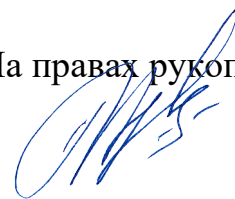


Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии
горных территорий им. А.К. Темботова Российской академии наук

На правах рукописи



ПШЕГУСОВ
РУСТАМ ХАТАЛИЕВИЧ

МОДЕЛИ КОМПОНЕНТОВ ГОРНЫХ ЭКОСИСТЕМ КАВКАЗА:
ПРОСТРАНСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ И ТЕОРИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ

1.5.15 – Экология

Диссертация
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
доктор биологических наук, профессор,
член-корреспондент РАН, заслуженный эколог РФ,
Ф.А. Темботова

Нальчик – 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. Развитие и применение методов пространственного анализа в эколого-географических исследованиях (обзор литературы).....	15
1.1 Краткая история развития и обзор методов пространственного анализа.....	15
1.2 Актуальные вопросы SDM/ENM моделирования.....	21
1.3 Пространственный анализ в исследованиях горных экосистем Кавказа	30
ГЛАВА 2. Краткая физико-географическая характеристика Кавказа.....	35
2.1 Природно-климатические условия.....	35
2.2 Высотно-поясная структура горных ландшафтов.....	44
ГЛАВА 3. Общая характеристика и объем материалов исследований.....	50
3.1 Объекты исследований.....	50
3.2 Географические записи и переменные окружающей среды.....	69
ГЛАВА 4. Методы исследований.....	80
4.1 Методы полевых исследований.....	80
4.2 Основной подход к моделированию.....	81
4.3 Оценка и устранение коллинеарности экологических предикторов.....	89
4.4 Построение моделей и оценка их прогностической точности.....	95
4.5 Коррекция смещения выборки точек.....	103
4.6 Анализ сходства экологических ниш. Климатогенная динамика ареала.....	107
4.7 Основные допущения и ограничения моделей.....	110
ГЛАВА 5. Пространственный анализ компонентов горных экосистем Кавказа: экосистемный подход к формализации экологической ниши.....	113
5.1 Монодоминантные древостои основных лесообразующих пород.....	116
5.2 Горные луга субальпийского и альпийского поясов.....	139
5.3 Копытные млекопитающие.....	148
5.4 Хищные птицы-некрофаги.....	162
5.5 Переднеазиатский леопард <i>Panthera pardus ciscaucasica</i>	180
5.6 Лобария легочная <i>Lobaria pulmonaria</i>	196
5.7 Рябчик широколистный <i>Fritillaria latifolia</i>	202

5.8 Амброзия полыннолистная <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	215
ГЛАВА 6. Анализ концептуальных подходов к формализации факторов в SDM/ENM моделях компонентов горных экосистем Кавказа.....	223
6.1 Биотический компонент экологической ниши.....	224
6.2 Антропогенный фактор.....	240
6.3 Фактор доступности среды.....	244
ГЛАВА 7. Частные методические вопросы SDM/ENM моделирования компонентов горных экосистем Кавказа.....	253
7.1 Выбор наборов абиотических предикторов для построения моделей.....	253
7.2 Фоновые точки и коррекция смещения.....	262
7.3 Влияние масштаба района исследований на результаты моделирования.	265
7.4 Оценка консерватизма и дифференциации экологических ниш.....	280
ГЛАВА 8. Пространственное распределение компонентов горных экосистем по элементам высотно-поясной структуры ландшафтов Кавказа А.К. Темботова.....	284
8.1 Климатические характеристики единиц высотно-поясной структуры.....	284
8.2 Распределение компонентов горных экосистем по вариантам поясности	297
ГЛАВА 9. Применение методов пространственного анализа компонентов горных экосистем в природоохранной и хозяйственной деятельности.....	323
9.1 Пространственный анализ в изучении факторов деградации пастбищ....	323
9.2 Оценка факторов адвентивизации придорожных луговых сообществ.....	331
9.3 Инвазионный потенциал растений при освоении территории Кавказа....	337
9.4 Потенциал использования SDM/ENM моделей в решении задач прикладных исследований компонентов горных экосистем Кавказа.....	345
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	351
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	356
ПРИЛОЖЕНИЕ А. Оценка коллинеарности предикторов с помощью коэффициентов корреляции Пирсона и Спирмена.....	389
ПРИЛОЖЕНИЕ В. Сравнение смещенных и несмещенных моделей методами непараметрической статистики и по значимости парных различий (р-уровень)...	399

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность и степень разработанности темы исследования. Горные экосистемы Кавказа, располагаясь между Черным и Каспийским морями, на стыке Европы и Азии, характеризуются высоким уровнем климатического, геоморфологического, ландшафтного и биологического разнообразия. Сложная структура и особенности пространственно-временной динамики обеспечивают их устойчивость и сбалансированное развитие. Вместе с тем интенсивное антропогенное освоение горных территорий (скотоводство, вырубка леса, развитие туристско-рекреационной и дорожной инфраструктур, техногенное загрязнение и т.п.) изменяет природные параметры экосистем, нередко выводя их за границы оптимума. Особые опасения вызывают также современные климатические изменения, угрожающие, в первую очередь, биоразнообразию горных территорий (Pauli et al., 2003; Guerrina et al., 2016), сохранению редких и эндемичных видов с их небольшими размерами ареалов и популяций, жесткой экологической специализацией и низкими темпами расселения (Banag et al., 2015; Christmas et al., 2016; Guerrina et al., 2016). Потепление климата в горных районах также способствует снижению их устойчивости к биологическим инвазиям (Pauchard et al., 2016; Lamsal et al., 2018). Проникновение в высокогорья Кавказа чужеродных видов (Комжа, Попов, 1990; Akatova, Akatov, 2019; Pshegusov et al., 2020; и др.) может иметь тяжелые экологические (снижение биоразнообразия) и социально-экономические (ущерб аграрной, туристической отрасли) последствия.

Исследования пространственно-временной динамики компонентов горных экосистем позволяют выявить закономерности их распределения под воздействием естественных и антропогенных факторов, оценить состояние, разработать меры охраны и рекомендации по рациональному использованию природных ресурсов горных территорий. Вместе с тем сложные ландшафтно-климатические условия Кавказских гор и труднодоступность многих территорий значительно ограничивают изучение горных экосистем и их компонентов традиционными методами полевых исследований. Решение данной проблемы

возможно путем привлечения неинвазивных технологий, таких как географические информационные системы (ГИС), которые позволяют интегрировать наземные данные с климатическими и топографическими моделями и экстраполировать результаты, полученные для ограниченных территорий (биополигоны, полевые маршруты и т.п.), на площадь исследуемого региона с учетом всего спектра природно-климатических условий. Принципиально важной при этом является возможность включать топографические переменные в модели, учитывая роль параметров рельефа и высоты над уровнем моря в распределении влаги и солнечной радиации, создании барьеров для распространения видов в горах. Интеграция традиционных методов наземного мониторинга и пространственного анализа способствует снижению трудоемкости, повышению эффективности и объективности исследований компонентов горных экосистем. Значительный прогресс в этом направлении связан с современными достижениями в области спутникового наблюдения Земли и беспрецедентным уровнем доступности информации. Наличие и доступность глобальных баз данных по биоразнообразию (GBIF, iNaturalist и др.) и экологическим переменным (WorldClim, ENVIREM, CHELSA, SoilGrids и др.), глобальных моделей рельефа (SRTM, GMTED2010) также открывает новые возможности моделирования распределения и динамики биологических объектов.

Наш подход к изучению закономерностей пространственной и временной динамики компонентов горных экосистем основан на построении ENM моделей (Ecological niche models), представляющих собой эмпирические или математические приближения к экологической нише (Sillero et al., 2021). Биогеографический аналог ENM моделирования – построение SDM моделей (Species distribution models), акцентирующее внимание на пространственном распределении биологических объектов под влиянием факторов среды (Sillero et al., 2021). SDM/ENM моделирование – наукоемкий метод, основанный на алгоритмах машинного обучения и статистической обработке данных. Использует координаты точек присутствия (и отсутствия) видов в качестве зависимой переменной, а географические слои экологической информации (ландшафтные,

климатические, почвенные) – в качестве независимых предикторов (Elith et al., 2006; Elith, Franklin, 2013; Duarte et al., 2019; Zurell, Engler, 2019; и др.). Позволяет выявить основные компоненты экологической ниши видов и составить карты их потенциального распределения. Эффективность метода была многократно подтверждена соответствием спрогнозированных географических ареалов видов их фактическому распространению и эколого-биологическим характеристикам (Franklin, 2010; Carvalho et al., 2017; Li et al., 2017; Bowen, Stevens, 2020; и др.).

Вместе с тем в данной области исследований нерешенными остаются ряд важнейших вопросов концептуального и методического характера. Так, биотические и антропогенные факторы, доступность среды, существенно влияющие на географическое распределение видов и параметры их экологических ниш, зачастую не учитываются в SDM/ENM моделях. Не существует также единого концептуального и методического подхода к учету и количественному выражению этих факторов в моделях. Разработка подобных подходов позволит углубить представления о взаимосвязях видов со средой обитания и значительно продвинуться в решении важнейшей фундаментальной задачи в теории экологии – формализации экологических ниш.

Дискуссионными остаются также вопросы использования в качестве объектов моделирования биологических систем надвидового уровня организации (сообществ, экосистем), выбора наборов абиотических переменных, методов и параметров моделирования, индикаторов качества моделей, порогов пригодности местообитаний. Использование коррелированных переменных среды и связанные с ним риски переобучения моделей и отбора ненадежных предикторов для моделирования также вызывают споры (Dormann et al., 2008; Araujo, Peterson, 2012; De Marco, Nobrega, 2018). При этом проблема коррелированности экологических переменных особенно актуальна для горных территорий, где одним из важных параметров среды является комплексный фактор высоты над уровнем моря, кумулирующий изменчивость многих переменных (температура, осадки, испарение, крутизна склона). Соответственно, важным вопросом является выбор способов устранения коллинеарности переменных.

Таким образом, неоднозначность подходов к формализации экологической ниши (факторов пространственного распределения) видов определяет актуальность методологических исследований по количественному выражению и объединению в единую структуру абиотических, биотических и иных аспектов данного понятия. Необходимо также проведение методических исследований по оценке прогностической способности SDM/ENM моделей и результатов моделирования в зависимости от исходных наборов переменных, способов их обработки, масштабов района исследований и т.п. Немногочисленность подобных работ на Кавказе (Файвуш, Таманян, 2011; Егошин, 2016; Комарова и др., 2016; Петросян и др., 2020; Осипов и др., 2021; Hansen et al., 2017; Shevchenko, Geraskina, 2019; Buchner et al., 2020; Mursal, Mekhtieva, 2021; Akobia et al., 2022) также актуализирует наши исследования, охватывающие территорию данной горной страны от Черного до Каспийского моря и от Кумо-Манычской впадины до южных границ Грузии, Азербайджана и Армении. Кроме того, SDM/ENM моделирование компонентов горных экосистем Кавказа поспособствует решению ряда актуальных практических задач: - картографирование лесных и луговых ценозов на труднодоступных участках горных территорий; - выявление экологических условий и территорий, оптимальных для сохранения и восстановления лесов; - оценка роли факторов среды в деградации горных пастбищ; - определение приоритетных территорий для охраны редких видов и проведения реинтродукционных работ; - выявление экологических коридоров для перемещения животных; - выделение зон для карантинных мероприятий по регуляции распространения отдельных видов; - определение уязвимых к биологическим инвазиям территорий; - прогнозирование распространения видов на фоне современных климатических изменений.

Цель и задачи исследования. Цель исследования – изучить закономерности пространственного распределения модельных компонентов горных экосистем Кавказа с привлечением современных методов пространственного анализа и теории экологических ниш.

Задачи исследования:

1) разработать и адаптировать к условиям горных территорий способы формализации факторов в моделях экологических ниш и пространственного распределения биологических объектов;

2) провести SDM/ENM моделирование различных компонентов горных экосистем Кавказа с учетом абиотических, биотических, антропогенных факторов и доступности среды;

3) проанализировать характер зависимости результатов моделирования от набора входных данных, способа их обработки и масштаба района исследований;

4) провести анализ прогнозируемого распределения биологических объектов по зонам и вариантам поясности системы высотно-поясной структуры ландшафтов Кавказа А.К. Темботова;

5) оценить потенциал практического применения SDM/ENM моделей компонентов горных экосистем Кавказа в решении задач природоохранной и хозяйственной направленности.

Научная новизна. Впервые при формализации биотических факторов в SDM/ENM моделях использован метод включения карт распределения вероятностей присутствия одних видов/сообществ в качестве биотических слоев в модели других видов/сообществ. Применен экосистемный подход к SDM/ENM моделированию различных биологических объектов, связанных трофическими, топическими и конкурентными взаимоотношениями. Новым для науки является также способ формализации фактора доступности среды через функцию расстояния до оптимальных местообитаний с использованием полученного растра в качестве слоя для построения SDM/ENM моделей. При формализации антропогенного фактора в условиях горных территорий предложен подход к расчету путевого расстояния до объектов инфраструктуры, учитывающий фактор вертикальной расчлененности рельефа.

Наши исследования по SDM/ENM моделированию экологических ниш и пространственной локализации горных лугов, копытных млекопитающих, хищных птиц, лишайников, редких видов сосудистых растений являются пионерными и на данный момент практически единственными для кавказского

экорегiona. Также одними из первых на Кавказе стали работы по выявлению экологических предикторов пространственного распределения лесообразующих пород, инвазионных видов растений и реинтродуцированных животных.

Теоретическая и практическая значимость работы. Предложенные подходы к формализации экологических факторов позволяют эффективно учитывать биотические взаимодействия, антропогенную деятельность и доступность территорий в SDM/ENM моделях биологических объектов. Теоретическое значение имеет также вклад диссертационного исследования в выявление закономерностей пространственно-временной динамики объектов растительного и животного мира Кавказа различных уровней организации, положения в трофической сети и расселительной способности (подвижности). Получены данные о характере влияния биотических взаимодействий, антропогенного фактора и доступности территорий на абиотический потенциал распространения видов/сообществ в условиях горных территорий. Показана динамика значимости данных факторов в пространственной локализации / формировании экологических ниш биологических объектов при изменении масштаба исследуемой территории.

Исследования позволили обосновать необходимость учета орографических факторов, а также целесообразность использования абиотических предикторов ENVIREM в SDM/ENM моделях компонентов горных экосистем. Показана эффективность применения метода анализа ядерной плотности KDE для решения разнообразных теоретических задач, среди которых анализ перекрытия ниш совместно произрастающих/обитающих видов, изучение дифференциации ниш при изменении масштабов района исследований и освоении видами новой географической среды, оценка временного консерватизма ниши на фоне климатических изменений.

Практическое значение имеют результаты исследований, посвященных прогнозированию локализации оптимальных местообитаний в качестве приоритетных территорий для сохранения и восстановления редких и уязвимых природных объектов. Экологический характер имеют результаты, полученные

при определении приоритетных районов для реинтродукции на Кавказе переднеазиатского леопарда и выявлении экологических коридоров для передвижения хищника с учетом биотических, антропогенных факторов и доступности территорий. Показана возможность эффективного использования пространственного анализа при выявлении факторов деградации горных лугов и картировании пастбищ на разных стадиях деградации, а также при определении инвазибельности сообществ и уязвимых к биологическим инвазиям территорий.

Результаты исследования могут быть использованы при чтении дисциплин специализации по пространственному моделированию, биостатистике, экологии и рациональному природопользованию. Исследования составили основу для подготовки очерков по отдельным видам птиц ко второму изданию Красной книги Кабардино-Балкарской Республики.

Методология и методы исследования. Методология включает обзор и анализ литературных сведений по теме исследований, постановку цели, задач и основных положений, организацию полевых исследований по сбору наземных данных, получение доступа, сбор и обработку географических записей и экологических слоев глобальных баз данных, осуществление всех этапов SDM/ENM моделирования, анализ, интерпретацию и апробацию результатов. Концептуальной основой моделирования послужила интеграция методов пространственного анализа и теории экологических ниш в рамках концепции ВАМ (Biotic-Abiotic-Movement), учитывающей три набора факторов, характеризующих экологическую нишу видов и определяющих их географическое распределение: абиотические, биотические, доступность среды. В работе использованы методы полевых исследований (геоботанические и почвенные исследования растительных ценозов, оценка инвазибельности сообществ), методы SDM/ENM моделирования (Maxent, методы сбора географических записей и коррекции смещения выборки точек, методы оценки и устранения коллинеарности предикторов, оценки качества моделей, визуализации и сравнения параметров экологических ниш), статистические методы.

Основные положения, выносимые на защиту, включают в себя теоретические разработки и результаты, полученные при их применении:

1. Эффективным методом формализации биотического фактора при SDM/ENM моделировании видов/сообществ является использование моделей объектов-консортов (конкурентов, добычи, форофитов и т.п.) в качестве предикторов. Метод позволяет применять экосистемный подход к моделированию пространственного распределения и экологических ниш биологических объектов с учетом их трофических, топических, конкурентных и иных взаимоотношений.

2. В условиях горных территорий эффективным способом формализации антропогенного фактора является расчет путевого расстояния до объектов инфраструктуры с учетом степени расчлененности рельефа – одного из ведущих абиотических предикторов пространственного распределения компонентов горных экосистем.

3. Важным предиктором пространственной локализации биологических объектов в горах является фактор доступности среды, формализованный через функцию расстояния до оптимальных местообитаний.

4. Полученные модели локализации лесных и луговых ценозов отражают их фактическое распределение по единицам высотно-поясной структуры Кавказа А.К. Темботова. Данная система высотно-секторальной неоднородности ландшафтов может служить основой для верификации SDM/ENM моделей компонентов горных экосистем Кавказа.

Степень достоверности результатов. Научные положения, результаты и выводы диссертации достоверны, так как получены на основе корректного проведения всех этапов моделирования Maxent, включая: сбор данных о встречаемости с проверкой на наличие дубликатов; коррекция смещения выборки точек присутствия; использование эффективных методов устранения коллинеарности переменных; оценка качества и отбор итоговых моделей в зависимости от настроек моделирования с применением широко известных

информационных критериев; строгий контроль адекватности и биологического смысла получаемых результатов.

Достоверность результатов подтверждается также их соответствием литературным сведениям и данным наземных наблюдений, характеризующим эколого-биологические особенности объектов исследований. Полученные картографические модели соответствуют современному и/или историческому ареалу исследованных видов и сообществ на Кавказе. Для полученных моделей характерна высокая прогностическая точность согласно основным оценочным критериям – AUC, AICc, CBI, deltaAICc, TSS.

Теоретические положения диссертационной работы подтверждаются возможностью использования выявленных закономерностей и полученных картографических материалов при обосновании и проведении природоохранных мероприятий.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы были доложены на научной конференции «Технологии сохранения редких видов животных» (Москва, 21-23 ноября 2011 г.), научной конференции «Дистанционные методы исследования в зоологии» (Москва, 28-29 ноября 2011 г.), IV, V Международной конференции «Горные экосистемы и их компоненты» (Сухум, 10-14 сентября 2012 г.; Майкоп, 15-20 сентября 2014 г.), научно-практической конференции «Актуальные проблемы заповедного дела на Северном Кавказе» (Махачкала, 20-21 января 2012 г.), Международного симпозиума «Устойчивое развитие: проблемы, концепции, модели» (Нальчик, 28 июня – 3 июля 2013 г.), III Научно-практической конференции молодых ученых РАН «Фундаментальная и прикладная наука глазами молодых ученых. Успехи, перспективы, проблемы и пути решения» (Санкт-Петербург, 5-7 июня 2013 г.), Международной конференции «Хищные птицы Северного Кавказа и сопредельных регионов: распространение, экология, динамика популяций, охрана» (Сочи, 8-10 апреля 2014 г.), II Международной конференции «Лихенология в России: актуальные проблемы и перспективы исследований» (Санкт-Петербург, 5-8 ноября 2014 г.), III(XI) Международной Ботанической Конференции молодых ученых в Санкт-

Петербурге (Санкт-Петербург, 4-9 октября 2015 г.), Международной научной конференции «Природа, наука, туризм в ООПТ» (Гудаута, 15-19 октября 2016 г.), VI, VII, VIII Всероссийской конференции с международным участием «Горные экосистемы и их компоненты» (Нальчик, 11-16 сентября 2017 г.; 15-20 сентября 2019 г.; 12-17 сентября 2021 г.), XIII Международной ландшафтной конференции «Современное ландшафтно-экологическое состояние и проблемы оптимизации природной среды регионов» (Воронеж, 14-17 мая 2018 г.), Международной конференции «Актуальные вопросы биогеографии» (Санкт-Петербург, 9-12 октября 2018 г.), VII Всероссийской конференции (с международным участием) «Аэрокосмические методы и геоинформационные технологии в лесоведении, лесном хозяйстве и экологии» (Москва, 22-24 апреля 2019 г.), International scientific and practical conference «Development of the agro-Industrial complex in the context of robotization and digitalization of production in Russia and abroad» (Yekaterinburg, 15-16 October 2020), II Международной рабочей встрече по реабилитации и реинтродукции крупных хищных млекопитающих (Москва, 12-15 октября 2021 г.), VIII All-Russian conference «Mountain ecosystems and their components» (Nalchik, 20-25 September 2021), International Symposium «Invasion of alien species in Holarctic» (Borok-Uglich, 11-15 October 2021), Второй всероссийский орнитологический конгресс (Санкт-Петербург–Москва, 30 января – 4 февраля 2023).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 112 работ, в том числе 12 – в журналах, включенных в перечень периодических научных изданий ВАК Министерства науки и высшего образования РФ, 14 статей – в научных изданиях, входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования, пять монографий (в соавторстве) и разделы в двух коллективных монографиях.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, девяти глав, заключения, списка литературы, содержащего 524 работы, из которых 327 иностранных источников, а также двух приложений, включающих 21 рисунок и 26 таблиц. Объем работы – 409 страниц, в том числе 69 рисунков и 59 таблиц.

Связь темы диссертации с плановыми исследованиями. Исследования проведены в рамках госзадания № 075-00347-19-00 «Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем в условиях горных территорий (российский Западный и Центральный Кавказ)», а также при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ мол_а №12-04-31057.

Личный вклад автора. Диссертационная работа – осуществленное лично соискателем самостоятельное научное исследование. Анализ литературных источников, постановка целей и задач, формулировка положений и выводов, анализ данных, интерпретация результатов, а также написание публикаций (в том числе в соавторстве) и подготовка рукописи диссертации являются результатами самостоятельной работы автора. Сбор геоботанических и почвенных данных по луговым ценозам осуществлялся совместно с сотрудниками лабораторий геоботанических и почвенно-экологических исследований ИЭГТ РАН.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научному консультанту и наставнику, доктору биологических наук, профессору, член-корреспонденту РАН, заслуженному экологу РФ Фатимат Асланбиевне Темботовой за всестороннюю поддержку на всех этапах проведения исследований. Автор также глубоко признателен за неоценимую помощь в освоении современных методов экологического моделирования доктору географических наук, профессору Юрию Георгиевичу Пузаченко. Особую благодарность автор выражает своим коллегам, сотрудникам Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН за совместное проведение экспедиций и консультативную помощь в интерпретации результатов исследований по отдельным группам биологических объектов.

ГЛАВА 1. Развитие и применение методов пространственного анализа в эколого-географических исследованиях (обзор литературы)

1.1 Краткая история развития и обзор методов пространственного анализа

Пространственный анализ в общем виде – это подход к количественному изучению закономерностей и объяснению явлений с использованием методов математической статистики в обработке данных, имеющих географическую привязку (месторасположение, расстояние, площадь и т.п.). Включает методы геокодирования (сохранение координат объектов в соответствующем формате), картографирования (нанесение на карты и сопоставление положения объектов исследования), районирования (пространственная дифференциация территории по определенному признаку), пространственного моделирования (изучение пространственных связей и закономерностей, объясняющих характер процессов и свойства объектов) (Окунев, 2020). Используется для изучения социальных систем (взаимодействия в социуме, экономические и политические процессы в контексте установления взаимосвязей между непространственными и географическими данными), экономики (анализ, картирование и моделирование взаимосвязей между людьми и аспектами экономической жизни), окружающей среды (природные явления и процессы, управление ресурсами и рациональное природопользование, защита окружающей среды и т.п.) (Грекусис, 2021).

Дистанционное зондирование Земли и ГИС-технологии. Согласно аналитическому исследованию С.А. Барталева, Е.А. Лупян (2013), в развитии методологии и методов спутникового мониторинга наземных экосистем можно выделить три последовательных этапа. *Начальный этап* включает период с середины 1970-х по конец 1990-х гг. и в общих чертах характеризуется ограниченным доступом пользователей к спутниковым данным, преобладанием методов визуального анализа полученных изображений, слабым уровнем практической реализации результатов картографирования – в основном на локальном и региональном уровнях (Барталев, Лупян, 2013). Тем не менее, в это

время были заложены основы технологии обработки и анализа спутниковых снимков. В частности, были разработаны используемые в настоящее время спектральные характеристики, включая вегетационные индексы – NDVI, SAVI, RVI, TVI и т.д. (Rouse et al., 1973; Huete, 1988; Baret et al., 1989; Crippen, 1990; Elvidge, Lyon, 1985; и др.), разработаны методы коррекции атмосферных «шумов» (Kaufman, Tanre, 1992; Leprieur et al., 1994; Qi et al., 1994).

Последующий *переходный этап*, длившийся до начала 2000-х гг., отличался упрощением доступа к глобальным архивам спутниковых данных с помощью интернет-технологий, развитием методов автоматизированной обработки изображений, началом реализации крупных международных проектов (Барталев, Лупян, 2013). Третий, *современный этап*, продолжающийся с начала 2000-х гг. характеризуется дальнейшим повышением уровня доступности спутниковой информации (системы Landsat, MODIS и т.д.), развитием компьютерных технологий по обработке больших массивов данных с обширных территорий, что позволило создать специализированные информационные системы мониторинга окружающей среды (Барталев, Лупян, 2013).

Таким образом, в настоящее время развитие технологий мониторинга наземных экосистем по данным спутникового наблюдения во многом связано с совершенствованием методов анализа получаемых данных и созданием информационных систем, обеспечивающих проведение регулярных дистанционных наблюдений за динамикой растительного покрова (Барталев и др., 2011; Барталев, Лупян, 2013; Жарко и др., 2014).

Среди методов автоматизированного анализа спутниковых снимков большую популярность имеет объектно-ориентированная классификация изображений (Blaschke, 2010). В отличие от пиксельно-ориентированного подхода, данная классификация проводится не для отдельных пикселей, а по их локализованным группам (объектам), сформированным путем сегментации изображения (Гурченков и др., 2017). Для правильного распознавания классификатором каждый объект должен быть представлен конкретным классом поверхности с определенными пространственными параметрами. Соответственно,

метод эффективен прежде всего для выявления объектов со сходными характеристиками (Барталев, Ховратович, 2011).

Большое распространение также получило использование статистических методов пространственного анализа спутниковых снимков и интерполяции результатов на основе дискриминантного, регрессионного и факторного анализов, деревьев классификации, разработанные группой исследователей под руководством Ю.Г. Пузаченко (Пузаченко, 2004; Пузаченко и др., 2010). Широко применяются нейросетевой анализ (Шовенгердт, 2010) и метод максимальной энтропии Maxent (Baldwin, 2009).

Одной из популярных информационных систем дистанционного мониторинга (ИСДМ) в России до недавнего времени являлась TerraNorte, тематические продукты которой позволяют изучать динамику бореальных экосистем, прежде всего, Северной Евразии в различных масштабах (Уваров и др., 2006). В 2005 г. также была введена в работу информационная система мониторинга Федерального агентства лесного хозяйства, рассчитанная на мониторинг эксплуатационных лесов отдельных территорий Российской Федерации (Сибирь, Дальний Восток и др.). В том же году введена в эксплуатацию ИСДМ-Рослесхоз, основными задачами которой являются мониторинг лесных пожаров и лесопользования (Барталев и др., 2010). В 2012 г. в составе Центра коллективного пользования ЦКП «ИКИ-Мониторинг» была также создана научная установка ВЕГА-Science, представляющая собой спутниковый сервис для информационной поддержки российских и международных научных исследований по мониторингу состояния и динамики биосферы с использованием технологий и методов дистанционного зондирования (Лупян и др., 2021). Большинство программ дистанционного мониторинга, в том числе российские, работают на основе изучения снимков низкого пространственного разрешения (> 250 м) (Спутниковые системы Terra/MODIS), за исключением американской Landsat с пространственным разрешением 30 м.

Доступность спутниковых снимков и развитие методов математической обработки и анализа материалов дистанционного зондирования определили

широкое применение систем дистанционного мониторинга в отдельных исследованиях практической направленности. Так, в последние десятилетия возросла роль спутникового дистанционного зондирования как эффективного и экономически выгодного инструмента оценки пастбищных угодий, особенно на обширных и труднодоступных территориях. Данные дистанционного зондирования использовались для мониторинга и картирования деградации пастбищ (Palmer, Fortescue 2004; Akinyemi et al., 2021), распределения кустарников на засушливых лугах (Mohamed et al., 2011), для измерения относительной урожайности пастбищ (Rowley et al., 2007), оценки пространственной и временной динамики землепользования и почвенного покрова (Tangud et al., 2019; Gou et al., 2021) и т.д.

Спутниковые снимки среднего разрешения позволяют надежно оценить площадь деvegetированных (обезлесенных, вытопанных) участков земли; данные с высоким разрешением с действующих метеорологических спутников необходимы для мониторинга фенологических процессов, разграничения функциональных типов растительности, оценки последствий засухи; спутниковые данные с высоким спектральным разрешением могут быть использованы для обнаружения инвазивных видов (MacKinnon et al., 2011).

Большое распространение получили исследования отображения относительной биомассы растительности по нормализованному разностному индексу растительности NDVI и эмпирические подходы к корреляции NDVI с наземной оценкой биомассы (Reinermann et al., 2020). Удаленное зондирование предоставляет также полезные данные для эффективного мониторинга экологических процессов, связанных с метеорологическими условиями, в том числе климатические переменные, позволяющие ученым оценить фрагментацию местообитаний и изменение растительного покрова (Rocchini, Lenoir, 2021).

Несмотря на очевидно широкое использование достижений дистанционного зондирования в разнообразных сферах научной деятельности, среди доступной литературы по данной тематике лишь небольшой объем занимают работы, посвященные технологиям дистанционного мониторинга горных экосистем.

Большинство известных разработок в данной области касаются преимущественно экосистем равнин. В частности, можно отметить исследования возможностей использования мультиспектральных снимков для изучения горных экосистем (Bakos, Gamba, 2009) и оценки растительности горных систем Центральной Азии (Klein et al., 2014, 2019). В России работы, посвященные изучению горных экосистем и их компонентов методами дистанционного мониторинга, начали появляться не так давно. Одним из примером являются исследования горных лесных экосистем Саян (картирование и сезонный мониторинг лесного покрова) с использованием снимков низкого и среднего пространственного разрешения (Пономарев и др., 2011). Использованию средств дистанционного зондирования Земли при изучении формирования растительных экосистем в остаточных горных выработках и угольных разрезах Сибири посвящены работы И.В. Зенькова (Зеньков, 2015; Зеньков и др., 2017; и др.). На территории Северного Кавказа данные дистанционного зондирования до недавнего времени использовались в основном при гляциологических исследованиях (Золотарев, Харьковец, 2007; Коротких, 2013).

Моделирование экологических ниш и распределения биологических объектов. Достижения в области дистанционного зондирования, географических информационных систем, моделирования рельефа и интерполяции климата облегчают картирование растительности с помощью процесса прогнозирования, основанного на градиентном анализе и теории экологических ниш (Jensen et al., 2001). Сочетание дистанционного зондирования с подходами моделирования позволяет интегрировать наземные данные с климатическими и топографическими моделями и может стать эффективным методом изучения экосистем (Svoray et al., 2013; Zurqani et al., 2022).

Сочетание ГИС-технологий и теории экологических ниш в наиболее эффективной форме использовано в концепции моделирования экологических ниш (Ecological niche modeling, ENM) или моделирования распределения видов (Species distribution modeling, SDM). Данный метод получил развитие с 1980-х гг. в связи с наличием и доступностью глобальных баз данных по биологическому

разнообразие и экологическим переменным, став мощным инструментом изучения факторов пространственного распределения видов (Ortega-Huerta, Peterson, 2008) и произведя революцию в понимании пространственно выраженных экологических процессов (Peterson et al., 2011). ENM модели – эмпирические или математические приближения к экологической нише вида, связывающие физиологические или хорологические данные с переменными среды (Sillero et al., 2021). SDM модели – более биогеографический термин, подчеркивающий распределение видов с позиции исторических, антропогенных и популяционных аспектов динамики их распространения в дополнение к его экологическим факторам (Sillero et al., 2021).

SDM/ENM моделирование – научно обоснованный численный метод, который использует учет видов (точек присутствия, наблюдения за отсутствием видов, видовое богатство и т.п.) в качестве зависимой переменной и географические слои экологической информации (экологические предикторы – климатические, ландшафтные, почвенные данные) в качестве независимых переменных для прогнозирования потенциального распространения видов и их местообитаний в пространстве и времени (Elith et al., 2006; Elith, Franklin, 2013; Duarte et al., 2019; и др.). Такой подход, основанный на нахождении статистических зависимостей между данными о встречаемости и наборами экологических переменных (например, в форме слоев ГИС), называется **коррелятивным (корреляционным)** (Soberón, Peterson, 2005; Шитиков и др., 2021). Соотнесение наблюдений видов в природе и характеристик местообитаний осуществляется на основе машинного обучения и статистической обработки данных. Из анализируемого набора переменных среды выделяются экологические предикторы, наиболее тесно связанные с наблюдаемым присутствием видов, и проводится экстраполяция для определения географических территорий, с экологической точки зрения аналогичных тем, где встречаются виды. Это позволяет выделить основные экологические детерминанты потенциального распределения видов и составить карты их распространения в пространстве и времени (Zurell, Engler, 2019), идентифицировать и картировать диапазон условий

и ресурсов, которые необходимы видам для выживания и размножения (Elith, Leathwick, 2009). Однако, как подчеркивают Дж. Соберон и Э. Петерсон (Soberón, Peterson, 2005), коррелятивный подход всего лишь позволяет найти области, схожие с точки зрения экологических слоев с теми, где расположены точки присутствия видов. Основную часть процесса моделирования с использованием коррелятивного подхода, по мнению авторов, должна занимать интерпретация результатов (т.е. контроль биологического смысла).

В отличие от коррелятивного, *механистический подход* к SDM/ENM моделированию основан на прямых измерениях переменных среды с последующим выводом из них диапазонов пригодных значений (часто эмпирическим путем) и отображением географических территорий с положительной приспособленностью с помощью ГИС-технологий (Guisan, Zimmermann, 2000). Как указывают Дж. Соберон и Э. Петерсон (Soberón, Peterson, 2005), механистический подход игнорирует биотические взаимодействия и способность вида к расселению. Развитие механистического моделирования ниш во многом сдерживается большим объемом необходимых данных о признаках видов и нехваткой доступных инструментов с открытым исходным кодом (Sillero et al., 2021).

Существуют десятки способов построения SDM/ENM моделей, включая методы, использующие в качестве входных данных точки присутствия, присутствия и отсутствия, показатели обилия и т.п., а также методы, основанные на алгоритмах байесовского подхода или максимума правдоподобия, методы в виде R-пакета или отдельных программных продуктов (Шитиков и др., 2021).

Эффективность SDM/ENM моделирования как метода оценки географического распространения была подтверждена многочисленными исследованиями различных видов растений и животных. Для многих видов предсказанные географические ареалы соответствовали их фактическому распространению и эколого-биологическим характеристикам (Ebeling et al., 2008; Carvalho et al., 2017; Li et al., 2017; Zurell, Engler, 2019; Bowen, Stevens, 2020). Моделирование применяют также для прогнозирования динамики пригодности

местообитаний на фоне климатических изменений (Thakuri et al., 2019; Shabani et al., 2020; и др.), для выявления коридоров инвазий и наиболее уязвимых территорий для чужеродных видов (Li et al., 2017; Yan et al., 2019), для понимания экологических процессов разделения ниш между видами (Peterson et al., 2011).

1.2 Актуальные вопросы SDM/ENM моделирования

Использование методов SDM/ENM моделирования с учетом доступности баз данных по встречаемости видов и переменным окружающей среды, развития инструментального и программного аппарата по их обработке, предоставляет беспрецедентную возможность формализации экологической ниши и ее компонентов. Концепция экологической ниши – одна из важнейших в теории экологии. Существует множество работ, в том числе обзорного характера, посвященных подробному рассмотрению становления и развития, основных допущений и современного состояния концепции экологической ниши (Хлебосолов, 2002; Перевозкин, Гордеев, 2004; Озерский, 2013; Шамсутдинов и др., 2018; Peterson, Anamza, 2015; и др.). Поэтому ниже мы лишь коротко остановимся на некоторых понятиях и постулатах, имеющих непосредственное значение в качестве теоретической основы диссертационного исследования.

Большинство из многочисленных определений термина «экологическая ниша» так или иначе касаются понятия пространственно-временного положения организма в экосистеме (сообществе), географическом пространстве и предусматривают наличие пространственного (абиотического) и биотического (межвидовые взаимодействия) компонентов. Так, Дж. Гриннелл (Grinnell, 1914, 1917), с именем которого во многом связано становление концепции, для выявления основных детерминант распространения видов сравнивал условия среды в пределах и за пределами их ареалов, концентрируясь в основном на абиотическом компоненте экологической ниши. В дальнейшем автор также признал значение межвидовых взаимодействий и фактора расселительной способности видов в разрабатываемой концепции (Grinnell, 1914, 1917). В

формализованной модели ниши Дж. Хатчинсона (Hutchinson, 1957) основной упор сделан на эффекты межвидовых взаимодействий, определяющих реализованную нишу как часть многомерной фундаментальной ниши вида, ограниченную биотическими факторами. Фундаментальная (потенциальная) ниша по Дж. Хатчинсону (Hutchinson, 1957) представляет собой гиперпространство, охватывающее весь диапазон условий, необходимых для существования и воспроизведения вида (популяции). Оси данного теоретического пространства представляют переменные среды, так или иначе влияющие на вид. Реализованная (фактическая) ниша описывает ситуацию, когда вид исключается из части своей фундаментальной ниши из-за биотических взаимодействий. По мнению Р.Г. Пирсона, Т.П. Доусона (Pearson, Dawson, 2003), фундаментальную и реализованную ниши Дж. Хатчинсона можно использовать для формализации абиотических и биотических ограничений распространения видов.

Представление об экологической нише как о многомерном гиперобъеме позволило исследователям сосредоточить внимание на изучении отдельных абиотических и/или биотических факторов в структуре экологической ниши видов, а также разработать методы оценки ширины и степени перекрытия ниш (Хлебосолов, 2002). Последние предоставили возможность в обобщенном виде проанализировать уровень экологического сходства между видами (MacArthur, Levins, 1967) и оценить степень специализации видов (Levins, 1968; Schoener, 1968) без привлечения большого числа частных признаков. Изучение отдельных факторов в структуре экологических ниш видов привело к накоплению большого объема информации об использовании видами ресурсов и особенностях конкурентных отношений, однако, по мнению Е.И. Хлебосолова (2002), было малоприспособленным для понимания и описания экологической ниши как целостной структуры. Научные поиски в данном направлении были нацелены на выявление взаимосвязи и соподчиненности между отдельными компонентами в попытке создать концепцию иерархической ниши (MacArthur, 1972; Schoener, 1989; и др.). Строго говоря, данный подход был ранее реализован в концепции Дж. Хатчинсона (Hutchinson, 1957), предусматривающей иерархическое соподчинение

абиотического и биотического компонентов экологической ниши вида – его фундаментальной и реализованной ниш.

Возможность формализации представлений об экологической нише как о местообитании (условия среды), о трофических отношениях, о конкуренции, об отношении к площади (островной аспект, подвижность), и ко времени указана в монографии Ю.Г. Пузаченко (2004). По мнению Э. Петерсона и Т. Анамза (Peterson, Anamza, 2015), с которым мы в целом согласны, наиболее ясно и сбалансированно в данном отношении концепция экологической ниши представлена концепцией BAM (Biotic-Abiotic-Movement) Дж. Соберона и Э. Петерсона (Soberón, Peterson, 2005). Концепция учитывает три набора факторов пространственного распределения видов (компонентов экологических ниш) в их иерархической взаимосвязи: абиотические (А), биотические (В), фактор перемещения (М) (подробно в подглаве 4.2). Необходимость учитывать в моделях абиотические, биотические факторы и доступность территорий во многом определила нарастающую популярность концепции BAM в SDM/ENM моделировании.

Интенсивное развитие и применение методов SDM/ENM моделирования приводит к накоплению огромного массива результатов биоэкологических исследований, способствующих развитию научных идей и экологии как науки в целом. С другой стороны, как верно подметили Э. Петерсон и Т. Анамза (Peterson, Anamza, 2015), существует множество свидетельств неправильного использования и откровенного злоупотребления методами и инструментами ENM, некорректной интерпретации полученных результатов. В отдельных случаях подобные ошибки связаны с методологическими ловушками, в других – с пренебрежением достаточно строгими деталями использования ENM. В ряде работ (Лисовский, Дудов, 2020; Лисовский и др., 2020; Peterson, Anamza, 2015; и др.) описаны основные ограничения, проблемы и вопросы, с которыми сталкиваются исследователи при моделировании экологических ниш и/или потенциального географического распределения видов с использованием корреляционного подхода. Ниже мы коротко обозначим некоторые из них.

1. *Сбор данных о распространении. Смещение выборки точек.* Одной из проблем, возникающих при сборе полевых данных о распространении объекта исследований – точек присутствия (presence points), данных о встречаемости (occurrence data), географических записей (geographical records) – является искажение картины потенциального пространственного распределения из-за избирательности в обследовании территорий и неравномерности сбора точек. Например, регистрация координат в наиболее доступных для обследования участках (вдоль дорог, в окрестностях населенных пунктов, на пологих склонах, у подножия гор) приведет к излишнему увеличению значимости данных территорий, не отражающих истинный диапазон экологических условий пространственного распределения видов (Лисовский, Дудов, 2020; Phillips et al., 2009; Kramer-Schadt et al., 2013; Merow et al., 2013; Syfert et al., 2013; Aiello-Lammens et al., 2015; Sillero et al., 2021). При использовании географических записей из глобальных или региональных баз данных по биоразнообразию (GBIF, iNaturalist и др.) также нередко возникает проблема излишней пространственной плотности точек присутствия, обусловленной наибольшими «поисковыми усилиями», которая может привести к увеличению значимости конкретной территории (Syfert et al., 2013; Aiello-Lammens et al., 2015). В то же время, для получения точных прогнозов пространственная локализация точек выборки должна быть схожа с фактическим распространением объекта исследований, либо сбор данных присутствия/отсутствия должен носить абсолютно случайный характер на всей территории исследования (Phillips et al., 2009; Leroy et al., 2018). Проблема смещения выборки данных о встречаемости (sampling bias) относительно фактического распространения объекта может привести к получению искаженных результатов, осложнению интерпретации моделей и завышенным оценкам их эффективности (Phillips et al., 2009; Hijmans, 2012; Kramer-Schadt et al., 2013; Aiello-Lammens et al., 2015). Два наиболее популярных способа коррекции смещения выборки заключаются в: 1) разреживании (фильтрации) записей о встречаемости; 2) манипулировании фоновыми данными путем использования слоя смещения/коррекции (bias file) (Лисовский, Дудов,

2020; Phillips et al., 2009; Kramer-Schadt et al., 2013; Syfert et al., 2013; Aiello-Lammens et al., 2015).

Еще одна проблема, возникающая при использовании открытых баз данных по биоразнообразию, заключается в том, что информация в базах нередко не классифицируется и может включать координаты «событий», несоответствующих задачам исследований. В подобных случаях необходимо тщательно анализировать отбираемые географические записи с позиции логического смысла. Например, при изучении лесных ценозов необходимо отсеивать координаты искусственно выращиваемых в населенных пунктах, лесополосах и отдельно стоящих деревьев.

Отдельной проблемой является регистрация данных о присутствии видов с несформировавшимся ареалом – например, инвазионных растений и реинтродуцированных животных, постепенно осваивающих новую географическую зону. В данном случае важен фактор времени, а отсутствие вида на конкретной территории может не являться аргументом непригодности местообитаний. С другой стороны, чужеродные виды, занесенные на новую территорию, могут быть отмечены в текущем вегетационном сезоне, но исчезнуть на следующий год вследствие неспособности к размножению и возобновлению. Запись о встречаемости вида в данном случае будет означать регистрацию вне пригодных местообитаний.

2. Выбор набора переменных окружающей среды. На начальных этапах исследований возникает также вопрос выбора экологических слоев (наборов переменных, предикторов) для моделирования из всего многообразия баз данных по климату, рельефу, почвам, растительности и т.д. (WorldClim, ENVIREM, CHELSA, SoilGrids и др.). Данная проблема является нетривиальной, учитывая: - неточность данных, представляющих собой не прямые измерения, а ГИС-продукты – модели климата, рельефа, распределения почв и т.д.; - неравномерность расположения сети метеорологических станций, сведения которых используются для анализа и экстраполяции на более обширные территории; - невозможность или затруднительность использования отдельных баз данных для решения частных задач, например, моделирования климатогенной

динамики видов. Поэтому, целесообразно выявление наиболее подходящих для конкретных объектов и территорий наборов экологических предикторов с последующей оценкой качества получаемых моделей, биологического смысла результатов и их соответствия задачам тематических исследований.

Кроме того, стоит проблема размерности экологической ниши, т.е. необходимого и достаточного числа факторов для ее описания. Отдельные методы и приемы (например, факторный анализ PCA) позволяют свести весь набор используемых переменных к нескольким комплексным факторам (лимитирующим), в основном характеризующим пространственное распределение вида.

Полезной в решении проблемы отбора переменных среды может стать информация об эколого-биологических особенностях видов, позволяющая экспертным путем выделить наиболее важные экологические предикторы распространения видов.

3. Проблема коллинеарности переменных. Особенно значимой экспертная оценка важности факторов является в вопросе использования коррелированных переменных, которое может привести к неоднозначности и даже ошибочности полученных результатов моделирования. Последние будут чрезмерно подогнаны, а кривые отклика будут представлять не конкретную переменную, а взаимодействия с другими коррелирующими предикторами (Sillero et al., 2021). Много вопросов о целесообразности использования экологических предикторов возникает в случае, когда линейная связь между переменными не выявлена, но налицо сопряженность их динамики, указывающая на мультиколлинеарность параметров. Данная проблема приводит к невозможности точного описания и оценки влияния и значимости отдельных факторов.

В целом, проблема коллинеарности параметров среды является одной из дискуссионных при применении корреляционного подхода. По мнению ряда авторов (Sillero, Barbosa, 2020), включение в процесс моделирования экологических предикторов без их анализа на наличие сильных корреляций является ошибкой. С другой стороны, в природе все коррелирует, и практически

невозможно свести корреляцию к нулю в любом природном наборе переменных (Sillero et al., 2021). Кроме того, при использовании Maxent корреляция предикторов менее значима, чем, например, переоснащение или неопределенность данных (Dormann et al., 2008). Более того, эффект устранения коллинеарных переменных при моделировании в Maxent может быть незначителен (De Marco et al., 2018) или приводит к ошибочной спецификации модели вследствие отсутствия важных предикторов (Araujo et al., 2012).

В случаях, когда нет цели получения точных прогнозов или, несмотря на присутствие коррелирующих факторов, оценка качества модели показала ее высокую прогностическую точность, возможно, целесообразно включать в анализ полный набор переменных. В других случаях рекомендуется использовать методы оценки и устранения коллинеарности предикторов: коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена, факторный анализ PCA (Principal Component Analysis), тест VIF (Variance Inflation Factor) и т.п. При этом из двух коррелирующих переменных целесообразно оставить в анализе ту, которая имеет более значимый биологический смысл в объяснении распределения вида (например, учитывая его экологию) (Sillero et al., 2021).

4. Выбор методов и алгоритмов моделирования. Как отмечено выше, существуют десятки способов построения SDM/ENM моделей – на основе данных о присутствии, присутствии-отсутствии, популяционных параметров (обилие, численность); с использованием байесовского подхода, максимума правдоподобия, максимальной энтропии; методы на основе регрессионного (GLM, GAM) и дискриминантного анализов, нейронных сетей и т.д. В каждом конкретном случае использование того или иного метода должно соответствовать основной идее и задачам исследований.

5. Выбор оценочных критериев качества моделей. Сравнение результатов моделирования с использованием разных наборов экологических слоев, методов, алгоритмов и настроек предусматривает выбор оценочных критериев качества (прогностической точности) моделей. Среди наиболее популярных оценочных критериев – базовый для Maxent показатель AUC (площадь под операционной

характеристикой приемника), байесовы информационные критерии AICс (корректированный информационный критерий Акаике) и BIC (Байесовский информационный критерий), непрерывный индекс Бойса CBI, статистика TSS.

6. Выбор порогов пригодности местообитаний. Экстраполяция вероятностей обнаружения объекта на территорию исследования приводит к получению карты с прогнозами вероятности присутствия в каждой ячейке (пикселе) в диапазоне от 0 (объект отсутствует) до 1 (объект присутствует). При этом возникает вопрос о пороговых значениях вероятности для пригодных и оптимальных местообитаний. Для преобразования непрерывных вероятностей, рассчитанных, например, в Maxent, в дискретные прогнозы присутствия/отсутствия используются различные пороговые значения (Liu et al., 2005, 2013). При этом идеального способа определить наилучший порог для подходящих местообитаний найдено не было (Glover-Capfer, 2015).

7. Выбор масштаба территории для моделирования. Интересной исследовательской задачей является оценка динамики вклада разных компонентов экологической ниши (абиотического, биотического, способности вида к расселению) при изменении масштаба анализируемой территории. По мнению ряда авторов (Pearson, Dawson, 2003; Soberón, Peterson, 2005; Jablonski, 2008; Brooker et al., 2009; Wiens, 2011; Peterson, Anamza, 2015; Guisan et al., 2017), в крупномасштабных исследованиях на уровне континента или региона значимость абиотических переменных и фактора мобильности вида в его распространении будет особенно высокой; в мелкомасштабных исследованиях более важную роль в пространственном распределении играют межвидовые взаимодействия. Другие авторы (Wisz et al., 2013) постулируют большую роль биотических факторов в распределении видов и сообществ на региональном, континентальном и глобальном уровнях. Соответственно, закономерности пространственно-временной динамики видов, установленные для крупных территориальных единиц, могут быть не применимы для объяснения характера распределения видов в локальных и региональных масштабах.

8. Оценка и учет в моделировании антропогенного фактора.

Повсеместное вмешательство человеческой деятельности в природные процессы определяет все возрастающее влияние антропогенного фактора на закономерности пространственно-временного распределения видов, сообществ, экосистем, ландшафтов и т.п. Использование антропогенного фактора в SDM/ENM моделях в основном сводится к учету наличия объектов антропогенной инфраструктуры и расчету расстояний до них, учету плотности дорог и населенных пунктов, а также таких параметра Human footprint (модель антропогенного следа). Несмотря на сложность формализации антропогенного фактора и неопределенность его положения в концепции экологической ниши, учет данного важнейшего предиктора распространения природных объектов является весьма перспективным направлением.

