов С.В. 2003. Проблема пожаров в мире в начале XXI столетия // Пожаровзрывобезопасность Т. 12, N 1. С. 7-14].

Cao X., Tian F., Xu Q., Ni J., Herzshuh U. 2022. *Modern Pollen Dataset for Asia*. National Tibetan Plateau Data Center. URL: https://doi.org/10.11888/Paleoenv.tpdc.272378 (Last accessed 30.09.2024).

Chevalier M., Davis B.A.S., Heiri O., Seppä H., Chased B.M. Gajewski K., Lacourse T., Telford R.J., Finsinger W., Guiot J., Kühl N., Maezumi S.Y., Tiptonm J.R., Carter V.A., Brussel T., Phelps L.N., Dawson A., Zanon M., Vallé F., Nolan C., Mauri A., de Vernal A., Izumi K., Holmström L., Marsicek J., Goring S., Som mer P.S., Chaput M., Kupriyanov D. 2020. Pollen-based climate reconstruction techniques for late Quaternary studies. *Earth-Science Reviews*, 210: 103384. https://doi.org/10.1016/l.earscirev.2020.103384.

Chen D.X., Wang W., Liu L.N., Jiang Y.J., Li Y.Y., Niu Z.M., Ma Y.Y., He J. 2019. Lake central surface sedinent based pollenvegetation cover transfer functions and its application in Inner Mongolia Plateau and adjacent area. *Arid Land Geography* 42 (5): 1011-1022.

Chytrý M., Danihelka J., Kubešová S., Lustyk P., Ermakov N., Hájek M., Hájková P., Kočí M., Otýpková Z., Roleček J., Řezníčková M., Šmarda P., Valachovič M., Popov D., & Pišút I. 2008. Diversity of forest vegetation across a strong gradient of climatic continentality: Western Sayan Mountains, southern Siberia. *Plant Ecology* 196: 61-83.

Gallego-Sala A. V. et al. (75 coauthors). 2018 Latitudinal limits to the predicted increase of the peatland carbon sink with warming. *Nature Climate Change* 8: 907-913.

Gorzyński L. 1920. Sur le calcul du degreè du continentaliasme et son application dans la climatologie. *Geografiska Annaler*, 2: 324-331.

Grichuk V.P., Zaklinskaya E.D. 1948. Analysis of fossil pollen and spores and their application in paleogeography. Geografgiz, Moscow, 223 pp. (in Russian). [Гричук В.П., Заклинская Е.Д. 1948. Анализ ископаемой пыльцы и спор и их применение в палеогеографии. Москва: Географгиз. 223 c.].

Gvozdetsky N.A., Mikhailov N.I. 1978. Physical Geography of the USSR. Asian part: textbook for students of geographical faculty of universities. Mysl', Moscow, 512 pp. (in Russian). [Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. 1978. Физическая география СССР. Азиатская часть: учебник для студентов географического факультета университетов. М.: Мысль. 512 с.].

Hall P., Wilson S.R. 1991. Two guidelines for bootstrap hypothesis testing. *Biometrics* 47: 757-762.

Harrison S.P., Prentice I.C., Bloomfield K.J., Dong N., Forkel M., Forrest M., Ningthoujam R.K., Pellegrini A., Shen Y., Baudena M., Cardoso A.W., Huss J.H., Joshi J., Oliveras I., Pausas J.G., Simpson K.J. 2021. Understanding and modelling wildfire regimes: an ecological perspective. *Environmental Research Letters* 16 (12): 125008.

Jiang W., Guiot J., Chu G., Wu H., Yuan B., Hatté C., Guo, Z. 2010. An improved methodology of the modern analogs technique for palaeoclimate reconstruction in arid and semi-arid regions. *Boreas*, 39: 145-153.

Juggins S. 2019. Rioja: Analysis of Quaternary Science Data, R package version (0.9–21). URL: http://cran.r-project.org/package=rioja (Last accessed 30.09.2024).

Kharuk V.I., Ranson K.J., Petrov I.A., Dvinskaya M.L., Im S.T., Golyukov A.S. 2019. Larch (*Larix dahurica* Turcz) growth response to climate change in the Siberian Permafrost Zone. *Regional Environmental Change*, 19(1): 233-243. https://doi.org/10.1007/s10113-018-140.