1.3 Пространственный анализ в исследованиях горных экосистем Кавказа

Пространственному анализу и, в частности, моделированию горных экосистем Кавказа и их компонентов посвящено ограниченное число работ. Среди них можно выделить исследования по ГИС-картированию растительного покрова в отдельных регионах (Комарова и др., 2016; Шевченко, Гераськина, 2019; Komarova, 2013; Hansen et al., 2017; Shevchenko, Geraskina, 2019) и на Кавказе в целом (Buchner et al., 2020), исследования по биоклиматическому моделированию распространения березняков субальпийского пояса Кавказа (Akobia et al., 2022), а также исследования закономерностей распространения редких (Mursal, Mekhtieva, 2021) и инвазионных (Файвуш, Таманян, 2011; Егошин, 2014, 2016, 2021; Egoshin, 2015) видов растений, а также моделирование потенциального ареала и экологических ниш скальных ящериц рода *Darevskia* в Закавказье (Петросян и др., 2020; Осипов и др., 2021).

В работе А.Ф. Комаровой «Mapping of Caucasian fir forests (*Abies nordmanniana* (Stev.) Spach)» (Komarova, 2013), посвященной картографированию пихтовых лесов Северо-Западного Кавказа с помощью снимков Landsat TM,

метода нейронных сетей и полевых данных, отмечена высокая эффективность использования ДЗЗ в обнаружении редких растительных сообществ на конкретной территории. Более позднее исследование А.Ф. Комаровой с соавторами «Картографирование темнохвойных лесов Северо-Западного Кавказа методом нейронных сетей» (Комарова и др., 2016) посвящено картографированию пихтовых и еловых лесов аналогичными методами. Авторами показано, что обработка данных спутниковых сцен Landsat методом искусственных нейронных сетей позволяет выделить слой темнохвойных лесов с точностью около 96%.

Работа Н.Е. Шевченко, А.П. Гераськиной «Northwest Caucasus forest spreading evaluation by GIS modeling and historical and geographic data analysis» (Shevchenko, Geraskina, 2019) посвящена ГИС-моделированию потенциальных ареалов доминантов древостоя на территории Северо-Западного Кавказа (Краснодарский край, Республика Адыгея, Карачаево-Черкесская Республика) – *Abies nordmanniana*, *Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus betulus* L., *Picea orientalis* (L.) Peterm. и виды рода *Quercus* L. С помощью программы Maxent и данных полевых исследований авторы установили, что современные потенциальные ареалы пихты *Abies nordmanniana* и ели *Picea orientalis* в районе исследований практически полностью совпадают. Соответственно, данные породы могут образовывать смешанные елово-пихтовые сообщества во всем ареале темнохвойных лесов Северо-Западного Кавказа. В то же время на Кавказе площади чистых еловых лесов, а также елово-пихтовых сообществ с совместным доминированием видов крайне ограничены (Шевченко, Гераськина, 2019; Shevchenko, Geraskina, 2019). Авторы пришли к выводу, что антропогенное воздействие и способность пихты быстрее восстанавливаться после вырубок и пожаров могут ограничивать распространение елово-пихтовых лесов на Кавказе. Из абиотических факторов, ограничивающих распространение данных чувствительных к засухе видов, исследователи выявили количество осадков в самый сухой месяц, а также высоту над уровнем моря (Шевченко, Гераськина, 2019; Shevchenko, Geraskina, 2019). По результатам исследований, водный режим также значительно влияет на текущее распределение буковых и грабовых лесов

Северо-Западного Кавказа, что Н.Е. Шевченко и А.П. Гераскина связывают с мезофильностью и уязвимостью этих видов к засухе (Shevchenko, Geraskina, 2019). Авторы сообщили, что буковые леса потенциально охватывают всю зону хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа, но в основном распространены в районах, где годовое количество осадков составляет не менее 600 мм. Кроме того, в распространении *Fagus orientalis*, *Carpinus betulus* и видов рода *Quercus* большое значение имеет сезонность температуры, что обусловлено теплолюбивостью широколиственных пород (Shevchenko, Geraskina, 2019).

На южных склонах центральной части Большого Кавказа в Казбегском районе Грузии было проведено исследование пространственной протяженности и динамики верхней границы березовых лесов из *Betula litwinowii* Doluch. (Hansen et al., 2017). Используя оцифровку контуров леса с аэро- и космических снимков 1987, 2005 и 2010 гг. и моделирование древесно-кустарникового покрова с помощью алгоритма Random Forest, авторы выявили увеличение площади березовых лесов субальпийского пояса на 25%, в основном за счет их продвижения вверх по высотному градиенту. Тенденцию к восстановлению лесов в Казбегском районе Грузии исследователи связывают со снижением пастбищной нагрузки на субальпийский пояс и изменением климата (Hansen et al., 2017).

Одно из актуальных картографических исследований растительного покрова на Кавказе «Land-cover change in the Caucasus Mountains since 1987 based on the topographic correction of multi-temporal Landsat composites» (Buchner et al., 2020) посвящено оценке влияния топографической коррекции на дифференциацию типов растительного покрова с охватом обширных горных территорий Кавказа, а также изучению динамики растительного покрова с 1987 г. на основе данных архива Landsat. Авторы подчеркнули целесообразность использования топографической коррекции для повышения точности классификации растительного покрова (прежде всего лесов) в горных районах, а также оценили масштабы потери пахотных земель, темпы изменений лесопокрываемых площадей в разных регионах Кавказа.

Результаты моделирования пространственного распределения березовых лесов субальпийского пояса с использованием метода Maxent и набора биоклиматических переменных WorldClim было проведено также для территории всего Кавказского экорегиона и представлено работе «Modelling the potential distribution of subalpine birches (*Betula* spp.) in the Caucasus» (Akobia et al., 2022). Авторы выявили обширные потенциальные области распространения горных березовых лесов с центрами ареала на южном и северном макросклонах Большого Кавказа и показали, что основными климатическими предикторами пространственного распределения березняков являются средняя температура и количество осадков наиболее теплого и холодного кварталов (Akobia et al., 2022).

В статье Г.М. Файвуш и К.Г. Таманян «О распространении некоторых инвазивных и экспансивных видов растений в Армении и на Кавказе» (Файвуш, Таманян, 2011) представлены результаты моделирования климатогенной динамики пяти инвазивных видов растений (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Robinia pseudoacacia* L., *Silybum marianum* (L.) Gaertn., *Echinocystis lobate* (Michx.) Torr. & A. Gray, *Impatiens glandulifera* Royle) на территории Армении. На основе сценариев климатических изменений и с использованием модели BioClim в программе DIVA-GIS авторы подготовили прогнозные карты возможного распространения растений в регионе. Работы А.В. Егошина посвящены моделированию пространственного распространения и выявлению биоклиматических особенностей чужеродных видов растений Северо-Западного Кавказа и юга Российского Причерноморья. С использованием программы Maxent и набора климатических данных BioClim, автором показано, что биоклиматические условия юга Российского Причерноморья от побережья до среднегорий удовлетворяют экологическим требованиям большинства из выявленных чужеродных видов растений (Егошин, 2016). Для Северо-Западного Кавказа А.В. Егошиным проведено моделирование экологических ниш наиболее агрессивных чужеродных видов растений (Егошин, 2014). Моделирование пространственного распределения адвентивных видов на территории Большого Сочи (Egoshin, 2015) показало, что благоприятные в настоящее время условия для

произрастания адвентивных видов растений в результате климатических изменений станут еще более комфортными для их распространения. В одной из последних работ автора (Егошин, 2021) также показано, что изменения климата повлияют на региональный пул адвентивных видов юга Черноморского побережья Краснодарского края, снижая скорость распространения представленных в регионе видов, но способствуя появлению новых.

С применением Maxent была дана оценка климатогенной динамики редкого вида орхидных *Ophrys apifera* Huds. в границах Азербайджана, показавшая значительное сокращение ареала вида в будущем (Mursal, Mekhtieva, 2021). GIS-технологии (ArcView v.3.3 GIS) были использованы в работе А. Гавашелишвили и М. МакГрейди (Gavashelishvili, McGrady, 2006) для моделирования вероятной локализации кормовых мест обитания крупных видов птиц-падальщиков в Грузии. В Армении и на примыкающих территориях Нагорного Карабаха и Грузии проведен анализ пространственного распределения партеногенетических скальных ящериц рода *Darevskia* и их двуполых родительских видов (Петросян и др., 2020; Осипов и др., 2021).

Таким образом, беспрецедентная доступность пользователей к данным дистанционного мониторинга и ГИС-продуктам, развитие методов и технологий машинного обучения и статистической обработки информации определили широкое применение пространственного анализа для изучения разнообразных процессов социально-экономической сферы и окружающей среды. Эффективным методом оценки потенциального распространения видов в пространстве и времени и формализации их экологических ниш стало SDM/ENM моделирование, основанное на применении современных достижений дистанционного зондирования и геоинформационных систем в рамках коррелятивного подхода. Несмотря на интенсивное развитие в последние десятилетия, SDM/ENM моделирование во многом находится на этапе становления, а его применение требует активного поиска решений методологических и методических вопросов. Актуальны подобные исследования для Кавказа, моделированию горных экосистем которого посвящено ограниченное число работ.

ГЛАВА 2. Краткая физико-географическая характеристика Кавказа

2.1 Природно-климатические условия

Кавказ – обширная горная страна между Черным, Азовским морями на северо-западе до Каспийского моря на востоке и от Кумо-Маньчской впадины на севере до границ Грузии, Армении и Азербайджана с Турцией и Ираном на юге. Н.А. Гвоздецкий (1963) к территории Кавказа небезосновательно относит также часть Турции, проводя более естественную южную границу по Шавшетскому хребту, рекам Ахурян и Аракс, гребню Талышских гор. В целом основными орографическими областями (единицами) Кавказа являются: Предкавказье (Кубано-Приазовская и Терско-Кумская низменности, Ставропольская и Терско-Сунженская возвышенности, горы Минераловодской группы), Большой Кавказ (Западный, Центральный, Восточный), Закавказская депрессия (Кура-Араксинская и Колхидская низменности), Малый Кавказ (сеть складчатых гор и нагорий, соединенная с Большим Кавказом Лихским хребтом) и Закавказское (Джавахетско-Армянское) нагорье (Мильков, Гвоздецкий, 1976) (рис. 1).

Административно район исследований включает южные регионы Российской Федерации (Краснодарский и Ставропольский края, Республики Адыгея, Северная Осетия-Алания, Ингушетия и Дагестан, Кабардино-Балкарскую, Карачаево-Черкесскую и Чеченскую Республики), территорию Грузии, Абхазии, Южной Осетии, Азербайджана и Армении (рис. 1).

В целом Кавказская горная страна занимает площадь около 450 тыс. км² с общей протяженностью Кавказских гор около 1500 км при максимальной ширине в 115-160 км в районе Эльбруса и в Дагестане (Ефремов, 1988). Эта сложная динамичная система включает в себя разнообразные природные комплексы от пустынь до вечной мерзлоты в высотном градиенте и от пустынь до субтропиков в широтном и долготном направлениях. С другой стороны, высокая плотность населения, развитое сельское хозяйство и интенсивно развивающийся туристско-рекреационный кластер приводят к серьезным нарушениям природных экосистем.

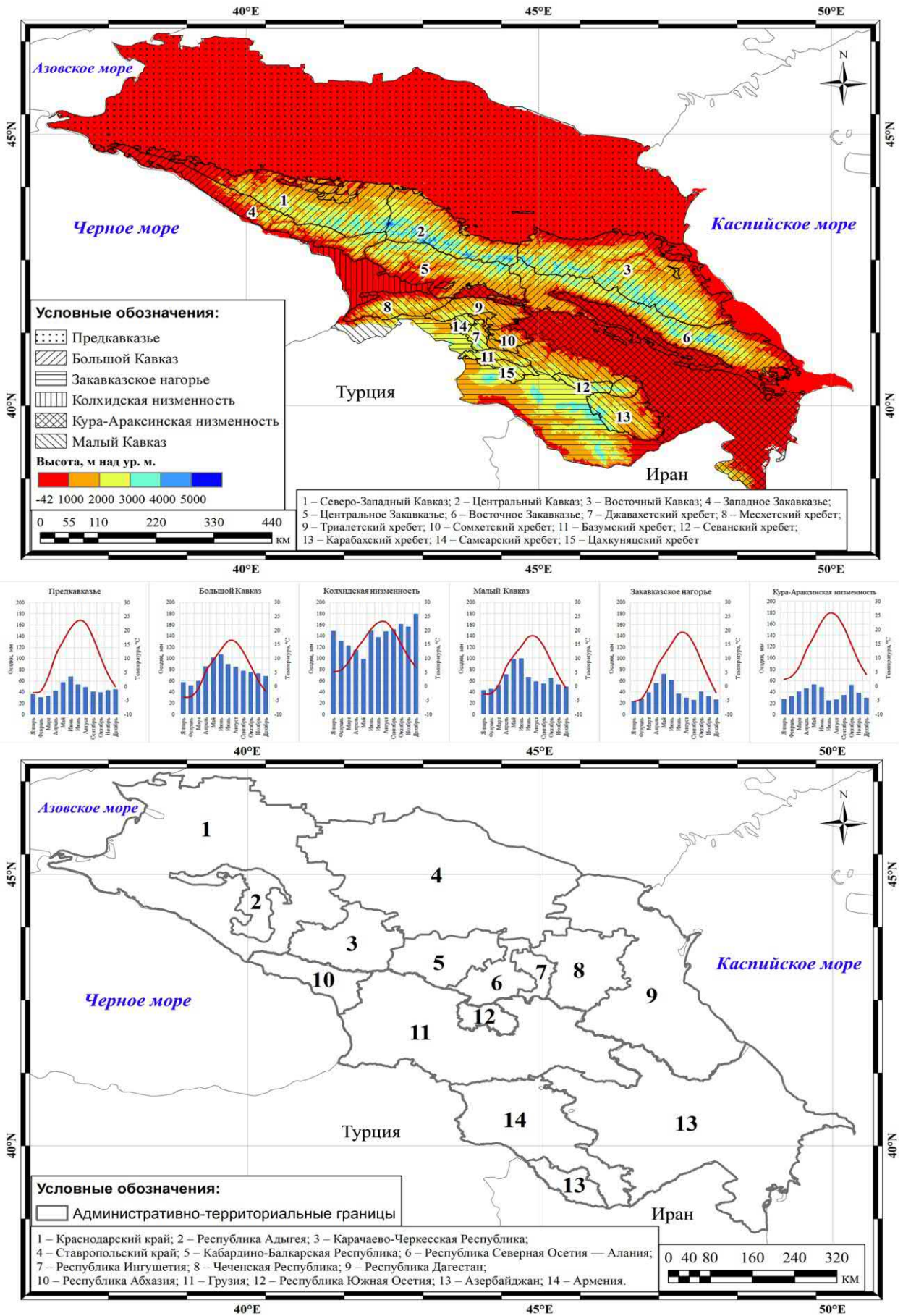


Рис. 1. Географическое положение, климато-орографическое и административно-территориальное районирование Кавказа. На графиках представлены средний многолетний сезонный ход температуры и осадков по орографическим единицам.

Поэтому актуальны также исследования соэологической направленности и разработка рекомендаций по рациональному использованию природных ресурсов.

Существует немало фундаментальных работ, посвященных орографии, геологическому строению, гидрологии, климату, оледенению, особенностям почвенного, растительного покровов и животного мира Кавказа (Шифферс, 1953; Гвоздецкий, 1954, 1963; Гулисашвили, 1964; Владимиров, 1970; Думитрашко, 1974; Мильков, 1976; Мильков, Гвоздецкий, 1976; Ефремов, 1988; Соколов, Темботов, 1989, 1993; Раковская, 2013; и др.). Поэтому ниже остановимся на отдельных, наиболее значимых для данной работы, аспектах физико-географической характеристики Кавказа.

Рельеф. Для рельефа Кавказа в целом характерно сочетание низменностей, возвышенностей и мощных горных поднятий (Мильков, Гвоздецкий, 1976). Предкавказье представляет собой слабо расчлененную степную равнину. Исключение составляют Ставропольская возвышенность с глубоко расчлененным рельефом и Терский, Сунжеский хребты с низкогорным рельефом, а также лакколлиты или «островные горы» Минераловодской группы (Гвоздецкий, 1963).

Большой Кавказ – крупный мегантиклинорий (Раковская, 2013) с глубоко расчлененным рельефом за счет наличия горных долин, расширенных в низкогорье и суженных в тесные крутостенные ущелья в среднегорных районах, в высокогорье представленных троговыми долинами. Долины разделены узкими водоразделами или высоко приподнятыми плато (Гвоздецкий, 1963). По физико-географическим характеристикам Большой Кавказ принято подразделять на Восточный, Центральный и Западный. Наиболее высокий Центральный Кавказ (между Эльбрусом и Казбеком) с абсолютными высотами до 5000-5600 м (Ефремов, 1988) отличается значительной площадью высокогорий (Гвоздецкий, 1963) (рис. 2). Восточный Кавказ с рядом вершин «четырёхтысячников» (Раковская, 2013) ниже Центрального, но выше Западного Кавказа, расположенного между Фиштом и Эльбрусом. На Восточном и Западном Кавказе ширина высокогорного пояса в виде разрозненных участков в верховьях речных долин составляет всего 10-30 км (Гвоздецкий, 1963). Северный склон Большого

Кавказа представлен шестью параллельными хребтами (Главный, Боковой, Передовой, Скалистый, Пастбищный, Лесистый), тянущимися с северо-запада на юго-восток и пересекаемыми речными долинами в направлении с юго-запада на северо-восток. Южный макросклон Большого Кавказа круче и короче северного, занимает меньшую площадь (Гвоздецкий, 1954).

Низменности Закавказья представлены аллювиальными, пролювиально-аллювиальными и морскими равнинами (Гвоздецкий, 1963; Мильков, 1976). Колхидская низменность имеет треугольную форму, наиболее понижена у побережья Черного моря и в средней части. Кура-Араксинская низменность, бóльшая по площади, в средней части и у побережья Каспийского моря имеет отрицательные высотные отметки (рис. 2). Колхидская и Кура-Араксинская низменности разделены Лихским (Сурамским) хребтом, представляющим собой горную перемычку между Большим и Малым Кавказом с абсолютной высотой 949 м (Гвоздецкий, 1954).

Складчатые горы Малого Кавказа отличаются от Большого Кавказа слабо представленным альпийским (горно-ледниковым) типом рельефа (Гвоздецкий, 1963). Уступающие по высоте (максимально 3722 м), горные вершины здесь не несут ледников и вечных снегов (Гвоздецкий, 1954). Закавказское (Джавахетско-Армянское) нагорье характеризуется меньшей расчлененностью рельефа, наличием крупных лавовых плато и широких массивных поднятий с вулканическими конусами (Гвоздецкий, 1963). Высотные отметки платообразных поднятий составляют 1500-2000 м, горных хребтов и массивов – 3300-4096 м (рис. 2). На самых крупных вершинах сохраняется оледенение (Гвоздецкий, 1954).

Климат. Большая климатообразующая роль на Кавказе принадлежит рельефу, ограничивающему распространение воздушных масс, определяющему границы климатических районов, высотную зональность климата, а также высокое разнообразие и «спрессованность» типов климата (рис. 2). Горная система Большого Кавказа затрудняет перенос северных, северо-восточных и восточных воздушных масс (арктический и холодный континентальный воздух) в Закавказье, в результате чего в значительной части Закавказья, в том числе на

Черноморском побережье и в Колхидской низменности, формируется пояс влажного субтропического климата (Гвоздецкий, 1954; Гулисашвили, 1964; Раковская, 2013) (рис. 2, 3).

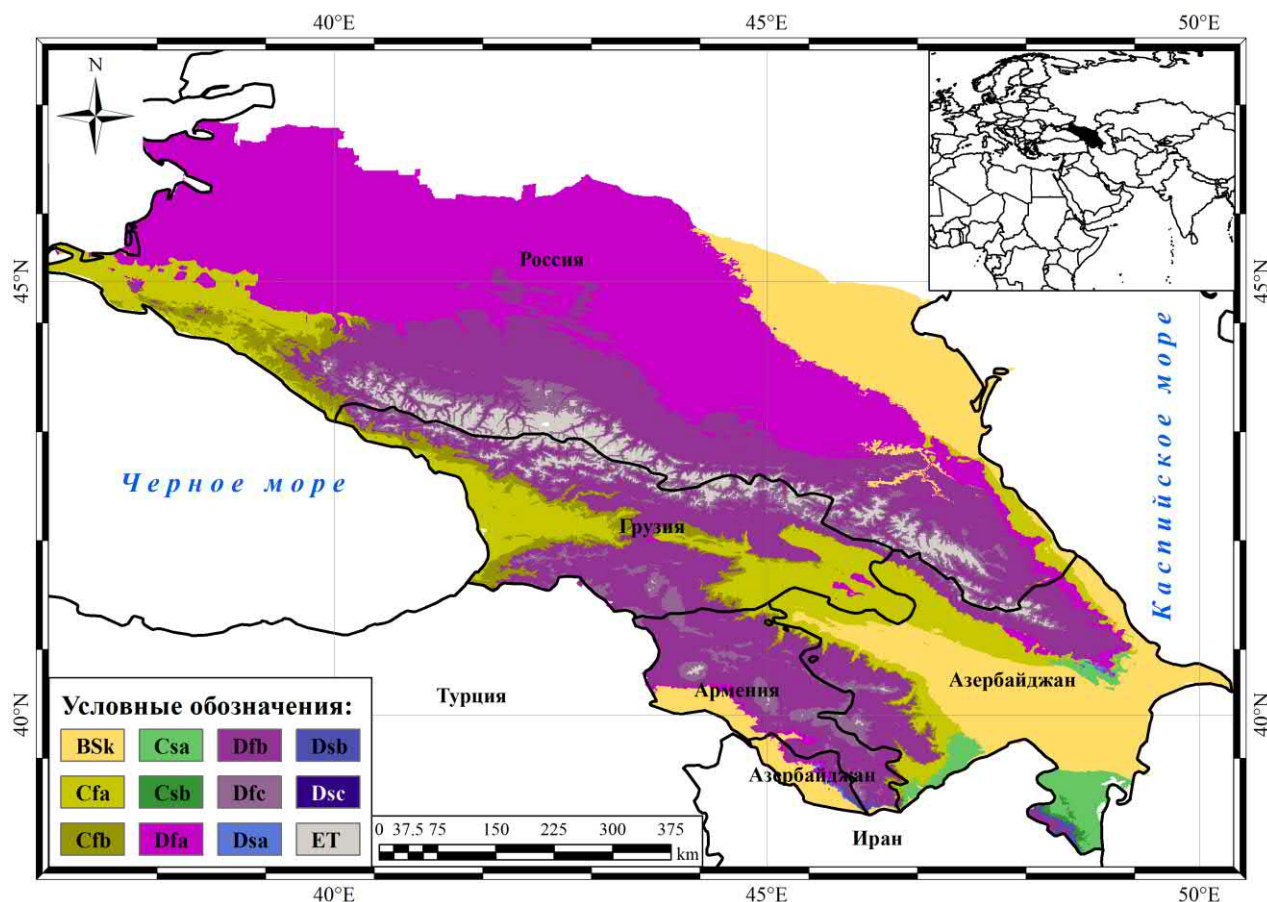


Рис. 2. Схема классификации климата Кеппен-Гейгера для территории Кавказа. Схема построена с использованием данных о среднемесячной температуре и осадках из базы данных WorldClim v2.0. на основе алгоритма SagaGis (Conrad et al. (2015)). Классификация климата Кеппен-Гейгера и цветовая схема карты взяты из работы М. Пила с соавторами (Peel et al., 2007): BSk – холодный полусухой климат (холодный степной климат); Cfa – влажный субтропический климат; Cfb – океанический климат; Csa – средиземноморский климат с жарким летом; Csb – средиземноморский климат с теплым или прохладным летом; Dfa – континентальный климат с жарким летом; Dfb – континентальный с теплым летом или полубореальный климат; Dfc – континентальный климат с прохладным летом; Dsa – сухой континентальный климат с жарким летом; Dsb – сухой континентальный с теплым летом или полубореальный климат; Dsc – сухой континентальный климат с прохладным летом; ET – альпийский климат (климат тундры).

Кроме того, Кавказ расположен в пограничной полосе воздействия влажных воздушных масс со стороны Атлантики, Средиземноморья и сухих континентальных воздушных масс из Сибири, Средней Азии и Иранского

нагорья. Климаторазделами являются Ставропольская возвышенность, Лихский хребет, Аджаро-Ахалцихский хребет Малого Кавказа (Гвоздецкий, 1954).

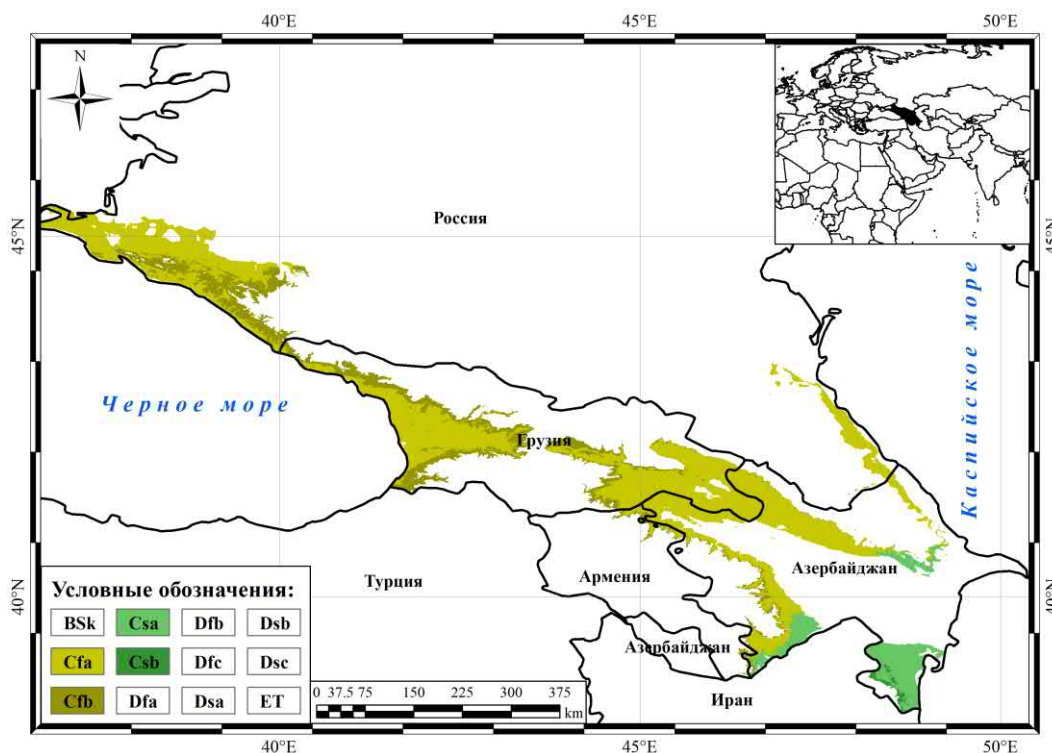


Рис. 3. Районы Кавказа с влажным климатом. Типы климата по Кеппен-Гейгеру: см. подпись к рис. 2.

Черное море, лежащее на пути к Кавказу влажных западных воздушных масс, еще больше насыщает их парами влаги, которая конденсируется на склонах гор (обострение фронтов) и выпадает обильными осадками в западной части Закавказья, включая Колхидскую низменность и Черноморское побережье.

Климатораздел осевого пояса Большого Кавказа также препятствует переносу теплых влажных южных воздушных масс на север. В результате обширные территории севернее данного климатораздела, в том числе Предкавказье и северный макросклон Большого Кавказа, несут черты континентального климата (Гулисашвили, 1964, Раковская, 2013) (рис. 2, 4).

Сухие восточные воздушные массы со стороны пустынь Средней Азии, Сибири и Иранского нагорья, проходя над Каспийским морем, слабо насыщаются влагой и практически не увлажняют Восточный Кавказ и Восточную часть

Закавказья (Гвоздецкий, 1954; Ефремов, 1988), где формируется холодный полусухой (степной) климат (рис. 2, 5).

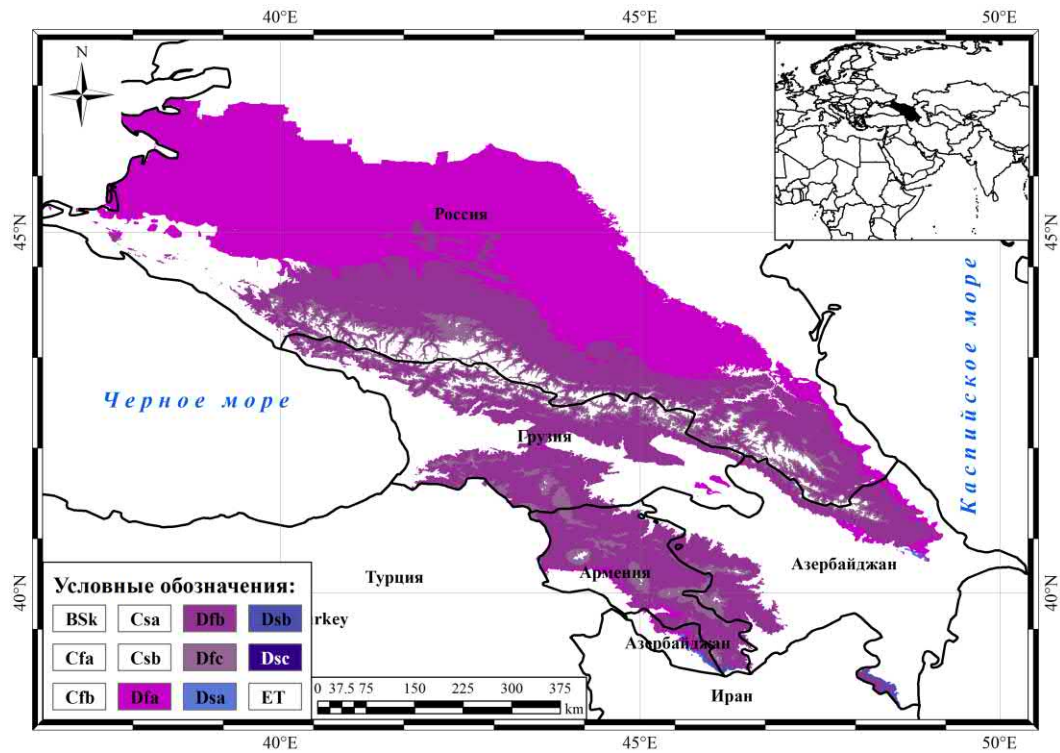


Рис. 4. Районы Кавказа с континентальным климатом. Типы климата по Кеппен-Гейгеру: см. рис. 2.

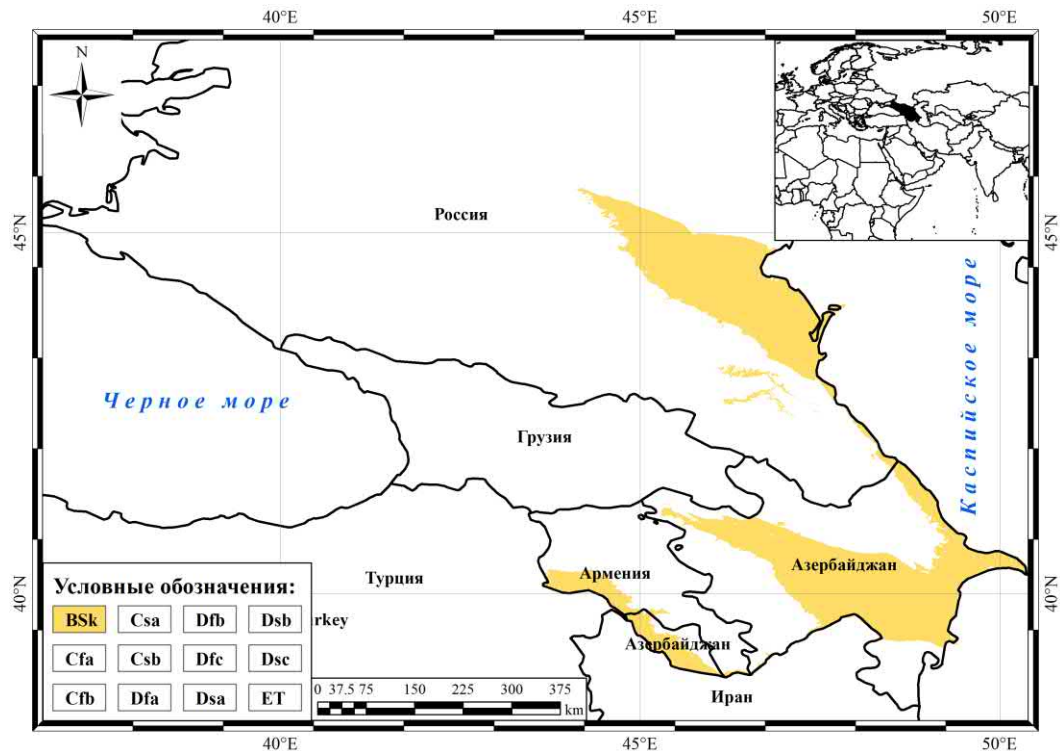


Рис. 5. Районы Кавказа с полусухой (холодной степной) климатом – BSk по Кеппен-Гейгеру.

Увлажняющее влияние Каспийского моря сказывается только на прибрежных районах востока Предкавказья, среднегорьях восточной оконечности Большого Кавказа и Талышском хребте (Гвоздецкий, 1954) (рис. 2, 3).

Горный рельеф Кавказа обуславливает также высотную зональность климата, выражающуюся в понижении температуры воздуха с увеличением высоты над уровнем моря (от 0,5 до 0,8°С на каждые 100 м высоты), особенно отчетливую на Большом Кавказе, но проявляющуюся и в Закавказском нагорье (Гвоздецкий, 1954; Ефремов, 1988). Количество осадков увеличивается с набором высоты до 2500 м над ур. м. на Западном Кавказе и до 3000-3100 м над ур. м. на Центральном и Восточном Кавказе, а затем уменьшается (Ефремов, 1988). Данные тенденции приводят к формированию в высокогорной зоне альпийского типа климата, при котором средняя температура ни одного месяца не превышает 10°С. Территории, характеризующиеся данным типом климата, проходят по высокогорным районам вдоль осевого пояса Большого Кавказа с северо-запада на юго-восток, формируя полосу оледенения с максимальной площадью в наиболее высокой центральной части (рис. 3, 6). Небольшие фрагментированные области с альпийским типом климата представлены также в Джавахетско-Армянском нагорье на высотах 3000-4000 м над ур. м.

Таким образом, преобладающий климат Западного Кавказа – влажный субтропический на южном макросклоне и влажный континентальный с теплым летом на северном макросклоне. Климат Центрального и Восточного Кавказа – континентальный и влажный прохладный (или даже альпийский) в высокогорье, влажный теплый в среднегорных районах, сухой жаркий в равнинной части. Преобладающий климат в предгорьях и низкогорьях Малого Кавказа – влажный субтропический на западе и сухой субтропический в восточной части. В среднегорных районах Малого Кавказа преобладает континентальный климат (более сухой к востоку и юго-востоку). Климат Кура-Араксинская и Колхидской низменностей сухой континентальный и влажный субтропический, соответственно.

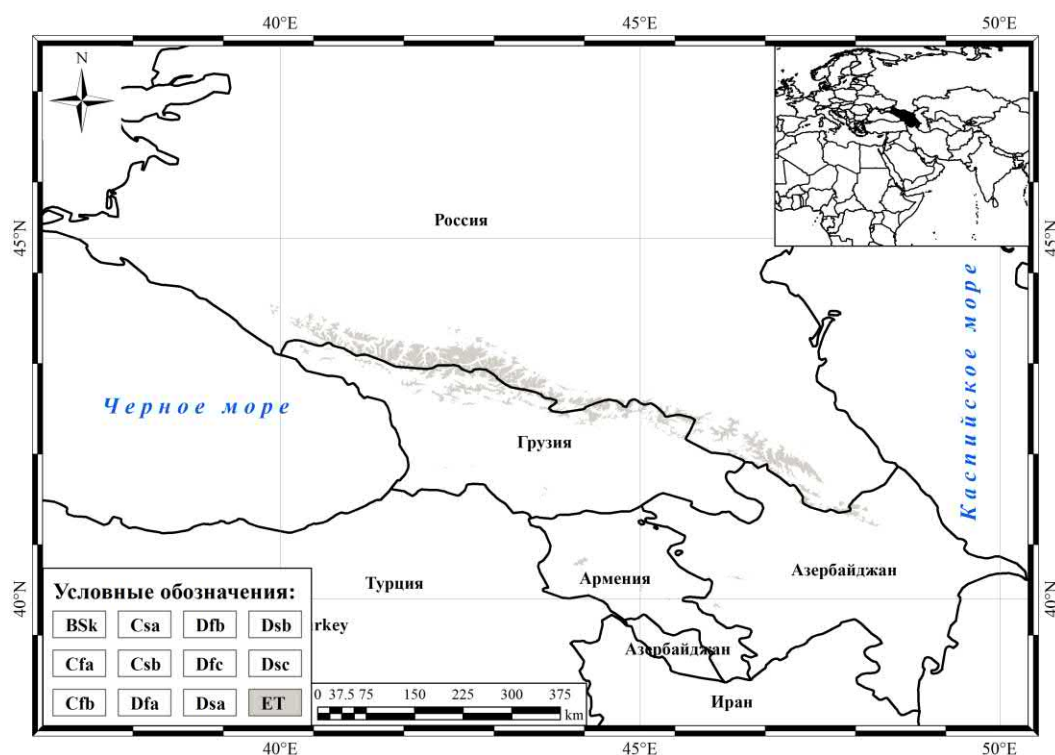


Рис. 6. Районы Кавказа с альпийским климатом – ET по Кеппен-Гейгеру.

Почвенный покров. Для Предкавказья в целом характерно преобладание степных черноземов и каштановых почв (Гвоздецкий, 1954). Почвенный покров Большого Кавказа подчинен высотной зональности. На осыпях и ледниковых моренах высокогорных районов встречаются маломощные почвы. В альпийском поясе распространены горно-луговые торфянистые почвы, в субальпийском – горно-луговые остепненные и горно-луговые субальпийские почвы. Под высокогорными сосняками формируются светло-бурые оподзоленные почвы, под березняками – более глинистые почвы, под широколиственными лесами – серые лесные, горные темно-серые и горные бурые лесные почвы. В степном поясе преобладают темно-каштановые и каштановые черноземы (Керефов, Фиапшев, 1977, Фиапшев, 1998). В Колхидской низменности распространены болотные, субтропические подзолистые и аллювиальные подзолисто-глеевые почвы, на Кура-Араксинской низменности – горно-коричневые и аллювиальные почвы, малогумусные черноземы (Гвоздецкий, 1954). На склонах Малого Кавказа представлены горно-лесные бурые, горно-степные и горно-коричневые почвы. В

Закавказском нагорье преобладают горные черноземы и горно-луговые почвы, на Талышском хребте – желтоземы и горно-лесные бурые почвы (Гвоздецкий, 1954).

2.2 Высотно-поясная структура горных ландшафтов

Концепция высотно-поясной структуры Кавказа, разработанная А.К. Темботовым (Соколов, Темботов, 1989; Темботов и др., 2001), дополняемая и расширяемая его учениками с использованием современных методов исследований (Темботова, 1999; Амшокова, 2009; Пшегусов, 2010; Кононенко, 2011; Емкужева, 2013; Пхитиков и др., 2014; и др.), позволяет выделить основные закономерности формирования и распределения биоты в зависимости от высотно-секторальной неоднородности ландшафтов Кавказа. Типизация поясных спектров, предложенная в рамках данной концепции, включает следующие базовые единицы: когорта (определяется климатическим поясом), тип (широтной зоной), подтип (влиянием морей), вариант (региональными физико-географическими особенностями), высотный пояс.

Система высотно-поясной структуры Кавказа А.К. Темботова включает пять типов и 14 вариантов поясности: 1) западно-северокавказский (степной) тип (кубанский вариант); 2) восточно-северокавказский (полупустынный) тип (эльбрусский, терский и дагестанский варианты); 3) западнозакавказский (влажносубтропический) тип (колхидский и аджарский варианты); 4) восточнозакавказский (сухой субтропический) тип (южноосетинский, алазано-агричайский, шемахо-кобыстанский, триалетский, центрально-малокавказский и карабах-зангезурский варианты); 5) переднеазиатский (пустынный) тип (талышский и джавахетско-армянский варианты) (рис. 7).

Кубанский вариант западно-северокавказского типа поясности занимает Западный Кавказ и Западное Предкавказье с границей по Тебердино-Даутскому водоразделу и западному краю Ставропольской возвышенности (рис. 7). Испытывает влияние воздушных масс Средиземно-Черноморского бассейна и Атлантики, формирующих относительно мягкий и влажный климат.

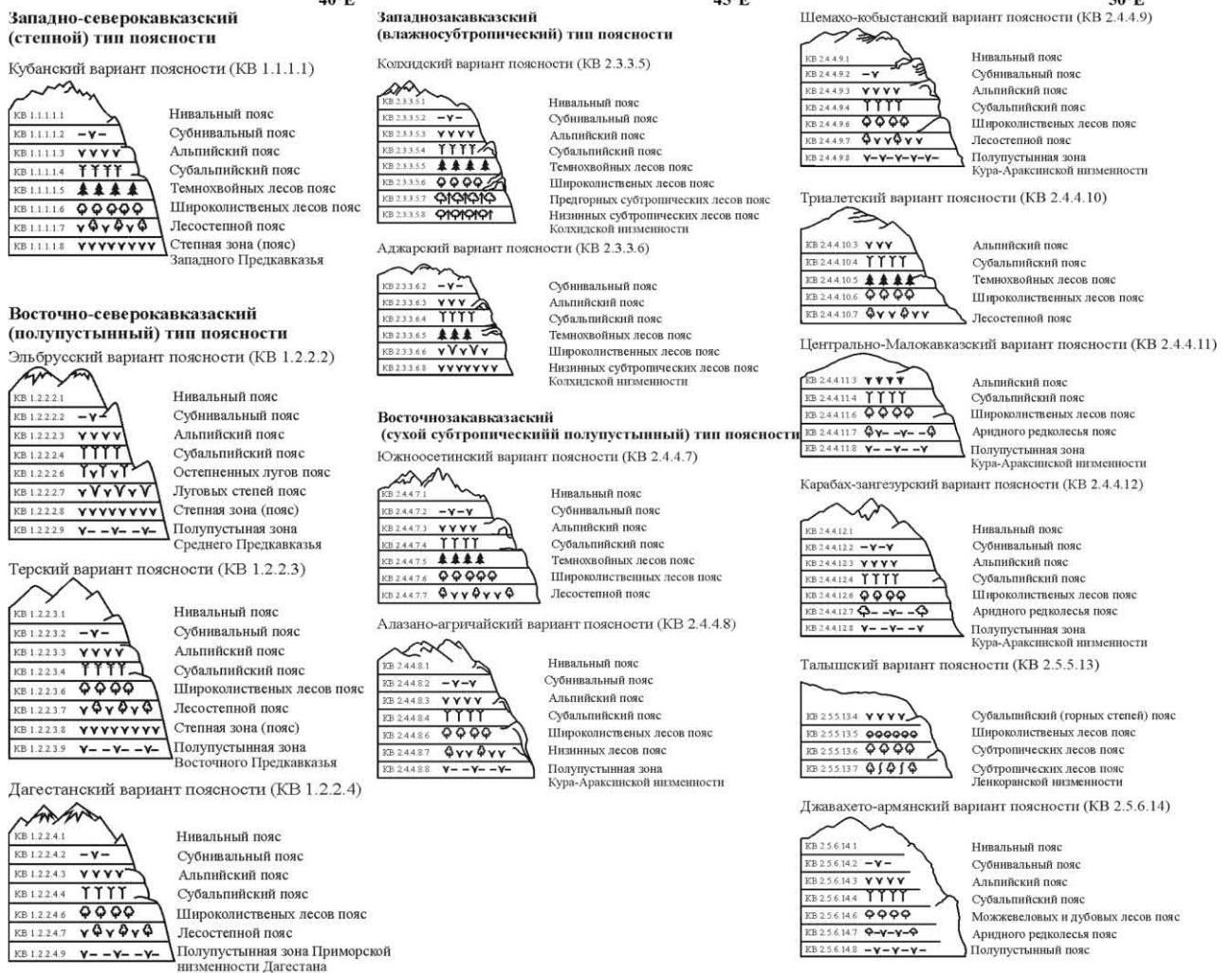
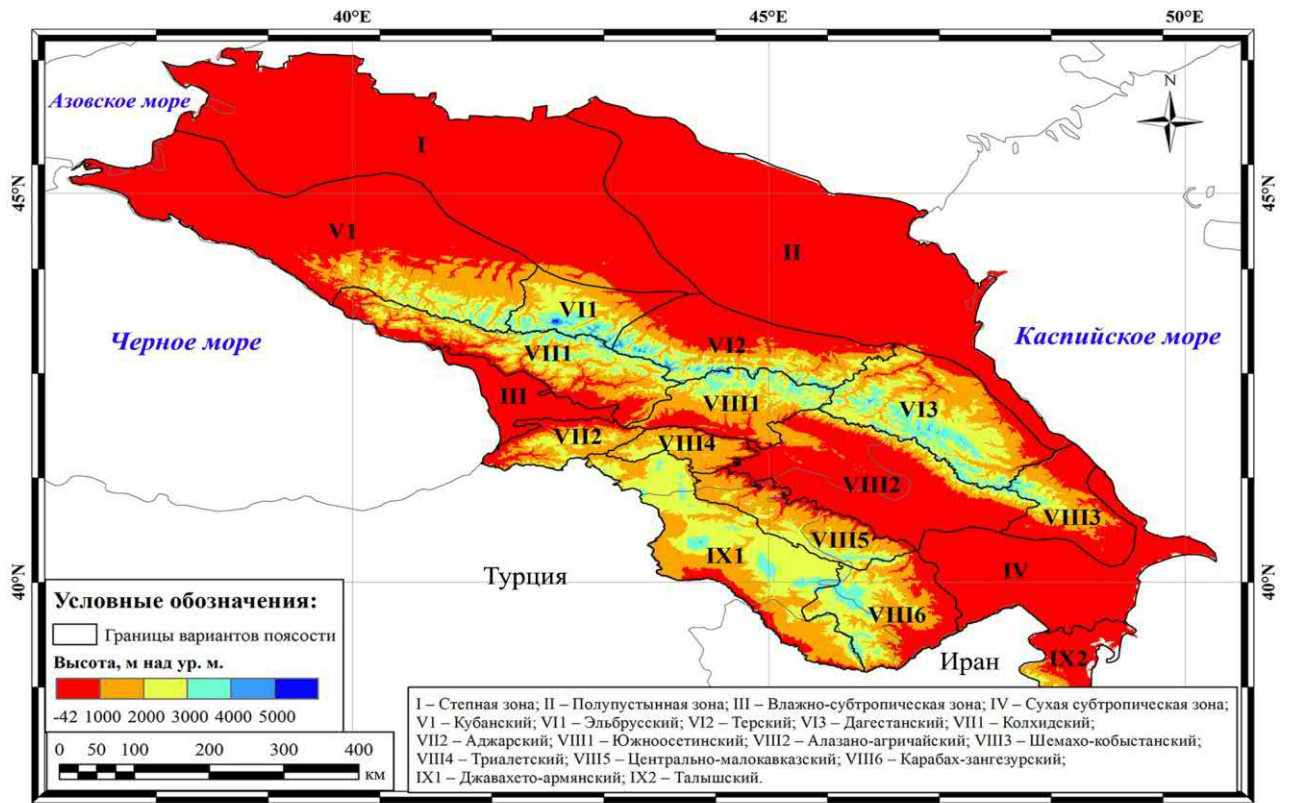


Рис. 7. Схема высотно-поясной структуры горных ландшафтов Кавказа А.К. Темботова и поясные спектры вариантов пояности (с изменениями).

Восточно-северокавказский тип поясности характерен для Центрального и Восточного Кавказа с прилегающими районами Предкавказья и приморской полосой Дагестана. Испытывает иссушающее влияние полупустынной широтной зоны, ослабевающее по мере удаления от Прикаспийской низменности. *Эльбрусский вариант* (район Пятигорье-Эльбрус) на северо-западе ограничен Тебердино-Даутским водоразделом и Ставропольской возвышенностью, на юго-востоке – линией Дыхтау – Каракая – нижнее течение Баксана (рис. 7). Подвержен влиянию сухих северо-восточных воздушных масс, обуславливающих выраженную ксерофитизацию ландшафтов, вплоть до полупустынных условий в районе северной депрессии. Континентальность климата усиливается за счет обширной площади оледенения в высокогорьях. Большую роль в данном процессе играет также перехват южных теплых и влажных воздушных масс осевыми хребтами, характеризующимися максимальным поднятием на Центральном Кавказе. *Терский вариант* (бассейны рек Терек-Аргун) на юго-востоке ограничен гребнем Андийского хребта. Относительно высокие передовые хребты кавказских гор, как и Терско-Сунженская возвышенность, ограничивают поступление сухого воздуха с северо-востока, определяя относительно влажный климат. *Дагестанский вариант* расположен к юго-востоку от Андийского хребта, включая Большой Кавказ и прилегающие низменности. Характеризуется развитой сетью гор до 150 км шириной, значительная площадь которой представлена системой Внутреннего Дагестана. Повышено-сухой тип климата определяет здесь максимально выраженную ксерофитизацию ландшафтов.

Западнокавказский тип поясности расположен в зоне влажных субтропиков, формирующихся под влиянием теплого и влажного морского воздуха с Черноморско-Средиземноморского бассейна в районе Колхидской низменности и прилегающих хребтов Большого и Малого Кавказа. *Колхидский вариант* характерен для южного макросклона Большого Кавказа (от г. Сочи до Лихского хребта) с мощными боковыми отрогами, подверженными карстовым явлениям, и Колхидской низменности в виде наклонной, местами холмистой, равнины. *Аджарский вариант*, расположенный в западной части Малого Кавказа,

отличается от колхидского за счет особенностей ландшафтной структуры (низкие горы, отсутствие известнякового субстрата, широтная ориентация хребтов).

Восточнокавказский тип поясности занимает территорию Закавказья, ограниченную Лихским, восточной частью Аджаро-Имертинского и Арсиянского хребтов, а также Водораздельным хребтом, высокогорьями Малого Кавказа, Каспийским морем. Сформирован в условиях сухого субтропического климата Кура-Араксинской низменности при наличии барьерного эффекта хребтов Большого Кавказа, задерживающих холодные северо-восточные воздушные массы. *Южно-осетинский* вариант характерен для территории между Лихским, Водораздельным и Карталинским хребтами. Отличается жарким летом и довольно холодными зимами, большим диапазоном выпадающих осадков. *Алазано-агричайский* вариант включает Алазанскую равнину, Циви-Гомборский хребет и полупустынное левобережье Куры. Благодаря барьерной роли Циви-Гомборского хребта и Иорского плоскогорья территория защищена от иссушающего воздействия Кура-Араксинской полупустынной зоны и восточных ветров, характеризуется мягким влажным климатом. *Шемахо-кобыстанский* вариант занимает юго-восток Большого Кавказа, включая южный и северный макросклоны, Ширванскую равнину и Апшеронский полуостров. Среднегорный холмистый рельеф с многочисленными плато, близость среднеазиатских пустынь и восточное положение определяют здесь сухой континентальный, местами полупустынный, климат. *Триалетский* вариант включает горную систему Малого Кавказа на юго-востоке Месхетинского хребта и северо-востоке Триалетского хребта. Достаточно закрытая территория с сухим континентальным климатом, характеризующаяся более выраженным влиянием сухих восточных воздушных масс. *Центрально-малокавказский* вариант охватывает северный макросклон Малого Кавказа от Триалетского до Муровдагского хребтов. Максимально подвержен влиянию Кура-Араксинской низменности, в меньшей степени – сухих восточных ветров (барьерная роль достаточно высоких протяженных горных хребтов). Характеризуется мягким умеренным типом климата. *Карабах-зангезурский* вариант свойственен юго-востоку Малого Кавказа. Континентальное

положение, открытость восточным ветрам, а также отгороженность от западных воздушных масс, наличие межгорных депрессий и высоких плато определяют здесь умеренный климат с достаточно мягкой зимой и холодным летом.

Переднеазиатский тип поясности включает Джавахетско-Армянское нагорье, Талышские горы и Ленкоранскую низменность. Сформировался под влиянием великой пустынной зоны, простирающейся от Китая и Индии до Аравийского полуострова и Сахары. *Джавахетско-армянский* вариант свойственен для одноименных групп нагорий, а также южных склонов ряда хребтов Малого Кавказа. Высокие плато и горные хребты, расположение в субтропической зоне, изоляция от западных воздушных масс обуславливают сухой континентальный климат. *Талышский* вариант характерен для Талышских гор и Ленкоранской низменности. Благодаря насыщенным влагой Каспийского моря теплым воздушным массам и барьерной роли Талышских гор формируется влажный субтропический климат, отличающийся от колхидского наличием засушливого периода в первой половине лета. Особенностью является также усиление континентальности с набором высоты над уровнем моря.

Для каждого из обозначенных вариантов поясности характерен набор высотных поясов, определяемый описанными выше географическими, климатическими и орографическими особенностями. Одними из наиболее «постоянных» являются высокогорные пояса – субальпийский, альпийский, субнивальный и нивальный. *Субнивальная* пояс представляет собой открытую полосу выветривания (каменистые склоны, осыпи, гребни гор) с арктическим климатом, фрагментированной растительностью, отсутствием сплошного почвенного покрова и характерной эндемичной фауны. *Нивальная* пояс – область вечных снегов и ледников, пессимальная для растений (представлены мхами, водорослями и лишайниками) и животных (проходящие туры, серны, полевки, лисицы). При этом в силу недостаточной высоты над уровнем моря субнивальная и нивальная пояса отсутствуют в аджарском, центрально-малокавказском и талышском вариантах поясности, нивальный – в триалетском варианте (рис. 7).

Субальпийский и альпийский пояса представлены во всех вариантах поясности, за исключением низкогорного талышского. *Субальпийский пояс* характеризуется развитыми плодородными почвами, богатым растительным покровом с преобладанием мезофитных лугов, перемежающихся с криволесьем и парковыми лесами. *Альпийский пояс* с более экстремальными климатическими условиями характеризуется наличием гумусированных почв различной толщины, низкотравных плотно-дерновых лугов и альпийских пустошей (ковров).

Пояс *темнохвойных лесов* (ель, пихта) встречается в наиболее увлажненных районах Кавказа – кубанском, колхидском, аджарском, южноосетинском, а также триалетском вариантах поясности. Пояс *широколиственных лесов* (бук, граб, липа и др.) представлен более широко, однако в относительно засушливых условиях эльбрусского варианта замещается поясом остепненных лугов, а в карабах-зангезурском и джавахетско-армянском вариантах – аридным редколесьем, дубовыми и можжевельниковыми лесами. В теплом влажном климате колхидского, аджарского и талышского вариантов в качестве нижнего пояса формируется также зона *низинных субтропических лесов*.

В вариантах поясности с более-менее засушливым климатом (эльбрусский, терский, дагестанский, алазано-агричайский, шемахо-кобыстанский, центрально-малокавказский, карабах-зангезурский, джавахетско-армянский варианты) поясной спектр начинается с *полупустыни* (рис. 7). В менее засушливых районах – со *степей* (кубанский вариант) и *лесостепей* (южноосетинский и триалетский варианты). Талышский вариант отличается «перевернутым» чередованием поясов, когда над широколиственными лесами формируется пояс горных степей.

ГЛАВА 3. Общая характеристика и объем материалов исследований

3.1 Объекты исследований

Сбор материалов проводили в физико-географических границах Кавказа (глава 2, рис. 1). В частных случаях, например, при изучении влияния масштаба территории на результаты моделирования и при моделировании пространственного распределения узко локализованных объектов (полузасушливые горные пастбища и придорожные фитоценозы конкретных районов) материалы отбирали в границах отдельных административно-территориальных или физико-географических единиц Кавказа.

Исследованы объекты растительного и животного мира на разных уровнях организации живой материи и различного положения в трофической сети, в том числе широко распространенные и редкие, высокоподвижные и малоподвижные виды, а также сообщества и биогеоценозы разного природоохранного значения:

- лесные ценозы из основных лесообразующих пород Кавказа (пихта Нордмана *Abies nordmanniana*, ель восточная *Picea orientalis*, сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L., бук восточный *Fagus orientalis*, граб обыкновенный *Carpinus betulus*, береза Литвинова *Betula litwinowii* и б. повислая *B. pendula* Roth);

- широко распространенные в регионе луговые ценозы с доминированием овсяницы пестрой *Festuca varia* Haenke (= *F. woronovii* Hack) и костра пестрого *Bromus variegatus* M. Bieb. (= *Bromopsis variegata* (M. Bieb.) Holub);

- виды копытных млекопитающих (кавказский тур *Capra caucasica* Guldenstaedt, Pallas, 1783, серна *Rupicapra rupicapra* Linnaeus, 1758, кабан *Sus scrofa* Linnaeus, 1758, косуля европейская *Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758);

- виды хищных птиц-некрофагов (черный гриф *Aegypius monachus* (Linnaeus, 1758), стервятник *Neophron percnopterus* (Linnaeus, 1758), белоголовый сип *Gyps fulvus* (Halblizl, 1783), бородач *Gypaetus barbatus* (Linnaeus, 1758));

- хищные млекопитающие на примере переднеазиатского леопарда *Panthera pardus ciscaucasica* (Satunin 1914) (= *P. p. saxicolor* (Pocock, 1927), *P. p. tulliana* (Valenciennes, 1856));

- виды редких сосудистых растений (рябчик широколистный *Fritillaria latifolia* Willd.) и лишайников (лобария легочная *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.);

- виды инвазионных растений (амброзия полыннолистная *Ambrosia artemisiifolia* L., галинсога четырёхлучевая *Galinsoga quadriradiata* Ruiz & Pav. и г. мелкоцветковая *G. parviflora* Cav.);

- семиаридные горные пастбища Центрального Кавказа на разных стадиях пастбищной деградации растительного и почвенного покровов;

- придорожные луговые ценозы юга Российского Причерноморья с высоким уровнем адвентивизации.

С одной стороны, использование в SDM/ENM моделировании различных объектов по уровню организации, масштабам распространения, расположению в пищевой цепи, степени подвижности и стратегии жизни позволяет продемонстрировать широкие возможности применения методов пространственного анализа в исследованиях компонентов горных территорий и обозначить особенности подходов к моделированию разнообразных биологических объектов. С другой стороны, закономерности пространственного распределения многих из перечисленных объектов взаимообусловлены в силу трофических, топических и конкурентных отношений между ними. Это позволило реализовать в исследовании экосистемный подход к SDM/ENM моделированию компонентов горных экосистем с учетом биотических факторов (рис. 8).

Изучение экологических ниш и пространственного распределения редких и охраняемых видов птиц (*Aegypius monachus*, *Neophron percnopterus*, *Gyps fulvus*, *Gypaetus barbatus*), млекопитающих (*Rupicapra rupicapra*, *Capreolus capreolus*, *Panthera pardus ciscaucasica*), растений и лишайников (*Fritillaria latifolia*, *Lobaria pulmonaria*), а также находящихся под угрозой исчезновения на Кавказе пихтовых и еловых лесов имеет природоохранное значение. Исследования потенциального распространения в экорегионе кабана *Sus scrofa* и инвазионных видов растений

(*Ambrosia artemisiifolia*, *Galinsoga quadriradiata*, *G. parviflora*) способствуют разработке санитарных мероприятий по контролю численности и ограничению ареала данных видов.

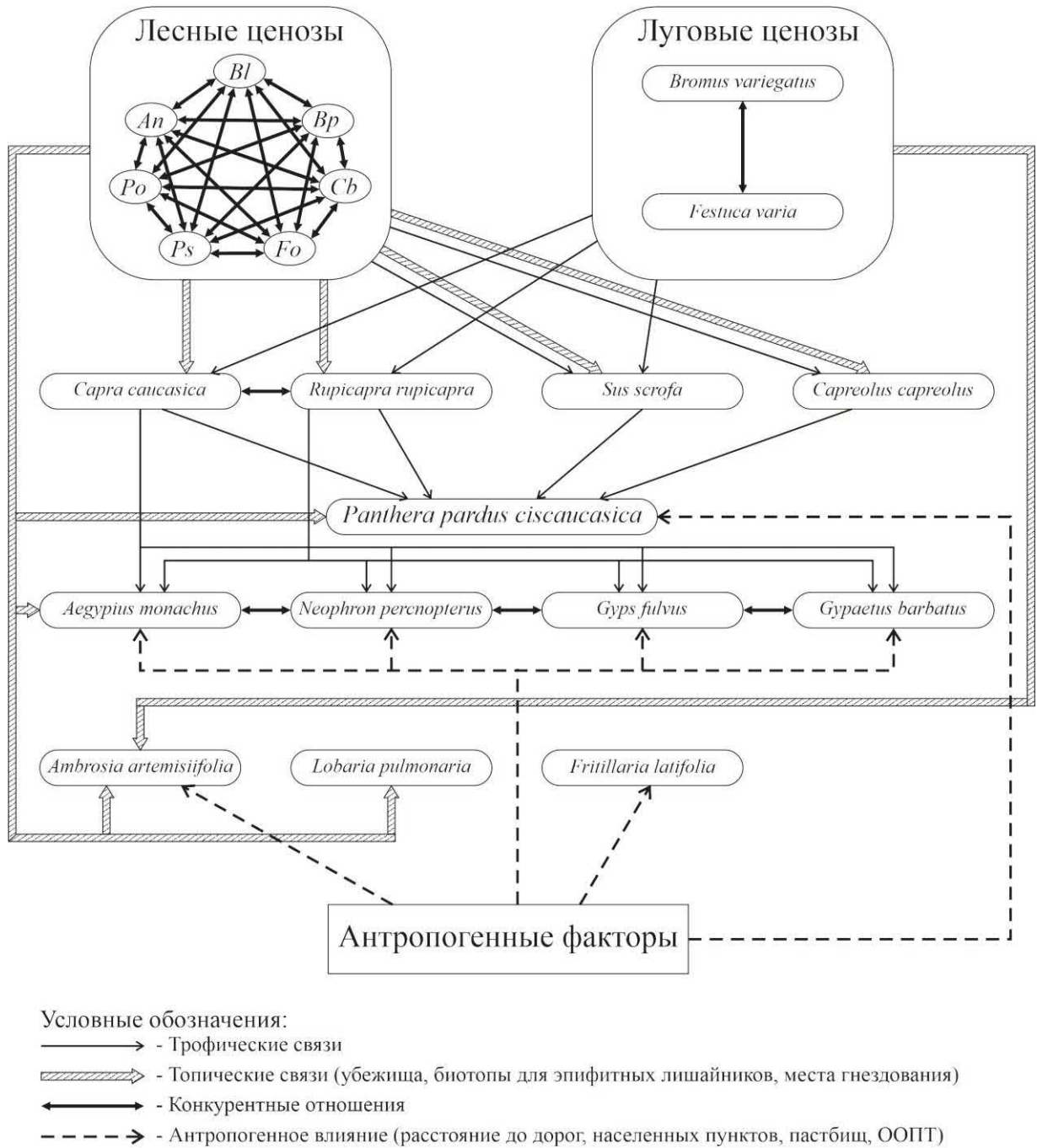


Рис. 8. Схема биотических отношений между моделируемыми объектами и антропогенных факторов, учтенных в исследовании. Сокращенные названия лесообразующих видов: *An* – *Abies nordmanniana*, *Bl* – *Betula litwinowii*, *Bp* – *B. pendula*, *Cb* – *Carpinus betulus*, *Fo* – *Fagus orientalis*, *Ps* – *Pinus sylvestris*, *Po* – *Picea orientalis*.

Семиаридные горные пастбища и придорожные луговые ценозы с высоким уровнем адвентивизации изучены в рамках частных задач прикладного характера – оценка роли экологических факторов в деградации пастбищ Центрального Кавказа и выявление коридоров инвазий на Черноморском побережье России, соответственно.

Проблема выбора оптимальных наборов абиотических предикторов для SDM/ENM моделирования рассмотрена на примере рябчика широколистного и сосновых лесов Центрального Кавказа. Вопрос влияния пространственного масштаба территории на закономерности распределения биологических объектов изучен на примере лобарии легочной и сосновых лесов Кавказа.

В качестве объектов для изучения климатогенной динамики компонентов горных экосистем Кавказа выбраны редкий вид рябчик широколистный и агрессивный инвазионный вид амброзия полыннолистная. Оценка консерватизма/дифференциации экологических ниш методами ENM/SDM для инвазионных видов при освоении ими новых территорий рассмотрена на примере растений рода *Galinsoga* Ruiz et Pav.

Ниже приводим краткую характеристику объектов исследования, включая их фактическое распространение и биотические связи, определившие выбор биотических предикторов, используемых в SDM/ENM моделях. В конкретных случаях обосновано использование в моделировании антропогенных факторов.

Лесные сообщества изучены на примере монодоминантных древостоев *Abies nordmanniana*, *Picea orientalis*, *Pinus sylvestris*, *Fagus orientalis*, *Carpinus betulus*, *Betula litwinowii* и *B. pendula*. Являясь основными лесообразующими породами Кавказа, данные формации служат кормовой базой, убежищем, местами гнездования и т.п., способствуя или ограничивая распространение многих видов. Наибольшей концентрации пихтовые леса из *Abies nordmanniana* (нативный ареал – Кавказ и Северо-Восточная Турция) достигают в горах Западного Кавказа (Литвинская, Салина, 2012), где пихтарники подвержены бактериальным заболеваниям, вырубке и негативному влиянию климатических изменений (Акатов и др., 2013; Бебия, 2015; Горнов и др., 2018). Еловые леса из *Picea orientalis* также сосредоточены в горах Западного Кавказа, занимая здесь не более

5% лесопокрытой площади (Литвинская, Салина, 2012). Вспышки *Ips typographus* (Linnaeus, 1758) и *Dendroctonus micans* (Kugelann, 1794) на фоне климатических изменений вызвали усыхание еловых лесов по всему ареалу, включая Кавказ и Восточное Причерноморье Турции (Tufekcioglu et al., 2008; Akinci, Erşen, 2016; Güney et al., 2019; Пукинская и др., 2019). Экологическая пластичность *Pinus sylvestris* определяет широкое распространение сосновых лесов и их значительное типологическое разнообразие не только на Кавказе (Ермаков и др., 2019), но и в Евразии в целом. Основные массивы монодоминантных сосняков экорегиона расположены на Центральном Кавказе. Ареал буковых лесов из *Fagus orientalis* охватывает Большой и Малый Кавказ, Крым, Северный Иран, Турцию, Грецию, Болгарию и Сирию (Алиев и др., 2020; Dagtekin et al., 2020). При этом Западный Кавказ, наряду с северной частью Турции и севером Ирана, считаются рефугиумами *Fagus orientalis* во время последнего ледникового периода (Dagtekin et al., 2020). Грабовые леса из *Carpinus betulus* широко распространены на Кавказе, в континентальной Европе и Малой Азии. В последний ледниковый период рефугиумы грабинников занимали Черноморский регион Турции и западную Анатолию (Koç et al., 2021). Ареал березовых лесов из *Betula litwinowii* охватывает Большой Кавказ, Турцию и Северный Иран. Березняки Большого Кавказа обычно приурочены к крутым склонам у верхней границы лесного пояса (Akhalkatsi et al., 2006; Kessel et al., 2020). Березовые леса из *Betula pendula* широко распространены в Европе, от северных до южных (в основном горных) регионов (Beck et al., 2016). Несмотря на проведенные ранее исследования по ГИС-картированию еловых, пихтовых, сосновых и березовых лесов в отдельных районах Кавказа (Комарова и др., 2016; Шевченко, Гераскина, 2019; Комарова, 2013; Hansen et al., 2017; Shevchenko, Geraskina, 2019), отсутствует единая концепция их пространственного распределения и структуры для всего региона. Нет четкого понимания абиотических и биотических факторов, определяющих распространение лесообразующих видов в горах. Неизвестно, какие условия и территории наиболее подходят для восстановления находящихся под угрозой исчезновения пихтовых и еловых лесов.

Монодоминантные древостои в основном представляют собой устойчивые климаксовые ценозы – индикаторы оптимальных местообитаний лесообразующих пород. Использование присутствия таких сообществ в качестве моделируемого события в пикселе анализируемой территории повышает вероятность обнаружения вида на прогнозируемых участках в природе. Обозначенные виды-эдикаторы лесов Кавказа характеризуются как симпатрические в границах общего географического ареала, что определяет возможность изучения роли биотических взаимодействий в их пространственной локализации (Pirayesh et al., 2017; Nemati et al., 2020). Соответственно, в работе анализировали сходство (степень перекрытия/дифференциации) экологических ниш лесообразующих видов Кавказа и наличие конкурентных взаимоотношений между ними.

Луговые сообщества. Пестроовсяницевые (доминант *Festuca varia*) и пестрокостровые (доминант *Bromus variegatus*) ценозы являются одними из наиболее распространенных типов горных лугов Кавказа и кормовой базой для домашних животных и диких копытных (Шифферс, 1953; Дзыбов, 1979; Залиханов и др., 2010). *Festuca varia* – реликтовый вид с широкой экологической валентностью, неприхотливостью к эдафическим условиям и высокой конкурентоспособностью (Гроссгейм, 1948; Шифферс, 1953; Ярошенко, 1956). Пестроовсяничники развиваются в субальпийском и альпийском поясах (2000-2800 м над ур. м.) на эродированных склонах и осыпях, а также на месте сформированных сообществ, из которых *Festuca varia* вытесняет рыхлокустовые злаки и осоки в ходе естественной смены растительного покрова (Шифферс, 1953). С другой стороны, широкое распространение пестроовсяничников во многом связано с устойчивостью *Festuca varia* к выпасу на фоне длительной пастбищной дигрессии, начавшейся еще 3,5-4 тыс. лет назад при массовом освоении скотоводами высокогорных лугов (Дзыбов, 1979; Залиханов и др., 2010).

Мезофитные и остепненные пестрокостровые луга Кавказа распространены на пологих склонах субальпики (1200-2500 м над ур. м.), реже в альпийском поясе (2600-2800 м над ур. м.) (Цепкова, Фисун, 2005). В отличие от неохотно поедаемой из-за жестких листьев овсяницы, *Bromus variegatus* формирует ценные

кормовые угодья. Однако в результате естественной смены сообществ и пастбищной дигрессии пестроостровники нередко вытесняются пестроовсяницевыми лугами в местообитаниях, благоприятных для обоих типов растительных формаций (Шифферс, 1953; Цепкова и др., 2015). Основная зона проявления конкурентных отношений между ними – субальпийский пояс. Соответственно, закономерности пространственной локализации пестроовсяницевых и пестроостровных лугов Кавказа изучены с учетом фактора конкуренции между ними по абиотическим факторам среды.

Копытные млекопитающие. Занимая важное место в трофических цепях, используя горные ландшафты для перемещений и в качестве убежищ, кавказский тур (*Capra caucasica*), серна (*Rupicapra rupicapra*), кабан (*Sus scrofa*) и козуля (*Capreolus capreolus*) являются значимыми компонентами горных экосистем Кавказа. **Кавказский тур** – эндемичный вид, ареал которого ограничен Главным, Боковым и Скалистым хребтами Большого Кавказа от линии гор Абаго (Краснодарский край) до истоков р. Пирсагат (Азербайджан) (Соколов, Темботов, 1993). Встречается на высоте 800-4200 м над ур. м., предпочитая луговые ландшафты (Пхитиков и др., 2014). **Серна** – широко распространенный вид в Европе, Турции и горах Большого Кавказа. Исторический ареал серны на Кавказе охватывает территории по Главному Кавказскому и Боковому (редко Скалистому) хребтам и их отрогам с концентрацией на Западном Кавказе. На южном макросклоне Большого Кавказа серна наиболее обычна в Грузии и Абхазии. Вид не зарегистрирован на Малом Кавказе и Талыше (Пхитиков и др., 2014).

Оптимальные местообитания тура и серны характеризуются сочетанием кормовых и защитных условий. Для тура это продуктивные горные пастбища субальпики и альпики (кормовая база), соседствующие с лесными участками, крупными скальными массивами со сложной орографией (убежища), источниками воды и солонцами (Соколов, Темботов, 1993). Серны также предпочитают пастись на субальпийских и альпийских лугах у верхней границы скальных лесных участков, куда животные спускаются в поисках пищи зимой или убежища при опасности (Соколов, Темботов, 1993). По мнению исследователей

(Попкова, 1967; Котов, 1968; Вейнберг и др., 2000; Морозов, 2007; Горковенко и др., 2014), животные конкурируют друг с другом за пищевые ресурсы. Об этом свидетельствуют малочисленность серны в местах концентрации тура, занимающей в основном нижнюю часть субальпийских лугов, березовое криволесье и субальпийские остепненные луга на высоте 1800-2500 м над ур. м. (Вейнберг и др., 2000; Морозов, 2007). При отсутствии или малочисленности популяций тура, например, в отдельных частях Водораздельного хребта, серна занимает типичные для тура станции в субальпийском и альпийском поясах на высоте 2500-3000 м над ур. м. (Вейнберг и др., 2000; Морозов, 2007). Посещая одни и те же солонцы, серны и туры одновременно никогда не солонцуются (Соколов, Темботов, 1993). При этом считается, что в силу малочисленности популяций, серна практически не оказывает конкурентного воздействия на тура (Попкова, 1967; Морозов, 2007). Однако на некоторых участках Кавказского заповедника, где ранее поголовье серн десятикратно превышало поголовье туров, одним из основных факторов, сдерживающих рост популяции туров, была конкуренция со стороны серн (Котов, 1968). С другой стороны, обладая менее массивными копытами, серны избегают обширных скальных поверхностей, вследствие чего обычно пасутся ниже туров (Пхитиков и др., 2014). Привязанные к скалистым ландшафтам, эти животные все же избегают обширных скальных массивов (Насимович, 1938). Считается также, что связи с мезофитной растительностью и лесом у серны прочнее, а приспособленность к сильно пересеченному горному рельефу гораздо меньше (Верещагин, 1959). Кроме того, как указывают исследователи (Соколов, Темботов, 1993; Пхитиков и др., 2014), оба вида нередко вытесняются с субальпийского пояса на более высокогорные альпийские участки под влиянием антропогенного фактора (выпас скота, животноводство, охота). Таким образом, вопрос о наличии и характере конкурентных отношений между серной и туром на Кавказе и об их влиянии на локализацию популяций животных во многом остается нерешенным.

Исходя из изложенного, в моделях пространственной локализации тура и серны в качестве биотических слоев использовали полученные ранее модели

распространения пестрокостровых и пестроовсяницевых лугов как основного кормового ресурса этих животных в высокогорьях, а также модели высокогорных березовых лесов из *Betula litwinowii* в качестве убежищ. Оценивали сходство экологических ниш тура и серны по абиотическим и биотическим компонентам для определения наличия конкурентных отношений между ними.

Кабан – широко распространенный вид териофауны, к середине XX в. встречавшийся по всему кавказскому экорегиону. Помимо теоретического интереса, моделирование потенциального распределения кабана представляет также практический интерес с позиции контроля численности, учитывая роль вида в распространении африканской чумы свиней и наносимый ущерб сельскому хозяйству. Планомерное уничтожение человеком и обезлесение территорий привели к резкому сокращению ареала вида, который в настоящее время носит очаговый характер (Пхитиков и др., 2014). Обладая широкой экологической валентностью по отношению к абиотическим и биотическим факторам, кабан осваивает разнообразные ландшафты Кавказа: широколиственные и хвойные леса, субальпийское криволесье, субальпийские луга (Соколов, Темботов, 1993; Пхитиков и др., 2014). Соответственно, модель распространения кабана включала ранее полученные модели локализации буковых, грабовых, березовых лесов и пестрокостровых лугов Кавказа – основных источников пищи и убежищ вида.

Косуля европейская – некогда широко распространенный на Кавказе вид, к резкому сокращению численности и ареала которого привело массовое истребление в конце XIX – первой половине XX вв. (Соколов, Темботов, 1993). Изучение потенциального распространения и оптимальных местообитаний косули как редкого охраняемого вида (Красная книга..., 2018) имеет природоохранное значение. Биотопическая приуроченность косули исторически связана с лесостепными районами, откуда вид был оттеснен человеком в облесенные предгорья и горные районы (Соколов, Темботов, 1993). В настоящее время встречается в основном по широколиственным лесам, реже субальпийским березнякам, на высоте 200-2200 м над ур. м. (Пхитиков и др., 2014). В качестве

биотических слоев модели распространения косули использовали модели широколиственных буковых и грабовых лесов Кавказа.

Хищные птицы-некрофаги. Сложные ландшафтно-климатические условия горных территорий затрудняют проведение традиционных эколого-географических исследований гнездовых участков птиц. Поэтому все большее распространение получают методы моделирования с использованием ГИС-технологий, позволяющие по единичным находкам изучить различные аспекты экологии и распространения птиц (Benning et al., 2002; Gordo et al., 2005; и др.), выделить потенциально пригодные для гнездования территории и организовать охранные зоны для защиты редких видов. К редким видам хищных птиц-некрофагов Кавказа относятся черный гриф *Aegypius monachus*, стервятник *Neophron percnopterus*, белоголовый сип *Gyps fulvus* и бородач *Gypaetus barbatus*. Потребляя мертвый животный материал, данные виды выполняют санитарную функцию поддержания «здоровья» горных экосистем, являясь их важнейшими компонентами. Несмотря на длительный период орнитологических наблюдений, сведения о пространственной локализации гнезд этих птиц на Кавказе, отраженные в обзорных и тематических работах (Белик, 2004, 2014; Тильба, 2014; Ильюх, 2017; Комаров, 2017; Караваев, 2018; Карякин и др., 2018; Парфёнов, 2019; Перевозов, 2020; Мнацеканов, 2022; Шевцов, Ильюх, 2022; Abuladze et al., 2011; Edisherashvili, 2011; Karimov, Mammadov, 2019; и др.), ограничены, так же как и сведения о влиянии климатических и орографических факторов, источников пищи на заселение территорий.

Черный гриф – крупный падальщик весом до 12,5 кг, распространенный в Северной Африке, Южной Европе, горах Азии. На Кавказе, северной границе своего ареала, в основном встречается на склонах Пастбищного и Скалистого хребтов, устраивая гнезда в кроне крупных деревьев (преимущественно сосен (Белик, 2004; Караваев, Потапенко, 2018; Насрулаев, 2019; Мнацеканов, 2022)), нередко в местах концентрации скота на летних пастбищах (Белик, 2004, 2014; Ильюх, 2017; Мнацеканов, 2022). Внесен в федеральную и региональные Красные книги всех субъектов Северного Кавказа (Красная книга..., 2008; Красная

книга..., 2018). *Стервятник* – крупная хищная птица с общим ареалом от Индии до Северной Африки и Пиренейского полуострова. Места гнездования на Кавказе расположены от предгорий и внутригорных котловин до среднегорных районов – на скальных полках и в нишах обрывов горностепных безлесных пространств, вблизи пастбищ, кошар, ферм и свалок населенных пунктов ферм (Белик, 2014; Карякин и др., 2018; Шевцов, Ильях, 2022). Нередко кормится падалью домашних животных (Aghababyan, Ananyan, 2011). Вид внесен в Красные книги всех регионов Северного Кавказа, Российской Федерации, Красный лист МСОП (Красная книга..., 2008; Красная книга..., 2018; The IUCN Red List..., 2017). *Белоголовый сип* – крупный падальщик, встречающийся спорадически в горах Евразии и Северной Африки. На Кавказе образует колонии на скальных массивах Скалистого хребта (редко Бокового и Пастбищного хребтов). Кормится на субальпийских лугах, безлесных пространствах предгорий и равнин с развитым скотоводством (Белик, 2014; Ильях, 2017; Парфёнов, 2019). Внесен в Красные книги Российской Федерации и всех регионов Северного Кавказа (Красная книга..., 2008; Красная книга..., 2018). *Бородач* – крупный хищник с общим распространением в регионах Евразии и Африки. Широко распространен в горах Северного Кавказа, гнездится в нишах и на полках отвесных скал от Главного Кавказского (в окружении сосновых и березовых лесов) до Скалистого (безлесные пространства) хребтов, в местах концентрации домашнего скота (пастбища, фермы) и диких копытных (Белик, 2014; Ильях, Шевцов, 2021; Караваев, Витович, 2021; Karimov, Mammadov, 2019). Внесен в федеральную и региональные Красные книги субъектов Северного Кавказа (Красная книга..., 2008; Красная книга..., 2018).

При построении моделей пространственного распределения гнездовых участков обозначенных видов в качестве биотических слоев использовали полученные ранее модели распространения диких копытных – тура и серны как основного природного кормового ресурса птиц в горах. Кроме того, учитывали формализованный фактор доступности пищевых ресурсов антропогенного происхождения (домашний скот, бытовые отходы) – расстояние до объектов

животноводства и населенных пунктов. Биотические слои модели грифа, использующего для строительства гнезд верхушки сосен, включали также модель локализации сосновых лесов Кавказа. Учитывая сходство условий и районов гнездования, кормовой базы, анализировали наличие конкурентных отношений между исследуемыми видами по абиотическим и биотическим компонентам ниш.

Переднеазиатский (персидский) леопард. Моделирование распределения пригодных местообитаний *Panthera pardus ciscaucasica* на основе данных спутникового мониторинга выпущенных в природу животных проводили в рамках Программы по реинтродукции переднеазиатского леопарда при участии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Кавказского государственного природного биосферного заповедника им. Х.Г. Шапошникова и Всемирного фонда дикой природы России (Рожнов и др., 2020a). *Panthera pardus ciscaucasica* – находящийся под угрозой исчезновения подвид леопардов, обитающий на Кавказе, в Центральной и Юго-Западной Азии (Красная книга..., 2008). Занесен в Красный список угрожаемых видов МСОП с категорией EN C2a(i) (IUCN..., 2002) и Приложение I СИТЕС. Основными лимитирующими факторами являются фрагментация местообитаний, истощение кормовой базы, конфликты с человеком (в основном из-за нападений на домашний скот). На Северном Кавказе, предположительно, был истреблен еще в середине XX в. В связи с этим, в 2007 г. Институтом проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН была подготовлена Программа по восстановлению популяции леопарда на Кавказе путем разведения в неволе с последующей реинтродукцией особей, обладающих присущими подвиду этологическими и физиологическими характеристиками (Программа..., 2008; Рожнов и др., 2018; Rozhnov et al., 2019).

Успешность реинтродукции крупных хищных млекопитающих оценивается по их способности охотиться на дикую добычу, осваивать пространство, не вступать в конфликт с человеком и приносить потомство (Эрнандес-Бланко и др., 2021). Поэтому при моделировании местообитаний реинтродуцированных леопардов целесообразно учитывать факторы, определяющие пригодность

абиотической среды, доступность убежищ, присутствие и достаточность основной добычи, наличие антропогенных объектов и особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Одним из важных предикторов распространения *Panthera pardus ciscaucasica* в естественной среде обитания является наличие (плотность, мозаика) лесных массивов преимущественно из широколиственных пород (Ebrahimi et al., 2017; Hosseini et al., 2019; Khosravi et al., 2019; Poursalem et al., 2021; Bleyhl et al., 2022; Ghoddousi et al., 2022a). Соответственно, при построении модели потенциальных местообитаний хищника в качестве биотического использовали слой присутствия широколиственных лесов, созданный методом аддитивного сложения моделей распространения буковых и грабовых лесов Кавказа, с последующей минимаксной нормализацией к шкале от 0 до 1 ($X'=(X-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min})$). Биотические слои модели леопарда включали также модели локализации его важнейших видов добычи на Кавказе – кавказского тура, серны, кабана, косули, безоарового козла *Capra aegagrus* (Пхитиков и др., 2021; Эрнандес-Бланко и др., 2021; Khalaf-Prinz, 2008; Askerov et al., 2015; Khorozyan, 2022; Ghoddousi et al., 2022b). Согласно многочисленным исследованиям, важным фактором локализации пригодных местообитаний леопарда является также расстояние до населенных пунктов, являющихся источником как антропогенной угрозы (Gavashelishvili, Lukarevskiy, 2008; Khorozyan et al., 2010; Ashrafzadeh et al., 2018; Naderi et al., 2018; Rouhi et al., 2019), так и добычи в виде домашнего скота (Odden, Wegge, 2005; Sanei et al., 2016; Khorozyan et al., 2018). Наличие особо охраняемых природных территорий (conservation areas, CAs) снижает антропогенную угрозу для леопарда и его добычи (Ahmadi et al., 2017; Kaboodvandpour et al., 2021; Khosravi et al., 2021). Соответственно, в моделях *Panthera pardus ciscaucasica* были учтены также два антропогенных фактора – расстояние до населенных пунктов и ООПТ.

Лобария легочная. *Lobaria pulmonaria* – эпифитный листоватый лишайник, широко распространенный в северном полушарии в старовозрастных лесах высокой природоохранной ценности. Ареал и численность вида сокращаются из-за вырубки лесов, загрязнения воздуха и слабого генеративного размножения, в

связи с чем лобария охраняется во многих европейских странах. В Российской Федерации лишайник включен в национальную (Красная книга..., 2008) и региональные Красные книги, в том числе субъектов Северного Кавказа (Краснодарский край, Адыгея, Северная Осетия, Кабардино-Балкария, Дагестан, Карачаево-Черкесия) (Красная книга..., 2018). Является индикатором ненарушенных протяженных старовозрастных лесов, а также флагманским видом, привлекающим внимание к сохранению биоразнообразия лишайников, и «зонтичным» видом (*umbrella species*), охрана которого косвенно обеспечивает сохранение сопутствующих видов. Разностороннему изучению *Lobaria pulmonaria* в Европе, включая закономерности пространственного распределения в лесных ландшафтах, посвящены сотни работ (Di Nuzzo et al., 2022; Ginszt et al., 2022). Тем не менее, исследования вида с применением методов пространственного анализа (Eaton, Ellis, 2012; Ellis, 2019) крайне ограничены. Слабо изучены закономерности распространения *Lobaria pulmonaria* на Кавказе.

Известно, что эпифитные лишайники в своем распространении должны «следовать за своими форофитами» (Snall et al., 2003). На Кавказе в целом *Lobaria pulmonaria* встречается преимущественно на буке и грабе (Урбанавичене, Урбанавичюс, 2014; Gasparyan, Sipman, 2020), на Центральном Кавказе вид отмечен только на сосне *Pinus sylvestris* (Урбанавичене, Урбанавичюс, 2014; Ханов, Пшегусов, 2014; Khanov, Pshegusov, 2021). При построении моделей пространственного распределения лобарии легочной в качестве биотических слоев использовали модели распространения сосновых и буковых лесов Кавказа.

Рябчик широколистный. *Fritillaria latifolia* – многолетнее луковичное декоративное растение сем. Liliaceae L., кавказский эндемик, произрастающий на субальпийских и альпийских лугах. Редкий вид, локально встречающийся на Северном Кавказе, в Предкавказье, Западном и Восточном Закавказье. Включен в Красные книги Кабардино-Балкарии, Чеченской Республики, Южной Осетии, Армении (Красная книга..., 2018). Подвержен сбору на букеты и выкапыванию луковиц, высокой пастбищной нагрузке в местах произрастания (Тания, Абрамова, 2013; Пшегусов и др., 2019). Уязвимость к антропогенному

воздействию определяет использование в модели распространения рябчика широколистного факторов расстояния до пастбищ и ООПТ.

Помимо изучения закономерностей современного распределения популяций *Fritillaria latifolia* в зависимости от абиотических и антропогенных факторов, вид послужил объектом моделирования климатогенной динамики компонентов горных экосистем Кавказа. Современные климатические изменения являются серьезной угрозой глобальному биологическому разнообразию (Banag et al., 2015; Mazangi et al., 2016). Этот фактор снижает также эффективность локальных и региональных мероприятий по сохранению и восстановлению видов (Дуке, 2008). Актуальна данная проблема и для горных территорий Кавказа, где с 1960-х по 2010-й гг. среднегодовая температура воздуха возросла на 0,2-0,4°C (Атаев, Братков, 2014). Будучи ярким представителем группы эндемиков с присущими им узколокальностью, стенотопностью и низкими темпами расселения (Дуке, 2008; Banag et al., 2015; Guerrina et al., 2015; Christmas et al., 2016), рябчик широколистный является уязвимым компонентом горной флоры. Поэтому вид можно рассматривать в качестве индикатора динамики биоразнообразия горных экосистем (миграция, адаптация или элиминация видов (Christmas et al., 2016)), особенно чувствительного к изменениям климата (Guerrina et al., 2015).

Амброзия полыннолистная. *Ambrosia artemisiifolia* – однолетнее растение североамериканского происхождения, распространенное практически по всему миру (Самые опасные..., 2018). На Кавказе является агрессивным инвазионным видом, встречающимся со второго десятилетия XX в. во всех регионах с верхней высотной границей 2100 м над ур. м. (Shhagapsoev et al., 2018). Способен трансформировать состав и структуру экосистем, активно захватывать новые территории (Самые опасные..., 2018). В районе исследований особенно массово встречается по обочинам дорог, в границах агроценозов, по сорным местам и стройплощадкам населенных пунктов, редко входит в состав нарушенных пастбищ и лесных ценозов (Шхагапсоев и др., 2021; Shhagapsoev et al., 2018; Pshegusov et al., 2020a; Chadaeva et al., 2021b). При построении модели потенциальных местообитаний амброзии на Кавказе учитывали факторы

расстояния до дорог, населенных пунктов и сельхозобъектов. В качестве биотических факторов использовали слои присутствия буковых лесов и пестроостровых лугов, ограничивающих распространение вида соответственно в предгорьях-среднегорьях и высокогорных районах Кавказа.

Амброзия полыннолистная также была использована в качестве модельного объекта при изучении климатогенной динамики компонентов горных экосистем. В отличие от прогнозируемой реакции эндемичных видов на «потепление климата», климатогенная динамика инвазионных растений нередко выражается в повышении риска их распространения на новые территории (Dgebuadze, 2014; Panda, Behera, 2018), в том числе в горные районы (Pauchard et al., 2016; Lamsal et al., 2018), ранее устойчивые к инвазиям в силу особенностей температурного режима. Поэтому изучение закономерностей климатогенной динамики чужеродных видов растений является одним из приоритетных направлений прогнозирования рисков повышения инвазибельности горных территорий.

Галинсога четырёхлучевая и г. мелкоцветковая. *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora* – космополитные симпатрические виды, широко распространенные в горных системах мира (Becker et al., 2005; Rai, Tripathi, 2011; Liu et al., 2016). Естественный ареал расположен в горных районах Мексики (Самые опасные..., 2018). На Кавказе *Galinsoga parviflora* известна еще с конца XIX в., *Galinsoga quadriradiata* – с 1970-х гг. (Shhagapsoev et al., 2018). Верхняя высотная граница распространения видов в экорегионе достигает 2100 м над ур. м.

Виды использованы в качестве модельных объектов для изучения консерватизма экологической ниши инвазионных растений при освоении ими новых территорий в горах Кавказа. Существует мнение, что инвазионные растения при распространении на новые территории способны закрепляться только в районах, экологически сходных с их местообитаниями в границах естественного ареала (Peterson, 2004). В пользу данной гипотезы свидетельствуют результаты ряда исследований (Ebeling et al., 2008; Petitpierre et al., 2012; и др.), также, как и в пользу дифференциации экологической ниши видов в новой географической зоне (Atwater et al., 2018; Banerjee et al., 2019). Прогнозирование

распространения видов на новой территории по параметрам среды в границах их естественного ареала требует проверки консерватизма экологической ниши.

Семиаридные горные пастбища Центрального Кавказа. Оценка роли абиотических факторов и землепользования в деградации пастбищ вносит вклад в решение важнейшего вопроса: достаточно ли управления выпасом для восстановления пастбищ? Перевыпас признан важнейшей причиной деградации пастбищ (Cipriotti et al., 2019; Zhang et al., 2019; Reinermann et al., 2020; и др.), и освобождение от него обычно возвращает луга к их начальному состоянию (Burquez et al., 1998). Однако в сочетании с абиотическими факторами выпас может вызвать необратимое преобразование полузасушливых лугов в более сухие типы (Bosch, 1989; Burquez et al., 1998). Во многих семиаридных районах мира климат и топография доминируют над влиянием выпаса (Nakano et al., 2020), так как высота, экспозиция и крутизна склонов, характер почв, осадки и температура являются основными факторами доступности почвенной влаги и эрозии (Holechek et al., 2011; Koç et al., 2020; Çomaklı et al., 2020).

Горные полузасушливые пастбища Центрального Кавказа, являющиеся объектом исследований, исторически используются под выпас скота. Они занимают южные склоны на высоте 1600-2100 м над ур. м. с неглубокими песчаными почвами и сильно зависят от климатических и топографических факторов. Из-за эффекта дождевой тени среднегодовое количество осадков на здесь не превышает 500-600 мм, из которых только 250 мм выпадет летом. Бесконтрольный выпас в сочетании с комплексом абиотических факторов привели к деградации остепненных лугов и замене их горными луговыми степями и засушливыми кустарниковыми ландшафтами, подверженными эрозии почв. Таким образом, существует необходимость проанализировать роль абиотических факторов и интенсивности выпаса в деградации горных семиаридных пастбищ Центрального Кавказа. Этот вопрос может быть решен с помощью наземного мониторинга в сочетании с методами пространственного анализа.

На основе параметров растительности и почвы с помощью линейного дискриминантного анализа для независимых групп выделены четыре стадии

деградации (degradation stages, DSs) полузасушливых пастбищ (Chadaeva et al., 2021; Chadaeva, Pshegusov, 2022) (рис. 9), которые в дальнейшем и послужили моделируемыми «событиями». Учитывая, что в данном случае характеристика объектов моделирования включает растительные, почвенные, ландшафтные и антропогенные (уровень пастбищной нагрузки) параметры, считаем моделируемое «событие» биологическим объектом экосистемного (биогеоценологического) уровня.

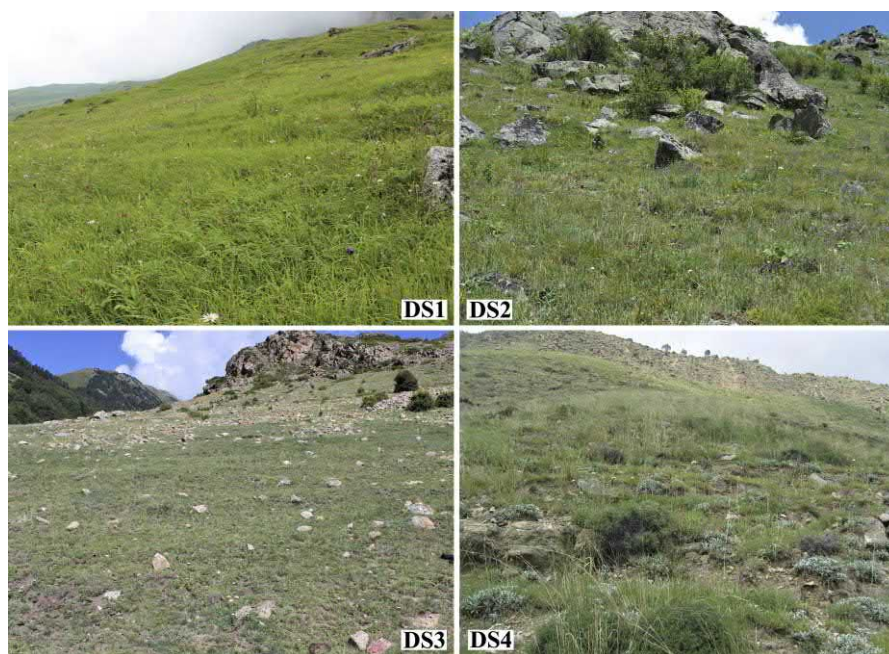


Рис. 9. Лугостепные экосистемы на стадиях пастбищной деградации DS1-DS4.

DS1 – наименее нарушенные остепненные луга (выпас до 10 овец на гектар в день) с доминированием *Bromus variegatus*, *B. riparius* Rehmman, *Agrostis capillaris* L. и *Carex humilis* Leyss. Высота и проективное покрытие травостоя – 20-30 см и 95-100%, плотность почвы и содержание гумуса – $0,9 \pm 0,2$ г/см³ и $14 \pm 2,3\%$, запасы сырой фитомассы – $78,2 \pm 18 \times 10^2$ кг/га, влажность почвы – $25,7 \pm 6\%$. DS2 – умеренно нарушенные (15-30 овец на гектар в день) горные луговые степи с доминированием *Festuca valesiaca* L. и *Carex humilis* с высотой и проективным покрытием травостоя 10-25 см и 70-90%, плотностью почвы и содержанием гумуса – $1,1 \pm 0,3$ г/см³ и $9 \pm 3,2\%$, запасами сырой фитомассы и влажностью почвы – $62,8 \pm 17 \times 10^2$ кг/га и $19,1 \pm 3\%$. DS3 – сильно нарушенные (30-90 овец на гектар в

день) горные луговые степи с доминированием *Festuca valesiaca*, *Carex humilis* и полукустарниками *Artemisia chamaemelifolia* Vill., *A. austriaca* Jacq. Высота и покрытие травостоя составляют 2-6 см и 55-75%, содержание гумуса – $7,2 \pm 1,3\%$, запасы сырой фитомассы и влажность почвы – $62,8 \pm 17 \times 10^2$ кг/га и $14,1 \pm 2\%$, плотность почвы – $1,3 \pm 0,1$ г/см³. DS4 – эродированные кустарниковые ландшафты с доминированием *Astracantha aurea* (Willd.) Podlech, *Artemisia* L. spp., *Juniperus* L. spp., *Rosa* L. spp., *Berberis vulgaris* L., покрытием травостоя всего 25-50%, содержанием гумуса и влажностью почвы $4,7 \pm 1,3\%$ и $11,4 \pm 2\%$, плотностью почв всего $0,7 \pm 0,1$ г/см³ (увеличение фракции песка) (Chadaeva, Pshegusov, 2022).

Придорожные луговые ценозы юга Российского Причерноморья.

Дорожные сети являются одним из ведущих векторов проникновения инвазионных видов растений на новые территории (Haider et al., 2010; Pickering et al., 2011), что связано с нарушенностью придорожных сообществ и снижением конкуренции со стороны аборигенных видов, переносом семян на подошвах обуви, транспортным потоком, домашними животными (Davis et al., 2005; Haider et al., 2010; Pickering et al., 2011; Alexander et al., 2016). Природно-климатические условия также оказывают влияние на распространение инвазионных видов вдоль дорог. Поэтому изучение инвазибельности придорожных фитоценозов требует комплексного подхода с применением методов анализа биотических и абиотических факторов, влияющих на их способность противостоять инвазиям.

Объектами исследований послужили 30 придорожных луговых сообществ площадью не менее 100 м², расположенных в ниже- и среднегорной зонах на юге Российского Причерноморья между городами Туапсе и Адлер (Чадаева, Пшегусов, 2021). Данный район с разнообразными природно-климатическими условиями, развитой дорожно-транспортной сетью и обилием видов-интродуцентов, способных внедряться в природные экосистемы, – удобная модельная площадка для изучения закономерностей адвентивизации придорожных фитоценозов. Всего в составе изученных сообществ выявлено 47 чужеродных видов растений, наиболее распространенные из которых – *Ambrosia artemisiifolia*, *Erigeron annuus*, *Sorghum halepense*, *Acalypha australis* L., *Bidens*

frondosa L., *Conyza canadensis* (L.) Cronquist, *Paspalum dilatatum* Poir., *Amaranthus retroflexus* L., *Symphotrichum graminifolium* (Spreng.) G.L. Nesom с покрытием не более 20-35%. Реже встречались *Helianthus tuberosus* L., *Microstegium japonicum* (Miq.) Koidz., *Solidago canadensis* L., *Commelina communis* L., *Phytolacca americana* L., *Duchesnea indica* (Jacks.) Focke, *Xanthium albinum* (Widder) Scholz & Sukopp, *Wisteria sinensis* (Sims) Sweet, *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch., формирующие покрытие до 60-100%. Проективное покрытие изученных луговых сообществ составило в среднем 97%, из которых 88% – покрытие чужеродных видов растений. Содоминанты растительного покрова формируют 58% покрытия, из которых 55% – покрытие чужеродных видов. Из в среднем 22 (7-42) видов в сообществах, 11 (3-21) видов – инвазионные. Для микроплощадок размером 0,5 м² эти цифры составили 6 (1-17) и 4 (1-14) (Чадаева, Пшегусов, 2021).

3.2 Географические записи и переменные окружающей среды

Данные о встречаемости объектов исследования (географические записи, точки присутствия, GPS-координаты) были получены в ходе полевых экспедиций на Центральном, Западном и Восточном Кавказе, в Западном и Центральном Закавказье в 2003-2022 гг. (Темботов и др., 2003; Пшегусов, 2005; Пшегусов, Темботова, 2007; Пшегусов, 2010, 2014; Пхитиков, Пшегусов, 2013; Пшегусов, Пхитиков, 2013; Пхитиков и др., 2014; Чадаева, Пшегусов, 2021; Khanov, Pshegusov, 2021; Pshegusov et al., 2021, 2022; и др.). Кроме того, использованы географические записи Глобального информационного фонда по биоразнообразию GBIF (Global Biodiversity Information Facility (<https://www.gbif.org/>)) (Табл. 1). Данные о встречаемости из GBIF были проверены на предоставление ошибочных координат, включение в район исследований и, при необходимости, отфильтрованы. Например, из анализа исключили записи за пределами естественного ареала исследуемых лесообразующих пород (деревья в ландшафтном дизайне, лесополосы и т.п.), координаты мест содержания животных в неволе (зоопарки и т.п.).

Таблица 1 – Данные о встречаемости объектов исследований

Виды	DOI из GBIF	GBIF записи	Экспедиционные данные	Данные в анализе после удаления дубликатов
<i>Abies nordmanniana</i>	10.15468/dl.v2ff6j	497	17	69
<i>Picea orientalis</i>	10.15468/dl.dkaz3a	194	12	45
<i>Pinus sylvestris</i>	10.15468/dl.ymbrx9	147	15	98
<i>Fagus orientalis</i>	10.15468/dl.zvhjhs	3009	42	133
<i>Carpinus betulus</i>	10.15468/dl.a4yhh3	1967	23	66
<i>Betula litwinowii</i>	10.15468/dl.wny9k8	70	6	45
<i>Betula pendula</i>	10.15468/dl.ezr54q	86	13	32
<i>Festuca varia</i>	10.15468/dl.bt265s	101	53	59
<i>Bromus variegatus</i>	10.15468/dl.4xehyh	172	138	83
<i>Capra caucasica</i>	10.15468/dl.72dcc4	187	64	119
<i>Rupicapra rupicapra</i>	10.15468/dl.4w7a8t	35	118	33
<i>Sus scrofa</i>	10.15468/dl.e3dq5h	17	176	193
<i>Capreolus capreolus</i>	10.15468/dl.r378db	10	25	34
<i>Aegyptius monachus</i>	-	0	7	14***
<i>Neophron percnopterus</i>	10.15468/dl.ngjg36	21	8	31***
<i>Gyps fulvus</i>	-	0	10	19***
<i>Gypaetus barbatus</i>	-	0	4	8***
<i>Panthera pardus</i>	-	-	33650	166
<i>Lobaria pulmonaria</i>	10.15468/dl.gf6mxy	157	27	100
<i>Fritillaria latifolia</i>	10.15468/dl.fmvp6e	82	45	115
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	10.15468/dl.vmw98m	72	553	203
<i>Galinsoga quadriradiata</i>	10.15468/dl.gjxnws*	599	-	599
	10.15468/dl.hshjty**	39	33	72
<i>Galinsoga parviflora</i>	10.15468/dl.d4f66f*	1189	-	1189
	10.15468/dl.yjuq6d**	14	30	44
Итого		8665	35069	3569

Примечание: * – нативный ареал (Мексика), ** – инвазионный ареал (Кавказ); *** – при изучении хищных птиц использованы также данные литературных источников.