Kharuk V.I., Dvinskaya M. L., Petrov I.A., Im S.T., Ranson K.J. 2015. Larch forests of Middle Siberia: Long-term trends in fire return intervals. *Environmental Research Letters*, 16: 2389-2397. https://doi.org/10.1007/s10113-016-0964-9.

Klemm J., Herzschuh U., Pisaric M. F. J., Telford R. J., Heim B., Pestryakova L. A. 2013. A pollen-climate transfer function from the tundra and taiga vegetation in Arctic Siberia and its applicability to a Holocene record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 386: 702-713.

Kukavskaya E., Soja A., Petkov A., Ponomarev E., Ivanova G., Conard S. 2013. Fire emissions estimates in Siberia: Evaluation of uncertainties in area burned, land cover, and fuel consumption. *Canadian Journal of Forest Research* 43: 493-506. https://doi.org/10.1139/cjfr-2012-0367.

Kukavskaya E.A., Buryak L.V., Shvetsov E.G., Conard S.G., Kalenskaya O.P. 2016. The impact of increasing fire frequency on forest transformations in southern Siberia. *Forest Ecology and Management* 382: 222-230. https://doi.org/10.1016/j.foreco.

Kuminova A.V. 1960. Vegetation cover of Altai. SO AS, Novosibirsk, 450 pp. (in Russian). [Куминова А.В. 1960. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во. СО АН. 450 с.].

Kupriyanova L.A. 1965. Palynology of the earwigs. Nauka, Leningrad, 215 pp. [Куприянова Л.А. 1965. Палинология серёжкоцветных. Л.: Наука. 215 с.].

Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1972. *Pollen and spores of plants of the flora of the European part of the USSR*. Nauka, Leningrad, Vol. 1, 171 pp. [Куприянова Л.А., Алёшина Л.А. 1972. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 1. 171 с.]

Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1978. Pollen of dicotyledonous plants of the flora of the European part of the USSR. Leningrad, Nauka, Vol. 2, 184 pp. [Куприянова Л.А., Алёшина Л.А. 1978. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 2. 184 с.].

Li X., Sun A., Yang Y., Zhang D. Wu S. 2024. Modern pollen-vegetation coverage relationships and its application for Holocene vegetation reconstructions in the central Tianshan Mountains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 635: 111963. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2023.111963.

Liu G., Yin Y., Liu H. Y., Hao Q. 2013. Quantifying regional vegetation cover variability in North China during the Holocene: Implications for climate feedback. *PloS One* 8 (8): e71681.

Lu H., Wu N., Liu K., Zhu L., Yang X., Yao T., Wang L., Li Q., Liu X., Shen C., Li X., Tong G., Jiang H. 2011. Modern pollen distributions in Qinghai-Tibetan Plateau and the development of transfer functions for reconstructing Holocene environmental changes. *Ouaternary Science Reviews* 30: 947–966.

Moore P.D., Webb J.A., Collinson, M.E. 1994. Pollen analysis. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 217 pp.

Murdoch D., Chow E.D., Celayeta J.M. F. 2018. Ellipse: Functions for Drawing Ellipses and Ellipse-Like Confidence Regions, R package version (0.4.1). URL: https://CRAN.Rproject.org/package=ellipse (Last accessed 09.2024).

Ohlwein C., Wahl E. R. 2012. Review of probabilistic pollen-climate transfer methods. *Quaternary Science Reviews* 31: 17-29.

Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P.R., O'Hara R.G., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wagner H. 2018. Vegan: Community Ecology Package. R Package version (2.5-2). URL: http://CRAN.Rproject.org/package=vegan (Last accessed 09.2024).

Oksanen J., Laara E., Huttunen P., Merilainen J. 1988. Estimation of ph optima and tolerances of diatoms in lake sediments by the methods of weightered averaging least squeres and maximum likelihook and their use for the prediction of lake acidity. *J. Paleolimnol* 1: 39-49. https://doi.org/10.1007/BF00202192.

Overpeck J.T., Webb III T., Prentice I.C. 1985. Quantitative interpretation of fossil pollen spectra: dissimilarity coefficients and the method of modern analogs. *Quaternary Research* 23: 87-108.