При изучении факторов локализации мест гнездования хищных птиц использовали также указанные в современных литературных источниках данные, подтвержденные координатами и/или фотографиями (Белик, 2004, 2012; Ильях, 2017; Комаров, 2017; Караваев, Потапенко, 2018; Карякин и др., 2018; Белик, Насрулаев, 2019, 2021; Белик и др., 2019; Перевозов, 2020; Ильях, Шевцов, 2021; Караваев, Витович, 2021; Мнацеканов, 2022; Шевцов, Ильях, 2022).

Материалами для моделирования потенциального распространения *Panthera pardus ciscaucasica* послужили GPS-координаты, полученные со

спутниковых ошейников шести животных, рожденных в Центре восстановления леопардов на Кавказе (на базе Сочинского нацпарка) и выпущенных в природу в 2016-2018 гг.: Виктория, Килли, Ахун, Артек на Западном Кавказе – в Кавказском заповеднике; Волна и Эльбрус на Центральном Кавказе – в национальном парке «Алания» (Рожнов и др., 2018, 2020а; Rozhnov et al., 2019, 2020). Ошейники леопардов определяли местоположения животных каждые один-два часа, передавая информацию о локациях раз или дважды в сутки. Массив точек был проанализирован по показателю DOP (Dilution of Precision), используемому для описания влияния текущей конфигурации спутника или геометрии на точность данных GPS, с порогом отсеивания точек $DOP < 3$.

Географические записи исследуемых объектов были проверены на наличие дубликатов (функция «clean duplicate» (Osorio-Olvera et al., 2020) из библиотеки `ntbox` в R) и, при необходимости, пространственно разрежены с использованием пакета `spThin` в R (Aiello-Lammens et al., 2015). Чтобы избежать переобучения моделей и обеспечить достоверность статистического анализа, в большинстве случаев выбрали не более одной точки на ячейку сетки размером 1 км². Интерактивная карта с точками присутствия объектов находится в открытом доступе на сайте `figshare.com` (<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.23301803.v3>).

Переменные окружающей среды (абиотические предикторы). При создании моделей использовали взаимосвязанные блоки дистанционной информации: цифровые модели рельефа, глобальные климатические и почвенные данные. Перераспределяя влагу и солнечную радиацию, создавая барьеры для распространения видов, рельеф во многом определяет пространственную локализацию горных экосистем и их компонентов. Соответственно, игнорировать топографические данные при моделировании пространственного распределения объектов в условиях горных территорий нецелесообразно. В настоящее время при создании *цифровых моделей рельефа* на смену полевым съемкам приходят космические системы радиолокационного наблюдения. Интерферометрическая съемка поверхности Земли (однопроходная при использовании двухантенного интерферометра и двухпроходная при использовании одноантенного радара)

обеспечивает получение необходимых данных для создания растров высот исследуемой территории. Преимущества радиолокационной интерферометрии заключаются в независимости от времени суток и погодных условий, высокой оперативности получения данных, возможности проводить широкозахватную съемку при высокой разрешающей способности (Захаров и др., 2019).

Одна из часто используемых трехмерных цифровых моделей рельефа – *SRTM* (Shuttle radar topographic mission) (<https://srtm.csi.cgiar.org/>), созданная на основе обработки массива данных двухантенного космического радара Shuttle, в 2000 г. осуществлявшего съемку большей части поверхности Земли с пространственным разрешением 90 м. На основе спектрального анализа данных SRTM выделены иерархические уровни организации рельефа (Козлов и др., 2008). Для каждого уровня рассчитаны экспозиция, уклон, различные виды кривизны, отражающие форму поверхности (табл. 2).

Таблица 2 – Топографические переменные, рассчитанные на основе данных радиолокационной съемки рельефа SRTM

Обозначение	Название	Обозначение	Название
Rel	Высота над уровнем моря, м	Plan_convex	Плановая кривизна
Slope	Уклон, °	Longit_convex	Долготная кривизна
Aspect	Экспозиция, °	Cross_section_conv	Пересеченная кривизна
Shaded_Relief	Освещенность с юга при высоте солнца 45°	Min_Curv	Минимальная кривизна
Profile_Convex	Профильная кривизна	Max_Curv	Максимальная кривизна

Высота над уровнем моря – комплексный фактор среды, в условиях горных территорий объединяющий изменчивость многих переменных (температура, осадки, испарение и др.), определяя их сопряженную динамику. В качестве экологического предиктора высота над уровнем моря зачастую сильно коррелирует с климатическими и орографическими параметрами и требует осторожной интерпретации при анализе результатов SDM/ENM моделирования.

Уклон поверхности – также один из часто используемых показателей в физико-географических и ландшафтных исследованиях. Как правило, измеряется

в градусах (процентах, радианах). Для горных территорий часто используется следующая градация уклона поверхности: меньше 4° – плоские и почти плоские поверхности, $4-10^\circ$ – пологие склоны, $10-20^\circ$ – покатые склоны, $20-30^\circ$ – склоны средней крутизны, $30-45^\circ$ – крутые склоны, $45-60^\circ$ – очень крутые склоны, больше 60° – скалистые (обрывистые) склоны (Жучкова, Раковская, 2004).

Кроме SRTM, при моделировании пространственного распределения горных экосистем и их компонентов в работе использовали данные глобальной модели рельефа *GMTED2010* (Global Multi-resolution Terrain Elevation Data 2010) (Danielson, Gesch, 2011). Применение продуктов GMTED2010 с пространственными разрешениями 250, 500 и 1000 м позволяет проводить исследования на крупных по площади территориях. На основе модели GMTED2010 с разрешением около 250 м ($7,5$ угловых секунд) были рассчитаны слои морфометрических характеристик рельефа, которые могут непосредственно влиять на размещение видов в горах. Среди них: уклон (Slope), экспозиция (Aspect), виды кривизны склонов (общая – curv, продольная – longcurv, поперечная – cscurv, плановая – plcurv), освещенность склонов с востока (sh_r_e) и юга (sh_r_s), и индекс Лапласиана (lap) (Zevenbergen, Thorne, 1987; Moore et al., 1991; Buckley, 2010).

В последние годы в открытом доступе появились наборы пространственно интерполированных **глобальных климатических данных** с достаточно высоким разрешением, что привело к их широкомасштабному использованию в картографировании и экологическом моделировании. Одним из наиболее популярных наборов климатических данных является *WorldClim* (www.worldclim.org), созданный на основе результатов наблюдений глобальной сети наземных метеостанций за 1950-2000 гг. (WorldClim ver. 1.4) и за 1960-1990 гг. (WorldClim ver. 2) (табл. 3). Интерполяция среднемноголетних метеоданных на регулярную сетку позволила получить набор растровых изображений со значениями климатических показателей в ячейках (gridded climate data). Растровые данные удобны для анализа и обработки при создании ГИС-продуктов, что наряду с различным пространственным разрешением (от 30 угловых секунд

до 10 минут или от ~1 до ~340 км²), глобальным охватом и высокой точностью (Fick, Hijmans, 2017), обусловило широкое применение WorldClim в экологическом моделировании.

Таблица 3 – Набор климатических переменных WorldClim 2

Обозначение	Название, размерность
tmin(1-12)	Минимальные значения среднемесячной температуры, °С
tmax(1-12)	Максимальные значения среднемесячной температуры, °С
tmean(1-12)	Среднемесячная температура, °С
prec(1-12)	Количество осадков, мм
srad(1-12)	Солнечная радиация, кДж/м ² в день
wind(1-12)	Скорость ветра, м/с
vapr(1-12)	Давление водяного пара, кПа
bio1	Среднегодовая температура, °С
bio2	Среднемесячная амплитуда температур, °С
bio3	Изотермальность (bio2/bio7) × 100, %
bio4	Температурная сезонность, стандартное отклонение температуры, %
bio5	Максимальная температура наиболее теплого месяца, °С
bio6	Минимальная температура наиболее холодного месяца, °С
bio7	Годовая амплитуда температур, °С
bio8	Средняя температура наиболее влажного квартала, °С
bio9	Средняя температура наиболее сухого квартала, °С
bio10	Средняя температура наиболее теплого квартала, °С
bio11	Средняя температура наиболее холодного квартала, °С
bio12	Годовые осадки, мм
bio13	Количество осадков в наиболее влажный месяц, мм
bio14	Количество осадков в наиболее сухой месяц, мм
bio15	Сезонность осадков, коэффициент вариации
bio16	Количество осадков в наиболее влажный квартал, мм
bio17	Количество осадков в наиболее сухой квартал, мм
bio18	Количество осадков в наиболее теплый квартал, мм
bio19	Количество осадков в наиболее холодный квартал, мм

Более того, данный набор климатических предикторов включает слои температуры и осадков для разных моделей и сценариев будущих климатических изменений из Пятого (WorldClim ver. 1.4) и Шестого (WorldClim ver. 2) оценочных докладов МГЭИК, а также модели температуры и осадков в прошлом (средний голоцен, последний ледниковый максимум, последний межледниковый период). Наличие подобных продуктов создает возможность моделирования

временной динамики объектов. Набор климатических показателей WorldClim 2, несколько расширенный относительно версии WorldClim 1.4, содержит среднемесячные значения семи переменных (по 12 слоев на каждую), в том числе данные по минимальной и максимальной температуре, осадкам, солнечной радиации, давлению водяного пара, скорости ветра, а также 19 производных от этих показателей биоклиматических параметров (Hijmans et al., 2005) (табл. 3).

Набор данных окружающей среды ENVIREM (ENVIronmental Rasters for Ecological Modeling) (<https://envirem.github.io/>) включает 16 климатических и две топографические переменные (табл. 4).

Таблица 4 – Набор переменных окружающей среды ENVIREM

Обозначение	Название, размерность
annualPET	Годовая потенциальная эвапотранспирация, мм/год
aridityIndexThornthwaite	Индекс засушливости Торнтвейта
climaticMoistureIndex	Показатель относительной влажности и засушливости
continentality	Разница средней температуры самых теплого и холодного месяцев, °С
embergerQ	Плювиотермический коэффициент Эмбергера
growingDegDays0	Сумма среднемесячной температуры за несколько месяцев со средней температурой выше 0°С, умноженная на количество дней
growingDegDays5	Сумма среднемесячной температуры за несколько месяцев со средней температурой выше 5°С, умноженная на количество дней
maxTempColdestMonth	Максимальная температура самого холодного месяца, °С × 10
minTempWarmestMonth	Минимальная температура самого теплого месяца, °С × 10
monthCountByTemp10	Количество месяцев со средней температурой выше 10°С, месяцы
PETColdestQuarter	Среднемесячное значение PET самого холодного квартала, мм/мес.
PETDriestQuarter	Среднемесячное значение PET самого засушливого квартала, мм/мес.
PETseasonality	Ежемесячная изменчивость PET, мм/мес.
PETWarmestQuarter	Среднемесячное значение PET самого теплого квартала, мм/мес.
PETWettestQuarter	Среднемесячное значение PET самого влажного квартала, мм/мес.
thermInd	Компенсированный индекс термичности, °С
TRI	Индекс неровности местности
topoWet	Топографический индекс влажности SAGA-GIS

Примечание: аббревиатура и единицы измерения переменных ENVIREM приведены по P.O. Title, J.B. Vemmel (2018).

PET – потенциальная эвапотранспирация, показывает максимальное количество влаги, которое испаряется за единицу времени с единицы эталонной

поверхности растительного покрова при отсутствии дефицита влаги (Allen et al., 1998). Зависит от частоты осадков в регионе, притока солнечной радиации, температуры воздуха и скорости ветра, способствующих транспирации растений.

embergerQ – плювиотермический коэффициент Эмбергера (Emberger, 1955), объединяющий амплитуду экстремальных годовых температур и годовую потенциальную эвапотранспирацию. Характеризует температуру и влажность климата с увеличением значений для более влажных условий: 0-12 – пустынный климат, 13-32 – аридный климат, 33-63 – семиаридный климат, 64-97 – субгумидный климат, 98-150 – гумидный климат, 151 и выше – пергумидный климат (Daget et al., 1988).

aridityIndexThornthwaite – индекс засушливости (аридности) Торнтвейта (I_{Th}), связан с количеством осадков и потенциальным испарением, характеризует степень дефицита воды ниже потребности в воде (Thornthwaite, 1948). Типы климата по индексу Торнтвейта (Păltineanu et al., 2007): $-60 < I_{Th} \leq -40$ – аридный климат, $-40 < I_{Th} \leq -20$ – семиаридный климат, $-20 < I_{Th} \leq 0$ – сухой субгумидный климат, $0 < I_{Th} \leq 20$ – влажный субгумидный климат, $20 < I_{Th} \leq 40$ – низкий (low) гумидный климат, $40 < I_{Th} \leq 60$ – средне (moderate) гумидный климат, $60 < I_{Th} \leq 80$ – высоко (highly) гумидный климат, $80 < I_{Th} \leq 100$ – очень (very) гумидный климат, $I_{Th} > 100$ – пергумидный климат.

thermInd – индекс компенсированной термичности (зависит от суммы среднегодового диапазона температур, минимальной и максимальной температур самого холодного месяца).

TRI (Topographic Ruggedness Index) – индекс неровности местности, количественно характеризующий локальную вертикальную расчлененность рельефа путем расчета средней разницы высот между конкретным участком и восемью соседними участками (Riley et al., 1999). Шкала неровности рельефа по индексу TRI: 0-80 – ровный (level), 81-116 – почти ровный (nearly level), 117-161 – (слабо неровный) slightly rugged, 162-239 – промежуточно неровный (intermediately rugged), 240-497 – средне неровный (moderately rugged), 498-958 –

сильно неровный (highly rugged), 959-4367 – очень сильно неровный (extremely rugged) (Riley et al., 1999).

topoWet – топографический индекс влажности, используемый при изучении влажности субстратов в разных частях склонов (Gruber, Peckham, 2009).

continentality – разница средней температуры самого теплого месяца и средней температуры самого холодного месяца, °С. Увеличивается с возрастанием сухости климата.

Использование набора предикторов ENVIREM, на наш взгляд, целесообразно при моделировании распространения биологических объектов в условиях горных территорий. Во-первых, ряд климатических переменных в этом наборе основаны на процессе эвапотранспирации, напрямую связанным с физиологическими и экологическими процессами в растительном покрове (Title, Vemmels, 2018) и, соответственно, эффективны для прогнозирования распределения биологических объектов (Adhikari et al., 2019; Tytar, 2021). Во-вторых, в горных районах одним из наиболее важных экологических факторов является высота над уровнем моря, которая объединяет изменчивость таких параметров как температура, осадки, испарение, крутизна склона, что приводит к увеличению степени их коррелированности. Вместе с тем, многие переменные ENVIREM представляют собой сложные параметры, сочетающие температуру и эвапотранспирацию (embergerQ), осадки и эвапотранспирацию (Thornthwaite aridity index), высоту и крутизну склонов (Terrain roughness index), крутизну склонов и влажность (topoWet) и т.д. Использование этих переменных в анализе способствует решению проблемы корреляции предикторов в горах.

Эдафические переменные могут играть важную роль в распространении видов растений и, опосредованно, животных. В 2014 г. Международный информационный центр ISRIC (International Soil Reference and Information Centre) обнародовал глобальную информационную систему по почвам *SoilGrids* (<https://soilgrids.org/>). В 2016 г. была выпущена улучшенная версия системы с разрешением 250 м, включающая около 280 растровых слоев ряда физических и химических почвенных параметров на семи глубинах (0, 5, 15, 30, 60, 100 и 200

см), а также прогноз глубины до подстилающей породы и распределение классов почв (Hengl et al., 2017) (табл. 5).

Таблица 5 – Набор используемых в анализе почвенных переменных SoilGrids

Обозначение	Название, размерность
cfvo	Объемная доля крупных фрагментов (> 2 мм), см ³ /дм ³
silt	Доля частиц ила ($\geq 0,002$ мм and $\leq 0,05$ мм) в мелкой фракции грунта, г/кг
sand	Доля частиц песка ($> 0,05$ мм) в мелкой фракции земли, г/кг
clay	Доля глинистых частиц ($< 0,002$ мм) в мелкоземельной фракции, г/кг
nitro	Общий азот (N), кг/кг
ocd	Плотность органического углерода, г/м ³
soc	Содержание органического углерода в почве в мелкоземельной фракции, дг/кг
bdod	Насыпная плотность, кг/м ³
cec	Емкость катионного обмена, смоль/кг
phh2o	pH почвы
ocs	Запасы органического углерода, кг/м ²

Разрешение использованных слоев окружающей среды в работе составило 1 км/пиксель для моделей регионального масштаба (кавказский экорегион). Слои экологической информации, использованные в моделях локального масштаба (Центральный Кавказ), приведены к разрешению 30 м/пиксель методом бикубической интерполяции сплайнами (Studley, Weber, 2011).

Таким образом, объекты исследований составили 14 видов растений и животных Кавказа, семь типов лесных и два типа луговых ценозов, луговые сообщества юга Российского Причерноморья с высоким уровнем адвентивизации и семиаридные луговые экосистемы Центрального Кавказа на четырех стадиях пастбищной деградации. Согласно литературным данным, лесные ценозы из основных лесообразующих пород Кавказа, пестроовсяницевые и пестрокостровые субальпийские луга в конкретных случаях служат кормовой базой, убежищем, местом гнездования для хищных птиц-некрофагов, копытных млекопитающих, переднеазиатского леопарда, а также определяют пространственную локализацию лобарии легочной и ограничивают распространение амброзии полыннолистной. Трофические связи с копытными млекопитающими характерны также для леопарда и хищных птиц. Конкурентные отношения, предположительно, существуют между лесообразующими породами, пестроовсяницевыми и

пестроостровыми типами лугов, туром и серной, в группе хищных птиц-некрофагов. Наличие биотических взаимодействий между объектами исследования определило возможность использования в работе экосистемного подхода к SDM/ENM моделированию, при котором распространение одних видов/ценозов выступает в роли биотического предиктора локализации других видов/ценозов. При этом важно сохранить единый подход к SDM/ENM моделированию объектов на всех его этапах от выбора переменных среды и обработки географических записей до построения, оценки моделей и анализа, визуализации полученных результатов.

Ряд исследуемых объектов представлены редкими и охраняемыми видами (*Aegypius monachus*, *Neophron percnopterus*, *Gyps fulvus*, *Gypaetus barbatus*, *Rupicapra rupicapra*, *Capreolus capreolus*, *Panthera pardus ciscaucasica*, *Fritillaria latifolia*, *Lobaria pulmonaria*) и ценозами под угрозой исчезновения на Кавказе (пихтовые и еловые леса). Прогнозирование их пространственного распределения на Кавказе является основой ведения региональных Красных книг. Исследование агрессивных инвазионных видов растений (*Ambrosia artemisiifolia*, *Galinsoga quadriradiata*, *G. parviflora*) и распространителей опасных заболеваний (*Sus scrofa*) вносит вклад в разработку санитарных мероприятий. Исследование распределения деградированных горных пастбищ и придорожных лугов с высоким уровнем адвентивизации также имеет значение для решения прикладных задач в области сельского хозяйства и контроля инвазионных процессов.

Данные о встречаемости объектов исследования, полученные в ходе полевых экспедиций, из базы GBIF, литературных источников (хищные птицы) и со спутниковых ошейников (леопард), отфильтрованы, проверены на наличие дубликатов и при необходимости пространственно разрежены.

Основные источники используемых в работе наборов абиотических предикторов – цифровые модели рельефа SRTM и GMTED2010, базы глобальных климатических данных ENVIREM и WorldClim, информационная система по почвам SoilGrids. Разрешение абиотических слоев составило ~1 км/пиксель для региональных моделей и 30 м/пиксель для локальных моделей.

ГЛАВА 4. Методы исследований

4.1 Методы полевых исследований

Описания **лесных ценозов** проводили на пробных площадках площадью 900 м² (30×30 м). Площадки закладывали в однородных сообществах с помощью мерной веревки. Растительный покров изучали поярусно. Среднюю высоту деревьев определяли дендрометром «Masser», средний диаметр с помощью мерной вилки – на высоте 1,3 м от шейки корня, сомкнутость крон оценивали глазомерно (Неронов, 2002). Подрост учитывали поштучно, для подлеска отмечали видовой состав и общее проективное покрытие. При описании живого напочвенного покрова определяли общее проективное покрытие, видовой состав и проективное покрытие каждого вида (%). Видовую принадлежность устанавливали по региональным определителям (Галушко, 1978, 1980, 1980а).

Геоботанические описания **луговых экосистем** выполнены в границах модельных площадок (900 м²). Общее проективное покрытие травостоя и проективное покрытие отдельных видов оценивали визуально и выражали в процентах. Высоту травостоя (см) регистрировали по средней высоте листьев злаков. Надземная растительность в трех квадратах площадью 0,25 м² была срезана и взвешена для определения сырой фитомассы (кг/га). На каждой площадке методом конверта отбирали по пять образцов почвы из верхнего слоя (0-20 см) с помощью почвенного бура диаметром 70 мм, затем перемешивали в один составной образец. Влажность почвы (%) и насыпную плотность (г/см³) определяли гравиметрически (Казеев и др., 2003). Свежий вес почв измеряли в полевых условиях, затем образцы высушивали в печи при 115 °С в течение 4 ч, охлаждали в сушильных шкафах в течение 60 мин и повторно взвешивали. Для определения содержания гумуса (%), использовали метод Тюрина в модификации Никитина (Казеев и др., 2003). Аналитическое переопределение – 3-6-кратное. Интенсивность выпаса скота (число условных голов животных на гектар в течение пастбищного сезона) оценивали во время экспедиционных выездов путем

ежедневного подсчета в течение одной-двух недель и опроса пастухов, фермеров-арендаторов. В качестве эквивалента пасущихся животных приняли овец с коэффициентами перевода: одна овца, 10 голов крупного рогатого скота, 10 голов яков, 15 лошадей.

При оценке **инвазibilityности придорожных сообществ** в каждом фитоценозе закладывали пробные площадки по 100 м², в границах которых закладывали по 30 микроплощадок размером 0,5 м² регулярным способом. Оценивали общее число видов и число чужеродных видов на пробных площадках (N и Na), среднее число видов и чужеродных видов на микроплощадках (S и Sa), общее проективное покрытие и покрытие чужеродных видов (Cov и Cov_a, %), суммарное покрытие содоминантов (Cov_d, %), встречаемость адвентивных видов на микроплощадках (Акатов и др., 2009; Akatov et. al, 2010, 2012). Определяли балл постоянства чужеродных видов в сообществах: V – вид встречается на более 80% пробных площадок, IV – на 60-80% площадок, III – 40-60%, II – 20-40%, I – до 20% пробных площадок. Относительную конкурентоспособность инвазионных видов в фитоценозе определяли по соотношению Sa/ESa, где ESa=Na(S/N) – ожидаемое среднее число чужеродных видов на микроплощадках. При допущении, что чужеродные и аборигенные виды равноценны по способностям к выживанию и расселению, Sa/ESa > 1 свидетельствует о большей конкурентоспособности адвентивных видов, а Sa/ESa < 1 – о большей конкурентоспособности аборигенов (Акатов и др., 2009; Akatov et. al, 2010, 2012). Инвазibilityность сообществ определяли по соотношению S/N, характеризующему относительный уровень видовой полноты фитоценозов (Акатов и др., 2009; Akatov et. al, 2010, 2012).

4.2 Основной подход к моделированию

Известно, что для формирования и поддержания устойчивых популяций на конкретной территории необходимо соблюдение трех основных условий: 1) вид должен добраться до участка и расселиться по нему, 2) абиотические условия

среды должны быть экофизиологически подходящими для вида, 3) биотические условия должны быть подходящими для вида (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012; Guisan et al., 2017). Данные вопросы должны быть освещены при построении моделей для объяснения и прогнозирования распространения организмов (Guisan et al., 2017). Нами при проведении SDM/ENM моделирования исследуемых объектов в качестве базовой использована **концепция ВАМ** (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, 2006; Peterson et al., 2011; Peterson, Soberón, 2012), учитывающая три набора факторов, характеризующих экологическую нишу видов и определяющих их географическое распределение: абиотические (факторы А, Abiotic), взаимодействия между видами (факторы В, Biotic), фактор перемещения (фактор М, Movement) – способность вида к расселению или доступность территорий. Графически ВАМ-модель представляет собой три в той или иной степени пересекающиеся области – А, В, и М (рис. 10).

Область А отображает территории в географическом пространстве с подходящими абиотическими условиями и ресурсами. Абиотические факторы (климатические, топографические, почвенные компоненты экологических ниш) накладывают «физиологические ограничения» (Soberón, Peterson, 2005) на способность видов существовать на исследуемой территории. Абиотическая пригодность местообитания подразумевает комбинацию абиотических переменных, необходимых виду для роста и поддержания жизнеспособной популяции, и составляет основу моделирования пригодности местообитания (Guisan, Zimmermann, 2000). Область А можно рассматривать как географическое выражение фундаментальной экологической ниши вида (the geographic extent of the fundamental ecological niche) в рамках модели Дж. Хатчинсона (Hutchinson, 1957) или базовый набор обитаемых территорий (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, 2006; Peterson et al., 2011; Peterson, Soberón, 2012; Peterson, Anamza, 2015).

Область В ВАМ-диаграммы представляет собой географические районы, в которых биотические взаимодействия с другими видами благоприятны для присутствия исследуемого вида (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012).

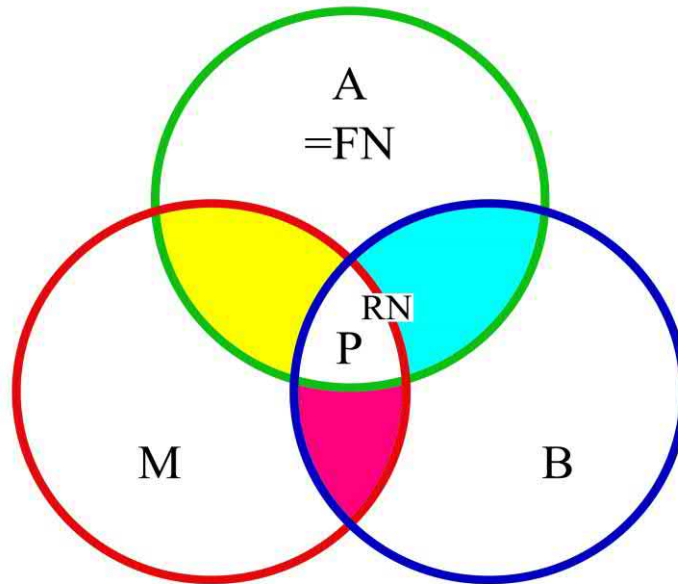


Рис. 10. ВAM-диаграмма (по J. Soberón, A. Peterson (2005)). Область А – территории с подходящими абиотическими условиями (географическое выражение фундаментальной ниши, FN); область В – территории с подходящими биотическими взаимодействиями; область М – территории, «доступные» для вида без препятствий для передвижения; пересечение $A \cap B$ – территории с подходящими абиотическими условиями и межвидовыми взаимодействиями (географическое выражение реализованной ниши, RN); пересечение $A \cap B \cap M$ – доступные территории с необходимым набором абиотических и биотических факторов (географическое распространение вида, P).

Зона пересечения областей А и В соответствует географическому выражению реализованной ниши вида (the geographic extent of the realized ecological niche) в рамках модели Дж. Хатчинсона (Hutchinson, 1957) – территория с подходящими абиотическими условиями и межвидовыми взаимодействиями, которые «не препятствуют положительной приспособленности вида» (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012). Многие исследования, посвященные SDM/ENM моделированию, учитывают только абиотические факторы (Carvalho et al., 2017; Shevchenko, Geraskina, 2019; Bowen, Stevens, 2020; и др.) в рамках так называемого биоклиматического моделирования (bioclimatic envelope modelling). В то же время, конкуренция, хищничество, мутуализм, комменсализм и другие взаимодействия существенно влияют на пространственное распределение биологических объектов. Для того чтобы результат исследований имел биологический смысл, моделирование пространственного распределения и,

особенно, экологических ниш видов должно включать анализ биотических факторов (Keane, Crawley, 2002; Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012; Wisz et al., 2013; Guisan et al., 2017; Simões, Peterson, 2018).

Описано несколько способов включения биотических факторов в SDM/ENM модели, в том числе: использование готовых шейп-файлов распределения видов-консортов, лесных/луговых ценозов из доступных литературных источников (Ebrahimi et al., 2017; Ahmadi et al., 2020; Moradi et al., 2022) или полученных с помощью технологий дистанционного зондирования (Wisz et al., 2013); составление карт распределения сопутствующих видов или характерных фитоценозов на основе данных полевых исследований, природоохранных департаментов и опроса местных жителей (Erfanian et al., 2013; Ashrafzadeh et al., 2018; Ghoddousi et al., 2018; Jafari et al., 2018; Khosravi et al., 2021) с последующим расчетом расстояний до выявленных ареалов. Однако при недостатке данных полевых исследований и достоверной информации из литературных/официальных источников применение подобных методов затруднено (Wisz et al., 2013).

Область М представляет фактор расселительной способности вида, которая соответствует географическим районам, доступным для расселения из некоторой исходной территории в течение соответствующего периода времени (с последнего ледникового максимума, на протяжении жизни ряда поколений и т.п.) (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012). Это часть физического мира, доступная для вида вне зависимости от способа его расселения (естественное расширение ареала или интродукция). Способность вида к расселению включает его биогеографическую историю, т.е. все факторы, ограничивающие распространение из изначально занятых мест, в том числе барьеры для миграции, биотические и абиотические векторы распространения и т.д. (Guisan et al., 2017). Учет фактора М способствует разграничению потенциального и занятого (фактического) ареалов вида на основе его способности к расселению и конфигурации ландшафта. Данный фактор особенно важен для исследований регионального масштаба на территориях со сложной географией (Soberón, Peterson, 2005; Barve

et al., 2011; Peterson, Soberón, 2012).

В настоящее время не существует единого концептуального подхода к географической спецификации фактора М. Согласно данным обзорных исследований (Barve et al., 2011), доступные для вида территории чаще всего обозначаются 1) в пределах геополитических единиц без какой-либо биологически значимой основы; 2) в пределах биотических регионов (областей с наборами видов, отличными от других областей); 3) в пределах областей исторического распространения видов, смоделированных по характеристикам их современных экологических ниш. В отдельных работах доступные территории ограничены регионами с ранее выявленными климатическими классами, подходящими для изучаемых видов (Banerjee et al., 2019), или регионами с ископаемыми остатками видов (Myers et al., 2015).

Географическое выражение пересечения областей В, А, М (*область Р*) получило название «географическое распределение вида» (geographic distribution of the species), «фактическое распределение вида» или «область распространения» (actual distribution of the species, distributional area) (Soberón, Peterson, 2005), а позднее «занятая область распространения» (occupied distributional area) (Peterson et al., 2011; Peterson, Soberón, 2012), «фактически занятая область» (actual occupied area) (Jiménez-Valverde et al., 2011) или «реализованное распределение» (realized distribution) (Battini et al., 2019). Данная зона пересечения трех факторов (ВАМ-модель) характеризуется наличием стабильных популяций вида и наиболее полно отражает его географическое распределение. С позиции ряда авторов (Sillero et al., 2021) область перекрытия трех кругов диаграммы ВАМ и соответствует реализованной нише.

До сих пор неясно, какую относительную роль играют три типа факторов (абиотические, биотические, расселительная способность вида) в формировании распределения видов и их сообществ (Guisan et al., 2017). Авторы концепции ВАМ рассматривают различные теоретические и реальные случаи соотнесения размеров и степени перекрытия трех областей диаграммы, постулируя необходимость грамотной интерпретации и контроля биологического смысла

получаемых результатов (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, 2006; Peterson et al., 2011; Peterson, Soberón, 2012).

Концепция ВАМ подразумевает возможность отдельного изучения эффектов трех компонентов (А, В и М) (Peterson, 2006), а также предусматривает «вложенность отношений» (nested relationship) – иерархичность взаимосвязи между фундаментальной нишей А, реализованной нишей В и реально «занятой областью распространения» Р (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012). Применимость теории иерархии в данном контексте объясняется тем, что биотические факторы в основном сильнее ограничивают географическое распространение вида, чем физические факторы, т.е. действуют на более низком уровне иерархии (Peterson, Dawson, 2003; Soberón, Peterson, 2005).

Инструментальную возможность изучения биотической компоненты экологической ниши путем включения географии других видов в одновидовые модели, о которой упоминали авторы концепции на заре ее становления (Soberón, Peterson, 2005), в настоящее время предоставляют современные методы, которые количественно оценивают связь между переменными окружающей среды и встречаемостью вида. В целом, концепция экологической ниши вида является теоретической основой для моделирования распределения видов (SDM) и моделирования экологической ниши (ENM) (Elith, Leathwick, 2009; Franklin, 2010; Miller, 2010). При этом считается, что модели SDM оценивают фундаментальную нишу, а модели ENM – реализованную нишу вида (Franklin, 2010; Barve et al., 2011; Peterson, Soberón, 2012).

Концепция ВАМ доказала свою эффективность в исследованиях экологических ниш и прогнозирования географического распространения видов с использованием SDM/ENM моделей: обоснование выбора географической области моделирования (Barve et al., 2011; Myers et al., 2015; Banerjee et al., 2019); оценка консерватизма и дифференциации ниш при освоении новых территорий видами (Jiménez-Valverde et al., 2011; Guisan et al., 2014; Battini et al., 2019; Flores-Tolentino et al., 2019); исследование важности биотических факторов в распространении инвазионных видов (Simões, Peterson, 2018) и др.

Исходя из выше изложенного, мы использовали сравнительный анализ SDM/ENM моделей, построенных на разных наборах экологических данных: абиотические переменные для А-моделей; биотические и абиотические факторы для ВА-моделей; абиотические условия, межвидовые взаимоотношения и доступность территорий (подвижность видов) для ВАМ-моделей. На первом этапе собственно моделирования (Step 3) входными данными, используемыми для запуска моделей распространения видов, были географические записи и абиотические переменные среды (рис. 11) (Pshergusov et al., 2022).

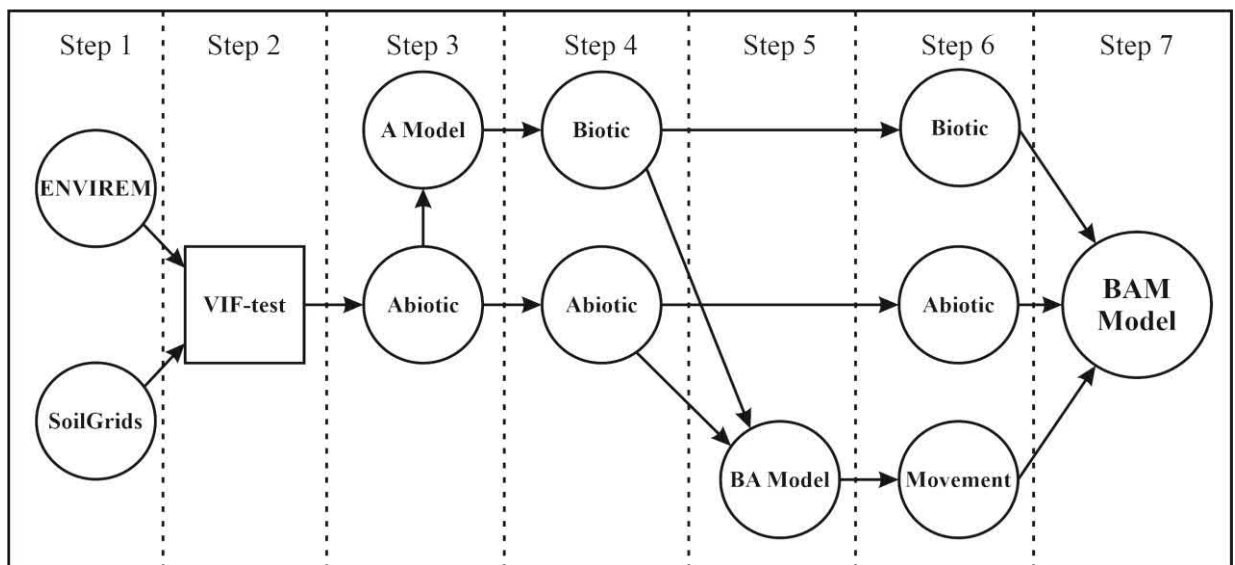


Рис. 11. Концептуальная основа исследования. Step 1 – выбор слоев переменных для моделирования; Step 2 – удаление коррелированных переменных с помощью теста VIF; Step 3 – моделирование с использованием абиотических переменных (А-модели); Step 4 – извлечение моделей распространения видов в виде биотических слоев; Step 5 – моделирование с использованием абиотических и биотических переменных (ВА-модели); Step 6 – извлечение из ВА-моделей моделей распространения видов с вероятностью обнаружения 0,8-1 и создание раstra расстояний от оптимальных местообитаний; Step 7 – моделирование экологических ниш видов на основе абиотических, биотических факторов и фактора перемещения (ВАМ-модели).

Чтобы учесть трофические, топические связи и влияние конкурентов в ВА-моделях, в соответствии с корреляционным подходом, мы повторно смоделировали пространственное распределение исследуемого объекта, используя абиотические переменные среды и полученные ранее карты распределения вероятностей других видов (консортов) в качестве биотических

слоев (рис. 11). Интерпретация полученных результатов при подобных подходах возможна при наличии априори известных данных (например, литературные сведения) о характере взаимоотношений между исследуемым видом и сопутствующими видами-консортиями (Wisz et al., 2011).

Доступность территорий (фактор перемещения) отображали через расстояние от оптимальных местообитаний (участки с порогом пригодности $\geq 0,8$), на протяжении которого вероятность обнаружения объекта сохранялась выше 50% (0,5 порог пригодности местообитаний). Полученный растр расстояний использовали в качестве дополнительного слоя для построения ВМ-моделей.

Учитывая влияние человеческой деятельности на природные процессы, в ВМ-моделях формализовали также **антропогенные факторы**. Наиболее популярными способами формализации антропогенных факторов в SDM/ENM моделях являются расчет расстояний до различных объектов инфраструктуры и ООПТ (Ebrahimi et al., 2017; Ashrafzadeh et al., 2018; Kaboodvandpour et al., 2021; Poursalem et al., 2021; Moradi et al., 2022; и др.), учет плотности дорог и населенных пунктов (Khosravi et al., 2019) или параметра Human footprint (модель антропогенного следа) (Farhadinia et al., 2019). В данном исследовании мы рассчитывали показатель путевого расстояния Path Distance, который, в отличие от популярного инструмента Евклидово расстояние (Euclidean Distance), учитывает вертикальный фактор, что крайне важно для горных территорий. Path Distance вычисляется для каждой ячейки как расстояние в метрах до ближайшего объекта с учетом действительного расстояния по поверхности, а также вертикального и горизонтального факторов (McCoу et al., 2001). Входные данные были представлены классом пространственных объектов из наборов векторных карт сервиса NextGis (NextGis, 2022) и конвертированы в растр для анализа. Разрешение конвертированного растра определяется максимальным размером ячейки из растров поверхности, горизонтального и вертикального коэффициента. Соответственно ячейки, через которые пролегают источники (векторные слои), приобретают значение расстояния «0», удаленность от них рассчитывается как гипотенуза треугольника по формуле $c = \sqrt{a^2 + b^2}$, где c – расстояние по

поверхности, a – расстояние по прямой между центрами ячеек, b – высота (разница между высотами двух центров ячеек).

4.3 Оценка и устранение коллинеарности экологических предикторов

Как обозначено в подглаве 1.2, важная проблема SDM/ENM моделирования – оценка и устранение корреляции исходных переменных. Распространенным способом решения данной проблемы является исключение из анализа отдельных параметров. При этом считается, что необходимое число переменных должно быть меньше числа точек присутствия, а их чрезмерно большое количество приводит к чрезмерной подгонке модели под обучающие данные и снижению прогностической способности (Sillero et al., 2021).

Основным методом устранения коллинеарности между исходными предикторами в данной работе является *тест VIF* (Variance Inflation Factor – коэффициент инфляции дисперсии). VIF измеряет корреляцию каждой переменной с комбинацией всех остальных переменных, оценивая мультиколлинеарность (Dormann et al., 2013). VIF характеризуется коэффициентом детерминации R^2 и показывает увеличение дисперсии оценочного коэффициента регрессии при включении переменной в анализ. Квадратный корень из VIF показывает во сколько раз увеличится стандартная ошибка при использовании переменной по сравнению со случаем ее независимости по отношению к другим переменным. Приняты следующие пороговые значения: $VIF = 1$ – переменная не коррелирует с другими; $1 < VIF < 5$ – умеренно коррелирует; $5 < VIF < 10$ – высоко коррелированная переменная (Dormann et al., 2013). Чтобы предотвратить переобучение моделей и выбрать наиболее важные предикторы проводили тест VIF в R с порогом $VIF \leq 5$.

Тест VIF анализируемых переменных проводили с помощью команды `vifstep` из библиотеки `usdm` (Naimi et al., 2014). На первом шаге вычислений исключается переменная с наибольшим VIF (выше порога $VIF \leq 5$), затем процедура повторяется, пока не останется ни одной переменной с VIF выше порога. Для моделей регионального масштаба (Кавказ) VIF тест ограничил переменные ENVIREM и

SoilGrids соответственно пятью и семью умеренно коррелированными предикторами, переменные модели BioClim+GMTED2010 – восемь предикторами (табл. 6). Для локальных исследований переменные моделей ENVIREM и BioClim+SRTM были ограничены четырьмя климатическими и топографическими предикторами в каждом из наборов (табл. 7).

Таблица 6 – Переменные окружающей среды, отобранные тестом VIF для моделей регионального масштаба в границах Кавказа ($VIF \leq 5$)

ENVIREM	VIF	SoilGrids	VIF	BioClim+GMTED2010	VIF	WorldClim+GMTED2010	VIF
embergerQ	1,91	cfvo	2,22	bio8	2,84	wind1	3,12
PETDriestQuarter, мм/мес	2,37	silt	2,32	bio9	2,57	srad12	2,64
PETWettestQuarter, мм/мес	1,78	sand	1,71	bio15	2,32	slope	2,08
PETColdestQuarter, мм/мес	2,06	clay	1,84	prec11	2,76	wind2	1,37
TRI	2,24	nitro	2,39	tmax2	2,90	srad1	1,16
-	-	ocd	2,32	Alt	2,88	-	-
-	-	soc	2,10	Slope	2,41	-	-
-	-	-	-	Aspect	1,63	-	-

Таблица 7 – Переменные окружающей среды, отобранные тестом VIF для моделей локального масштаба в границах Центрального Кавказа ($VIF \leq 5$)

ENVIREM	VIF	BioClim+SRTM	VIF
TRI	4,09	bio15	2,44
PETDriestQuarter	4,68	bio9	2,73
embergerQ	4,19	Slope	2,55
PETColdestQuarter	4,94	Aspect	1,00

Отобранные переменные окружающей среды были использованы для построения А-моделей, а также в качестве абиотических слоев в ВА- и ВАМ-моделях. Для ВА- и ВАМ-моделей также оценивали мультиколлинеарность абиотических, биотических слоев и растрового слоя, характеризующего доступность территорий (табл. 8). Переменные во всех построенных ВА- и ВАМ-моделях слабо или умеренно коррелируют друг с другом ($VIF \leq 5$). Исключение составили отдельные случаи превышения порога VIF: фактор встречаемости *Betula litwinowii* в региональных моделях *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*, встречаемость *Capra caucasica* в моделях грифа и бородача (табл. 8).

Таблица 8 – Результаты VIF теста ($VIF \leq 5$) экологических предикторов в региональных ВА- и ВАМ-моделях

Модель	Переменные	VIF	
		ВА-модели	ВАМ-модели
1	2	3	4
<i>Abies nordmanniana</i>	embergerQ	2,82	2,69
	TRI	3,84	3,58
	sand, г/кг	1,96	1,97
	<i>Picea orientalis</i> встречаемость	2,80	2,75
	Подвижность вида, км	-	2,25
<i>Picea orientalis</i>	TRI	3,70	3,50
	embergerQ	2,51	2,49
	<i>Fagus orientalis</i> встречаемость	5,03	4,55
	<i>Pinus sylvestris</i> встречаемость	4,71	4,62
	<i>Abies nordmanniana</i> встречаемость	2,44	2,52
	Подвижность вида, км	-	1,86
<i>Pinus sylvestris</i> (региональная)	TRI	3,71	3,02
	PETDriestQuarter, мм/мес.	2,75	2,73
	<i>Betula pendula</i> встречаемость	4,83	2,94
	<i>Carpinus betulus</i> встречаемость	3,75	3,27
	<i>Betula litwinowii</i> встречаемость	7,20	5,12
	<i>Picea orientalis</i> встречаемость	4,87	4,28
	Подвижность вида, км	-	1,68
<i>Pinus sylvestris</i> (локальная)	TRI	2,45	2,36
	PETDriestQuarter, мм/мес.	3,42	3,12
	embergerQ	1,45	1,65
	<i>Betula litwinowii</i> встречаемость	4,96	4,36
	<i>Betula pendula</i> встречаемость	4,35	4,75
	Подвижность вида, км	-	1,69
<i>Fagus orientalis</i>	TRI	3,65	3,07
	embergerQ	2,42	2,43
	<i>Carpinus betulus</i> встречаемость	2,69	4,95
	<i>Picea orientalis</i> встречаемость	4,66	4,95
	Подвижность вида, км	-	1,73
<i>Carpinus betulus</i>	TRI	4,52	4,26
	PETWettestQuarter, мм/мес.	1,94	1,98
	<i>Pinus sylvestris</i> встречаемость	4,31	4,40
	Подвижность вида, км	-	2,74
<i>Betula litwinowii</i>	TRI	3,25	3,09
	embergerQ	2,51	2,53
	<i>Betula pendula</i> встречаемость	3,86	4,05
	<i>Pinus sylvestris</i> встречаемость	4,48	4,63
	Подвижность вида, км	-	1,44
<i>Betula pendula</i>	TRI	3,79	3,31
	embergerQ	2,47	2,59
	<i>Pinus sylvestris</i> встречаемость	4,50	3,52
	<i>Betula litwinowii</i> встречаемость	5,39	5,87
	Подвижность вида, км	-	1,58
<i>Bromus variegatus</i>	TRI	2,63	2,59
	PETWettestQuarter, мм/мес.	1,67	1,54
	PETColdestQuarter, мм/мес.	2,45	2,01
	PETDriestQuarter, мм/мес.	2,15	2,06
	embergerQ	1,46	1,53
	<i>Festuca varia</i> встречаемость	3,08	3,05

1	2	3	4
	Подвижность, км	-	1,63
<i>Festuca varia</i>	TRI	2,46	2,37
	PETWettestQuarter, мм/мес.	1,81	1,67
	PETColdestQuarter, мм/мес.	1,68	1,99
	PETDriestQuarter, мм/мес.	2,08	2,15
	embergerQ	1,66	1,85
	<i>Bromus variegatus</i> встречаемость	2,59	2,48
	Подвижность, км	-	1,38
<i>Capra caucasica</i>	TRI	2,56	2,51
	PETColdestQuarter, мм/мес.	2,08	1,97
	PETDriestQuarter, мм/мес.	2,24	2,06
	embergerQ	1,63	1,54
	PETWettestQuarter, мм/мес.	1,38	1,59
	<i>Festuca varia</i> встречаемость	2,21	2,01
	<i>Betula litwinowii</i> встречаемость	2,31	2,16
	<i>Bromus variegatus</i> встречаемость	2,44	2,42
	Подвижность вида, км	-	1,63
<i>Rupicapra rupicapra</i>	TRI	2,55	2,49
	PETDriestQuarter, мм/мес.	2,14	2,13
	PETColdestQuarter, мм/мес.	2,36	1,96
	embergerQ	1,58	1,55
	PETWettestQuarter, мм/мес.	1,53	1,67
	<i>Festuca varia</i> встречаемость	2,44	2,36
	<i>Betula litwinowii</i> встречаемость	4,38	4,08
	<i>Bromus variegatus</i> встречаемость	2,61	2,50
	Подвижность вида, км	-	1,24
<i>Sus scrofa</i>	TRI	2,55	2,71
	PETDriestQuarter, мм/мес.	2,26	2,32
	PETWettestQuarter, мм/мес.	1,85	1,73
	embergerQ	1,77	1,81
	PETColdestQuarter, мм/мес.	2,08	2,11
	<i>Carpinus betulus</i> встречаемость	2,21	2,05
	<i>Fagus orientalis</i> встречаемость	2,55	2,43
	<i>Festuca varia</i> встречаемость	4,30	4,38
	<i>Betula litwinowii</i> встречаемость	4,65	4,02
	<i>Bromus variegatus</i> встречаемость	2,55	2,47
Подвижность вида, км	-	1,46	
<i>Capreolus capreolus</i>	TRI	2,11	2,09
	embergerQ	1,95	1,82
	PETWettestQuarter, мм/мес.	1,77	1,63
	PETDriestQuarter, мм/мес.	2,08	2,16
	PETColdestQuarter, мм/мес.	2,23	2,01
	<i>Carpinus betulus</i> встречаемость	2,45	2,34
	<i>Fagus orientalis</i> встречаемость	2,55	2,52
	Подвижность вида, км	-	1,16
<i>Aegypius monachus</i>	TRI	4,48	4,93
	PETWettestQuarter, мм/мес.	1,85	1,71
	PETColdestQuarter, мм/мес.	2,34	2,23
	embergerQ	1,71	1,66
	PETDriestQuarter, мм/мес.	2,29	2,16
	path_landuse, км	3,42	3,34
	path_setlment, км	3,12	2,93

1	2	3	4
	<i>Pinus sylvestris</i> встречаемость	1,68	1,75
	<i>Rupicapra rupicapra</i> встречаемость	3,45	3,79
	<i>Capra caucasica</i> встречаемость	5,09	2,62
	Подвижность вида, км	-	1,50
<i>Gyps fulvus</i>	TRI	5,36	4,42
	PETWettestQuarter, мм/мес.	1,72	1,62
	embergerQ	1,62	1,59
	PETColdestQuarter, мм/мес.	2,24	2,20
	PETDriestQuarter, мм/мес.	2,35	2,15
	path landuse, км	3,15	3,47
	path setlment, км	2,63	2,76
	<i>Rupicapra rupicapra</i> встречаемость	3,69	3,97
	<i>Capra caucasica</i> встречаемость	4,68	3,24
	Подвижность вида, км	-	1,65
<i>Neophron percnopterus</i>	TRI	4,12	4,60
	PETWettestQuarter, мм/мес.	1,75	1,61
	PETColdestQuarter, мм/мес.	2,36	2,47
	embergerQ	1,60	1,65
	PETDriestQuarter, мм/мес.	2,23	2,15
	path landuse, км	4,31	4,18
	path setlment, км	2,82	2,68
	<i>Rupicapra rupicapra</i> встречаемость	3,77	3,65
	<i>Capra caucasica</i> встречаемость	4,98	3,24
	Подвижность вида, км	-	2,49
<i>Gypaetus barbatus</i>	TRI	4,56	4,46
	PETWettestQuarter, мм/мес.	1,85	1,69
	embergerQ	1,55	1,67
	PETDriestQuarter, мм/мес.	2,04	2,16
	PETColdestQuarter, мм/мес.	2,33	2,24
	path landuse, км	3,65	3,82
	path setlment, км	2,89	2,84
	<i>Rupicapra rupicapra</i> встречаемость	3,73	3,85
	<i>Capra caucasica</i> встречаемость	5,07	2,45
	Подвижность вида, км	-	1,55
<i>Panthera pardus ciscaucasica</i>	embergerQ	1,42	1,39
	PETWettestQuarter, мм/мес.	2,06	2,12
	PETColdestQuarter, мм/мес.	3,48	3,34
	PETDriestQuarter, мм/мес.	3,66	3,58
	TRI	4,12	4,08
	<i>Capra caucasica</i>	4,34	4,48
	<i>Rupicapra rupicapra</i>	3,05	3,22
	<i>Sus scrofa</i>	1,88	2,22
	<i>Capreolus capreolus</i>	2,33	2,04
	<i>Capra aegagrus</i>	3,08	2,86
	Широколиственные леса	2,12	2,21
	path CAs, км	1,34	1,22
	path setlment, км	1,26	1,44
	Подвижность вида, км	-	1,06
<i>Lobaria pulmonaria</i> (региональная)	embergerQ	4,21	4,07
	TRI	3,12	3,20
	PETDriestQuarter, мм/мес.	2,21	2,26
	PETWettestQuarter, мм/мес.	3,45	3,32

1	2	3	4
	PETColdestQuarter, мм/мес.	2,11	2,03
	<i>Fagus orientalis</i> встречаемость	4,36	4,12
	<i>Pinus sylvestris</i> встречаемость	2,36	2,24
	Подвижность вида, км	-	1,65
<i>Lobaria pulmonaria</i> (локальная)	TRI	4,23	3,92
	PETDriestQuarter, мм/мес.	1,36	1,44
	embergerQ	3,65	3,42
	PETColdestQuarter, мм/мес.	1,36	1,38
	<i>Pinus sylvestris</i> встречаемость	3,32	3,34
	<i>Fagus orientalis</i> встречаемость	3,45	3,61
	Подвижность вида, км	-	2,03
<i>Fritillaria latifolia</i>	embergerQ	3,69	3,45
	TRI	2,23	2,14
	PETColdestQuarter, мм/мес.	3,65	3,9
	PETDriestQuarter, мм/мес.	2,12	2,23
	PETWettestQuarter, мм/мес.	1,45	1,36
	path_CAs, км	1,69	1,22
	path_landuse, км	1,37	1,29
	Подвижность вида, км	-	1,44
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	embergerQ	3,68	3,45
	PETWettestQuarter, мм/мес.	2,36	2,45
	PETDriestQuarter, мм/мес.	2,64	2,66
	TRI	4,12	4,07
	PETColdestQuarter, мм/мес.	3,62	3,42
	path_roads, м	3,88	3,72
	path_landuse, м	2,12	2,22
	path_setlment, м	3,25	3,10
	<i>Bromus variegatus</i> , встречаемость	3,86	3,73
	<i>Fagus orientalis</i> , встречаемость	4,12	4,01
	Подвижность вида, м	-	2,36

Также в качестве способа оценки коррелированности переменных применяли *коэффициент корреляции Пирсона* и *коэффициент ранговой корреляции Спирмена* (Приложение А, табл. А1-А26), рассчитанные в пакете ENMtools в R (Warren et al., 2010). При использовании данных широко известных математических показателей в случае обнаружения пары взаимно зависимых переменных, исключение из анализа одной из них требует логического обоснования. Такое обоснование основывается на знании эколого-биологических особенностей объекта моделирования, результатах ранее проведенных исследований, степени интерпретируемости переменных с экологической точки зрения и т.п. Как и тест VIF, применение коэффициентов Пирсона и Спирмена в большинстве случаев не

выявило высокой (порог $\leq 0,7$) корреляции между А-, В- и М- переменными, анализируемыми в моделях.

Еще одним распространенным способом ухода от коллинеарности исходных переменных, использованным нами при моделировании экологических ниш видов рода *Galinsoga* (подглава 6.5), является их преобразование в ортогональные оси с помощью **анализа главных компонент PCA** (Principal Component Analysis). PCA преобразует матрицу извлеченных значений переменных ортогональные, полностью некоррелированные комплексные факторы, объединяющие сильно коррелирующие исходные переменные (Sillero et al., 2021). Главные факторы объясняют основную дисперсию переменных среды в точках присутствия и характеризуют важнейшие предикторы пространственного распространения объекта исследований. Собственные значения факторов могут быть использованы в качестве слоев для моделирования, позволяя рассчитывать модели на основе весов факторов в ячейках раstra и, одновременно, устранить проблему коллинеарности экологических предикторов. Основная сложность в использовании PCA в SDM/ENM моделях состоит в интерпретации экологического смысла получившихся главных компонент и их связей с исходными переменными (Sillero et al., 2021).

4.4 Построение моделей и оценка их прогностической точности

Метод моделирования Maxent. В настоящее время при моделировании пространственного распределения биологических объектов широко применяются статистические методы анализа спутниковых снимков и интерполяции результатов на основе дискриминантного, регрессионного и факторного анализов, деревьев классификации, разработанные группой исследователей под руководством Ю.Г. Пузаченко (Пузаченко, 2004; Пузаченко и др., 2010). Большое распространение получило использование методов машинного обучения – нейросетевого анализа (Шовенгердт, 2010) и максимальной энтропии Maxent (Baldwin, 2009), а также ансамблевого моделирования () на основе разнообразных моделей, различных алгоритмов моделирования или разных наборов обучающих данных.

При моделировании распространения биологических объектов нередко более предпочтительными являются методы, использующие данные о присутствии (точки присутствия, occurrence data, samples) объекта в анализируемом пространстве, в противопоставление методам, работающим также с географическими точками, в которых подтверждено отсутствие объекта исследований (Elith et al., 2006; Thakuri et al., 2019; Sillero, Barbosa, 2021). Одним из наиболее эффективных и точных методов моделирования по точкам присутствия и фона является Maxent (Maxent software for species habitat modeling), основанный на теории максимальной энтропии (Elith et al., 2006; Phillips, Dudík 2008; Dube et al., 2015; Yi et al. 2018; Komori, Eguchi, 2019; и др.). Особенно хорошо этот метод работает при малых объемах выборки (Elith et al., 2006, 2011), вплоть до трех записей для редких видов и 13 записей для широко распространенных (van Proosdij et al., 2016).

Maxent генерирует распределение вероятностей появления объекта по распределениям значений предикторов, аналогичным для местообитаний, в которых обнаружен объект. На основании анализа распределений для каждого пикселя территории рассчитывается Байесовская вероятность и строится модель ареала с характеристиками земной поверхности, удовлетворяющими модели. Далее вероятность обнаружения вида экстраполируется на анализируемую территорию. Местообитания с установленной наибольшей вероятностью обнаружения считаются наиболее пригодными для объекта исследований. Maxent, по сути, осуществляет процедуру экстраполяции за пределы многомерной подобласти, занятой объектом, определяя его потенциально возможное распространение.

Проецирование вероятностей обнаружения объекта на территорию исследования приводит к получению *карты с прогнозами вероятности* присутствия в каждой ячейке (пикселе) в диапазоне от 0 (объект отсутствует) до 1 (объект присутствует). Так ENM/SDM модели проецируются на географическое пространство (Sillero et al., 2021). Для каждой модели нами созданы прогностические карты распределения в цветовой градации палитры Maxent (от синего цвета для непригодных территорий с вероятностью обнаружения объекта 0 до красного цвета для оптимальных местообитаний с вероятностью присутствия

1). Визуализация выходных файлов Maxent проводилась в пакете tMap в R (Tennekes, 2018). Так же на базе пакета tMap подготовлена программа для создания интерактивной карты на основании выходного файла Maxent с визуализацией в браузере (<https://rustampsheg.shinyapps.io/tmapmaxent/>).

Для того, чтобы снизить риск ошибочной идентификации целесообразно выбирать высокий *порог для определения местообитаний* с высокой степенью пригодности (Pearson et al., 2004). Соответственно в своих исследованиях мы использовали фиксированный порог вероятности пригодности $\geq 0,8$ (вероятность обнаружения объекта 80-100%) для оптимальных местообитаний, что соответствует моделям с низким уровнем ложноположительных результатов (Buhl-Mortensen et al., 2019). Потенциально пригодные местообитания были определены с использованием фиксированного порога $> 0,5$ ($>50\%$ вероятность присутствия) (Elith et al., 2010; Kramer-Schadt et al., 2013).

Помимо построения карт распределения вероятностей, Maxent позволяет определить *важность экологических предикторов* для распространения объекта. Удобными вариантами оценки значимости предикторов являются относительный процентный вклад переменных в построение модели (percent contribution, %) и коэффициент пермутации или важность при перестановках (permutation importance, %). Первый показатель в значительной степени зависит от алгоритма анализа и степени коллинеарности переменных и может использоваться только в частных случаях (Лисовский, Дудов, 2020). Коэффициент пермутации не зависит от пути анализа и позволяет оценить важность переменной посредством случайного изменения ее значений и анализа последующей динамики качества получаемой модели. Значительное уменьшение качества модели свидетельствует о ее зависимости от изменяемой переменной (Phillips et al., 2019). Еще один вариант анализа связи предикторов с итоговой моделью – метод складного ножа (jackknife), позволяющий создать ряд моделей с поочередно исключенными переменными и оценить качество получаемых моделей.

Maxent предоставляет возможность построить *кривые отклика*, иллюстрирующие связь между предикторами и прогнозируемой вероятностью

подходящих условий. Кривые показывают, как вероятность присутствия изменяется в зависимости от переменной и в каких экологических условиях предпочтительно обитает вид (Sillero et al., 2021).

Разные методы Maxent дают оценку пригодности различной «жесткости». При этом возможна неоднократная оценка и верификация моделей. Настраиваемым параметром программы является **число фоновых точек** (background points) – случайно отбираемых ячеек растра анализируемой территории, которые наряду с точками присутствия используются для обучения (training samples). Фон – представление всей территории исследования, включая присутствия и отсутствия (Sillero et al., 2021). Процедура использования случайных фоновых точек в основном оценивает неоднородность используемых входных данных (Шитиков и др., 2021). По умолчанию число фоновых точек в Maxent равно 10000. Их увеличение целесообразно при исследовании обширных и/или гетерогенных территорий, но приводит к значительному увеличению времени расчетов.

Выборки значений предикторов в фоновых точках и точках присутствия преобразуются в **функции входных данных** (типы функций, features): линейная (Linear, L) – непреобразованные значения предикторов; квадратичная (Quadratic, Q) – квадрат значений переменных среды; петлевая (Hinge, H) – непреобразованные предикторы со значениями ниже определенного порога; множественная (Product, P) – произведение двух предикторов (Elith et al., 2011; Merow et al., 2013). По умолчанию программа использует настройку Auto (LQHP), которая позволяет типам функций зависеть от количества точек присутствия. Все типы функций (LQHP) могут быть использованы при наличии не менее 80 обучающих точек; линейная, квадратичная и петлевая функции – для 15-79 точек; линейная и квадратичная – для 10-14 точек; только линейная функции используется при наличии менее 10 обучающих точек (Phillips, Dudik, 2008; Merow et al., 2013).

Еще одним настраиваемым параметром Maxent, значение которого может существенно повлиять на результаты моделирования, является **множитель регуляризации** (Regularization multiplier). По умолчанию значение данного параметра устанавливается равным 1; его уменьшение приводит к усложнению

модели, а увеличение – к упрощению модели. Как и в случае с числом фоновых точек и функциями входных данных, значение множителя регуляризации целесообразно подбирать опытным путем, оценивая качество построенных моделей (Лисовский, Дудов, 2020; Elith et al., 2011; Merow et al., 2013; и др.).

Для получения наиболее объективной итоговой модели проводятся **повторные вычисления** (репликации) по 500 итераций в каждом пикселе анализируемой области. При этом 20% точек присутствия в каждом анализе случайным образом определяются как проверочные (тестовые), а 80% точек формируют обучающую выборку (Phillips, Dudík, 2008). Применение этого метода пятикратной пространственной кросс-валидации (5-fold cross-validation) позволяет получить независимые наборы данных, когда все 100% данных о встречаемости поочередно включаются в 20% тестовых точек. Метод позволяет избежать переобучения и недообучения модели.

Оценка качества моделей. Одной из наиболее распространенных оценок качества модели, базовой для метода Maxent, является *AUC* – площадь под операционной характеристикой приемника (area under receiver operating characteristic curve). *AUC* оценивает специфичность и чувствительность моделей в различении точек присутствия от фоновых (случайных) точек (Fielding, Bell, 1997), т.е. показывает количество правильно классифицированных присутствий и отсутствий (Sillero et al., 2021). Показатель в значительной степени зависит от входных данных и настроек моделирования (Лисовский, Дудов, 2020), поэтому на практике нередко используются показатели *AUC*_{test} и *AUC*_{train} как значения *AUC* из тестовых (независимых) и обучающих данных. Чем выше значения *AUC*_{test} и *AUC*_{train} (в диапазоне от 0 до 1), тем выше качество модели. Значение *AUC* = 0,5 характерно для моделей со случайной дискриминацией. Модель считается хорошей при *AUC* = 0,7-0,8, отличной при *AUC* = 0,8-0,9 и выше (Phillips et al., 2006). Небольшое значение *AUC*_{diff} (разница между *AUC*_{test} и *AUC*_{train}) указывает на чрезмерную параметризованность модели (Warren, Seifert, 2011). *AUC* подвергся критике, т.к. зависит от масштаба исследуемой территории (Sillero et al., 2021).

Байесовский информационный критерий Акаике для малых размеров выборки *AICc* (Akaike's information criterion corrected) оценивает адекватность моделей на основе баланса между их точностью подгонки и сложностью (Akaike, 1974; Hurvich, Tsai, 1989). Это мера качества относительно других моделей, основанных на том же наборе точек встречаемости при различных предикторах или параметрах модели (Sillero et al., 2021). *AICc* увеличивается с потерей информации, поэтому модель с наименьшим значением *AICc* и *deltaAICc* (разница между *AICc* и его минимальным значением), близким к 0 считается оптимальной (Warren, Seifert, 2011; Burnham, Anderson, 2002; Sillero et al., 2021). Непрерывный индекс Бойса *CBI* оценивает различия между предсказанными и случайно ожидаемыми значениями (Boyce et al. 2002). Индекс варьирует от -1 (распределение предсказанных значений не соответствует распределению тестовых значений) до 1, (полное соответствие).

Статистика *TSS* (True Skill Statistics) – одна из популярных оценочных метрик качества моделей, основанная на количестве правильно классифицированных присутствий (чувствительность, Sensitivity) и отсутствий (специфичность, Specificity): $Sensitivity + Specificity - 1$ (Allouche et al., 2006). Варьирует от -1 до 1 при 0, означающем случайную классификацию. Обычно коррелирует с *AUC* (Leroy et al., 2018). Из явных недостатков метрики – чувствительность значений к площади исследований (Somodi et al., 2017; Leroy et al., 2018; Sillero et al., 2021). Кроме того, *TSS* считается однозначно применимым только к моделям, основанным на надежных данных о присутствии и отсутствии. Без информации о местах, где вид не встречается, метрика *TSS* в целом не надежна (Somodi et al., 2017; Leroy et al., 2018). *TSS* может вводить в заблуждение при большом числе фоновых точек, т.к. не наказывается за завышенное предсказание и присваивает более высокие значения моделям с меньшей распространенностью в случае двух моделей с одинаковой точностью дискриминации (Leroy et al., 2018).

В данной работе мы применяли оценку прогностической эффективности моделей Maxent с использованием набора перечисленных критериев. Итоговыми (оптимальными) были выбраны модели с наименьшими значениями *deltaAICc*, *AICc* и наибольшими значениями *CBI*, *AUCtrain*, *TSStrain* (табл. 9).

Таблица 9 – Настройки и прогностическая эффективность оптимальных моделей
 Махент пространственной локализации исследуемых объектов

Модели	AICc	deltaAICc	CBI	TSStrain	AUCtrain	Тип функций	RM
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Abies nordmanniana</i> A	1105,5	0,00	0,98	0,86	0,97	LQH	1
<i>Abies nordmanniana</i> BA	1084,9	0,00	0,96	0,89	0,98	LQH	0,5
<i>Abies nordmanniana</i> BAM	1060,9	0,00	0,96	0,89	0,98	LQH	0,5
<i>Picea orientalis</i> A	716,1	0,00	0,96	0,89	0,97	LQH	1
<i>Picea orientalis</i> BA	671,7	0,00	0,92	0,94	0,99	LQH	1
<i>Picea orientalis</i> BAM	654,6	0,00	0,97	0,93	0,95	LQH	1
<i>Pinus sylvestris</i> A регионал.	2322,6	0,00	0,98	0,73	0,91	LQH	0,5
<i>Pinus sylvestris</i> BA регионал.	2329,4	0,00	0,98	0,74	0,94	LQH	0,5
<i>Pinus sylvestris</i> BAM регионал.	2261,4	0,00	0,97	0,76	0,95	LQH	2,5
<i>Pinus sylvestris</i> A локал.	417,9	0,00	0,95	0,82	0,98	LQH	0,5
<i>Pinus sylvestris</i> BA локал.	534,1	0,00	0,99	0,84	0,99	LQH	0,5
<i>Pinus sylvestris</i> BAM локал.	486,4	0,00	1,00	0,83	0,99	LQH	0,5
<i>Fagus orientalis</i> A	3046,9	0,00	0,98	0,72	0,91	LQH	0,5
<i>Fagus orientalis</i> BA	3031,2	0,00	0,99	0,72	0,93	LQH	0,5
<i>Fagus orientalis</i> BAM	2955,9	0,00	0,97	0,75	0,94	LQH	0,5
<i>Carpinus betulus</i> A	2387,6	0,00	0,99	0,71	0,91	LQH	1
<i>Carpinus betulus</i> BA	2376,7	0,00	0,99	0,71	0,93	LQ	0,5
<i>Carpinus betulus</i> BAM	2302,7	0,00	0,99	0,74	0,94	Q	4
<i>Betula litwinowii</i> A	1148,1	0,00	0,98	0,80	0,94	LQH	4
<i>Betula litwinowii</i> BA	1140,3	0,00	0,95	0,84	0,97	LQH	0,5
<i>Betula litwinowii</i> BAM	1114,3	0,00	0,96	0,84	0,97	LQH	0,5
<i>Betula pendula</i> A	739,8	0,00	0,98	0,70	0,92	Q	0,5
<i>Betula pendula</i> BA	713,1	0,00	0,96	0,74	0,96	LQ	3,5
<i>Betula pendula</i> BAM	715,3	0,00	0,96	0,73	0,96	LQ	4
<i>Festuca varia</i> A	1422,1	0,00	1,00	0,79	0,92	LQ	0,5
<i>Festuca varia</i> BA	1785,4	0,00	0,99	0,81	0,95	LQ	1,5
<i>Festuca varia</i> BAM	1417,4	0,00	0,99	0,80	0,94	LQH	0,5
<i>Bromus variegatus</i> A	2041,6	0,00	0,99	0,69	0,90	LQH	1,5
<i>Bromus variegatus</i> BA	769,5	0,00	1,00	0,72	0,92	LQ	0,5
<i>Bromus variegatus</i> BAM	2039,6	0,00	1,00	0,70	0,91	LQH	3,5
<i>Capra caucasica</i> A	2757,7	0,00	0,99	0,88	0,95	LQH	1,5
<i>Capra caucasica</i> BA	2755,9	0,00	1,00	0,89	0,95	LQH	2
<i>Capra caucasica</i> BAM	2719,2	0,00	1,00	0,89	0,96	LQ	1
<i>Rupicapra rupicapra</i> A	822,1	38,35	1,00	0,84	0,97	LQH	0,5
<i>Rupicapra rupicapra</i> BA	1189,1	402,6	1,00	0,86	0,97	LQH	0,5
<i>Rupicapra rupicapra</i> BAM	747,3	0,00	1,00	0,86	0,97	Q	0,5
<i>Sus scrofa</i> A	347,2	0,00	1,00	0,80	0,97	LQH	1,5
<i>Sus scrofa</i> BA	328,1	0,00	1,00	0,82	0,98	LQH	2,5
<i>Sus scrofa</i> BAM	306,4	0,00	1,00	0,82	0,99	L	0,5
<i>Capreolus capreolus</i> A	6919,3	43,52	0,99	0,72	0,91	LQH	0,5
<i>Capreolus capreolus</i> BA	6872,4	0,00	1,00	0,78	0,94	H	0,5
<i>Capreolus capreolus</i> BAM	864,6	0,00	0,99	0,78	0,94	LQ	0,5
<i>Aegyptius monachus</i> A	869,1	0,00	1,00	0,80	0,98	LQH	0,5
<i>Aegyptius monachus</i> BA	120,4	0,00	1,00	0,84	0,99	LQH	0,5
<i>Aegyptius monachus</i> BAM	314,5	0,00	1,00	0,82	0,98	LQH	4

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Neophron percnopterus</i> A	1541,5	782,3	1,00	0,73	0,97	H	0,5
<i>Neophron percnopterus</i> BA	1724,7	49,5	1,00	0,76	0,97	LQH	0,5
<i>Neophron percnopterus</i> BAM	636,7	0,00	0,99	0,70	0,88	LQH	1
<i>Gyps fulvus</i> A	453,5	0,00	1,00	0,52	0,98	LQ	0,5
<i>Gyps fulvus</i> BA	358,8	0,00	1,00	0,97	0,99	LQH	0,5
<i>Gyps fulvus</i> BAM	395,4	0,00	1,00	0,97	0,98	LQH	0,5
<i>Gypaetus barbatus</i> A	1059,0	23,7	1,00	0,97	0,98	LQH	0,5
<i>Gypaetus barbatus</i> BA	861,2	268,3	1,00	0,98	0,98	LQH	0,5
<i>Gypaetus barbatus</i> BAM	193,8	0,00	1,00	0,98	0,98	LQH	0,5
<i>Panthera pardus</i> A	4474,7	0,00	0,99	0,85	0,93	H	2
<i>Panthera pardus</i> BA	4540,2	0,00	1,00	0,86	0,93	H	2
<i>Panthera pardus</i> BAM	11659,5	3119,1	0,99	0,87	0,96	LQH	0,5
<i>Lobaria pulmonaria</i> A локал.	205,6	25,7	0,95	0,77	0,98	LQH	0,5
<i>Lobaria pulmonaria</i> BA локал.	195,14	0,00	0,82	0,78	0,99	LQH	1,5
<i>Lobaria pulmonaria</i> BAM локал.	190,4	0,00	1,00	0,78	0,99	L	0,5
<i>Lobaria pulmonaria</i> A регионал.	2638,6	17,40	0,99	0,84	0,97	LQH	0,5
<i>Lobaria pulmonaria</i> BA регионал.	2613,8	6,25	0,99	0,84	0,97	LQH	0,5
<i>Lobaria pulmonaria</i> BAM рег.	2538,6	3,48	1,00	0,88	0,98	LQH	0,5
<i>Fritillaria latifolia</i> BioClim+GMT	537,1	0,00	1,00	0,92	0,97	LQH	1,5
<i>Fritillaria latifolia</i> ENVIREM A	1999,3	512,7	1,00	0,98	0,99	LQH	0,5
<i>Fritillaria latifolia</i> ENVIREM BA	1861,3	142,3	0,99	0,97	0,98	LQH	0,5
<i>Fritillaria latifolia</i> ENVIREM BAM	2015,6	5,78	1,00	0,97	0,99	LQH	0,5
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> A	4892,9	0,00	0,75	0,62	0,80	LQH	0,5
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> BA	4828,7	0,00	0,88	0,68	0,84	LQH	1,5
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> BAM	4768,6	0,00	0,96	0,69	0,85	LQH	2,5
<i>Galinsoga quadriradiata</i>	1364,82	0,00	0,92	0,73	0,86	LQ	0,5
<i>Galinsoga parviflora</i>	849,99	0,00	0,94	0,70	0,85	LQH	1,5
Стадия деградации пастбищ DS1	623,94	0,00	0,92	0,86	0,99	LQH	0,5
Стадия деградации пастбищ DS2	728,47	0,00	0,85	0,86	0,98	LQ	0,5
Стадия деградации пастбищ DS3	563,82	0,00	0,84	0,88	0,99	LQH	1
Стадия деградации пастбищ DS4	554,71	0,00	0,91	0,86	0,98	LQH	2
Придорожные луговые ценозы	817,1	0,00	0,93	0,82	0,97	LQH	0,5

Примечание: AICс – скорректированный информационный критерий Акаике, deltaAICс – разница между AICс и его минимальным значением, СВІ – непрерывный индекс Бойса, AUCtrain – площадь под кривой (AUC) по данным обучения; TSStrain – статистика TSS по данным обучения; RM (regularization multiplier) – множитель регуляризации.

Расчет настроек моделей Maxent проводили в библиотеке ENMEval в R (Muscarella et al., 2014), используя 10000 точек фона, типы и комбинации типов функций L, Q, H, LQ, LQH. При построении большинства моделей значения множителя регуляризации варьировали от 0,5 до 5 с шагом 0,5 (сгенерировано по 50 различных моделей для каждого объекта). При моделировании стадий деградации горных пастбищ и придорожных луговых ценозов юга Российского

Причерноморья значения множителя регуляризации составляли от 0,5 до 2,5 с шагом 0,5 (по 25 моделей).

Анализ индикаторов качества итоговых моделей исследуемых объектов показал их достаточно высокую прогностическую точность. Диапазон значений СВИ составил в основном от 0,91 до 1, опускаясь ниже 0,9 только для отдельных моделей *Lobaria pulmonaria*, *Ambrosia artemisiifolia* и стадий деградации пастбищ (0,75-0,88). Значения deltaAICс в основном близки к 0, за исключением отдельных моделей *Rupicapra rupicapra*, *Neophron percnopterus*, *Gypaetus barbatus*, *Panthera pardus ciscaucasica* и *Fritillaria latifolia* (deltaAICс от 268 до 3119). Большой разброс показали значения AICс – от 120 до 11659. Все модели характеризуются высокой точностью предсказания согласно значениям AUCtrain (0,8-0,99). Значения TSStrain также редко опускаются ниже 0,7-0,8.

К оптимальным моделям применяли метод пятикратной кросс-валидации (Phillips, Dudík, 2008).

4.5 Коррекция смещения выборки точек

Как показано в подглаве 1.2, основные способы решения проблемы смещения выборки данных (sampling bias) заключаются в пространственном разреживании точек присутствия и в применении файла коррекции, позволяющего регулировать отбор (вероятность выбора) фоновых точек.

Пространственное разреживание точек – распространенный способ коррекции смещения выборки, позволяющий получить набор данных о встречаемости, на основе которого создаются эффективные SDM/ENM модели (Kramer-Schadt et al., 2013; Syfert et al., 2013; Aiello-Lammens et al., 2015; Sillero et al., 2021). Метод основан на удалении географических записей таким образом, чтобы они были не ближе друг к другу, чем заданное расстояние (Pearson et al., 2007; Aiello-Lammens et al., 2015). Трудности применения метода связаны с риском чрезмерного разреживания точек, число которых может стать слишком малым для построения достоверных моделей (Kramer-Schadt et al., 2013; Aiello-

Lammens et al., 2015). Кроме того, пространственное группирование данных о присутствии может быть экологически оправданным (особенно для видов с ограниченным ареалом), и разреживание записей может ослабить прогноз (Kramer-Schadt et al., 2013). В данном случае при определении степени разреживания желательно использовать известные данные об эколого-биологических особенностях объекта. Расстояние между точками также зависит от пространственного разрешения предикторов. Например, при построении локальных моделей с разрешением абиотических слоев 30 м нецелесообразно применять дистанцию разреживания в 1 км.

В нашем исследовании точки присутствия изначально были проверены на наличие дубликатов с использованием функции «clean duplicate» (Osorio-Olvera et al., 2020) из библиотеки ntbox в R. Метод основан на удалении дубликатов точек с нулевым Евклидовым расстоянием между ними. Далее географические записи были пространственно разрежены до одной точки на ячейку сетки размером 1 км² с помощью пакета spThin в R (Aiello-Lammens et al., 2015). Данный продукт создан для автоматической рандомизации точек присутствия при заданном расстоянии между ними. Алгоритм метода включает: установление расстояния разреживания – вычисление парных расстояний между всеми записями – определение количества точек, встречающихся в пределах заданного расстояния для каждой записи – выявление точек с наибольшим числом соседних вхождений в пределах заданного расстояния – удаление случайным образом одной из таких точек – повторение предыдущих трех шагов, пока не останется записей с ближайшими соседями в границах заданного расстояния (Aiello-Lammens et al., 2015).

В случаях, когда количество доступной информации о распространении объектов исследования сводится к наличию нескольких пространственно кластеризованных географических записей и разреживание точек нецелесообразно, вторым лучшим вариантом коррекции смещения выборки является *манипулирование с фоновым набором данных* (Kramer-Schadt et al., 2013). Фоновые точки применяются в методах моделирования, основанных на данных присутствие/фон – таких, как Maxent. Число фоновых точек в Maxent, по

умолчанию равное 10000, должно быть достаточно для репрезентативного описания всего разнообразия экологических условий исследуемой территории (Лисовский, Дудов, 2020). По мнению разработчиков Maxent (Phillips et al., 2006), такая достаточно большая выборка псевдоотсутствий необходима для обеспечения обоснованного представления экологических вариаций, проявляющихся в анализируемой географической области. При этом пространственная локализация выборки искусственно определяется количеством/распределением точек псевдоотсутствия и, вероятнее всего, не отражает фактического распространения объекта (Leroy et al., 2018). Разница между выборкой точек присутствия и фоновой выборкой (смещение выборки) может привести к построению неточных моделей (Phillips et al., 2009).

Чтобы определить, является ли смещение выборки проблемой, можно сравнить распределение точек присутствия с распределением фоновых точек в исследуемом пространстве (Merow et al., 2013). Maxent предусматривает возможность включать в анализ слоя коррекции (bias file), позволяющего выбирать фоновые точки с тем же смещением (в том же географическом пространстве), что и записи о встречаемости (Kramer-Schadt et al., 2013). Точки присутствия и фона будут иметь одинаковую кластеризованную или смещенную картину, в результате чего модель меньше искажается смещением выборки и фокусируется на различиях между данными о присутствии и одинаково смещенными фоновыми данными (Phillips et al., 2009; Sillero et al., 2021).

В данной работе мы провели сравнительный анализ значений предикторов в точках присутствия, смещенных фоновых точках, и несмещенных фоновых точках в рамках следующего алгоритма:

1. Создание базовых фоновых точек для анализа с помощью команды `randompoints` в пакете `dismo`, с учетом настроек:
 - a. маска для создания – слой с равновероятностными значениями ячеек, за исключением населенных пунктов, дорожных и водных объектов (растеризованные слои из векторного набора данных NextGIS). В случае с инвазионными растениями населенные пункты и дорожная сеть не исключались.

b. число фоновых точек 10000 (рекомендуемое число, позволяющее добиться оптимального сочетания производительности вычислений и соотношения репрезентативности природно-климатических условий) (Phillips et al., 2009).

c. случайное зерно равное 123 для последующей воспроизводимости.

d. сохранение фоновых точек для дальнейшего использования в расчётах оптимальных настроек модели, непосредственно самого моделирования и сравнительного анализа смещенности в моделях.

2. Создание слоя коррекции:

a. маска слоя коррекции – слой с расчетом плотности точек сбора на основе взвешенной оценки плотности ядра Гаусса (Лисовский, Дудов, 2020).

b. функция `randompoints` пакета `dismo`, с использованием маски слоя коррекции и значений вероятности выбора, за исключением населенных пунктов, дорожных и водных объектов (растеризованные слои из векторного набора данных NextGIS). В случае с инвазионными растениями населенные пункты и дорожная сеть не исключались.

3. Парное сравнение значений предикторов в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках методами непараметрической статистики (критерий χ^2 Краскелла-Уолеса) и по уровню значимости парных различий.

4. Определение оптимальных настроек модели с учетом коррекции смещения.

5. Расчет A-моделей с учетом коррекции смещения.

6. Сравнение смещенных и несмещенных A-моделей по индексу согласованности AC (agreement coefficient) (Ji, Gallo, 2006; Riemann et al., 2010) и коэффициенту корреляции r . Индекс AC обеспечивает оценку безразмерной меры согласия при сравнении пиксельных или площадных значений непрерывных переменных. Варьирует от 0 (отсутствие согласованности) до 1 (идеальная согласованность наборов данных) (Ji, Gallo, 2006).

Предпочитаемым способом коррекции смещения выборки точек присутствия считается пространственное разреживание, обеспечивающее более высокую эффективность прогнозирования, особенно в случаях наличия достаточно

большого числа географических записей (Kramer-Schadt et al., 2013). В ситуациях с ограниченностью данных о присутствии целесообразно использовать методы манипуляции с фоновым набором данных. При этом стоит учитывать, что в случае моделирования распределения видов с крупным ареалом и широкой экологической нишей по многим предикторам среды манипуляция с фоном может повысить риск ошибок пропуска (Kramer-Schadt et al., 2013).

4.6 Анализ сходства экологических ниш. Климатогенная динамика ареала

Перекрытие/дифференциация экологических ниш. Развивающейся областью SDM/ENM моделирования является изучение перекрытия/дивергенции экологических ниш. Для симпатрических видов в пределах одного ареала подобные исследования вносят вклад в понимание их сосуществования (Pirayesh et al., 2017; Nemami et al., 2020). Для инвазионных видов перспективным является прогнозирование распространения в новой зоне на основе анализа экологических ниш в нативном ареале (Peterson, 2004; Ebeling et al., 2008; Wang et al., 2008; Banerjee et al., 2019; Bowen, Stevens, 2020; и др.). Данный подход основан на гипотезе о пространственно-временном консерватизме экологической ниши, согласно которой при распространении за пределы естественного ареала популяции вида могут существовать лишь в районах, сходных по экологическим условиям с местообитаниями в нативном ареале (Peterson, 2004). Несмотря на то, что гипотеза была неоднократно подтверждена (Ebeling et al., 2008; Petitpierre et al., 2012; и др.), существуют доказательства дифференциации экологических ниш видов в новой географической области из-за адаптации видов к новым условиям, изменения биотических связей и т.п. (Wang et al., 2008; Atwater et al., 2018; Banerjee et al., 2019). Поэтому для предотвращения недооценки или переоценки масштабов распространения видов в новой географической области путем экстраполяции их присутствия из нативного ареала целесообразной является проверка гипотезы консерватизма ниши (Elith et al., 2010).

Эффективными и удобными количественными параметрами,

характеризующими соответственно ширину и степень перекрытия экологических ниш, являются показатели Levins' B (Levins, 1968) и Schoener's D (Schoener, 1968). Показатель Schoener's D варьирует от 0 (экологические ниши не перекрываются) до 1 (экологические ниши идентичны). Близкие значения показателя ширины экологических ниш Levins' B могут свидетельствовать о схожем потенциале видов в освоении исследуемого географического пространства. Значения Levins' B также варьируют от близких к 0 (узкая экологическая ниша) до 1 (максимально широкая экологическая ниша). Для сравнения экологических ниш видов по их ширине и перекрытию проводили анализ реплицированных моделей Maxent в пакетах ENMtools (Warren et al., 2010) и dismo (Hijmans et al., 2017) в R.

Для оценки степени перекрытия экологических ниш применяли также метод анализа ядровой плотности KDE (Kernel density estimation) (Blonder et al., 2014), предложенный для визуализации ниш (гиперобъемов Хатчинсона) в виде скоплений точек в n-мерном пространстве экологических переменных (биологически важных независимых осей), где точки представляют приемлемые значения этих переменных. Метод KDE концептуально прост, не требует данных об отсутствии и подходит для SDM моделирования (Blonder et al., 2014). Он особенно эффективен при изучении реализованных экологических ниш видов (Qiao et al. 2017). В данной работе экологические ниши были представлены в форме агломераций точек в ортогональном пространстве пар осей факторного анализа PCA, комбинирующих исходные экологические предикторы (Blonder et al., 2014). Подобный подход позволил визуально сопоставить ширину, форму и степень перекрытия ниш. Анализ PCA проводили в пакете FactoMineR в R (Le et al., 2008). Для выделения осей и визуализации применялись пакеты factoextra (Kassambara and Mundt, 2019) и ggplot2 (Wickham, 2009) в R.

Оценка климатогенной динамики ареалов (временного консерватизма экологических ниш). Прогнозирование климатогенной динамики ареала/ниш видов проводили на примере рябчика *Fritillaria latifolia* и амброзии *Ambrosia artemisiifolia*. Рассматривали четыре временных периода: 2021-2040, 2041-2060, 2061-2080, 2081-2100 гг. Использовали разработанную для проекта CMIP6 в

Великобритании модель системы Земли (UK Earth System Model) UKESM1-0-LL (Sellar et al., 2019), вторую по степени приоритетности в протоколе моделирования ISIMIP3b (Lange, Büchner, 2020). В рамках данной модели рассматривали два общих социально-экономических пути – оптимистический сценарий SSP126 и наихудший (worst-case) сценарий SSP585. Использовали климатические слои из базы Worldclim 2.0 с разрешением 30 угловых секунд (1 км): среднемесячная минимальная температура, среднемесячная максимальная температура, месячное общее количество осадков, месячная внеземная солнечная радиация. Значения последней, необходимые для расчета показателей эвапотранспирации, получены с использованием пакета palinsol в R (Laskar et. al., 2004). На основе данных слоев окружающей среды рассчитали слои ENVIREM для климатических сценариев в пакете envirem ver. 2.3. в R (Title, Vemmels, 2018). Для каждого объекта построено восемь моделей климатогенной динамики местообитаний – по двум сценариям для четырех временных периодов. При этом антропогенный компонент моделей (расстояние до ООПТ, населенных пунктов, объектов сельского хозяйства) и параметр неровности рельефа TRI принимали неизменными. В случае с биотическими предикторами, на основе моделей современного распространения биологических объектов формировали прогнозные карты на анализируемые временные периоды будущего в соответствии с рассматриваемыми сценариями.

Территории-рефугиумы со стабильно высокой, несмотря на изменения климата, вероятностью обнаружения рябчика выявляли по схеме: 1) конвертировали в точки территории, оптимальные для произрастания вида в настоящее время; 2) извлекали по данным точкам значения вероятностей обнаружения вида в анализируемые временные периоды будущего; 3) на растровых слоях климатогенных моделей последовательно отсекали все точки со значениями вероятностей ниже 80%; 4) полученный результат представили в виде карты с участками, в которых на протяжении всего периода прогнозирования значения вероятности обнаружения объекта составляют 80-100%.

4.7 Основные допущения и ограничения моделей

Для SDM/ENM моделей характерны ряд *общих допущений*, описанных в обзорных и специальных публикациях (Guisan, Zimmermann, 2000; Phillips et al., 2006; Wiens, 2011; Anderson, 2012; Sillero et al., 2021; и др.). Ниже приведем основные из них.

1. Вид находится в равновесии с окружающей средой, т.е. все потенциально пригодные местообитания им заняты. Однако, как показано в подглаве 4.2, даже при наличии благоприятных абиотических и биотических условий, объект может не занимать пригодные местообитания из-за своей низкой расселительной способности, слабой доступности территории, временного фактора (особенно характерно для инвазионного процесса) или антропогенной деятельности. Соответственно, при построении SDM/ENM моделей в большинстве случаев имеем дело с псевдоравновесием вида и среды.

2. Независимость и случайный характер отбора точек присутствия. В то же время, при регистрации географических записей нередко допускается влияние субъективного фактора – поиск объекта в наиболее доступных местообитаниях, на участках, где априори высоко ожидание обнаружить вид и т.п. (подглавы 1.2, 4.5).

3. Отсутствие в наборе входных данных случайных точек присутствия, в целом нехарактерных для типичных местообитаний вида (подглава 1.2). В обратном случае, при отсутствии связи между комплексом переменных, характеризующих географическую запись, и встречаемостью вида будут нарушены корреляционные алгоритмы построения SDM/ENM моделей. На деле в анализ могут быть вовлечены точки временного (растения – в течение одного вегетационного периода) или случайного (животные – на протяжении короткого времени) присутствия вида на конкретной территории.

4. Пространственный и временной консерватизм экологической ниши (подглава 4.6), т.е. сохранение в пространстве и времени закономерностей взаимосвязи вида и среды, установленных для конкретной территории и/или определенного промежутка времени, с возможностью их экстраполяции на другие

территории и/или временные отрезки. Однако, учитывая возможность биологических видов к адаптации, установленные моделью закономерности могут не сохраняться в полной степени в пространстве и времени.

Перечисленные допущения сохраняются и для SDM/ENM моделей компонентов горных экосистем Кавказа, полученных в работе. Кроме того, ниже коротко перечислим основные *частные ограничения построенных моделей*.

1. Район исследований – Кавказский горный экорегион в границах от Черного и Азовского морей на северо-западе до Каспийского моря на востоке, от Кумо-Манычской впадины на севере до границ Грузии, Армении и Азербайджана с Турцией и Ираном на юге.

2. Объекты исследований: - биологические объекты растительного и животного мира Кавказа видового и биоценотического уровней организации, связанные биотическими (трофическими, топическими и конкурентными) взаимоотношениями; - виды и ценозы, пространственный анализ которых имеет большое практическое (созологическое и хозяйственное) значение.

3. Географические записи – GPS-координаты объектов исследований, полученные в ходе полевых экспедиций (2003-2022 гг.), из базы данных GBIF, современных литературных источников (хищные птицы), со спутниковых ошейников (леопард). Основной способ коррекции смещения выборки точек – пространственное разреживание (пакет spThin в R (Aiello-Lammens et al., 2015)).

3. Переменные окружающей среды (абиотические предикторы) – в большинстве случаев набор климатических и топографических переменных ENVIREM. Основной метод оценки и устранения коллинеарности предикторов – тест VIF с порогом $VIF \leq 5$ (переменные не коррелируют или умеренно коррелирует друг с другом).

4. Метод моделирования – максимальной энтропии Maxent как эффективный и точный способ моделирования по точкам присутствия и фона при малых объемах выборки. Оценка важности предикторов – по процентному вкладу в построение модели (percent contribution, %), реже с учетом коэффициента пермутации (permutation importance, %). Оценка значений предикторов в оптимальных и

пригодных местообитаниях – по кривым отклика. Анализ пространственной локализации объектов – по прогностическим картам вероятности присутствия в каждой ячейке в диапазоне от 0 до 1.

5. Порог для определения оптимальных местообитаний с наивысшей степенью пригодности – выше 0,8 (80-100% вероятность присутствия); порог для потенциально пригодных территорий – выше 0,5.

6. Оценка качества (прогностической точности) моделей – по комплексу основных показателей/индексов: AUCtrain, AICc, deltaAICc, CBI, TSS.

7. Концептуальная основа моделирования – интеграция методов пространственного анализа и теории экологических ниш в рамках концепции ВАМ, учитывающей три набора факторов, характеризующих экологическую нишу видов и определяющих их географическое распределение: абиотические, биотические, доступность среды.

8. Подход к формализации биотических факторов в ВАМ-моделях биологических объектов – использование карт распределения вероятностей присутствия одних видов/ценозов (картографических SDM/ENM моделей) в качестве биотических слоев при построении моделей других видов/ценозов. Основные ограничения: - предварительные сведения о наличии биотических взаимодействий между исследуемым объектом и видами-предикторами; - единый подход к построению моделей всех видов/ценозов, участвующих в анализе.

9. Подход к формализации фактора доступности среды – расчет расстояния от оптимальных местообитаний, на протяжении которого вероятность обнаружения объекта сохранялась выше 50%, и использование полученного раstra в качестве слоя для построения ВАМ-моделей. Основное допущение подхода – расселительная способность характеризуется географической, экологической и временной доступностью территорий, а не биологическими особенностями самого вида.

10. Подход к формализации антропогенных факторов – расчет путевого расстояния Path Distance с учетом действительного расстояния по поверхности, горизонтальной дистанции по прямой и перепада высот между центрами ячеек.

ГЛАВА 5. Пространственный анализ компонентов горных экосистем Кавказа: экосистемный подход к формализации экологической ниши

В главе представлены результаты SDM/ENM моделирования компонентов горных экосистем Кавказа в рамках экосистемного подхода, предусматривающего учет в моделях биотических связей между исследуемыми объектами (лесные и луговые ценозы, модельные виды растений и животных) и влияния антропогенных факторов.

Лесные ценозы. Занимая относительно небольшую фрагментированную площадь, леса Кавказа играют важную роль в поддержании стабильности горных территорий. В качестве естественной преграды для распространения пустынных, полупустынных и степных видов в горы, а представителей субальпийского и альпийского поясов – в предгорья и на равнину, лесные ценозы поддерживают структуру поясного спектра и характеризуются высоким биологическим разнообразием. Хорошо известно средозащитное, средообразующее и ресурсное значение горных лесов Кавказа. При этом их значительная часть находится под угрозой уничтожения в связи с заготовкой лесоматериалов, развитием туристической, дорожной и энергетической инфраструктур, бактериальными заболеваниями и вспышками численности вредителей, негативным влиянием климатических изменений (Темботова и др., 2012; Акатов и др., 2013; Бебия, 2015; Комарова и др., 2016; Горнов и др., 2018; Пукинская и др., 2019; и др.).

В рамках фундаментальных исследований горных лесов экорегиона приоритетными направлениями являются выявление закономерностей формирования лесных ценозов и определение экологических параметров пространственного распределения основных лесообразующих видов. Практико-ориентированные научные исследования должны быть направлены на разработку подходов и методов рационального природопользования и эффективного мониторинга лесных экосистем. Сложность решения данных вопросов в рамках традиционных подходов связана с многогранностью и нетривиальностью связей в горных экосистемах, разнообразием и фрагментированностью биоты,

трехмерностью и труднодоступностью горных ландшафтов, и, как следствие, с недостатком объективной информации о структуре и функционировании лесов.

Сочетание современных ГИС-технологий и традиционных наземных исследований позволяет с высокой эффективностью и меньшими трудозатратами выявить внутренние связи между компонентами лесных ценозов, установить связи лесообразующих видов с параметрами среды, разработать объективные способы картографирования и оценки состояния горных лесов. ГИС лесных экосистем с возможностью редактировать информацию о растительных сообществах и экологических факторах может стать основой для дальнейшего мониторинга состояния горных лесов. Учитывая недостаточность исследований лесопокрытой территории Кавказа с применением методов моделирования (подглава 1.3), подобные работы имеют особую актуальность для экорегиона. Наши исследования (Темботова и др., 2012, 2014, 2019; Пшегусов, Темботова, 2013; Саблирова и др., 2016; Пшегусов, 2019; Пшегусов и др., 2019; Pshergusov et al., 2021; Pshergusov et al., 2022; и др.) стали одними из первых подобных, проведенных на Кавказе.

Луговые ценозы. Луга предоставляют ряд важнейших экосистемных услуг, включая депонирование углерода, поддержание биоразнообразия, формирование почвы, регулирование водного режима, предупреждение эрозии, обеспечение дешевыми кормами, культурные и рекреационные услуги (Bengtsson et al., 2019; Reinermann et al., 2020; и др.). Широкое распространение в горах Кавказа, наличие слабо нарушенных и в разной степени модифицированных лугов делают их ценным объектом мониторинга антропогенного воздействия на горные территории. В последние десятилетия заметно возросла роль спутникового зондирования как эффективного и экономически оправданного инструмента изучения лугов, особенно на обширных и труднодоступных территориях (Palmer, Fortescue, 2004; Laliberte et al., 2011; Hunt et al., 2015; Reinermann et al., 2020). Данные дистанционного зондирования используются для картирования деградированных лугов (Palmer, Fortescue, 2004; Akinyemi et al., 2021) и распределения кустарников на засушливых пастбищах (Mohamed et al., 2011), для

оценки пространственной и временной динамики почвенного покрова лугов и интенсивности землепользования (Tangud et al., 2019; Gou et al., 2021; Sha, Wang, 2021). Сочетание дистанционного зондирования с подходами моделирования может стать эффективным методом изучения пастбищ (Svoray et al., 2013; Zurqani et al., 2022). В то же время, работы по SDM/ENM моделированию луговых ценозов относительно немногочисленны (Jensen et al., 2001; Zurqani et al., 2022). Наши исследования по моделированию пространственной локализации горных лугов (Цепкова и др., 2015; Chadaeva, Pshegusov, 2022) стали первыми и на данный момент единственными, проведенными на Кавказе.

Модельные виды растений и животных Кавказа. Анализ экологических предикторов пространственного распределения редких, охраняемых и ресурсных видов с применением неинвазивных методик является одним из перспективных направлений охраны природы и рационального природопользования. Использование ГИС-технологий позволяет по единичным флористическим находкам, встречам особей или следов их жизнедеятельности, маршрутным учетам и наблюдениям на стационарных площадках определить оптимальные условия и территории для обнаружения видов. На основе карт потенциального распределения исследователи выделяют территории, перспективные для охраны редких видов (Irfan-Ullah et al., 2006; Rana et al., 2017), прогнозируют направление и масштабы смещения их ареалов, в том числе на фоне климатических изменений (Banag et al., 2015; Mazangi et al., 2016). Подобные исследования актуальны также для инвазионных видов на фоне их активного распространения вдоль высотного градиента горных систем, ранее считавшихся устойчивыми к внедрению чужеродных организмов (Pickering et al., 2011; Pollnac et al., 2012; Alexander et al., 2016; Pauchard et al., 2016). Основными движущими факторами при этом являются антропогенное нарушение горных экосистем и климатические изменения как в мировом масштабе (Haider et al., 2010; Alexander et al., 2016; Pauchard et al., 2016; и др.), так и на Кавказе в частности (Комжа, Попов, 1990; Shhagapsoev et al., 2018; Акатова, Акатов, 2019). Применение методов SDM/ENM моделирования позволяет оценить потенциальное распространение инвазионных видов (Bowen,

Stevens, 2020), спрогнозировать их пространственную динамику на фоне климатических изменений (Banerjee et al., 2019), выявить коридоры инвазий и наиболее уязвимые территории (Yan et al., 2019).

Наши исследования по моделированию пространственного распределения редких видов лишайников (Ханов, Пшегусов, 2014; Пшегусов, Ханов, 2015; Khanov, Pshegusov, 2021), печеночников (Жашуев, Пшегусов, 2016), сосудистых растений (Пшегусов и др., 2019), птиц (Пшегусов и др., 2011; Пшегусов, 2014), а также редких (Рожнов и др., 2020а; Rozhnov et al., 2020) и ресурсных (Пшегусов, Пхитиков, 2013; Пхитиков и др., 2014; и др.) видов животных с использованием ГИС-технологий являются пионерными на Кавказе. ГИС-исследования инвазионных видов (Чадаева, Пшегусов, 2020, 2021; Pshegusov et al., 2020а,b; Pshegusov, Chadaeva, 2021, 2022), наряду с работами А.В. Егошина (Егошин, 2014, 2016, 2021; Egoshin, 2015; и др.), являются единственными для Кавказа.

5.1 Монодоминантные древостои основных лесообразующих пород

В подглаве представлены результаты моделирования пространственного распределения и экологических ниш основных лесообразующих пород Кавказа: 1) выявлен характер влияния абиотических, биотических факторов и доступности среды на пространственное распределение монодоминантных древостоев; 2) дана оценка характера и степени дифференциации экологических ниш видов.

ВАМ-модели монодоминантных древостоев лесообразующих видов.

Согласно *А-моделям*, для всех лесообразующих видов одним из важнейших предикторов является индекс неровности местности TRI (табл. 10). Подходящие участки для *Abies nordmanniana*, *Picea orientalis* и *Betula pendula* варьируют от почти ровных (80-90) до умеренно неровных (350-425), для *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus* – от ровных (35-50) до средне неровных (200-235) (классификация Riley et al. (1999)). Верхние значения TRI для *Pinus sylvestris* и *Betula litwinowii* соответствуют сильно неровным склонам.