Payne R.J., Telford R.J., Blackford J.J., Blundell A., Booth R.K., Charman D.J., Lamentowicz L., Lamentowicz M., Mitchell E.AD, Potts G., Swindles G.T., Warner B.G., Woodland W. 2012. Testing peatland testate amoeba transfer functions: Appropriate methods for clustered training-sets. *The Holocene* 22(7): 819-825.

Pelànkovà B., Kuneš P., Chytry M., Jankovska V., Ermakov N., Svobodova-Svatavska H. 2008. The relationships of modern pollen spectra to vegetation and climate along a steppe forest tundra transition in southern Siberia, explored by decision trees. *The Holocene* 18 (8): 1259-1271.

Polikarpov N.P., Chebakova N.M., Nazimova D.I. 1986. *Climate and mountain forests of South Siberia*. Nauka, Novosibirsk, 225 pp. (in Russian). [Поликарпов Н.П. Чебакова Н.М., Назимова Д.И. 1986. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука. 225 с.].

Rankova E.Y., Gruza G.V. 2011. Climate change in the Russian part of the Altai-Sayan Ecoregion. In Assessment Report. Climate Change and its Impact on Ecosystems, Population and Economy in the Russian Part of the Altai-Sayan Ecoregion, (A.O. Kokorin, ed.) pp. 15-32, WWF Russia Moscow Press, Moscow (in Russian). [Ранькова Э.Я., Груза Г.В. 2011. Изменения климата в российской части Алтае-Саянского экорегиона // Оценочный доклад. Изменения климата и его воздействие на экосистемы, население и хозяйство российской части Алтае-Саянского экорегиона / под ред. А.О. Кокорина. М.: WWF России. С. 15-32].

Seppä H., Birks H. J. B., Odland A., Poska A. and Veski S. 2004. A modern pollen–climate calibration set from northern Europe: developing and testing a tool for palaeoclimatological reconstructions. *Journal of Biogeography* 31: 251-267.

Smagin V.N., Ilyinskaya S.A., Nazimova D.I., Novoseltseva I.F., Cherednikova Y.S. 1980. *Types of forests of the mountains of southern Siberia*. Nauka, Novosibirsk, 336 pp. (in Russian). [Смагин В.Н., Ильинская С.А., Назимова Д.И., Новосельцева И.Ф., Чередникова Ю.С. 1980. Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука. 336 с.].

Tarasov P., Williams J.W., Andreev A., Nakagawa T., Bezrukkova E., Herzschuh U., Igarashi Y., Muller S., Werner K., Zheng Z. 2007. Satellite- and pollen-based quantitative woody cover reconstructions for northern Asia: Verification and application to Late-Quaternary pollen sat. *Earth Planet. Sci. Lett.* 264: 282-298.

Tian F., Cao X.Y., Dalimeyer A., Zhao Y., Wang Y.D., Herzschuh U. 2016. Quantitative woody cover reconstructions from eastern continental Asia of the last 22 kyr reveal strong regional peculiarities. *Quat. Sci. Rev.* 137: 33-44.

ter Braak, C.J.F., Prentice I.C. 1988. A theory of gradient analysis. Adv. Ecol. Res. 18, 271-317.

ter Braak, C.J.F., Juggins, S. 1993. Weighted averaging partial least squares regression (WA-PLS): an improved method for reconstruction environmental variables from species assemblages. *Hydrologia* 269-270: 485–502. https://doi.org/10.1007/BF00028046.

ter Braak C. J. F. 1994. Canonical community ordination. Part 1: basic theory and linear methods. Ecoscience 12: 127-140.

Vallè F., Furlanetto G., Maggi V., Pini R., Ravazzi C. 2019. Concepts and methodology to quantitatively reconstruct climate from pollen data. *Geogr. Fis. Dinam. Quat.* 42, 225-234. DOI:10/4461/GFDQ/2019.42.12.

Wei H., Zhao Y. 2016. Surface pollen and its relationships with modern vegetation and climate in the Tianshan Mountains, northwestern China. *Veget Hist Archaeobot* 25:19-27.

Zanon M., Davis B.A.S., Marquer L., Brewer S., Kaplan J. O. 2018. European Forest Cover During the Past 12,000 Years: A Palynological Reconstruction Based on Modern Analogs and Remote Sensing. *Front, Plant Sci.* 9: 253.

Поступила в редакцию: 05.08.2024 Переработанный вариант: 01.09.2024