Таблица 10 – Вклад экологических переменных в модели Maxent

Переменные	А-модели			ВА-модели			ВАМ-модели		
	РС, %	PI, %	Значения	РС, %	PI, %	Значения	РС, %	PI, %	Значения
<i>Abies nordmanniana</i>									
embergerQ	46,2	22,4	120-200	10,1	19,5	120-210	8,2	2,5	120-210
TRI	22,3	7,2	80-425	0,5	3,5	80-450	0,1	0,3	80-470
sand, г/кг	11,2	9,1	350-470	1,1	19,7	330-500	0,1	0,3	330-500
<i>Picea orientalis</i> встречаемость	-	-	-	65,3	5,5	0,3-1	35,1	1,1	0,4-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	40,7	78,8	0-10
<i>Picea orientalis</i>									
TRI	35,9	8,7	80-430	0	0,6	80-510	0,3	2,2	80-510
embergerQ	22	34,9	75-220	0,1	0,3	80-255	0,2	0,4	80-255
<i>Fagus orientalis</i> встречаемость	-	-	-	55	32,1	0,6-1	27,8	5,5	0,6-1
<i>Pinus sylvestris</i> встречаемость	-	-	-	16,8	11,3	0,2-1	16,7	10,5	0,4-1
<i>Abies nordmanniana</i> встречаемо	-	-	-	15,7	8,6	0,2-1	9,1	3,9	0,1-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	34,2	48,1	0-6
<i>Pinus sylvestris</i>									
TRI	66,7	42,4	80-550	19,9	4,6	350-550	15,9	22,7	80-600
PETDriestQuarter, мм/мес.	12,2	13,1	15-20	0,4	2	15-20	0,1	0,6	15-20
<i>Betula pendula</i> встречаемость	-	-	-	17,2	18,9	0,2-1	3,3	6,4	0,3-1
<i>Carpinus betulus</i> встречаемость	-	-	-	15,5	3,3	0,1-1	14,7	0,8	0,1-1
<i>Betula litwinowii</i> встречаемость	-	-	-	14	13,2	0,2-1	12,9	5,2	0,2-1
<i>Picea orientalis</i> встречаемость	-	-	-	10,8	12,6	0,5-1	6,4	4,9	0,1-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	39,5	27	0-10
<i>Fagus orientalis</i>									
TRI	55	42,7	50-235	0,4	1	55-245	0,6	1,8	55-275
embergerQ	20,8	18,3	80-375	0,7	0	80-370	0,3	0,6	80-370
<i>Carpinus betulus</i> встречаемость	-	-	-	40,6	4,9	0,3-1	42	11,3	0,2-1
<i>Picea orientalis</i> встречаемость	-	-	-	12,1	18	0,1-1	2,5	5,2	0,1-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	33,4	33	0-10
<i>Carpinus betulus</i>									
TRI	60,3	52,4	35-200	0,2	0,7	35-220	0,3	6,7	30-200
PETWettestQuarter, мм/мес.	15,9	21,2	105-130	0,2	2,3	105-130	0	0,3	105-130
<i>Pinus sylvestris</i> встречаемость	-	-	-	30,5	13,6	0,1-1	11,6	2,2	0,1-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	39,9	30,8	0-1
<i>Betula litwinowii</i>									
TRI	47,3	27,5	120-570	3,1	0,3	125-620	2,6	12,2	100-620
embergerQ	20,2	13,4	100-170	0	0	100-175	0,1	1,2	100-175
<i>Betula pendula</i> встречаемость	-	-	-	45,9	22,6	0,4-1	29,6	28	0,5-1
<i>Pinus sylvestris</i> встречаемость	-	-	-	11,5	4,9	0,1-1	21,6	15,4	0-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	27,4	7,7	0-20
<i>Betula pendula</i>									
TRI	47,4	51,9	90-350	0	0	85-450	0,1	1,4	85-450
embergerQ	25,3	16,1	90-180	0,1	0	85-210	0	1,4	90-200
<i>Pinus sylvestris</i> встречаемость	-	-	-	32,5	0	0,4-1	34,6	14,9	0,5-1
<i>Betula litwinowii</i> встречаемость	-	-	-	20,8	48,2	0,4-1	11,3	19,2	0,4-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	24,9	4,2	0-20

Примечание: РС (percent contribution) – процентный вклад фактора в построение моделей, PI (permutation importance) – коэффициент пермутации; Значения – диапазоны оптимальных значений переменных (0,8 порог пригодности), полученные из кривых отклика; Встречаемость видов – вероятность обнаружения сопутствующих видов, при которой анализируемые виды могут быть найдены на том же участке территории с вероятностью $\geq 0,5$. Переменные ENVIREM приведены по P.O. Title, J.B. Vemmelis (2018), расшифровка названий – см. табл. 4 (подглава 3.2).

Одним из основных экологических предикторов является также плювиотермический коэффициент Эмбергера (embergerQ). В соответствии с градацией данного параметра (Emberger, 1955; Daget et al., 1988), монодоминантные леса из ели, бука и березы (*Betula pendula*) встречаются в основном в субгумидных и влажных районах (0,5 порога пригодности среды). *Betula litwinowii* и *Abies nordmanniana* предпочитают влажные местообитания с embergerQ не менее 100 и 120 соответственно.

Среднемесячная потенциальная эвапотранспирация самого сухого (PETDriestQuarter) и влажного (PETWettestQuarter) кварталов вносят значительный вклад в модели распределения сосновых и грабовых лесов. Подходящие значения PETDriestQuarter и PETWettestQuarter для *Pinus sylvestris* и *Carpinus betulus* находятся в диапазоне довольно низких величин.

Эдафические факторы менее важны для географического распределения изучаемых видов, за исключением доли частиц песка во фракции мелкозема для *Abies nordmanniana*. Подходящие почвы для пихтовых лесов должны содержать 35-50% песка, что соответствует суглинистым почвам (Kaufmann, Cutler, 2008).

Согласно А-моделям, *Carpinus betulus*, *Fagus orientalis* и *Pinus sylvestris* на Кавказе могут занимать более 40 тыс. км² каждый (табл. 11).

Таблица 11 – Площади пригодных и оптимальных местообитаний монодоминантных древостоев лесообразующих пород Кавказа по моделям Maxent

Вид	Пригодные территории, тыс. км ²			Оптимальные территории, тыс. км ²		
	А-модели	ВА-модели	ВАМ-модели	А-модели	ВА-модели	ВАМ-модели
<i>Abies nordmanniana</i>	17,7	14,3	11,9	6,5	4,8	4,0
<i>Picea orientalis</i>	16	12,9	9,0	5,3	3,2	2,8
<i>Pinus sylvestris</i>	41,3	30,9	21,1	9,3	8,9	5,5
<i>Fagus orientalis</i>	44,4	33,2	18,9	12,2	7,2	7,0
<i>Carpinus betulus</i>	42,2	26,2	15,7	7,5	6,2	5,2
<i>Betula litwinowii</i>	24,9	15	13,7	9,5	5,4	5,1
<i>Betula pendula</i>	32,8	22,8	22,4	10,4	5,2	4,7

Потенциальные ареалы этих видов в значительной степени перекрываются и охватывают горные районы Большого и Малого Кавказа. В то же время, 7,5 тыс.

км² оптимальных для грабовых лесов площадей сосредоточены от предгорий до среднегорий Западного Кавказа и, частично, на Черноморском побережье Грузии с влажным субтропическим климатом (типы климата по Кеппен-Гейгеру в редакции М. Пила с соавторами (Peel et al., 2007) (подглава 2.1, рис. 2)). На Центральном и Восточном Кавказе, Малом Кавказе оптимальные для *Carpinus betulus* местообитания ограничены участками в предгорьях, низко- и среднегорьях с теплым летним континентальным или полубореальным климатом (рис. 12а).

Оптимальные местообитания *Fagus orientalis* (около 12 тыс. км²) сосредоточены в предгорьях, низко- и среднегорьях Северо-Западного Кавказа и Черноморского побережья Грузии (влажный субтропический климат), в среднегорьях Северо-Западного Кавказа и грузинской части Центрального Кавказа (теплый летний континентальный и влажный субтропический климат) (рис. 13а). Высоковероятно присутствие чистых буковых лесов на западе Малого Кавказа и на Восточном Кавказе на границе России и Азербайджана (влажный субтропический и континентальный с теплым летом климат).

Таким образом, потенциальные ареалы *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus* в значительной степени перекрываются на всей территории исследования, в то время как площадь оптимальных местообитаний для буковых лесов почти в два раза больше, чем для грабовых. Оптимальные территории для обоих видов охватывали предгорья, низко- и среднегорья (от ровных до средне пересеченных участков) Западного Кавказа и Черноморского побережья Грузии. Кроме того, территории грузинской части Центрального Большого Кавказа, Восточного Кавказа и запада Малого Кавказа также включали оптимальные участки для буковых лесов. Низкая морозостойкость этих видов (Shevchenko, Geraskina, 2019), вероятно, объясняет относительно низкий верхний предел распространения буковых и грабовых лесов на Кавказе. А. Уста, М. Йилмаз (Usta, Yilmaz, 2020) также сообщили, что крутизна склона и высота над уровнем моря отрицательно коррелируют с распространением *Carpinus betulus* на массиве Карадаг, Турция. *Fagus orientalis* предпочитает в основном субгумидные и влажные биоклиматические условия, в то время как *Carpinus betulus* встречается в

условиях с довольно низкими подходящими значениями среднемесячного потенциального испарения самого влажного квартала.

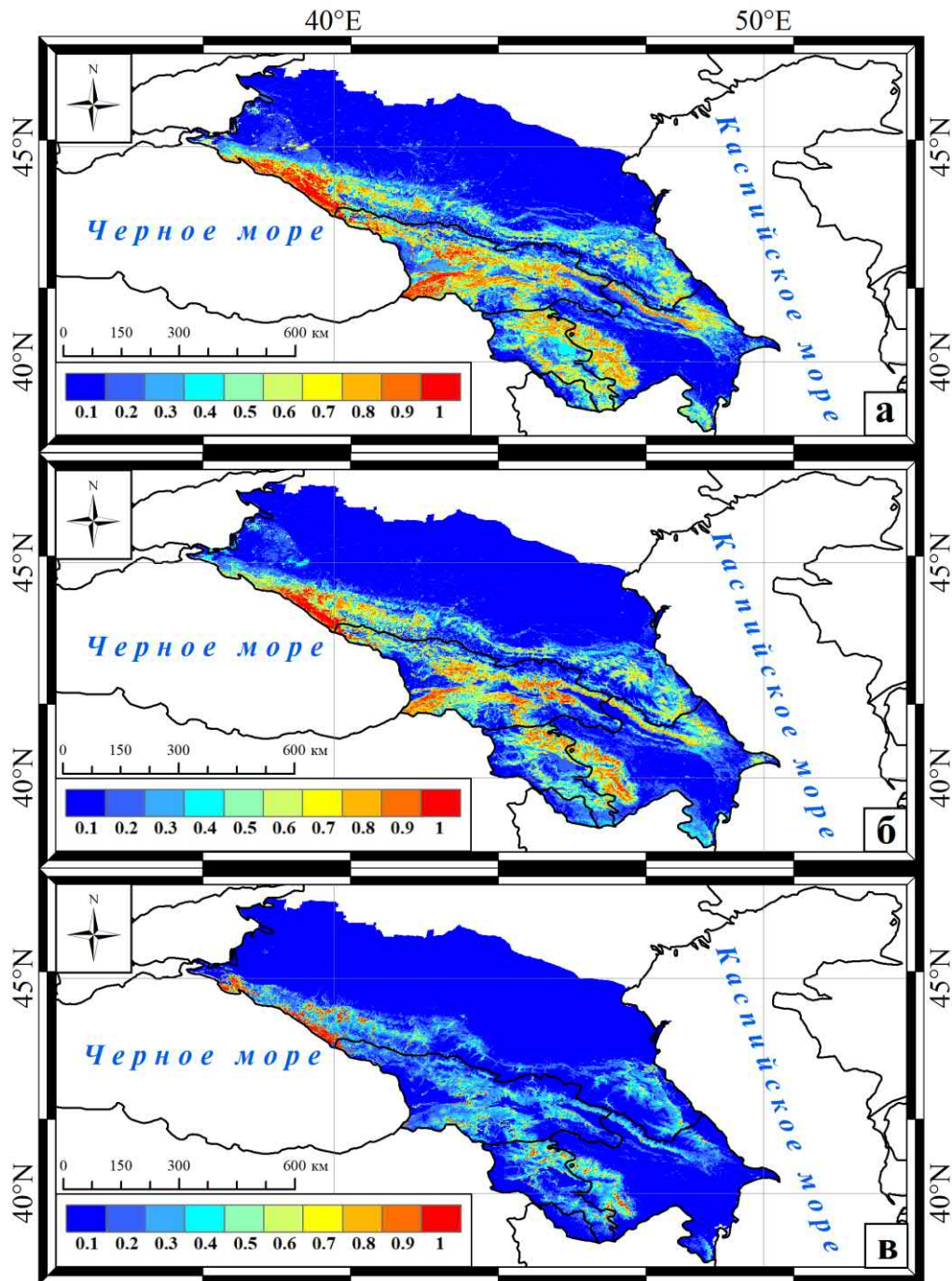


Рис. 12. Карты потенциального распространения *Carpinus betulus* на Кавказе: а – А-модели, б – ВА-модели, в – ВAM-модели. 0,1-1 – вероятность обнаружения.

Этот результат совпадает с данными исследований, которые показали, что в Центральной и Северной Европе более сухой и теплый климат (годовое

количество осадков менее 600 мм и средняя температура июля выше 18°C) благоприятствует распространению *Carpinus betulus*, тогда как буковые леса преобладают в более влажных регионах (Jensen et al., 2008).

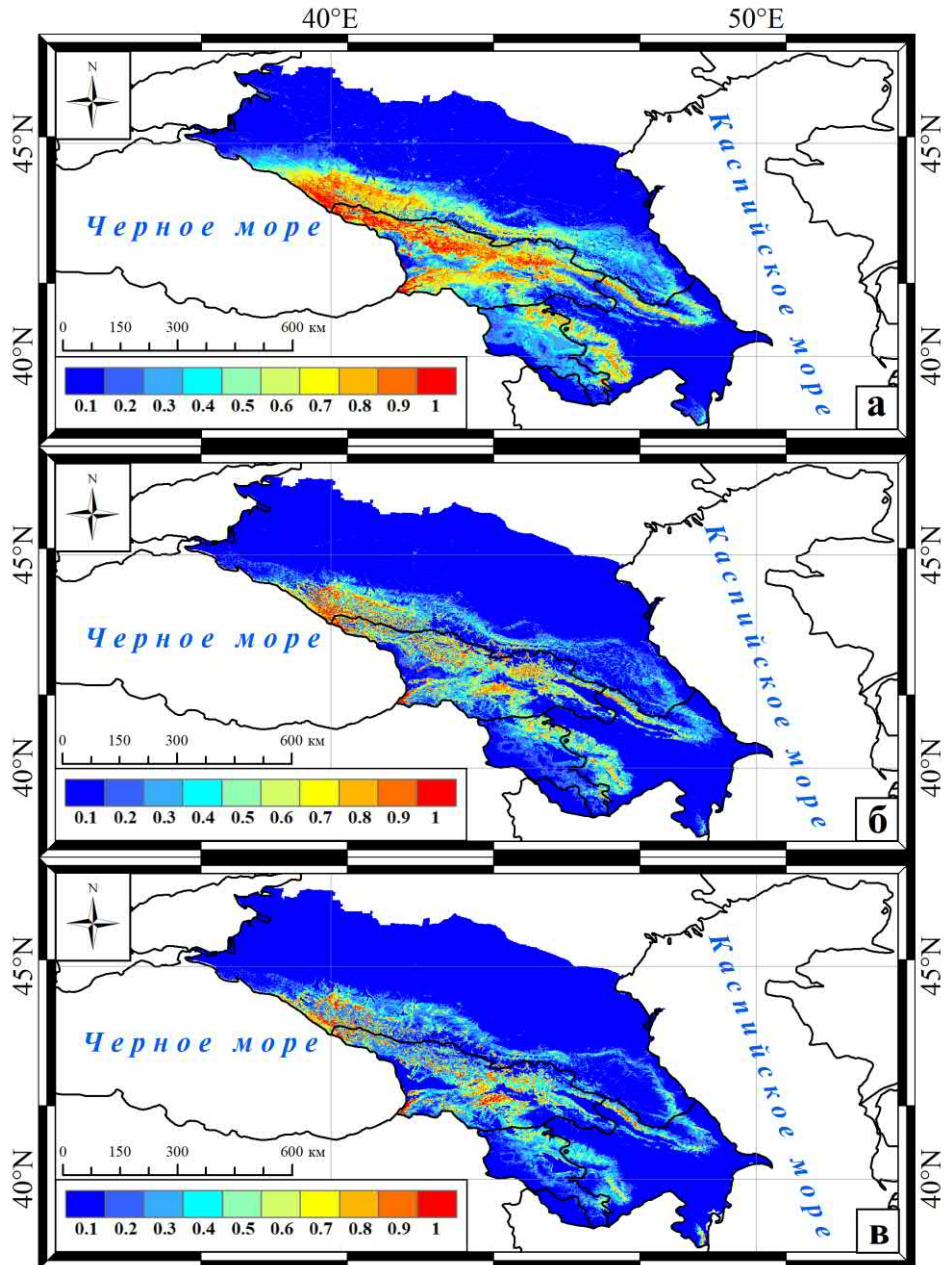


Рис. 13. Карты потенциального распространения *Fagus orientalis* на Кавказе: а – А-модели, б – ВА-модели, в – ВAM-модели. 0,1-1 – вероятность обнаружения.

На основе моделирования ареала *Fagus orientalis* с использованием экологических переменных настоящего, прошлого и будущего климата также было показано, что более сухой климат и более высокие температуры ограничат

будущее распространение этого вида (Dagtekin et al., 2020). Предыдущие исследования на Северо-Западном Кавказе (Shevchenko, Geraskina, 2019) и в Анатолии, Турция (Koç et al., 2021) подтвердили, что водный режим существенно влияет на текущее распределение буковых и грабовых лесов. Н.Е. Шевченко и А.П. Гераськина (Shevchenko, Geraskina, 2019) показали, что буковые леса в основном распространены в районах, где годовое количество осадков составляет не менее 600 мм. Деревья *Fagus orientalis* имеют неглубокую корневую систему, что делает их чувствительными к дефициту влаги (Packham et al., 2012).

Области, оптимальные для *Pinus sylvestris* (около 9 тыс. км²), распространены в среднегорьях и высокогорьях Большого Кавказа с океаническим климатом (Западный Кавказ) или, чаще, с континентальным с теплым летом и гемибореальным климатом (Центральный и Восточный Кавказ) (рис. 14а). На Малом Кавказе для *Pinus sylvestris* оптимальны горные районы с континентальным с теплым летом климатом. Широкий экологический диапазон данного вида по градиентам температуры и влажности, континентальности климата, подстилающим породам и почвам согласуется с предыдущими исследованиями сосновых лесов в Республике Дагестан (Ермаков и др., 2019). Авторы показали, что сосновые леса были распространены в среднегорье и высокогорье на высоте 1600-2500 м (Ермаков и др., 2019), что согласуется с нашими результатами. Исследователи также отмечают засухоустойчивость *Pinus sylvestris* (Usta, Yilmaz, 2020) и толерантность вида к избыточному увлажнению (Рахматуллина и др., 2017). И.Р. Рахматуллина с соавторами (2017) и Э.С. Арслан, О.К. Орюдю (Arslan, Örcü, 2019) использовали модели Maxent для анализа вклада экологических факторов в распределение сосновых лесов на Южном Урале и в Турции, соответственно. Авторы выявили значительное влияние максимальной температуры самого теплого месяца, что может быть связано с климатическими различиями между этими регионами и Кавказом.

Согласно А-моделям, *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* на Кавказе занимают наименьшие пригодные и оптимальные площади среди лесообразующих видов (таб. 11).

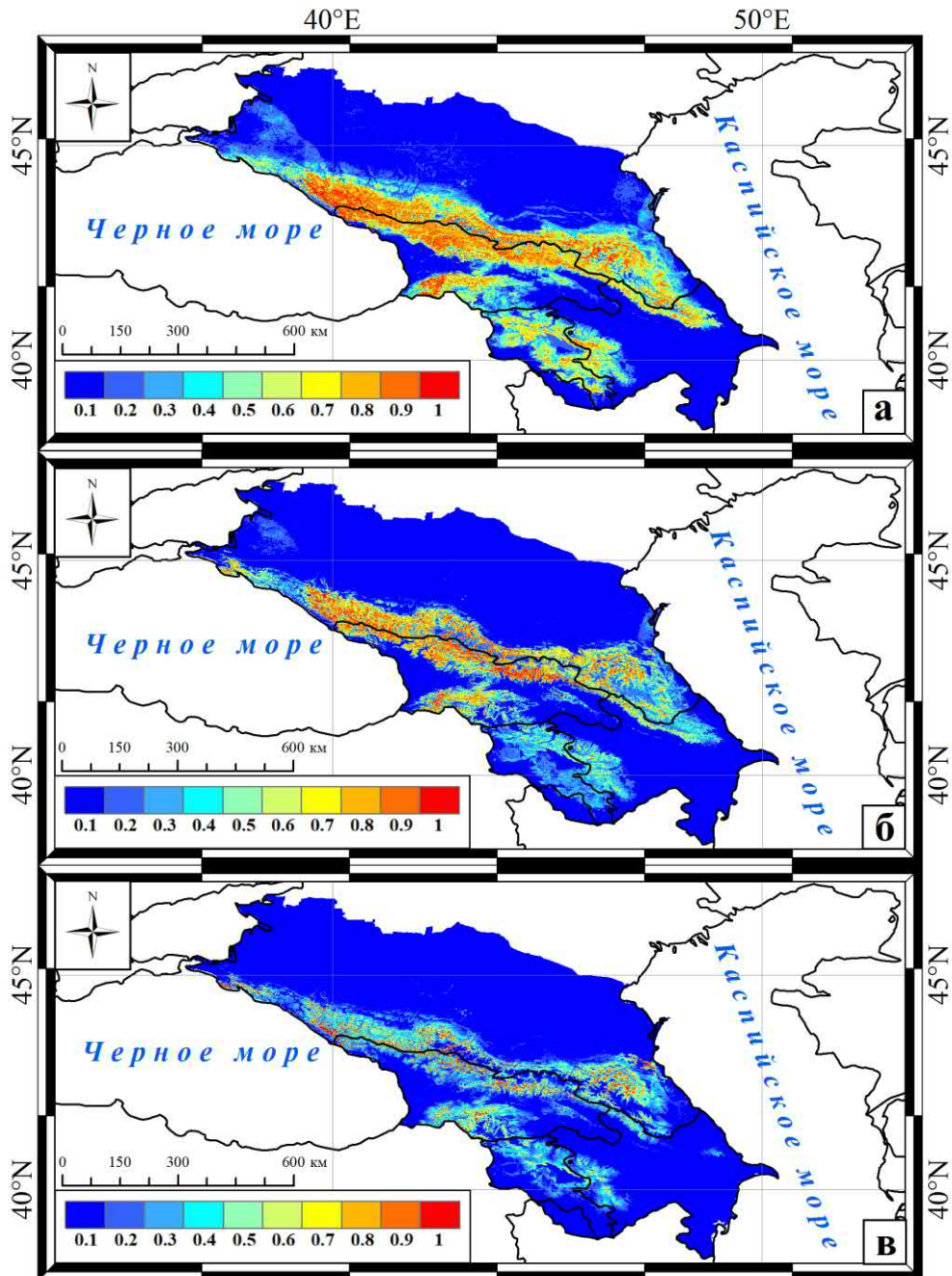


Рис. 14. Карты потенциального распространения *Pinus sylvestris* на Кавказе: а – А-модели, б – ВА-модели, в – ВAM-модели. 0,1-1 – вероятность обнаружения.

Оптимальные площади пихтовых и еловых лесов покрывают среднегорья и высокогорья Западного Кавказа, южные склоны Центрального Кавказа (влажный субтропический и континентальный с теплым летом климат) (рис. 15а, 16а). На северных склонах Центрального Кавказа оптимальные местообитания *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* ограничены участками в верховьях горных

ущелий. Наименьшие площади пихтовых и еловых лесов на Восточном и Малом Кавказе с более континентальным климатом.

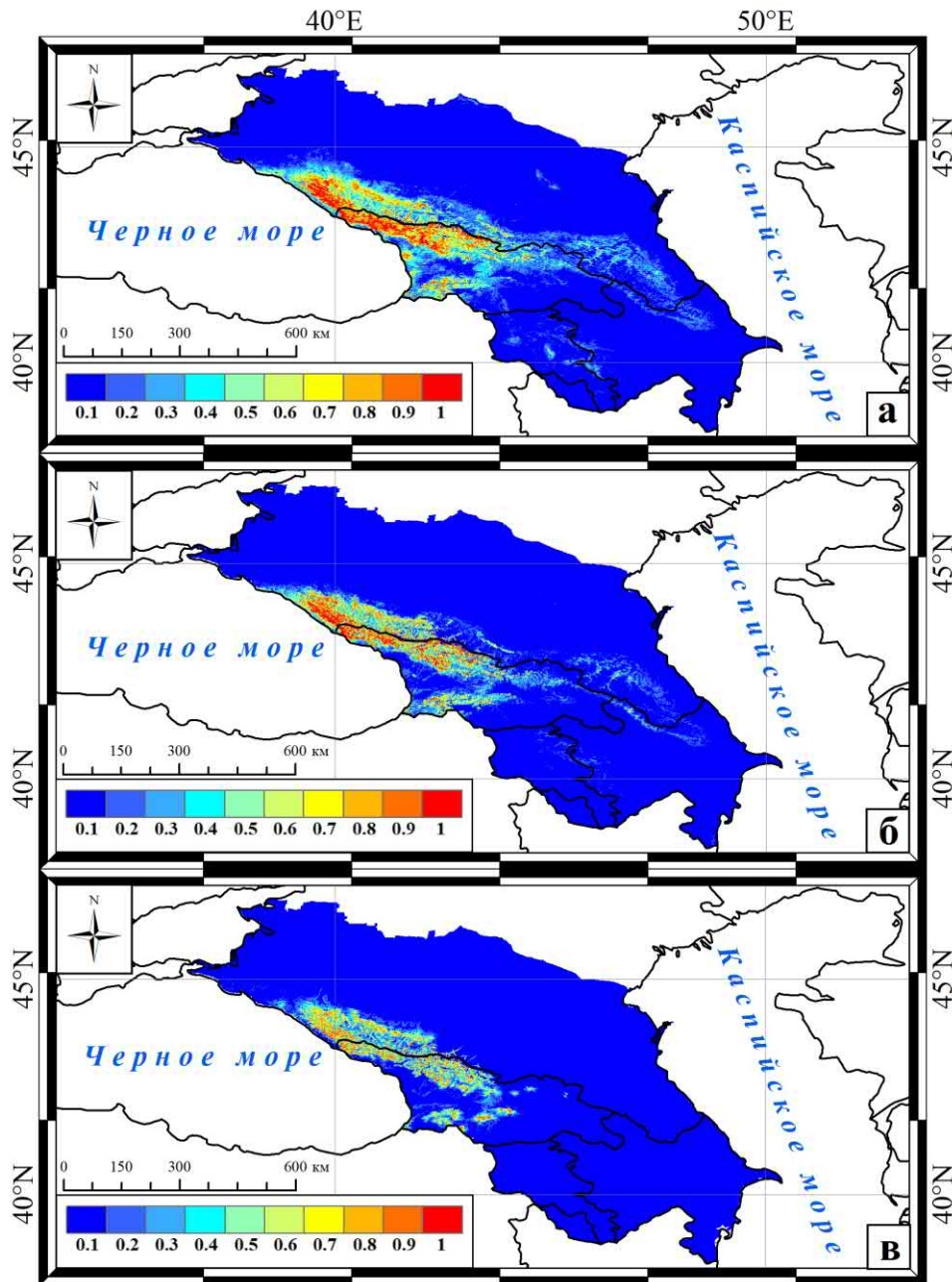


Рис. 15. Карты потенциального распространения *Abies nordmanniana* на Кавказе: а – А-модели, б – ВА-модели, в – ВАМ-модели. 0,1-1 – вероятность обнаружения.

Таким образом, согласно А-моделям, приемлемыми местообитаниями для чистых еловых лесов являются относительно пологие склоны (от почти ровных до умеренно пересеченных) с суглинистыми почвами во влажных условиях.

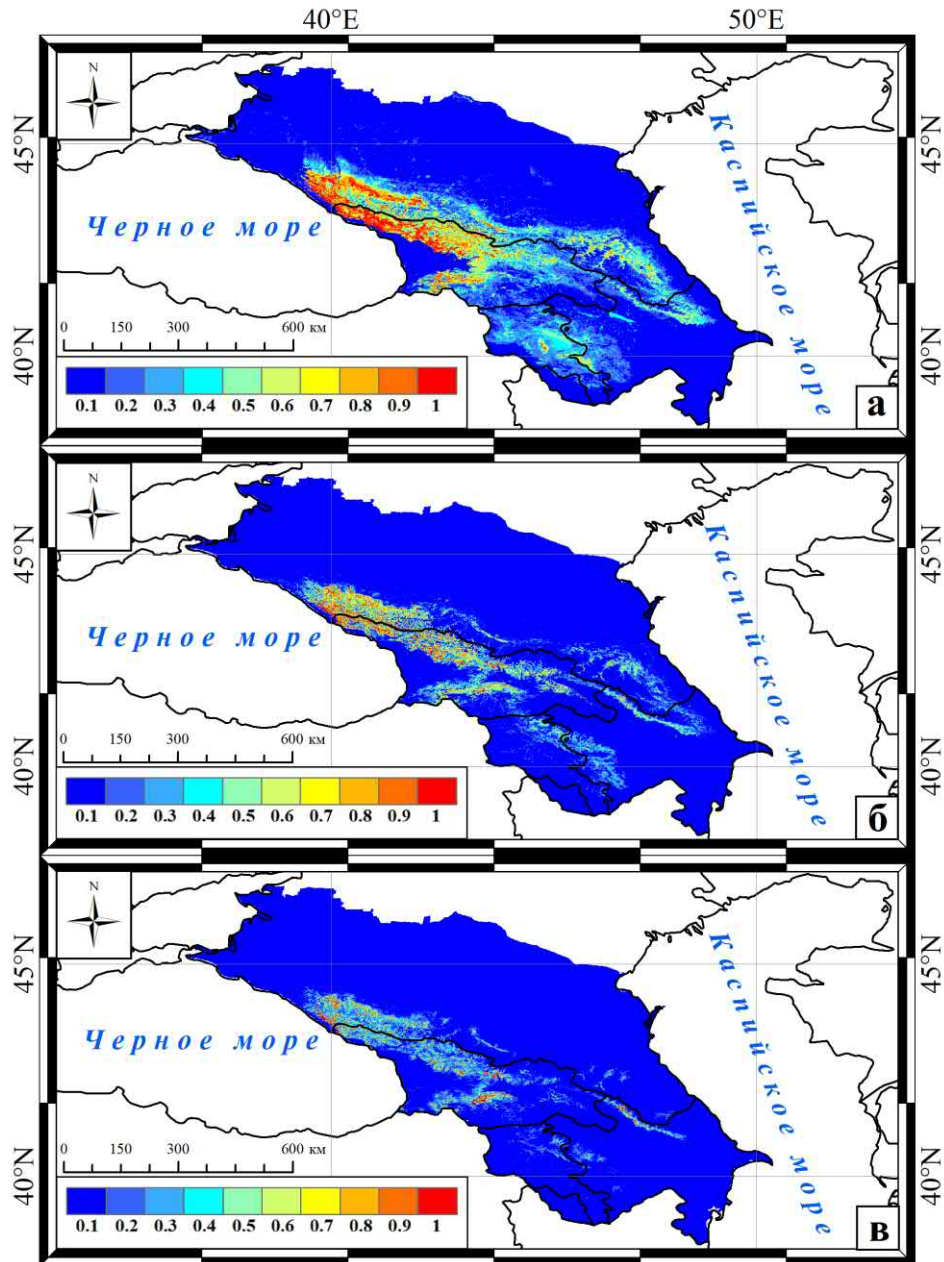


Рис. 16. Карты потенциального распространения *Picea orientalis* на Кавказе: а – А-модели, б – ВА-модели, в – ВAM-модели. 0,1-1 – вероятность обнаружения.

Еловые леса также потенциально распространены на относительно пологих склонах в субгумидных и влажных условиях. Оптимальные местообитания обоих видов в основном располагаются в среднегорье и высокогорье Западного Кавказа и грузинской части Центрального Большого Кавказа с влажным субтропическим и теплым летним континентальным климатом. Эти результаты согласуются с данными Н.Е. Шевченко и А.П. Гераськиной (Shevchenko, Geraskina, 2019), которые отметили, что на северо-западе Большого Кавказа современные

потенциальные ареалы *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* почти полностью совпадают. Авторы пришли к выводу, что основными ограничивающими факторами в распространении этих чувствительных к засухе видов в регионе были осадки в самый сухой месяц, а также высота над уровнем моря (Shevchenko, Geraskina, 2019). Предыдущие исследования также выявили высокую чувствительность к влажности климата *Abies nordmanniana* на Кавказе (Литвинская, Салина, 2012) и *Picea orientalis* в Турции (Ucarci, Bilir, 2018). По данным В.В. Акатова с соавторами (2013), подходящее среднегодовое количество осадков для *Abies nordmanniana* варьирует от 700 до 2500 мм. Наш результат также согласуется с предыдущим исследованием пихтовых лесов на северо-западе Турции (Coban, 2020), которое показало, что чистые пихтовые леса в основном встречаются на высоте от 1000 до 1600 м над ур. м. на горных склонах с крутизной около 10-20°. С.А. Литвинская и В.П. Салина (2012) отметили, что на Западном Большом Кавказе оптимальные условия для лесов *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* формировались на высотах 1200-1600 м и до 1500-1700 м. В горах Трабзона (северо-восточная Турция) крутизна склонов и высота над уровнем моря также положительно коррелируют с распространением *Picea orientalis* (Usta, Yilmaz, 2020). Авторы исследования предположили, что негативное антропогенное вмешательство может ограничить еловые леса крутыми склонами, непригодными для сельского хозяйства и поселений (Usta, Yilmaz, 2020). Наши исследования важности эдафических факторов в распределении пихтовых лесов были также согласуются с данными С.А. Литвинской и В.П. Салиной (2012), которые подчеркнули, что *Abies nordmanniana* чувствительна к ухудшению почвенных условий и предпочитает суглинистые почвы.

Площадь приемлемых местообитаний для *Betula pendula* превышает таковую для *B. litwinowii*. Оптимальные для *Betula pendula* районы сосредоточены в среднегорьях и высокогорьях Большого Кавказа и западной части Малого Кавказа с континентальным (теплое лето) или гемибореальным климатом (рис. 17а).

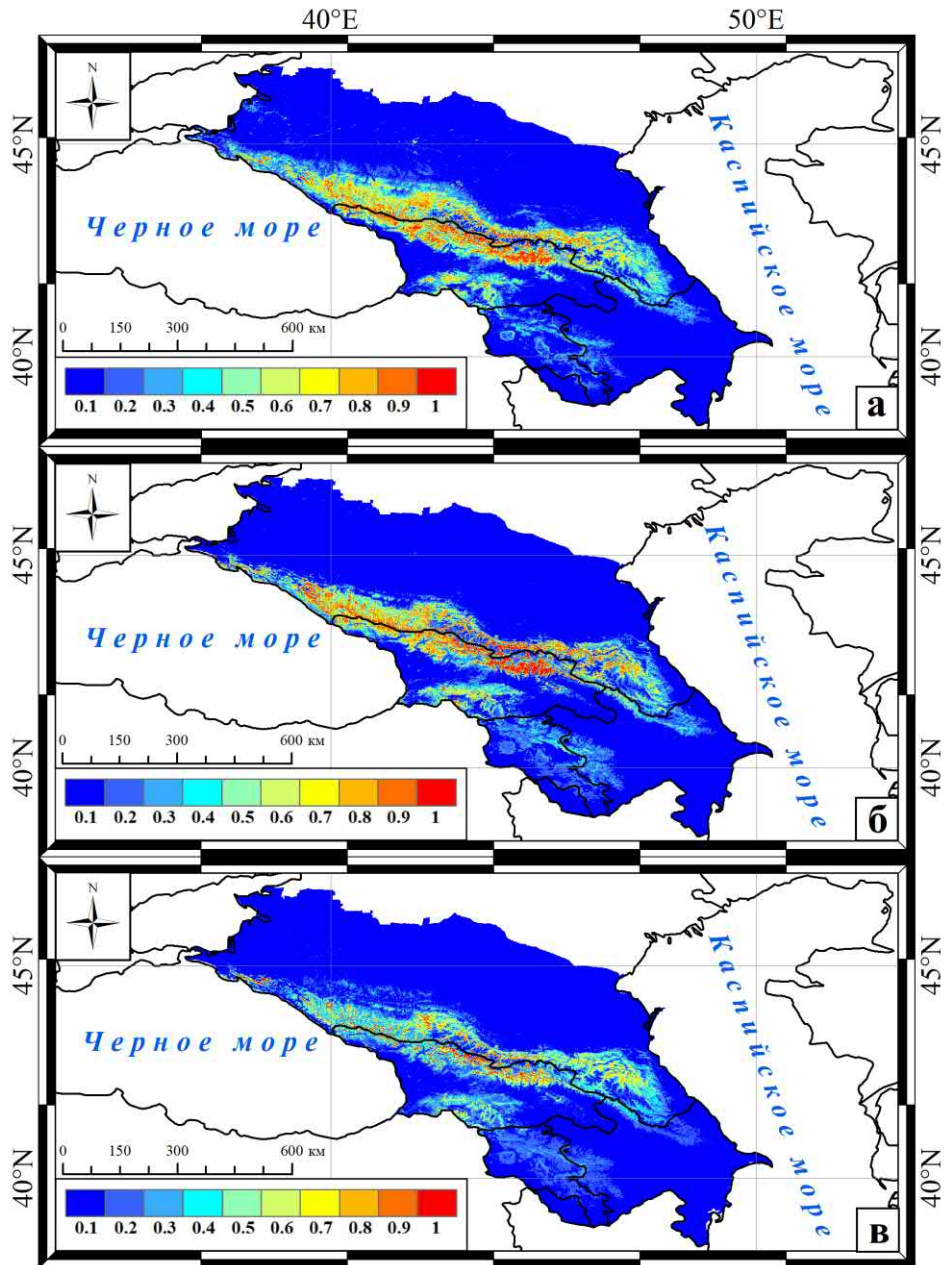


Рис. 17. Карты потенциального распространения *Betula pendula* на Кавказе. а – А-модели, б – ВА-модели, с – ВАМ-модели.

Область распространения *Betula litwinowii* охватывает горы Большого Кавказа с наибольшей вероятностью обнаружения в средне- и высокогорьях Северо-Западного Кавказа и грузинской части Центрального Кавказа с влажным субтропическим и континентальным (теплое лето) климатом (рис. 18а). Таким образом, берзовые леса из *Betula pendula* встречаются в основном в субгумидных и влажных биоклиматических зонах Большого и Малого Кавказа с континентальным с теплым летом или гемибореальным климатом, в то время как

Betula litwinowii предпочитает влажные местообитания на Северо-Западном и Центральном Кавказе с влажным субтропическим и континентальным климатом.

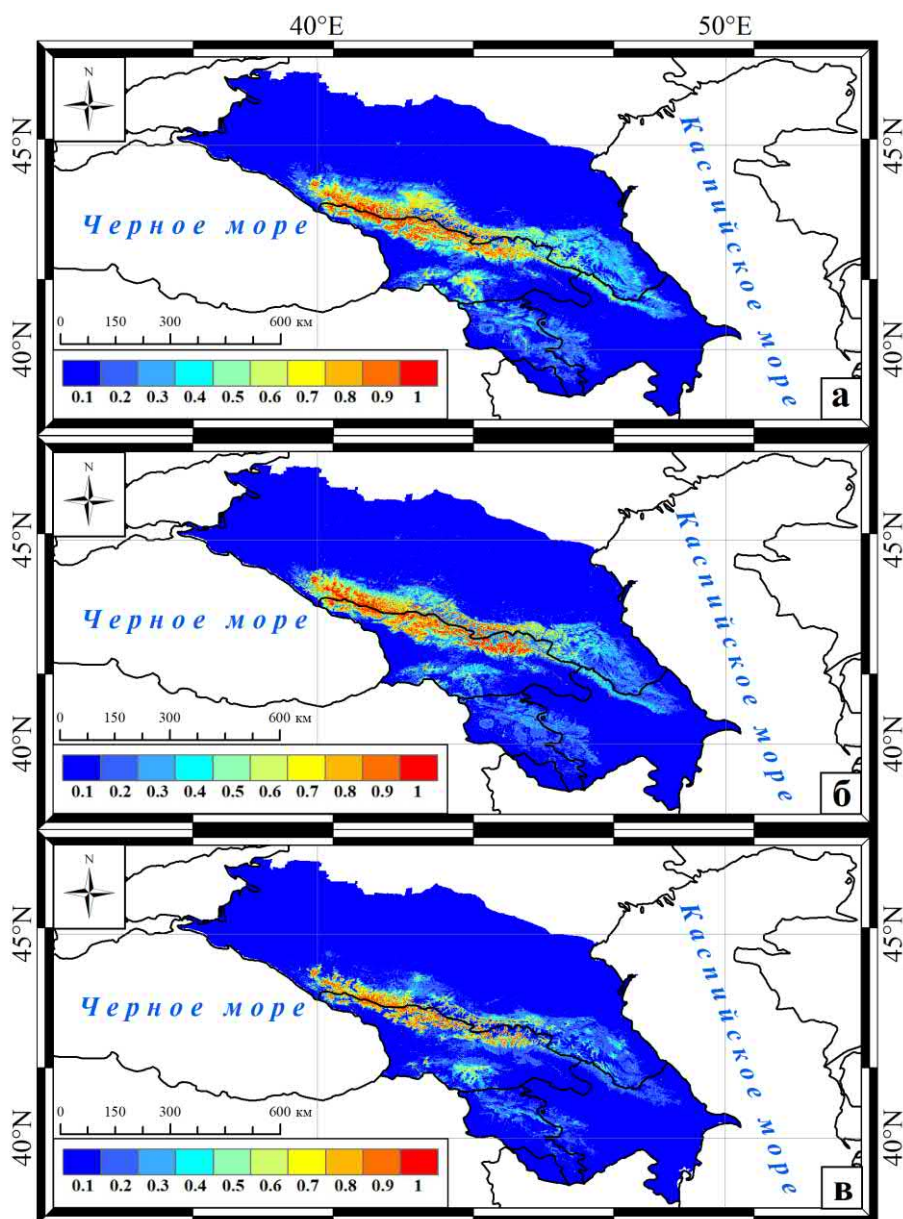


Рис. 18. Карты потенциального распространения *Betula litwinowii* на Кавказе. а – А-модели, б – ВА-модели, с – ВАМ-модели.

Оба вида потенциально распространены в среднегорье и высокогорье; однако вероятность обнаружения *Betula litwinowii* выше в более пересеченной местности. Этот результат подтверждает предыдущие сообщения о том, что на северных и южных склонах Большого Кавказа *Betula litwinowii* обычно формирует верхнюю границу лесного пояса (1500-2800 м над ур. м.) на крутых

склонах (Akhalkatsi et al., 2006; Kessel et al., 2020). На Западном и Центральном Кавказе верхние границы *Betula litwinowii* имеют тенденцию к увеличению в направлении вверх по склону (Акатов, 2009; Hansen et al., 2017). Исследователи связывают распространение *Betula pendula* в Южной Европе (в основном в горных регионах) с чувствительностью вида к летней засухе (Beck et al., 2016), что не противоречит нашему выводу о важности водного режима в распространении вида.

Согласно **ВА-моделям**, наиболее важным экологическим предиктором распределения основных лесообразующих видов является конкуренция, которая маскирует влияние абиотических переменных (табл. 10). Конкуренция со стороны *Picea orientalis* вносит наибольший вклад в модель распространения *Abies nordmanniana*. Участки с вероятностью произрастания *Picea orientalis* 0,3-1 также пригодны для *Abies nordmanniana* (0,5 порог пригодности). Это подтверждает сходство экологических ниш данных видов. В то же время, основной конкурирующий вид для *Picea orientalis* на Кавказе – *Fagus orientalis*. Формирование чистых еловых лесов возможно на участках с вероятностью произрастания бука 0,6-1. *Pinus sylvestris* – конкурент для *Carpinus betulus*, *Betula pendula* и *B. litwinowii*. В свою очередь, изученные виды оказывают относительно слабое влияние на распределение сосновых лесов (процентный вклад в модель всего около 11-17%). Основным конкурирующим видом для *Fagus orientalis* является *Carpinus betulus*, в меньшей степени – *Picea orientalis*. *Betula litwinowii* и *B. pendula* в значительной степени конкурируют друг с другом на Кавказе.

Приемлемые значения климатических переменных в ВА-моделях сходны с таковыми в А-моделях, однако значения TRI для большинства видов увеличились (смещение ареалов в горы под влиянием конкуренции). Вклад абиотических факторов значительно снизился. Исключением являются процентный вклад embergerQ в ВА-модель *Abies nordmanniana* и вклад TRI в ВА-модель *Pinus sylvestris*, снизившиеся только до 10 и 20% соответственно.

Площади местообитаний большинства основных лесообразующих пород на Кавказе уменьшились в 1,1-1,7 раз (табл. 11). Для *Carpinus betulus* площадь

оптимальных участков в наибольшей степени сократилась в восточной части Большого Кавказа и Грузии (рис. 12б). Площади оптимальных местообитаний *Fagus orientalis* уменьшились равномерно по всему потенциальному ареалу (рис. 13б). ВА-модель предсказала сокращение площади, оптимальной для сосновых лесов на Северо-Западном Кавказе (рис. 14б). Оптимальные местообитания *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* уменьшились по всему ареалу, но особенно на Малом Кавказе (рис. 15б, 16б). ВА-модель продемонстрировала наибольшее сокращение оптимальных мест обитания *Betula pendula* (в два раза по сравнению с А-моделью), которые сосредоточены в основном в высокогорье (рис. 17б). Площади, оптимальные для *Betula litwinowii*, наиболее значительно сократились на северных склонах Центрального и Северо-Западного Кавказа, а также на северо-востоке Грузии (рис. 18б).

Таким образом, наши результаты (табл. 10, рис. 15, 16), а также моделирование распределения видов на Северо-Западном Кавказе (Shevchenko, Geraskina, 2019) показали, что потенциальные ареалы *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* почти полностью совпадают. Этот вывод подтвердил предыдущие сообщения (Nishimura, 2006; Литвинская, Салина, 2012) о схожих экологических условиях, подходящих для ели и пихты. Было предположено, что *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* могут образовывать смешанные сообщества во всем ареале темнохвойных лесов Северо-Западного Кавказа (Shevchenko, Geraskina, 2019). В то же время на Кавказе площади чистых еловых лесов, а также пихтово-еловых лесов с совместным доминированием относительно невелики (Литвинская, Салина, 2012; Shevchenko, Geraskina, 2019). На наш взгляд, сходство и высокая конкурентность экологических ниш этих двух видов определили низкую вероятность возникновения пихтово-еловых лесов с доминированием ели. Вероятно, *Abies nordmanniana* вытеснила *Picea orientalis* с территорий, подходящих для обоих видов. А. Гоктурк, Х. Тыраш (Gokturk, Tıraş, 2020) также показали, что в смешанных лесах Артины, Турция, *Picea orientalis* имеет тенденцию к группированному распределению, избегая смешения с *Abies nordmanniana* и *Pinus sylvestris*. Соответственно, в таких смешанных сообществах

Picea orientalis не конкурентоспособна и процветает только в группах. Антропогенное воздействие и способность пихты быстрее восстанавливаться после вырубок и пожаров также могут ограничивать распространение пихтово-еловых лесов на Кавказе (Shevchenko, Geraskina, 2019). Кроме того, согласно нашим данным (табл. 10, рис. 15, 16), а также данным С.А. Литвинской, В.П. Салиной (2012), разница в ареалах *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* также связана с тем, что пихтовые леса предпочитают более влажные местообитания. В ВА-моделях embergerQ сохраняет влияние на распределение пихтарников.

Распространение чистых еловых лесов на Кавказе также ограничено присутствием чистых буковых лесов в местообитаниях, подходящих для обоих видов. *Fagus orientalis* является наиболее распространенным теневыносливым листовидным видом на Кавказе. Его потенциальный ареал охватывает территорию хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа (Shevchenko, Geraskina, 2019) и потенциальный ареал темнохвойных лесов по всему Кавказу (рис. 13). Диапазон значений embergerQ в местообитаниях, пригодных для буковых лесов, шире, чем для ельников и пихтарников. В то же время *Fagus orientalis* предпочитает довольно пологие склоны, расположенные ниже по высотному градиенту. Возможно, именно поэтому верхние значения TRI для чистых еловых лесов в ВА-моделях сместились в область сильно пересеченной местности (табл. 10, рис. 16б). В нашем исследовании, несмотря на сходство экологических ниш, *Fagus orientalis* не является конкурентным видом для *Abies nordmanniana*. Этот результат согласуется с предыдущим исследованием пихтово-буковых лесов с совместным доминированием на северо-западе Турции (Coban, 2020), которое показало, что теневыносливость обоих видов обеспечивала высокую степень их пространственного смешения. На Западном Кавказе бук и пихта также формируют устойчивые смешанные древостои на последних стадиях развития леса (Литвинская, Салина, 2012; Горнов и др., 2018).

Настоящее исследование показало, что наиболее важным экологическим предиктором потенциального распространения *Fagus orientalis* является *Carpinus betulus*. Согласно исследованиям Р. Сиккема с соавторами (Sikkema et al., 2016) и

А.В. Горнова с соавторами (2018), граб является быстрорастущим видом деревьев с дальним распространением семян, предпочитающим солнечные местообитания, но в то же время это один из самых теневыносливых древесных видов в Европе. В смешанных лесах этот вид может быть опасным захватчиком (Sikkema et al., 2016). Л. Дженсен с соавторами (Jensen et al., 2008) показали, что в Центральной и Северной Европе существует значительная отрицательная корреляция на местном уровне между относительными площадями *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus* из-за конкурентных отношений между этими двумя видами. Этот вывод был также поддержан А. Яхьяев с соавторами (Yakhyayev et al., 2021), которые сообщили, что в северных районах Азербайджана комплексные рубки во вторичных грабовых насаждениях являются эффективной мерой для восстановления естественных буковых насаждений. *Carpinus betulus* произрастает в чистых группах в пихтово-буковом лесу с совместным доминированием на северо-западе Турции, где вид не конкурентоспособен по сравнению с теневыносливыми буком и пихтой (Coban, 2020). Однако *Carpinus betulus* замещает буковые леса на вырубках, что привело к увеличению площади грабовых лесов на Центральном Кавказе на 6% в первом десятилетии 21 века (Темботова и др., 2012).

В то же время экологическая ниша *Carpinus betulus* наиболее сходна с экологической нишей *Pinus sylvestris*, что, вероятно, во многом объясняется относительной засухоустойчивостью обоих видов (табл. 10). В свою очередь, среди исследованных видов не было сильных конкурентов для *Pinus sylvestris*. Значительное влияние на распределение видов сохранил TRI, нижние значения которого сместились в область умеренно пересеченной местности. Как и еловые леса, согласно ВА-модели, сосновые леса сосредоточены на более пересеченной местности. Основываясь на исследованиях S. Coban (2020) и А. Гоктурк, Х. Тыраш (Gokturk, Tiraş, 2020), мы предполагаем, что светолюбивый вид *Pinus sylvestris* может избежать конкуренции благодаря расположению взрослых деревьев в верхнем ярусе древостоя и исключению подавления со стороны теневыносливых видов. Так, С. Джобан (Coban, 2020) показал, что *Pinus sylvestris* демонстрирует случайное распределение и пространственную ассоциацию с

другими видами в пихтово-буковых лесах северо-западной Турции. Автор также пришел к выводу, что пионерный характер этого вида позволяет ему закрепиться на ранней стадии сукцессии (Coban, 2020). Экологическая пластичность *Pinus sylvestris* и его способность занимать местообитания, непригодные для других видов (табл. 10, рис. 14), также важны для снижения конкуренции с другими видами.

Сходство экологических ниш обоих видов берез обусловлено их сходными требованиями к условиям рельефа, температуре и водному режиму. Эти виды часто образуют смешанные древостои верхнего лесного пояса Кавказских гор, ниже которого располагается пояс чистых сосновых или березово-сосновых лесов. Влияние биотического фактора вызывает смещение чистых березовых лесов вверх и на более крутые склоны (табл. 10, рис. 17б, 18б).

Фактор подвижности – наиболее важный предиктор потенциального распределения грабовых, пихтовых и сосновых лесов согласно **ВАМ-моделям** (табл. 10). Однако общий вклад биотического фактора в ВАМ-модели *Pinus sylvestris* и *Abies nordmanniana* ненамного меньше, чем вклад фактора подвижности. TRI и embergerQ сохранили влияние на распределение сосновых и пихтовых лесов соответственно. Согласно ВАМ-моделям, конкуренция со стороны других лесообразующих пород остается наиболее важным фактором в распределении буковых, еловых и березовых лесов на Кавказе (табл. 10).

Betula litwinowii и *B. pendula* – наиболее «мобильные» лесообразующие виды на Кавказе. Радиус территорий, пригодных для чистых березовых лесов, составил до 20 км от оптимальных мест обитания. ВАМ-модели предсказали небольшое уменьшение площадей, приемлемых и оптимальных для *Betula litwinowii* и *B. pendula*, по сравнению с ВА-моделями (табл. 11, рис. 17в, 18в).

Десятикилометровые расстояния подходящих местообитаний от участков с оптимальными условиями значительно ограничивают изначально большие потенциальные ареалы *Fagus orientalis* и *Pinus sylvestris* (в 1,8 и 1,5 раз по сравнению с ВА-моделями) (табл. 11, рис. 13в, 14в). Изначально относительно небольшой прогнозируемый ареал *Abies nordmanniana* сократился всего в 1,2 раза.

ВАМ-модель предсказала новые небольшие территории, оптимальные для этого вида на западе Малого Кавказа (рис. 15в). Тем не менее, общая площадь оптимальных местообитаний для *Abies nordmanniana*, а также для *Pinus sylvestris*, значительно сократилась. Площади, оптимальные для *Fagus orientalis* с относительно низким влиянием фактора мобильности, уменьшились в наименьшей степени – в 1,03 раза по сравнению с ВА-моделью.

Наименьшее прогнозируемое распределение от оптимальных местообитаний отмечено для чистых грабовых (0-1 км) и еловых (0-6 км) лесов (табл. 10). Согласно ВАМ-моделям, *Carpinus betulus* и *Picea orientalis* имеют тенденцию к сокращению площади потенциального распространения на Кавказе в 1,7 и 1,4 раза по сравнению с ВА-моделями. Площади оптимальных местообитаний *Picea orientalis* существенно не уменьшились, в то время как для *Carpinus betulus* сокращение составило 1,2 раза (табл. 11, рис. 12в, 16в).

Таким образом, наиболее «мобильными» на Кавказе оказались березовые леса (0-20 км доступных участков от оптимальных условий обитания), далее пихтовые, буковые и сосновые леса (0-10 км), а также еловые леса (0-6 км). Наиболее локализованы территории, подходящие для грабовых лесов (0-1 км от оптимальных местообитаний). Фактор перемещения значительно влияет на потенциальное распределение основных лесообразующих видов на Кавказе, за исключением чистых березовых лесов из *Betula litwinowii* и *B. pendula*. Конкуренция друг с другом и с *Pinus sylvestris*, а также горный рельеф и водный режим в основном определяли современные ареалы обоих видов на Кавказе. Приемлемая площадь для *Betula pendula* превышала таковую для *B. litwinowii* (табл. 11, рис. 17-19), вероятно, из-за меньшей зависимости от влажности местообитания и крутизны склона. В то же время площадь оптимальных местообитаний для *Betula litwinowii* превышала таковую для *B. pendula* из-за больших занятых территорий в относительно влажных высокогорьях Западного и Центрального Кавказа. Виды занимают верхний лесной пояс в высокогорьях по всему Кавказу (рис. 19).

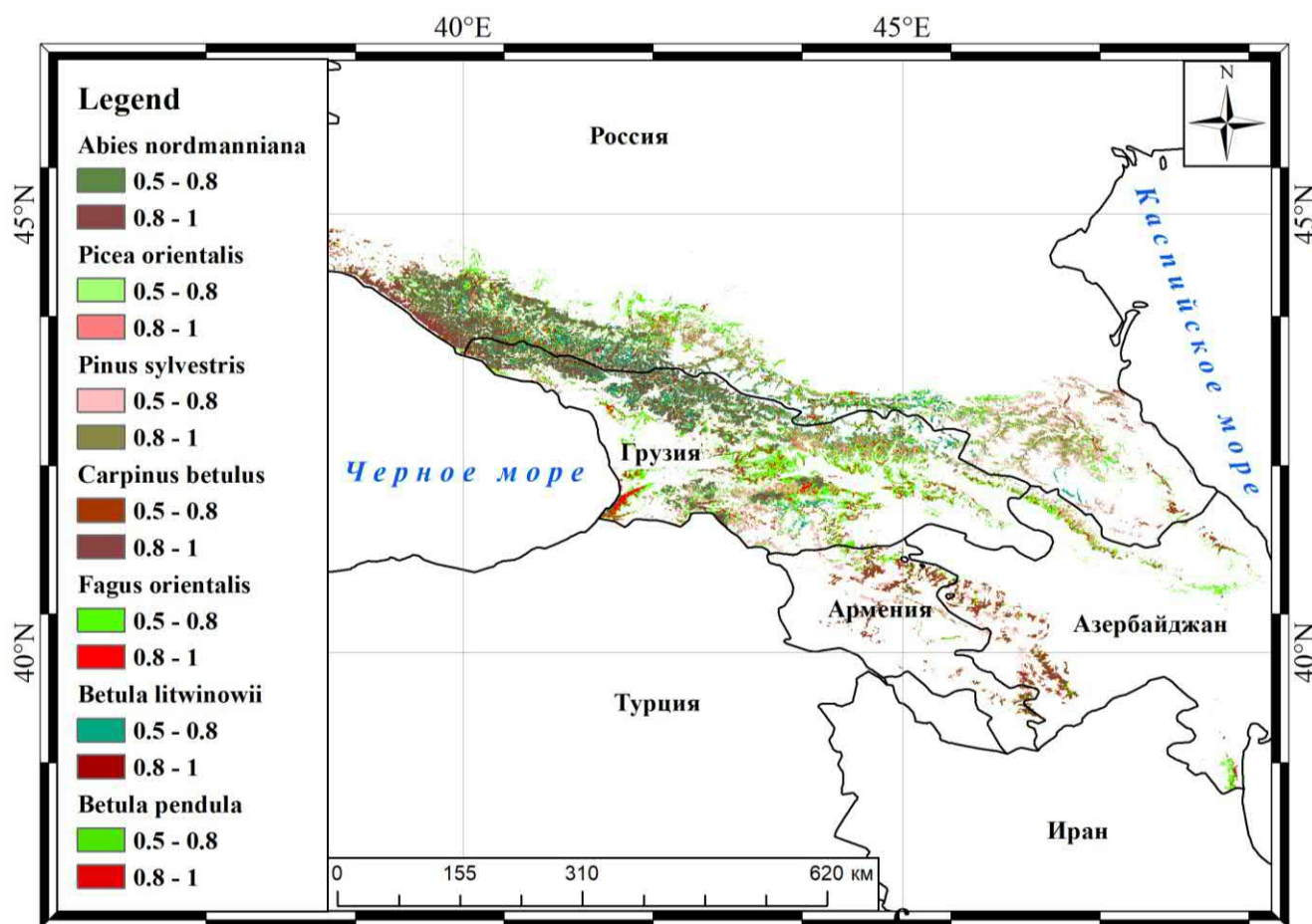


Рис. 19. Карта распределения приемлемых (0,5-0,8 порог пригодности) и оптимальных (0,8-1 порог пригодности) местообитаний для основных лесобразующих видов на Кавказе согласно ВАМ-моделям.

Фактор движения значительно ограничивает площади подходящих местообитаний широко распространенных лесобразующих видов *Pinus sylvestris*, *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus*. Согласно А-моделям, географическое выражение фундаментальных экологических ниш этих видов охватывало более 40 тыс. км² по всему Кавказу, но влияние биотических факторов и подвижности видов сократило эту площадь в 2-2,7 раза. *Pinus sylvestris* имеет широкий экологический диапазон в основных градиентах среды, распространяясь от почти ровных до сильно пересеченных территорий с теплым летним континентальным, гемибореальным, океаническим или жарким летним континентальным климатом. Среди изученных лесобразующих видов не было выявлено сильных конкурентов для *Pinus sylvestris*. Однако комплексное влияние биотических факторов и подвижности сместило распространение сосновых лесов на более локальные участки в высокогорьях Большого и Малого Кавказа.

Хотя *Fagus orientalis* предпочитает более влажные биоклиматические условия, чем *Carpinus betulus*, потенциальные ареалы этих видов в основном пересекаются по всему Кавказу (рис. 19), и между ними существуют конкурентные отношения. *Carpinus betulus* в основном ограничивает распространение *Fagus orientalis* только в нарушенных буковых лесах (например, на вырубках) из-за своего быстрого роста и возобновления. Тем не менее, конкуренция со стороны *Carpinus betulus* и, в меньшей степени, мобильность вида (0-10 км от оптимальных мест обитания) ограничивают реальное распространение *Fagus orientalis* более компактными участками в границах его потенциального ареала (предгорья, низкие и средние горы Большого и Малого Кавказа). В наибольшей степени фактор передвижения повлиял на распределение *Carpinus betulus* на Кавказе. Изначально небольшая оптимальная площадь и низкая подвижность вида (всего 0-1 км) существенно ограничивали географическое выражение реализуемой ниши *Carpinus betulus* небольшими участками от предгорий до среднегорья западной части Большого Кавказа и Малого Кавказа.

В связи с зависимостью *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* от факторов водного режима, их прогнозируемые ареалы на Кавказе изначально были относительно небольшими (табл. 10) и почти полностью совпадали (рис. 15а, 16а). В то же время конкуренция со стороны других лесообразующих видов (*Fagus orientalis*, *Pinus sylvestris*, *Abies nordmanniana*) и относительно низкая подвижность *Picea orientalis* (0-6 км) ограничили «занятую область распространения» вида небольшими территориями в высокогорьях. Таким образом, высокогорья Западного Кавказа и грузинской части Центрального Большого Кавказа, а также высокогорья западного Малого Кавказа и границы России и Азербайджана могут быть рекомендованы для сохранения и восстановления *Picea orientalis* на Кавказе. *Abies nordmanniana* способен вытеснять *Picea orientalis* с территорий, пригодных для обоих видов, особенно в нарушенных экосистемах. Поэтому реальное распространение *Abies nordmanniana* на Кавказе в основном определяется влажностью местообитаний и подвижностью вида (0-10 км). Территории, подходящие и оптимальные для чистых пихтовых

лесов, которые можно рекомендовать для сохранения и восстановления *Abies nordmanniana*, сконцентрированы в среднегорьях и высокогорьях по всему Западнему Большому Кавказу, грузинской части Центрального Большого Кавказа и западу Малого Кавказа.

Дифференциация экологических ниш лесобразующих видов Кавказа.

Для оценки характера и степени дифференциации/перекрывтия экологических ниш отдельных лесобразующих видов использовали метод анализа ядровой плотности KDE, индексы Schoener's D и Levins' B (подглава 4.5). Анализ PCA выявил три главных компонента (комплексных фактора, оси) с кумулятивной вариацией 86,3% (табл. 12). Первая главная ось в основном параметрами эвапотранспирации, указывающими на максимальное количество влаги, испаряемой растениями с единицы эталонной поверхности при отсутствии дефицита влаги. Основной переменной второй оси PCA является плювиотермический коэффициент embergerQ. Третья ось PCA представлена орографическим параметром TRI.

Таблица 12 – Результаты анализа главных компонент (Varimax normalized) экологических переменных района исследований

Переменные	PCA факторы		
	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
embergerQ	0.03	0,96	-0,14
PETWettestQuarter, мм/мес.	0.88	0,14	0,40
PETDriestQuarter, мм/мес.	0.95	-0,05	0,22
PETColdestQuarter, mm/month	0.96	0,04	-0,12
TRI	0.30	0,37	0,73
Собственное значение	13,71	4,04	2,01
Объясненная дисперсия, %	63,13	19,14	4,07

Примечание: переменные ENVIREM приведены по P.O. Title, J.B. Vemmels (2018), расшифровка названий – см. табл. 4 (подглава 3.2). Значимые нагрузки (> 0,7) выделены полужирным.

Для исследованных видов в целом характерна слабая дифференциация экологических ниш по главным осям PCA (рис. 20).

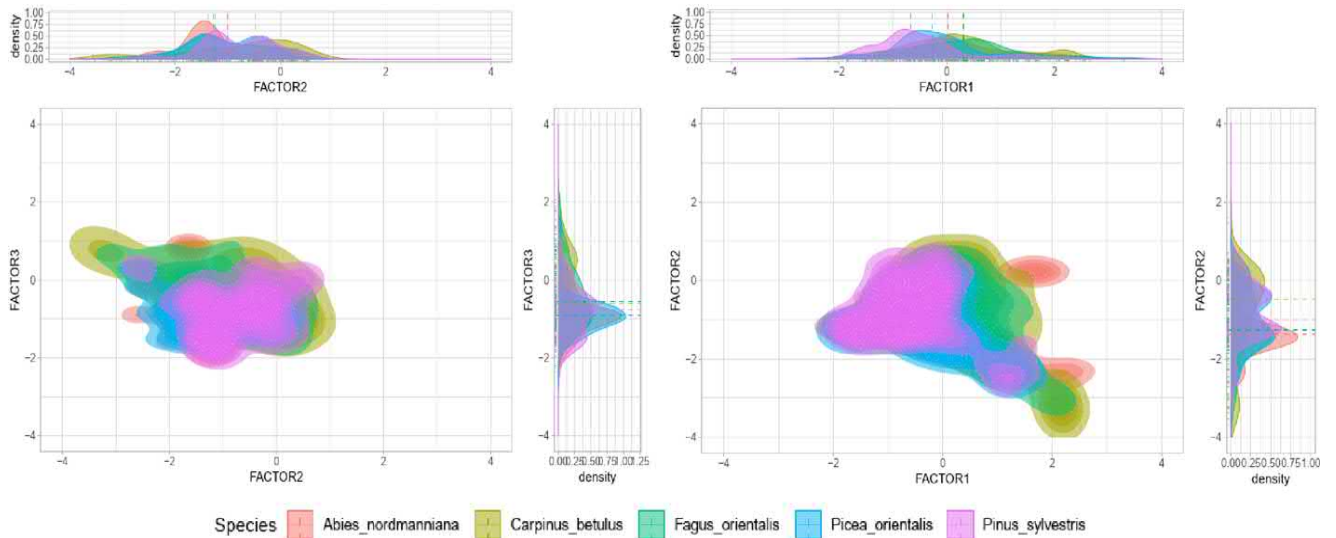


Рис. 20. Визуализация экологических ниш лесобразующих видов в ортогональном пространстве пар факторов (оси PCA).

Подтверждением перекрытия ниш являются высокие (по Rödder, Engler (2011)) значения индекса Schoener's D (табл. 13). Наибольшее перекрытие ниш наблюдается в парах *Abies nordmanniana* – *Picea orientalis*, *Picea orientalis* – *Fagus orientalis*, *Fagus orientalis* – *Carpinus betulus*, что во многом соответствует изложенным выше результатам ВМ-моделирования. Наиболее экологически изолированным от других пород, за исключением *Fagus orientalis*, является вид *Carpinus betulus*.

Таблица 13 – Значения индекса перекрытия экологических ниш Schoener's D лесобразующих видов Кавказа

Вид	<i>Abies nordman.</i>	<i>Picea orientalis</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Fagus orientalis</i>	<i>Carpinus betulus</i>
<i>Abies nordman.</i>	1	0,78	0,68	0,72	0,55
<i>Picea orientalis</i>	-	1	0,69	0,78	0,63
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	1	0,74	0,64
<i>Fagus orientalis</i>	-	-	-	1	0,79
<i>Carpinus betulus</i>	-	-	-	-	1

Широколиственные виды *Carpinus betulus* и *Fagus orientalis*, а также светлохвойный вид *Pinus sylvestris* имеют самые широкие экологические ниши (среднее значение Levins' В составило 0,42, 0,38 и 0,38, соответственно) (рис. 21).

Диапазон подходящих условий для темнохвойных *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* значительно уже (среднее значение Levins' B – 0,23 и 0,28).

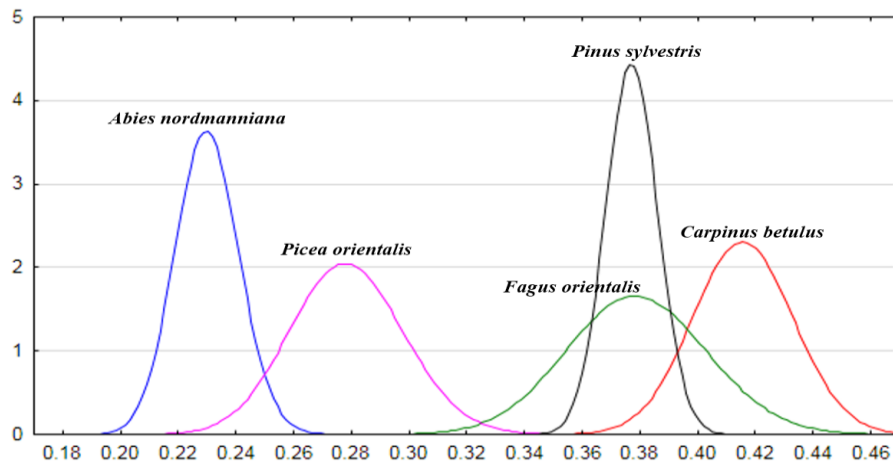


Рис. 21. График распределения значений индекса ширины экологической ниши Levins' B изученных видов. По оси ox – значение Levins' B, по оси oy – плотность.

Таким образом, экологические ниши лесобразующих видов Кавказа по абиотическим факторам среды в целом значительно перекрываются, что подтверждается фактом их совместного произрастания в составе лесных ценозов. В наибольшей степени схожи условия местообитаний *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus*, *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis*. Виды *Carpinus betulus*, *Fagus orientalis* и *Pinus sylvestris* имеют широкие экологические ниши (абиотический компонент), диапазон экологической толерантности *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* по отношению к климатическим и орографическим факторам относительно узок.

5.2 Горные луга субальпийского и альпийского поясов

В подглаве представлены результаты моделирования пространственного распределения широко распространенных на Кавказе пестроовсяницевых и пестрокостровых луговых ценозов с учетом факторов конкуренции между ними и доступности среды.

Согласно *A-моделям*, по три абиотических предиктора имеют значение для пространственного распределения исследуемых типов лугов (табл. 14). В обоих случаях наибольший процентный вклад в построение моделей вносит индекс неровности рельефа TRI.

Таблица 14 – Вклад экологических переменных в модели Maxent распространения пестрокостровых (*Bromus variegatus*) и пестроовсяницевых (*Festuca varia*) лугов

Переменные	Вклад	<i>Bromus variegatus</i>			<i>Festuca varia</i>		
		A-модель	BA-модель	BAM-модель	A-модель	BA-модель	BAM-модель
TRI	PC, %	47,8	4,4	0,5	51,8	12,6	7,4
	PI, %	18,2	11,7	4	21,3	16,3	24,7
	Значения	200-430	0-320	0-320	200-780	280-780	280-780
PETWettestQuarter, мм/мес.	PC, %	30,3	1,4	0,1	16,8	0,6	2,2
	PI, %	41,4	24	0,2	34,1	6,2	2,7
	Значения	90-110	90-110	70-120	80-100	90-100	90-100
PETColdestQuarter, мм/мес.	PC, %	18,1	0,8	0,1	24,6	4,8	1,3
	PI, %	33,9	5	0,3	39,8	5,2	10,4
	Значения	10-15	10-13	10-15	0-10	0-10	0-10
PETDriestQuarter, мм/мес.	PC, %	3,5	4,2	0	3,7	1	2,1
	PI, %	5,3	6,7	0,4	1	8,4	5,8
	Значения	10-20	10-20	10-20	0-20	10-20	10-20
embergerQ	PC, %	0,3	0,9	0	3,1	1,7	1,8
	PI, %	1,2	3,7	0,2	3,8	12,1	13,2
	Значения	100-150	100-150	100-150	100-150	100-130	100-130
<i>Festuca varia</i> встречаемость	PC, %	-	88,3	75,3	-	-	-
	PI, %	-	48,9	82,9	-	-	-
	Значения	-	0,9-1	0,9-1	-	-	-
<i>Bromus variegatus</i> встречаемость	PC, %	-	-	-	-	79,3	61,1
	PI, %	-	-	-	-	51,8	29,9
	Значения	-	-	-	-	0,8-1	0,8-1
Подвижность <i>Festuca varia</i> , км	PC, %	-	-	-	-	-	24,2
	PI, %	-	-	-	-	-	13,4
	Значения	-	-	-	-	-	0-20
Подвижность <i>Bromus variegatus</i> , км	PC, %	-	-	23,9	-	-	-
	PI, %	-	-	12	-	-	-
	Значения	-	-	0-15	-	-	-

Примечание: PC (percent contribution) – процентный вклад фактора в построение моделей, PI (permutation importance) – коэффициент пермутации; Значения – диапазоны оптимальных значений переменных (0,8 порог пригодности), полученные из кривых отклика; Встречаемость видов – вероятность обнаружения сопутствующих видов, при которой анализируемые виды могут быть найдены на том же участке территории с вероятностью $\geq 0,5$. Переменные ENVIREM приведены по P.O. Title, J.B. Vemmels (2018) (табл. 4, подглава 3.2).

Для пестрокостровых лугов оптимальные значения данного показателя соответствуют средне (162-239) и умеренно (240-497) пересеченной местности (по

Riley et al. (1999)). Для пестроовсяницевых лугов диапазон оптимальных значений TRI шире, варьирует от средне до сильно (498-958) неровных склонов. Полученные данные соответствуют наземным наблюдениям, согласно которым пестроостровники в основном распространены на более-менее пологих формах рельефа, в то время как пестроовсяницевые луга занимают склоны разной крутизны, вплоть до сильно крутых поверхностей (Шифферс, 1953; Цепкова и др., 2015; Chadaeva et al., 2021).

Вторым по значимости абиотическим фактором для распространения пестроостровных лугов и третьим для пестроовсянничников является потенциальная эвапотранспирация самого влажного квартала PETWettestQuarter со схожими диапазонами оптимальных значений. В некоторой степени различия в локализации луговых формаций с доминированием *Festuca varia* и *Bromus variegatus* выражены по фактору PETColdestQuarter, вносящему около 25% вклада в построение модели пестроовсянничников. В горах значения эвапотранспирации в холодный (зимний) период снижаются по мере увеличения высоты над уровнем моря (понижение температуры воздуха, наличие постоянного снежного покрова), достигая минимума в высокогорных районах, более характерных для произрастания *Festuca varia*. Диапазон оптимальных значений плювиотермического коэффициента embergerQ с наименьшим вкладом в построение моделей соответствует субгумидному классу климата (Daget et al., 1988), в целом характерному для района исследований.

Во многом схожие результаты показала оценка степени и характера дифференциации «экологических ниш» двух типов лугов с использованием метода KDE. Анализ главных компонент PCA выявил два основных комплексных фактора с суммарной вариацией экологических переменных около 69% (табл. 15). Первый главный фактор сформирован большинством анализируемых предикторов, из которых значимые факторные нагрузки отмечены для параметров температурно-водного режима – embergerQ и PETWettestQuarter. Единственной значимой переменной второго фактора PCA является PETColdestQuarter.

Таблица 15 – Результаты анализа главных компонент (Varimax normalized) экологических переменных в точках присутствия исследуемых типов лугов

Переменные	Фактор 1	Фактор 2
embergerQ	0,80	0,35
PETWettestQuarter, мм/мес.	-0,87	0,27
PETColdestQuarter, мм/мес.	-0,27	0,85
PETDriestQuarter, мм/мес.	-0,63	0,16
TRI	0,63	0,47
Собственное значение	2,27	1,15
Объясненная дисперсия, %	45,49	23,19

Примечание: полужирным выделены факторные нагрузки $> 0,7$.

По обеим осям PCA выражено значительное перекрытие «экологических ниш» пестрокостровых и пестроовсяницевых лугов (рис. 22).

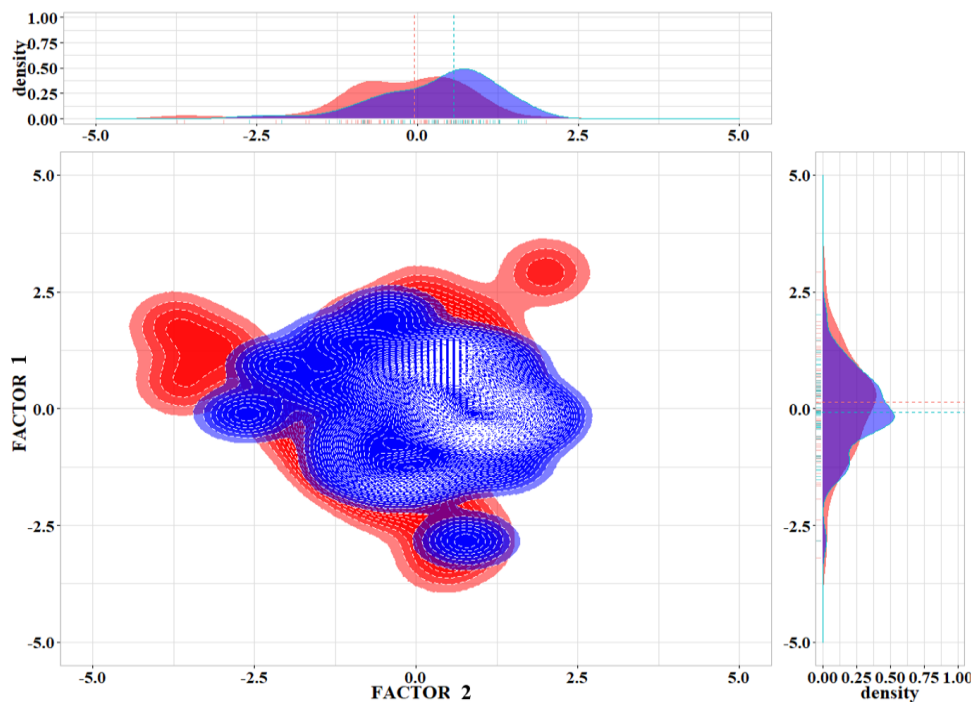


Рис. 22. Визуализация «экологических ниш» пестрокостровых (представлены синим цветом) и пестроовсяницевых (представлены красным цветом) лугов в ортогональном пространстве осей PCA.

Согласно А-моделям, площадь пригодных местообитаний пестрокостровых лугов на Кавказе в 1,5 раза больше, чем пестроовсяницевых (табл. 16).

Таблица 16 – Площади пригодных и оптимальных местообитаний пестрокостровых и пестроовсяницевых лугов Кавказа согласно моделям Maxent

Модели	Пригодные территории, тыс. км ²			Оптимальные территории, тыс. км ²		
	А-модели	ВА-модели	ВАМ-модели	А-модели	ВА-модели	ВАМ-модели
<i>Bromus variegatus</i>	86,1	89,8	79,2	28,6	20,9	25,7
<i>Festuca varia</i>	57,1	44,8	35,5	23,5	14,2	13,5

Учитывая фитоценотическую приуроченность *Bromus variegatus* к субальпийским мезофитным и остепненным, реже альпийским лугам, широко представленным в среднегорьях и высокогорьях Кавказа, границы потенциального распространения пестрокостровников в основном совпадают с границами субальпийского пояса кавказских горных хребтов и их отрогов (включая Большой и Малый Кавказ) (рис. 23а). Потенциально пригодные территории для пестрокостровных лугов достаточно равномерно представлены в горах Кавказа, в то время как оптимальные места произрастания с вероятностью обнаружения около 100% в большей степени сосредоточены в западной и центральной частях Большого Кавказа с относительно влажным климатом (влияние фактора PETWettestQuarter).

А-модель показывает достаточно равномерное распределение в горных районах Кавказа оптимальных местообитаний пестроовсяницевых лугов, площадь которых несколько уступает таковой для пестрокостровников (табл. 16, рис. 24а). Сравнительно узкая полоса оптимальных мест произрастания *Festuca varia* прогнозируется в высокогорных районах Западного и Центрального Кавказа, высокогорных районах Восточного Кавказа, т.е. в границах территорий со стабильно низкими значениями PETColdestQuarter. Относительно слабо подобные участки представлены на Малом Кавказе с меньшими абсолютными высотами.

Значительное перекрытие «экологических ниш», сходство абиотических факторов в оптимальных местах произрастания пестрокостровников и пестроовсяничников, а также литературные данные (подглава 3.1) позволяют предположить наличие сильной межвидовой конкуренции между данными формациями.

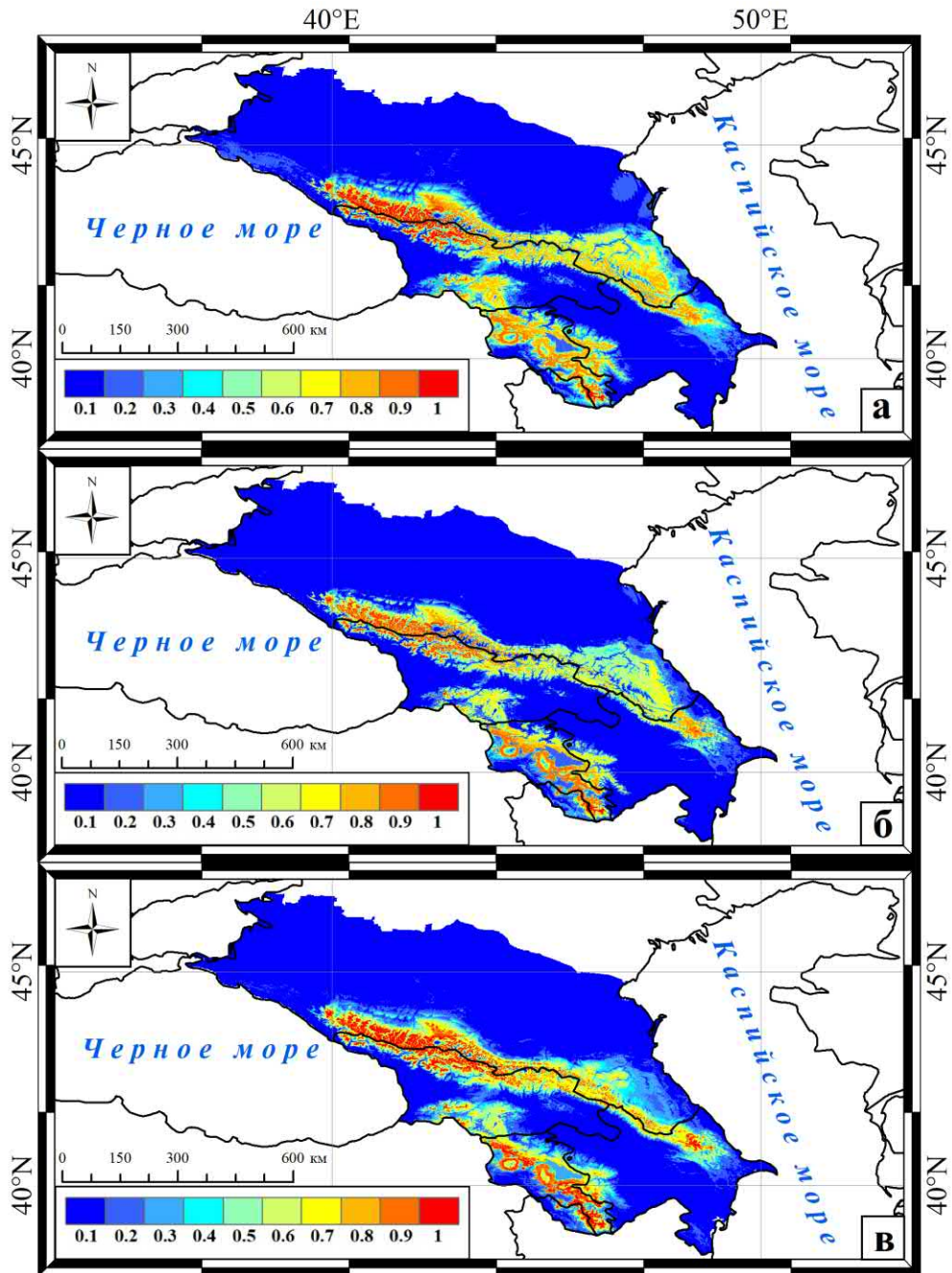


Рис. 23. Карты потенциального распространения пестрокостровых лугов (*Bromus variegatus*) на Кавказе. а – А-модель, б – ВА-модель, в – ВАМ-модель.

Конкуренция со стороны пестроовсяницевых лугов характеризуется 88%-ным вкладом в построение *ВА-модели* пестрокостровников, во многом маскируя влияние абиотических переменных (табл. 14). Участки территорий, оптимальные для произрастания пестрокостровников, с высокой вероятностью 0,9-1 могут быть заняты пестроовсяницевыми лугами (рис. 25).

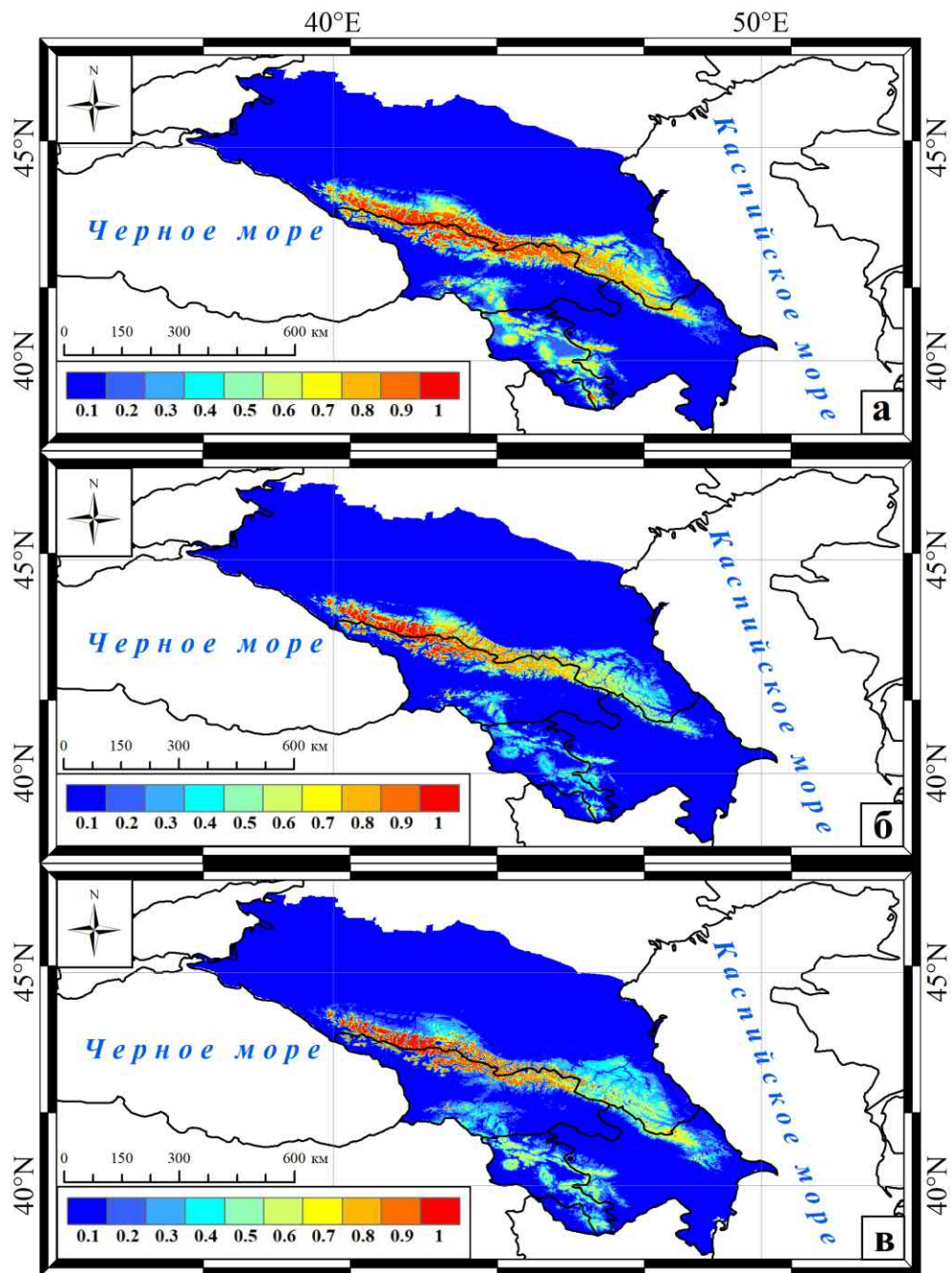


Рис. 24. Карты потенциального распространения пестроовсяницевых (*Festuca varia*) лугов на Кавказе. а – А-модель, б – ВА-модель, в – ВAM-модель.

Фактор конкуренции со стороны пестрокостровых лугов оказывает немногим меньшее влияние на локализацию пестроовсяничников (вклад в модель 79%). При этом участки, оптимальные для произрастания *Festuca varia*, могут быть заняты *Bromus variegatus* с вероятностью – 80-100%.

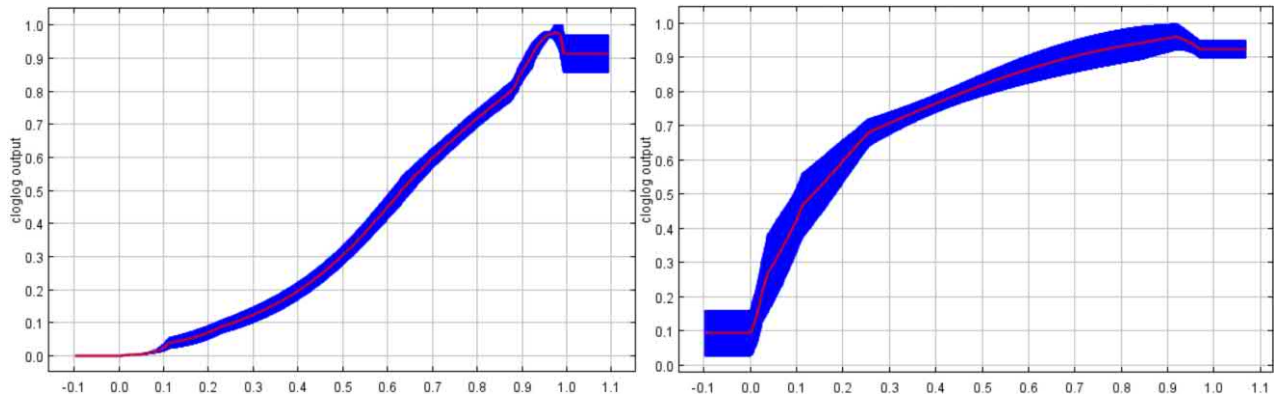


Рис. 25. Графики откликов «точек присутствия» пестрокостровых (слева) и пестроовсяницевых (справа) лугов на фактор конкуренции. По оси oy – вероятность пригодных условий для исследуемого типа лугов, по оси ox – значения вероятности обнаружения конкурирующего типа лугов.

Оптимальные значения абиотических переменных в ВА-моделях локализации лугов в целом сходны с таковыми в А-моделях, за исключением диапазона значений TRI. Для пестрокостровых лугов диапазон оптимальных значений TRI под влиянием фактора конкуренции несколько расширился и сместился в область более пологих склонов – от абсолютно пологих (0-80) до умеренно неровных (табл. 14, рис. 26).

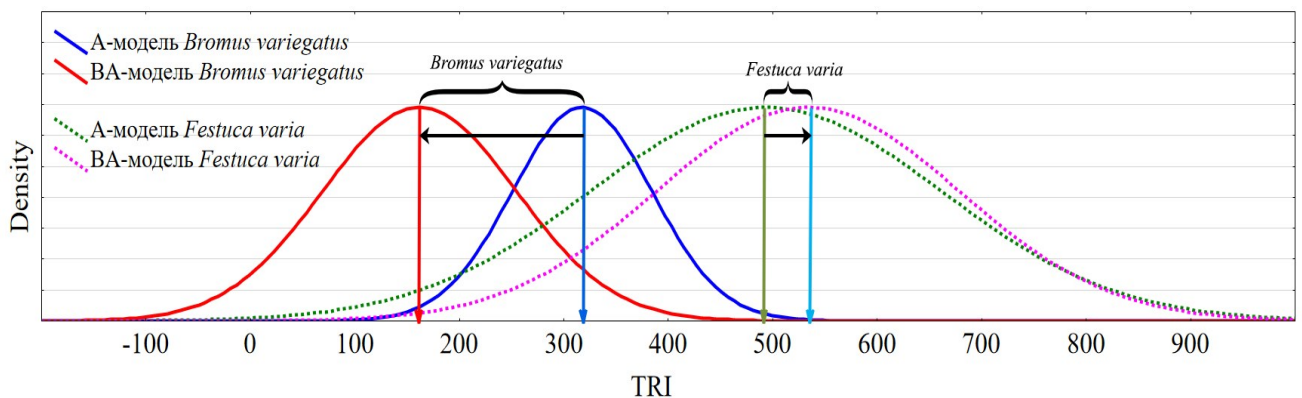


Рис. 26. Смещение диапазонов значений индекса неровности местности TRI пестрокостровых (*Bromus variegatus*) и пестроовсяницевых (*Festuca varia*) лугов под влиянием фактора конкуренции между ценозами.

Сужение диапазона оптимальных значений TRI для пестроовсяницевых лугов обусловлено смещением его нижней границы в область умеренно

пересеченных территорий. Вероятность линейного смещения и/или сужения кривых отклика вдоль абиотического градиента в ответ на влияние фактора конкуренции показана на примере виртуальных видов растений в работе А. Гисан с соавторами (Guisan et al., 2017).

Прогнозируемая ВА-моделью площадь оптимальных мест произрастания пестроовсянничников на Кавказе сократилась на 39,6%, площадь потенциально пригодных местообитаний – на 21,5% (табл. 16) – до более высокогорных территорий в местах локализации, предсказанных А-моделью (рис. 24б). Площади оптимальных и пригодных мест локализации пестрокостровых лугов изменились слабо, как и общая картина распределения вида на Кавказе (рис. 23б).

Фактор конкуренции сохраняет высокий вклад в построение *ВАМ-моделей* пространственной локализации обоих типов лугов (табл. 14). М-фактор, характеризующий доступность среды, занимает второе по значимости место со вкладом в модели более 20%. При этом 50%-ая и выше пригодность территорий сохраняется на расстоянии до 15 и 20 км от оптимальных мест произрастания соответственно пестрокостровых и пестроовсяницевых лугов. Данные достаточно высокие значения М-фактора (учитывая типичную для горных территорий неоднородность природно-климатических условий) ограничивают площади пригодных и оптимальных мест произрастания пестроовсяницевых лугов на 21% и 5% относительно спрогнозированных ВА-моделями (табл. 14, рис. 24в). Площадь пригодных местообитаний пестрокостровников сократилась на 12%, в то время как площадь оптимальных участков возросла на 10% (табл. 14, рис. 23в).

Таким образом, абиотически оптимальные места локализации пестрокостровых лугов Кавказа расположены на средне-умеренно неровных склонах в среднегорьях и высокогорьях всего Кавказа. Оптимальные места произрастания пестроовсяницевых лугов широко представлены в условиях средне-сильно пересеченной местности в полосе среднегорий и высокогорий Кавказа. Для двух типов лугов характерно значительное сходство абиотических условий в местах произрастания и высокий вклад фактора конкуренции в модели

распространения. Абиотически оптимальные местообитания пестроостровников с вероятностью 90-100% пригодны для произрастания пестроовсянничников. Участки, оптимальные для пестроовсяницевых лугов, могут быть заняты пестроостровниками с вероятностью 80-100%. Под влиянием фактора конкуренции имеет место орографическая дифференциация оптимальных местообитаний двух типов лугов: смещение диапазона оптимальных значений TRI пестроостровных лугов в область более пологих склонов, а нижней границы диапазона TRI пестроовсяницевых лугов – в область более пересеченной местности. В результате, площадь пригодных мест произрастания пестроовсяницевых лугов на Кавказе сократилась на 40% (более высокогорные участки), площадь пестроостровников – только на 16%. М-фактор, характеризующийся 15 и 20 км удаления пригодных местообитаний от оптимальных участков, относительно слабо ограничил площади пригодных мест произрастания пестроовсяницевых и пестроостровных лугов относительно спрогнозированных ВА-моделями. Площадь оптимальных местообитаний пестроостровников возросла на 10%. Вероятно, в данном случае имеет значение относительно слабая фрагментированность субальпийских лугов Кавказа, формирующих выраженный пояс на обширных территориях.

5.3 Копытные млекопитающие

В подглаве представлены результаты моделирования экологических ниш и пространственного распределения на Кавказе копытных млекопитающих на примере тура *Capra caucasica*, серны *Rupicapra rupicapra*, кабана *Sus scrofa* и косули *Capreolus capreolus*. 1) Проведено моделирование распространения животных по абиотическим параметрам среды и с учетом пищевых ресурсов, убежищ (луговые и лесные ценозы). 2) Дана оценка экологического сходства местообитаний, характера перекрытия экологических ниш тура и серны.

Наибольший процентный вклад в построение *A-моделей* моделей вносит индекс неровности рельефа TRI (табл. 17).

Таблица 17 – Вклад экологических переменных в модели копытных Кавказа

Переменные	A-модели			ВА-модели			ВАМ-модели		
	PC, %	PI, %	Значения	PC, %	PI, %	Значения	PC, %	PI, %	Значения
<i>Capra caucasica</i>									
TRI	65	48,8	230-680	52,6	39,3	230-780	23,7	20,6	230-780
PETColdestQuarter, мм/мес.	25,3	23,5	0-12	18	17,7	0-12	0,6	2,2	0-12
PETDriestQuarter, мм/мес.	5,1	7	0-15	4,8	15	0-17	0,1	0,8	0-17
embergerQ	3,1	15,9	80-120	3,2	20,6	80-120	0,4	1,5	80-120
PETWettestQuarter, мм/мес.	1,5	4,7	70-90	0,5	2,3	70-90	0,3	1,7	70-90
<i>Festuca varia</i> встречаемость	-	-	-	20	2,7	0,7-1	18,6	4,1	0,7-1
<i>Betula litwinowii</i> встречаемость	-	-	-	0,9	0,1	0,5-1	0,5	0,1	0,5-1
<i>Bromus variegatus</i> встречаемость	-	-	-	0,1	2,2	0,9-1	0,5	0,1	0,9-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	54,4	67,8	0-2
<i>Rupicapra rupicapra</i>									
TRI	73,6	45,8	230-650	48,6	21,1	230-650	18,9	20,2	230-650
PETDriestQuarter, мм/мес.	11,5	24,5	0-17	7,9	23	0-19	4,4	2,4	0-19
PETColdestQuarter, мм/мес.	10,2	13,7	0-12	5,4	10,3	0-12	0	0,1	0-12
embergerQ	4	12,9	100-130	1,2	8,7	100-130	0	0,2	100-130
PETWettestQuarter, мм/мес.	0,7	3,2	70-100	2,1	12,8	70-100	1,4	0,4	70-100
<i>Festuca varia</i> встречаемость	-	-	-	26,4	11,1	0,7-1	17,3	2	0,7-1
<i>Betula litwinowii</i> встречаемость	-	-	-	7,2	8,4	0,9-1	5,2	3,1	0,9-1
<i>Bromus variegatus</i> встречаемость	-	-	-	1,5	4,7	0,5-1	2,6	2,2	0,5-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	51,2	69,4	0-15
<i>Sus scrofa</i>									
TRI	33,4	33,8	50-680	0,2	0,8	0-780	2,1	0,3	0-780
PETDriestQuarter, мм/мес.	20,6	22,8	20-200	1	2,1	0-200	1,6	0,6	0-200
PETWettestQuarter, мм/мес.	20,2	33,1	105-180	19,3	46,3	100-180	3,6	3,5	100-180
embergerQ	20,6	6,9	50-130	0,2	0,3	90-400	0,1	0,2	90-400
PETColdestQuarter, мм/мес.	5,3	3,5	0-25	0	0	0-45	0	0	0-45
<i>Carpinus betulus</i> встречаемость	-	-	-	41,1	23,2	0,8-1	25,4	12,3	0,8-1
<i>Fagus orientalis</i> встречаемость	-	-	-	22,1	11,1	0,8-1	14	0,7	0,8-1
<i>Festuca varia</i> встречаемость	-	-	-	12,6	12,5	0,6-1	0,2	14,1	0,6-1
<i>Betula litwinowii</i> встречаемость	-	-	-	3,5	1,7	0,6-1	2,4	1,1	0,6-1
<i>Bromus variegatus</i> встречаемость	-	-	-	0	0	0,5-1	0	0	0,5-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	50,7	67,3	0-1
<i>Capreolus capreolus</i>									
TRI	72,3	67,8	200-660	43,8	41,6	200-750	31,5	33,6	200-750
embergerQ	18,8	13,4	80-120	13,2	8,6	80-120	3,3	7,5	80-120
PETWettestQuarter, мм/мес.	5,8	10,8	100-150	3,6	10,5	100-150	0,5	1,8	100-150
PETDriestQuarter, мм/мес.	1,7	6,9	0-20	0,9	6,7	0-20	0,9	3	0-20
PETColdestQuarter, мм/мес.	1,4	1,2	0-15	0,9	1,2	0-15	0,4	1,1	0-15
<i>Carpinus betulus</i> встречаемость	-	-	-	20,4	18,4	0,7-1	16,6	13,2	0,7-1
<i>Fagus orientalis</i> встречаемость	-	-	-	17,2	12,9	0,7-1	12,2	5,5	0,7-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	26	30,5	0-10

Примечание: PC (percent contribution) – процентный вклад фактора в построение моделей, PI (permutation importance) – коэффициент пермутации; Значения – диапазоны оптимальных значений переменных (0,8 порог пригодности), полученные из кривых отклика.

Для тура и серны оптимальные значения TRI соответствуют умеренно (240-497) и сильно (498-958) пересеченной местности (по Riley et al. (1999)), характеризуя высокогорный рельеф субальпийского и альпийского поясов как типичных мест локализации этих видов на Кавказе. С другой стороны, полученные данные соответствуют литературным сведениям, согласно которым одним из важнейших факторов в местах локализации этих копытных является наличие скальных выходов, используемых животными как убежища при опасности (Соколов, Темботов, 1993; Пхитиков и др., 2014). В данном случае TRI можно рассматривать в качестве формализованного фактора наличия скальных массивов со сложной орографией. Вторым по значимости предиктором для распространения тура и третьим для серны является эвапотранспирация самого холодного квартала PETColdestQuarter. Оптимум по данному параметру для обоих видов находится в интервале низких значений, характерных для высокогорных районов. Значение в распространении серны имеет также эвапотранспирация самого сухого квартала PETDriestQuarter, который на Кавказе в основном приходится на зимние месяцы (подглава 2.1, рис. 2).

Для кабана оптимальные значения TRI включают весь диапазон вертикальной расчлененности рельефа от пологих (0-80) до сильно неровных склонов, что характерно для вида, занимающего широкий спектр ландшафтов – от равнин и побережий до высокогорий свыше 3000 м над ур. м. (Соколов, Темботов, 1993; Магомедов и др., 2005; Бабаев и др., 2010; Семенов, 2011; Темботова, Пхитиков, 2011; Кулиев, Аскеров, 2012). Данный факт нивелирует роль рельефа как фактора, характеризующего распространение кабана на Кавказе. Помимо PETColdestQuarter и PETDriestQuarter с широким разбросом значений, достаточно высокий вклад в построение А-модели кабана вносит плювиотермический коэффициент embergerQ, варьирующий от семиаридного до гумидного климата (по Daget et al. (1988)), подтверждая экологическую пластичность вида на Кавказе (Соколов, Темботов, 1993; Бабаев и др., 2010; Кулиев, Аскеров, 2012; Пхитиков и др., 2014). Несмотря на вклад в построение модели, выявленные абиотические

параметры из-за высокого варьирования не являются ограничивающими для распространения кабана на Кавказе.

Основными абиотическими факторами, характеризующими пространственное распределение косули в экорегионе, являются TRI (от промежуточно неровных склонов до сильно пересеченной местности) и embergerQ (субгумидный и гумидный типы климата) (табл. 17).

Согласно А-моделям, площадь потенциально пригодных мест обитания серны на Кавказе в 1,8 раза больше, чем тура и кабана (табл. 18).

Таблица 18 – Площади приемлемых и оптимальных местообитаний копытных Кавказа согласно моделям Maxent

Модели	Пригодные территории, тыс. км ²			Оптимальные территории, тыс. км ²		
	А-модели	ВА-модели	ВАМ-модели	А-модели	ВА-модели	ВАМ-модели
<i>Capra caucasica</i>	30,0	31,6	28,1	12,9	14,3	12,6
<i>Rupicapra rupicapra</i>	56,7	26,3	33,4	15,4	7,4	9,3
<i>Sus scrofa</i>	30,6	81,1	40,6	6,6	28,2	13,9
<i>Capreolus capreolus</i>	72,3	33,1	39,5	20,8	7,7	14,9

Картографическая А-модель распределения серны (рис. 27а) во многом соответствует историческому ареалу вида на Кавказе на начало XX в.: широкое распространение на Главном, Боковом и Скалистом хребтах Большого Кавказа с концентрированием популяций на Западном и восточном Кавказе (в том числе в Грузии, Абхазии, Осетии, Чечне и Дагестане, Азербайджане) при низкой численности в Южной Осетии и фактическом отсутствии на Малом Кавказе, в Тальше (Россигов, 1887; Радде, 1899; Сатунин, 1903; Динник, 1910; Туров, 1926; Верещагин, 1959; Темботов, 1972; Гаджиев, Рахматулина, 2000).

Оптимальные территории обитания серны на Большом Кавказе представлены островными участками наиболее высоких частей горных хребтов. Их суммарная площадь ненамного превышает площадь оптимальных местообитаний тура, более компактно расположенных по гребням Главного, Бокового и Скалистого хребтов Большого Кавказа (табл. 18, рис. 28а).

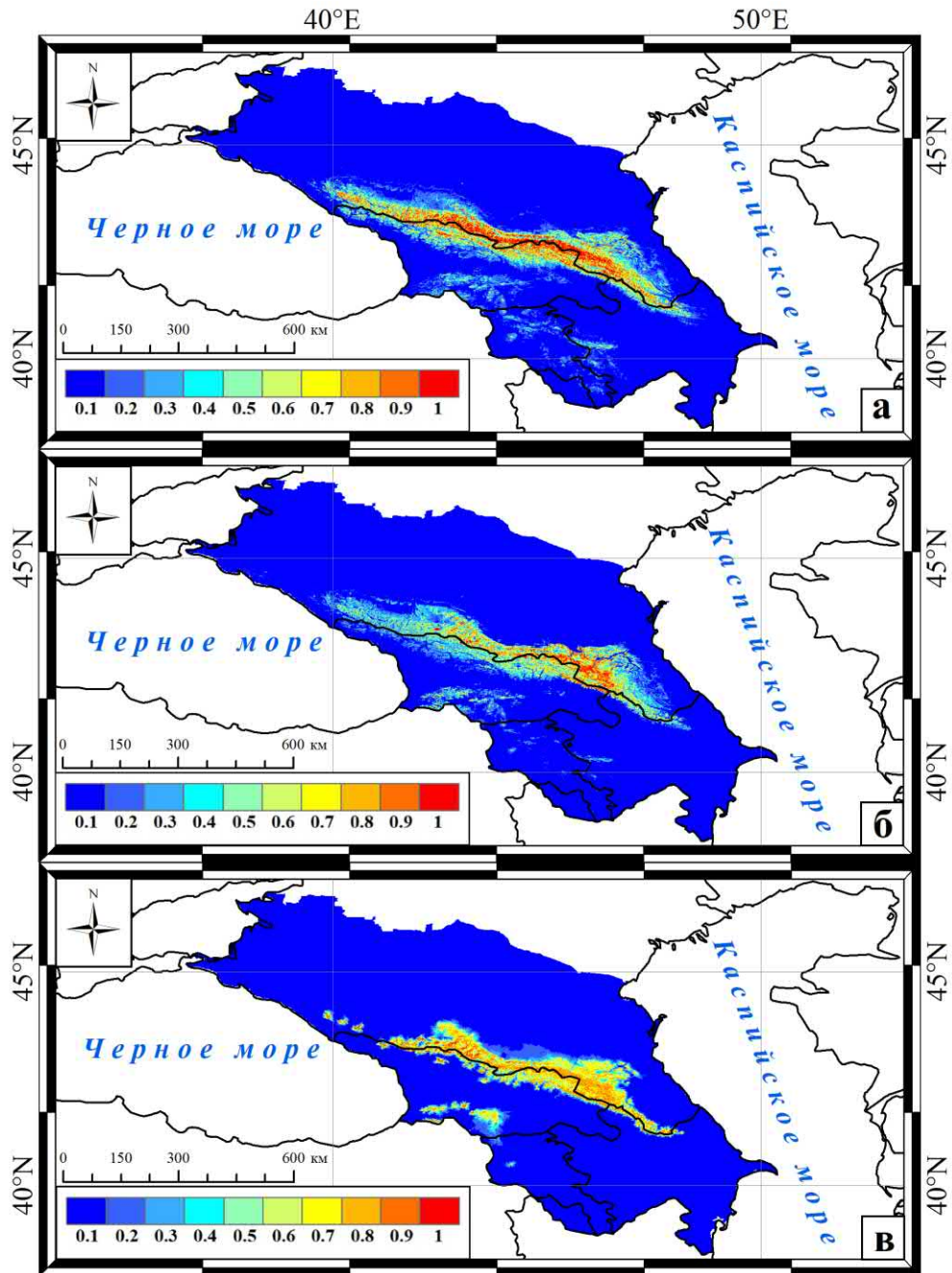


Рис. 27. Карты потенциального распространения серны *Rupicapra rupicapra* на Кавказе. а – А-модель, б – ВА-модель, в – ВАМ-модель.

Потенциальное распространение вида в регионе также во многом соответствует историческому ареалу тура на Кавказе на начало XX в.: от Фишт-Оштенского массива на западе (Динник, 1910) до истоков р. Пирсаат в Азербайджане на востоке (Верещагин, 1938), включая расширение ареала в Дагестане вдоль крупных массивов боковых хребтов (около 4 тыс. км²) (Магомедов и др., 2005), южные и восточные склоны Главного Кавказского

хребта в Азербайджане (Гаджиев, Рахматулина, 2000; Кулиев, Аскеров, 2012), Главный, Боковой и Скалистый хребты на Центральном Кавказе от 1200 до 3600 м над ур. м. (Залиханов, 1967; Темботов и др., 1980).

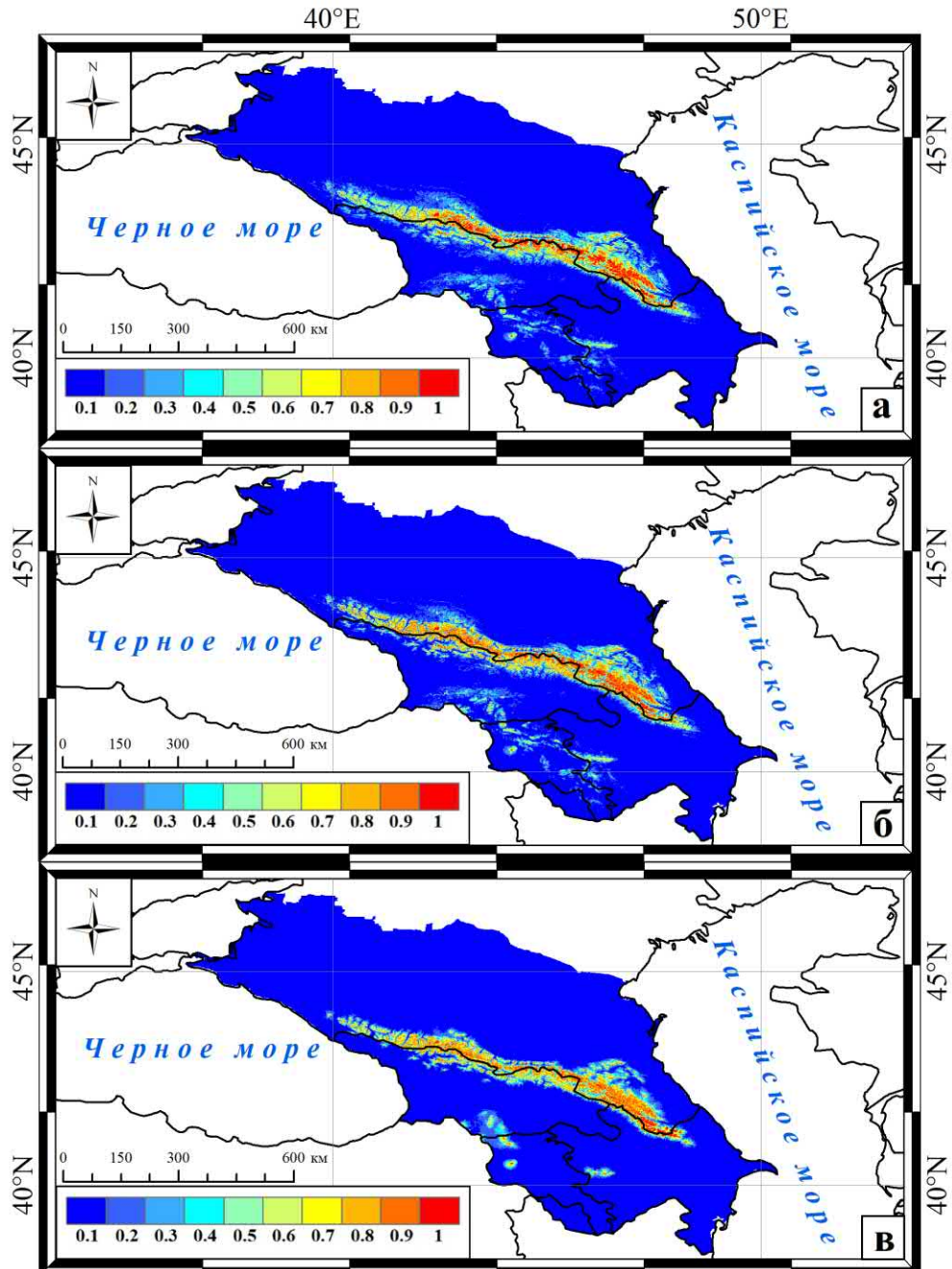


Рис. 28. Карты потенциального распространения тура *Capra caucasica* на Кавказе. а – А-модель, б – ВА-модель, в – ВАМ-модель.

Локализация потенциально пригодных и оптимальных местообитаний кабана на Кавказе, согласно А-модели, носит очаговый характер с выделением

центров ареала в предгорьях-среднегорьях Западного и Центрального Кавказа, северо-запада Малого Кавказа и на юго-востоке Закавказского нагорья (рис. 29а).

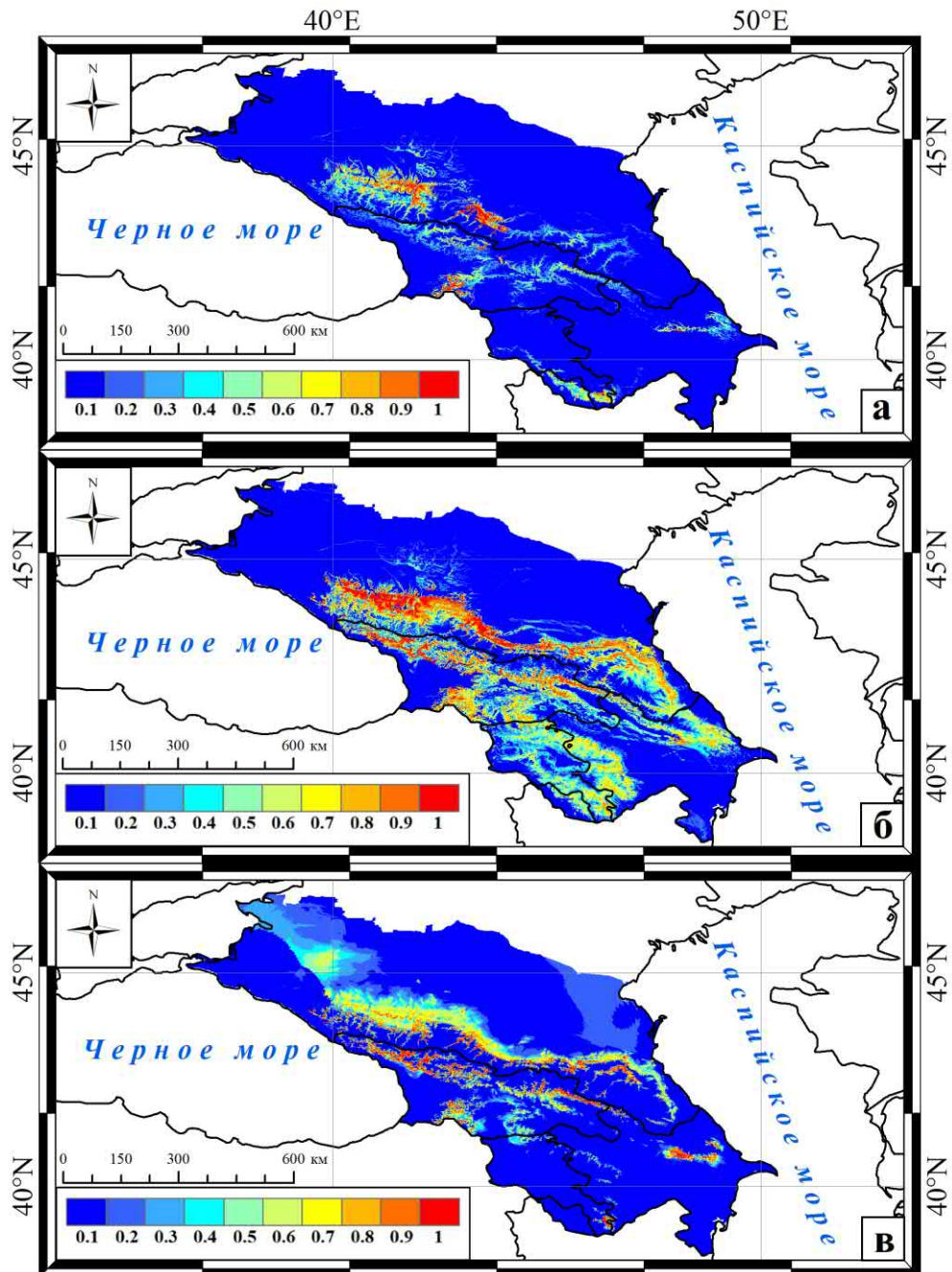


Рис. 29. Карты потенциального распространения кабана *Sus scrofa* на Кавказе. а – А-модель, б – ВА-модель, в – ВАМ-модель.

Максимальную площадь потенциальных и оптимальных местообитаний среди исследуемых видов А-модель прогнозирует для косули (табл. 18, рис. 30а). Вид потенциально широко представлен от предгорий до высокогорного пояса по

всему району исследований, включая Ставропольскую возвышенность на севере и Черноморское побережье на юге, и от Анапы на западе до Гунибского и Сулейман-Стальского (ранее Кюринского) районов Дагестана на востоке, что согласуется с литературными сведениями о распространении косули на начало XX в. (Россигов, 1887; Динник, 1910; Соколов, Темботов, 1993).

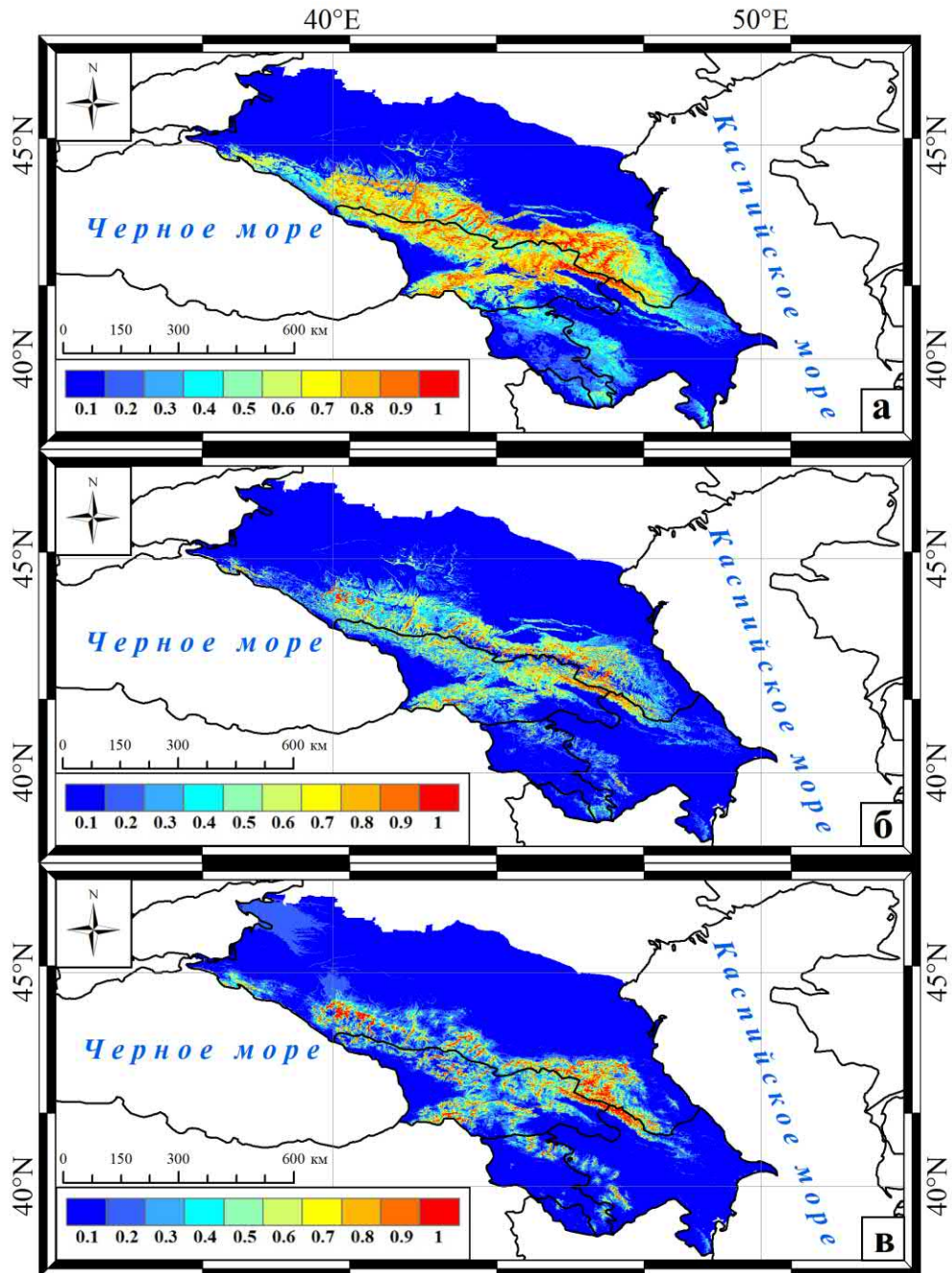


Рис. 30. Карты потенциального распространения косули *Capreolus capreolus* на Кавказе. а – А-модель, б – ВА-модель, в – ВАМ-модель.

ВА-модель, построенная с учетом биотической компоненты экологической ниши кабана, прогнозирует расширение площади потенциально пригодных и оптимальных местообитаний вида в 2,6 и 4,3 раза, соответственно (табл. 18, рис. 29б). Влияние кормовых ресурсов и убежищ (распространение широколиственных лесов из *Carpinus betulus* и *Fagus orientalis*, высокогорных березовых лесов из *Betula litwinowii* и пестрокостровых лугов с доминированием *Bromus variegatus*) полностью маскирует роль абиотических факторов, за исключением РЕТWetttestQuarter, характеризующего влагообеспеченность территорий в летнее время (табл. 17). Наиболее значимыми в распространении вида на Кавказе являются широколиственные леса из граба *Carpinus betulus* и бука *Fagus orientalis*, в меньшей степени – высокогорные пестроовсянищевые луга и березовое криволесье, что соответствует имеющимся литературным сведениям. Показано, что на Центральном и Западном Кавказе наиболее предпочитаемыми местообитаниями кабана являются широколиственные леса, реже субальпийское криволесье на высоте 2500 м над ур. м., а в летнее время – субальпийские луга (Динник, 1910; Соколов, Темботов, 1993; Семенов, 2011; Пхитиков и др., 2014). В Дагестане животные встречаются на альпийских лугах до 3500 м над ур. м., хотя в основном распространены в предгорном Дагестане на высоте 600-2500 м над ур. м. (Бабаев и др., 2010). Таким образом, основными факторами, характеризующими пространственное распределение кабана с характерной широкой экологической валентностью по отношению к абиотическим факторам, являются биотические факторы. С учетом кормовых и защитных условий среды прогнозная ВА-модель в большей степени соответствует историческому ареалу вида на Кавказе: повсеместное распространение по лесным массивам обоих макросклонов Большого Кавказа от дельты Кубани до Апшеронского полуострова, в Закавказье (Лагодехи и Закаталье, долины Куры, Алазани, Араксу), в Ленкоранской низменности и лесах Талыша (Динник, 1910). В результате обезлесения территорий и отстрела животных в XX в. ареал кабана претерпел многократные разрывы с формированием обширных пространств между отдельными

популяциями, сохранившимися в ООПТ или труднодоступных и защищенных укрытиях (горные территории, болотистые участки) (Темботов, 1972; Соколов, Темботов, 1993; Данилкин, 2002). Так, обращает на себя внимание концентрирование оптимальных для вида местообитаний по долинам крупных рек с подъемом в высокогорные районы.

Учет биотических факторов пространственного распределения косули на Кавказе (локализация широколиственных лесов) привел к некоторому снижению роли рельефа и климата в распространении вида (табл. 17), общему сокращению площади потенциальных и оптимальных местообитаний (табл. 18). Прогнозируемые локалитеты с наиболее благоприятными условиями, согласно ВА-модели, фрагментированы и приурочены к участкам облесенных территорий предгорий и среднегорий, а также долинам рек, по которым косуля проникает в высокогорные районы (рис. 30б). Подобная картина современного распространения вида на Кавказе, согласно литературным данным (Соколов, Темботов, 1993), сформировалась в результате оттеснения косули деятельностью человека (выпас скота, отстрел) из типичных для вида равнинных лесостепных районов в лесные, тем более горные, стации.

В ВА-моделях серны и тура орографический фактор по-прежнему оказывает наибольшее влияние на пространственное распределение видов (табл. 17), характеризуя важность защитных условий среды для этих животных. При этом для серны диапазон оптимальных значений TRI не изменился, а для туров расширился в сторону еще более пересеченной местности. Это, вероятно, объясняет некоторое увеличение площади пригодных и оптимальных местообитаний тура на Кавказе (табл. 18, рис. 28б). Влияние климатических факторов в основном несколько снизилось, по-прежнему характеризуя абиотические условия высокогорных территорий Кавказа.

Кормовые ресурсы в виде пестроовсяницевых лугов из *Festuca varia* имеют второе по важности значение для распространения тура и серны. Участки территорий, оптимальные для обнаружения копытных, с высокой вероятностью

(70-100%) заняты пестроовсянниками. Что касается более ценных в кормовом отношении пестроостровых лугов из *Bromus variegatus*, распространенных в основном в субальпийском поясе (подглава 5.2), их вклад в построение ВА-моделей незначителен. Как показано выше, под влиянием антропогенного фактора, прежде всего выпаса скота, копытные вытесняются из субальпийского пояса выше в горы (Соколов, Темботов, 1993; Пхитиков и др., 2014), где выпасаются на преобладающих здесь пестроовсяницевоых формациях.

Наличие убежищ в виде высокогорных березовых криволесий из *Betula litwinowii* имеет некоторое значение для серны (процентный вклад в построение модели около 7%), но практически не значимо для тура. В местах с вероятностью произрастания березняков 90-100% вероятность обнаружения серны составляет более 80%. Это соответствует литературным данным о нередких встречах серны в верхней границе леса (Насимович, 1938; Соколов, Темботов, 1993; Данилкин, 2005; Магомедов и др., 2005; Бибина, 2011; Пхитиков и др., 2014) и использовании березового криволесья для отдыха или укрытия от опасности (Динник, 1910). Тур хоть и встречается у верхней границы лесных ценозов (Насимович, 1938; Котов, 1968; Данилкин, 2005), но доля его обнаружений в субальпийских и альпийских ландшафтах несравнимо выше (Пхитиков и др., 2014).

Биотический компонент пространственного распределения серны ограничил прогнозируемые площади пригодных и оптимальных местообитаний вида более чем в два раза (табл. 18, рис. 27б). Распределение территорий с вероятностью обнаружения серны более 80% в основном носит очаговый характер – по наиболее высокогорным участкам в местах, спрогнозированных А-моделью. Учитывая широкое распространение в горах березовых криволесий и пестроовсянников (основные биотические компоненты ВА-модели вида), резкое сокращение прогнозируемой площади обитания серны может быть связано с конкуренцией за пищевые ресурсы со стороны тура.

Процентный вклад М-фактора в построение *ВАМ-моделей* тура, серны и кабана превышает 50%; наименее важна доступность территорий для

распределения популяций косули (табл. 17). При этом значимое влияние на распространение копытных млекопитающих сохраняет биотический фактор, а для тура, серны и косули – рельеф местности. Расстояние от оптимальных участков, на котором сохраняются пригодные для обитания животных условия (50% порог пригодности местообитаний), для тура и кабана не превышают 1-2 км. Для серны и косули это расстояние достигает 10-15 км. Соответственно, учет М-фактора в моделях распространения первых двух видов определил сокращение площади их пригодных и оптимальных местообитаний (относительно ВА-моделей) (табл. 18, рис. 28в, 29в), особенно существенное для кабана – на 50%. Последнее, вероятно, связано с фрагментированностью широколиственных лесов Кавказа. Для более «мобильных» серны и косули отмечено некоторое увеличение площади пригодных и оптимальных местообитаний (табл. 18, рис. 27в, 30в).

Дифференциация экологических ниш тура и серны. Анализ PCA выявил четыре основных комплексных фактора с суммарной вариацией экологических переменных около 99% (табл. 19). Климатические переменные водно-температурного режима района исследований (PETWettestQuarter, PETColdestQuarter, PETDriestQuarter и embergerQ), формируют первый и третий главные факторы PCA. Второй комплексный фактор характеризует кормовые ресурсы, четвертый фактор – рельеф местности.

Таблица 19 – Результаты анализа главных компонент (Varimax normalized) экологических переменных в точках присутствия тура и серны на Кавказе

Переменные	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
embergerQ	-0,04	0,10	0,99	-0,00
PETWettestQuarter, мм/мес.	0,86	0,05	-0,07	0,02
PETColdestQuarter, мм/мес.	0,96	0,08	-0,16	0,08
PETDriestQuarter, мм/мес.	0,86	0,19	0,19	0,16
TRI	-0,14	0,16	0,00	0,97
<i>Festuca varia</i> встречаемость	0,01	0,94	0,08	-0,25
<i>Bromus variegatus</i> встречаемость	0,26	0,94	0,06	0,03
Собственное значение	2,55	1,06	0,91	0,42
Объясненная дисперсия, %	51,00	21,21	18,38	8,36

Примечание: полужирным выделены факторные нагрузки > 0,7.

По всем четырем осям PCA выражено значительное перекрытие экологических ниш тура и серны (рис. 31).

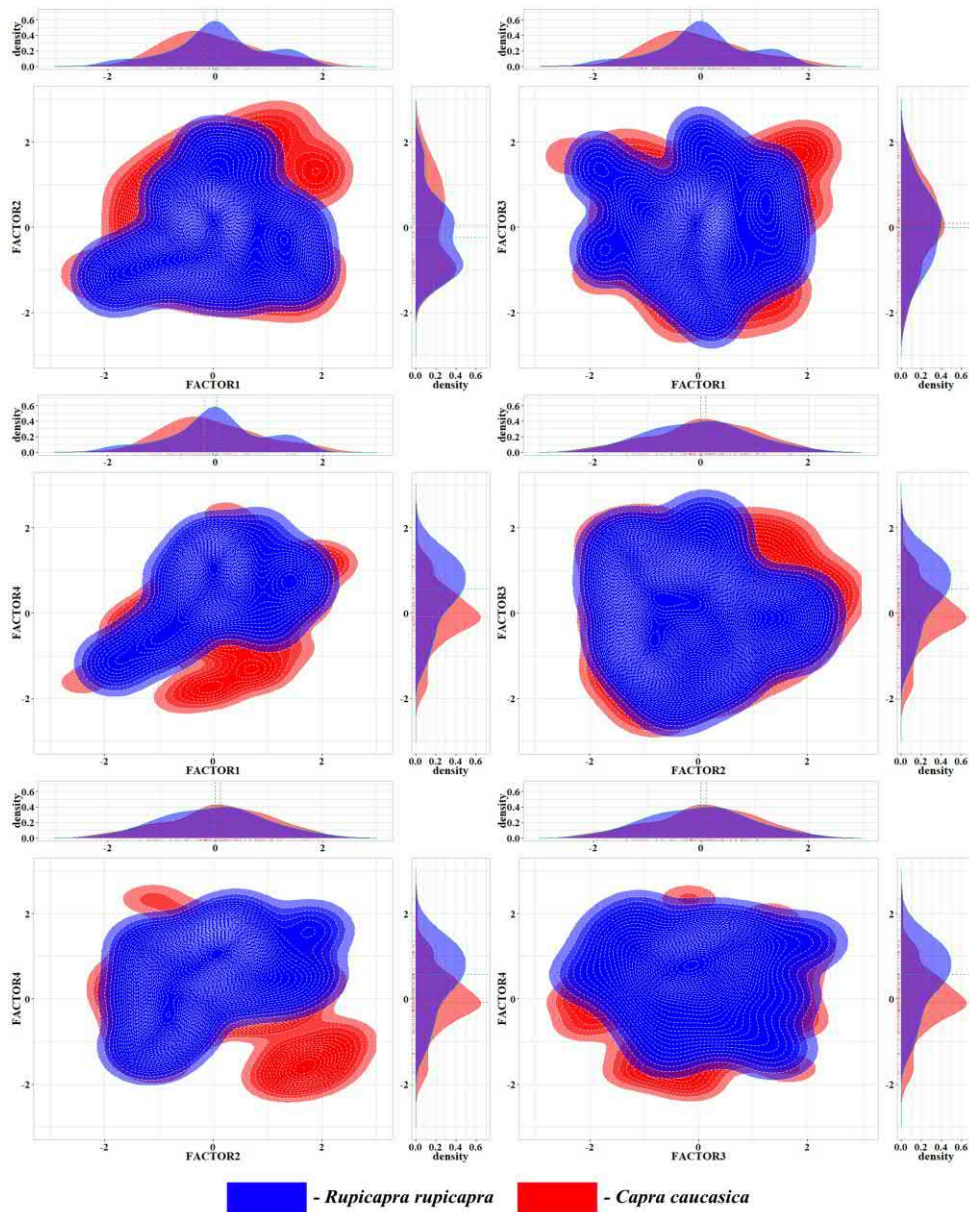


Рис. 31. Визуализация экологических ниш серны *Rupicapra rupicapra* и тура *Capra caucasica* в ортогональном пространстве осей PCA.

В том числе практически полное совпадение ниш отмечено по биотическому (второму) фактору, что свидетельствует о схожести кормовых предпочтений двух видов и подтверждает наличие конкурентных отношений между туром и серной (Попкова, 1967; Котов, 1968; Вейнберг и др., 2000; Морозов, 2007; Горковенко и др., 2014). Некоторая дифференциация условий в

местах локализации копытных наблюдается по орографическому (четвертому) фактору. Данный результат косвенно подтверждает мнение исследователей (Насимович, 1938; Верещагин, 1959; Пхитиков и др., 2014) об избегании сернами обширных скальных выходов и сильно пересеченного горного рельефа – характерных для тура стаций.

Таким образом, основным абиотическим фактором пространственного распределения тура и серны на Кавказе является индекс неровности рельефа TRI, значения которого соответствуют умеренно и сильно пересеченной местности, характеризуя наличие защитных условий среды (участки со сложной орографией, скальные выходы). Главным биотическим фактором распространения видов является кормообеспеченность (наличие пестроовсяницевых лугов). Для серны значение имеет также локализация высокогорных березовых криволесий (убежище). Экологические ниши двух видов слабо дифференцированы. Особенно выражено пересечение ниш по биотическому фактору (кормовые ресурсы), в меньшей степени – по рельефу местности, что подтверждает гипотезы о наличии между туром и серной сильной конкуренции за пищевые ресурсы и о более выраженном предпочтении турами скальных массивов в качестве убежищ. Полученные карты потенциального распространения тура и серны во многом соответствуют историческому ареалу видов на Кавказе на начало XX в.

Модели потенциального распространения кабана на Кавказе показали широкий диапазон изменчивости значимых абиотических факторов и их практически полное нивелирование при учете кормовых ресурсов и убежищ (локализация широколиственных лесов, березовых криволесий и субальпийских лугов Кавказа). Учет биотического фактора привел к увеличению площади пригодных и оптимальных местообитаний кабана в 2,6 и 4,3 раза, позволив получить более реалистичную модель распространения вида в экорегионе.

Пространственное распределение косули на Кавказе во многом определяется рельефом местности (от средне до сильно пересеченной местности), локализацией широколиственных лесов и, в меньшей степени, климатическими

условиями (субгумидный, гумидный климат). При этом А-модель в большей степени соответствует историческому ареалу косули как типично лесостепного вида, некогда широко распространенного по всему Кавказу. ВА-модель наиболее приближена к фрагментированному современному ареалу косули с оптимальными местообитаниями, представленными рефугиумами лесных массивов и высокогорий, долинами крупных рек.

Учет в моделях М-фактора доступности территорий привел к сокращению площади пригодных и оптимальных местообитаний кабана и тура (мобильность всего 1-2 км), но увеличил аналогичные площади для серны и косули (мобильность видов – до 10-15 км).

5.4 Хищные птицы-некрофаги

В подглаве представлены результаты моделирования экологических ниш и пространственного распределения гнезд и гнездовых участков редких охраняемых видов птиц-некрофагов Кавказа – черного грифа *Aegypius monachus*, стервятника *Neophron percnopterus*, белоголового сипа *Gyps fulvus* и бородача *Gypaetus barbatus*. 1) Проведено моделирование локализации гнездовых участков по абиотическим параметрам среды и с учетом пищевых ресурсов (дикие копытные, источники пищи антропогенного происхождения), распределения лесов для дендрофилов, доступности среды (М-фактор). 2) Дана оценка сходства экологических условий в местах гнездования видов.

Наибольший процентный вклад в построение *А-моделей* локализации гнездопригодных участков всех четырех видов птиц вносит индекс неровности рельефа TRI, оптимальные значения которого варьируют от умеренно (240-497) до сильно (498-958) пересеченной местности (табл. 20). Черный гриф на Кавказе заселяет в основном сильно расчлененные лесистые горы, используя для строительства гнезд сосны с уплощенной кроной на вершинах скал и гребнях скалистых хребтов.

Таблица 20 – Вклад экологических переменных в модели Махент хищных птиц

Переменные	А-модели			ВА-модели			ВАМ-модели		
	РС, %	PI, %	Значения	РС, %	PI, %	Значения	РС, %	PI, %	Значения
<i>Aegypius monachus</i>									
TRI	53,7	29,8	300-650	13,7	12,9	300-650	7,6	5,4	300-650
PETWettestQuarter, мм/мес.	20,1	24,9	120-130	2,5	9,8	120-130	0	0	120-130
PETColdestQuarter, мм/мес.	12,3	15,5	15-20	0	0	15-20	0	0	15-20
embergerQ	10,2	9,6	80-120	0,2	2,1	80-120	0	0	80-120
PETDriestQuarter, мм/мес.	3,6	10,3	18-20	0,4	0,5	18-20	0	0	18-20
path_landuse, км	-	-	-	10,2	9,2	20-30	0	0	20-30
path_setlment, км	-	-	-	9	6,3	10-15	0	0	10-15
<i>Pinus sylvestris</i> встречаемость	-	-	-	29,6	30,3	0,8-1	18,9	24,1	0,8-1
<i>Rupicapra rupicapra</i> встречаем	-	-	-	20,4	14,9	0,6-1	16,1	7,8	0,6-1
<i>Capra caucasica</i> встречаемость	-	-	-	13,9	14	0,6-1	6	3,7	0,6-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	50,5	56,8	0-10
<i>Gyps fulvus</i>									
TRI	55,4	42,2	250-650	17,8	15,5	250-650	10,3	8,3	250-650
PETWettestQuarter, мм/мес.	24,2	31,1	120-130	6	14,1	120-130	0,1	0,2	120-130
embergerQ	13,2	7,2	80-100	1,1	2,5	80-100	0,5	3	80-100
PETColdestQuarter, мм/мес.	6,1	15,2	15-20	0,1	1,1	15-20	0	0	15-20
PETDriestQuarter, мм/мес.	1,2	4,4	10-20	3,4	2,2	10-20	0,1	0,1	10-20
path_landuse, км	-	-	-	24,5	22,4	20-35	11,1	7	20-35
path_setlment, км	-	-	-	20,3	19,3	5-10	8,9	10,3	5-10
<i>Rupicapra rupicapra</i> встречаем	-	-	-	10,6	10,9	0,3-1	8,1	7,3	0,3-1
<i>Capra caucasica</i> встречаемость	-	-	-	20,2	10,1	0,3-1	13,3	13,5	0,3-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	46,6	50,4	0-0,1
<i>Neophron percnopterus</i>									
TRI	43,5	46,9	500-650	15,7	24,3	500-650	10,7	15,3	500-650
PETWettestQuarter, мм/мес.	34,1	27,7	125-135	6,4	4,2	125-135	0,5	5,4	125-135
PETColdestQuarter, мм/мес.	10,8	19,6	17-20	5,3	0,5	17-20	0	0	17-20
embergerQ	5,9	2	100-140	1,4	2,5	100-140	0	0	100-140
PETDriestQuarter, мм/мес.	5,7	3,7	17-20	2,5	3,9	17-20	0,1	0,2	17-20
path_landuse, км	-	-	-	37,4	24,7	5-15	20,6	16,4	5-15
path_setlment, км	-	-	-	19,3	22,3	3-10	11,1	6,3	3-10
<i>Rupicapra rupicapra</i> встречаем	-	-	-	6	4,3	0-0,1	0,3	0,3	0-0,1
<i>Capra caucasica</i> встречаемость	-	-	-	6	3,4	0-0,1	0,1	0,4	0-0,1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	56,6	59,3	0-0,1
<i>Gypaetus barbatus</i>									
TRI	52,4	34,2	200-650	10	11,8	200-650	5,1	6,3	200-650
PETWettestQuarter, мм/мес.	20,5	33,4	120-135	5	13,4	120-135	0,1	0	120-135
embergerQ	10,1	2,2	75-140	0,2	0,2	75-140	0,3	1,2	75-140
PETDriestQuarter, мм/мес.	10,3	16,9	20-22	1,4	5,6	20-22	0	0	20-22
PETColdestQuarter, мм/мес.	6,7	13,3	15-17	0	0	15-17	0	0,1	15-17
path_landuse, км	-	-	-	11,7	10,4	10-25	1,6	2,7	10-25
path_setlment, км	-	-	-	5,9	4,9	5-10	2,5	1,1	5-10
<i>Rupicapra rupicapra</i> встречаем	-	-	-	34,6	30,7	0,6-1	23,2	14,2	0,6-1
<i>Capra caucasica</i> встречаемость	-	-	-	21,3	23	0,6-1	16,5	14,7	0,6-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	50,5	59,6	0-0,1

Примечание: РС – процентный вклад фактора в модели, PI – коэффициент пермутации; Значения – диапазоны оптимальных значений переменных (0,8 порог пригодности), полученные из кривых отклика; Встречаемость видов – вероятность обнаружения сопутствующих видов, при которой анализируемые виды могут быть найдены на том же участке с вероятностью $\geq 0,5$. Переменные ENVIREM расшифрованы в табл. 4 (подглава 3.2).

Здесь открывается широкий обзор прилегающих территорий и формируются благоприятные для взлета аэродинамические условия (Белик, 2004; Пшегусов, 2010; Белик, Насрулаев, 2019; Мнацеканов, 2022; Karimov, Mammadov, 2019). Белоголовый сип, стервятник и бородач, типичные представители группы склерофилов, заселяют крутые скальные отвесы (полки, уступы, ниши, гроты) ущелий, каньонов и куэст, береговые обрывы по соседству с открытыми безлесными территориями (Карякин и др., 2018; Белик, Насрулаев, 2019, Белик и др., 2019; Парфёнов, 2019; Ильюх, Шевцов, 2021; Шевцов, Ильюх, 2022; и др.). Орография подобных ландшафтов позволяет птицам просматривать обширные пространства в поисках корма, облегчает взлет и обеспечивает труднодоступность гнезд для хищных млекопитающих (Karimov, Mammadov, 2019).

Вторым по значимости фактором локализации гнездопригодных участков является PETWettestQuarter. Зависимость от водного режима в летний период, на наш взгляд, представляет интерес в плане гнездовой биологии хищных птиц. При изучении колоний белоголового сипа на Центральном Кавказе (Пшегусов, 2010) было отмечено, что увеличение количества годовых осадков в направлении с севера на юг сопровождается смещением сроков появления птенцов (рис. 32).

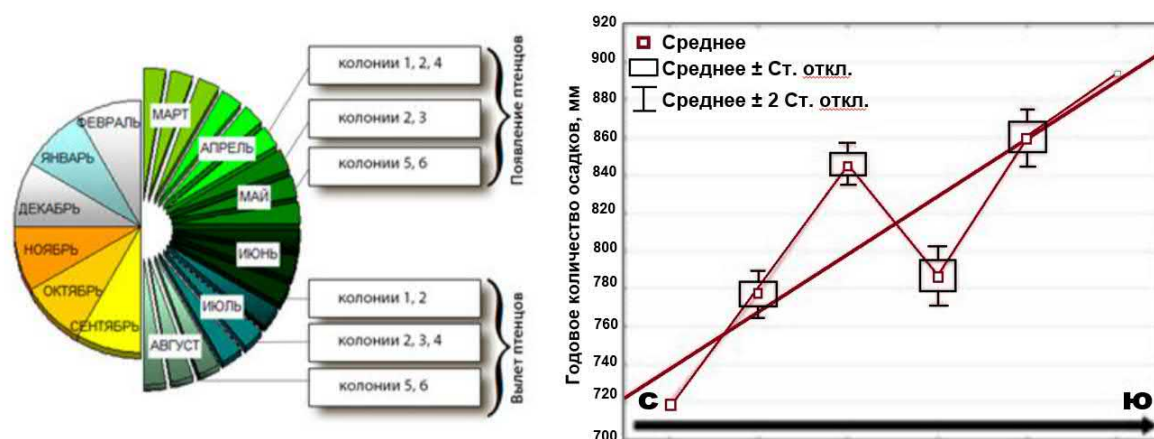


Рис. 32. Зависимость фенологии появления и вылета птенцов белоголового сипа от параметров водного режима мест гнездования. 1-6 – номера изученных колоний по порядку: Хабаз, Гунделен, Былым, Бедык, Чегем, Безенги.

Значимость количества осадков в летнее время может быть обусловлена их влиянием на условия выкармливания пуховых птенцов (июнь) и вылет оперившихся птенцов (август). Вклад в построение моделей Maxent остальных абиотических параметров не превышает 10-13%.

Согласно А-моделям, наибольшая площадь потенциально пригодных и оптимальных территорий для гнездования на Кавказе характерна для бородача (табл. 21). В природе гнездовые участки вида отмечены в широком диапазоне высот над уровнем моря на отрогах Главного, Передового, Бокового, Скалистого, реже Пастбищного хребтов Большого Кавказа: 1000-2200 м в Карачаево-Черкесии (Караваев, Витович, 2021), 2100 м в Южной Осетии (Edisherashvili, 2011), 1400-2000 м в Кабардино-Балкарии (Пшегусов, 2010), 1800 м в Северной Осетии (Комаров, 2017), 1450 м в Ставропольском крае (Ильях, Шевцов, 2021), 550 м во Внутригорном Дагестане (Белик, Насрулаев, 2019), практически на уровне приморской низменности – на краевых хребтах Дагестана (Белик, 2014).

Таблица 21 – Площади приемлемых и оптимальных местообитаний хищных птиц-некрофагов согласно моделям Maxent

Модели	Пригодные территории, тыс. км ²			Оптимальные территории, тыс. км ²		
	А-модели	ВА-модели	ВАМ-модели	А-модели	ВА-модели	ВАМ-модели
<i>Aegypius monachus</i>	35,9	13,2	25,0	10,7	3,0	7,3
<i>Gyps fulvus</i>	16,7	4,8	1,4	4,6	1,5	1,1
<i>Neophron percnopterus</i>	22,6	11,4	9,1	9,5	5,0	5,6
<i>Gypaetus barbatus</i>	48,8	22,6	6,1	16,9	5,5	4,1

На склонах Малого Кавказа в Азербайджане гнездовые локации бородача зарегистрированы на высоте 1200-2570 м над ур. м. (Karimov, Mammadov, 2019). Нижняя высотная граница распространения вида в предгорьях при наличии пригодных для заселения скальных участков, вероятно, лимитирована фактором беспокойства (Караваев, Витович, 2021). В целом, пригодные и оптимальные местообитания вида прогнозируются практически во всех горных системах

Кавказа с центром обилия в западной части северного макросклона Большого Кавказа (рис. 33а).

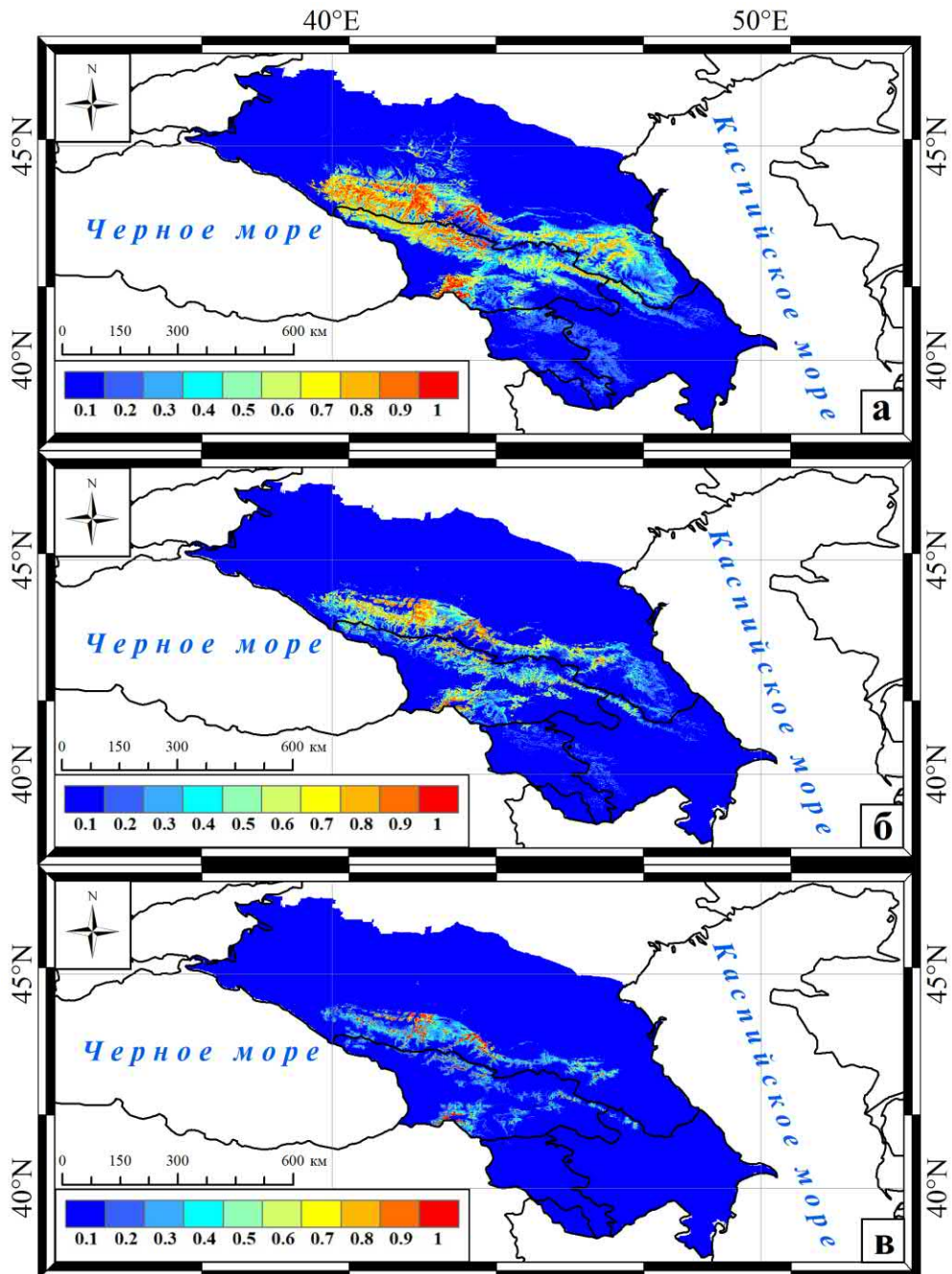


Рис. 33. Карты потенциальной локализации гнездовых участков бородача *Gypaetus barbatus* на Кавказе. а – А-модель, б – ВА-модель, в – ВАМ-модель.

Здесь, согласно литературным сведениям (Тильба, 2014; Ильюх, Шевцов, 2021), в оптимальных условиях обитания сосредоточена основная гнездовая

группировка бородача. Второй центр ареала расположен во Внутригорном Дагестане с его развитой сетью скалистых хребтов – единственном регионе Северного Кавказа, где популяция бородача, повсеместно сокращаясь на Кавказе, оставалась относительно стабильной на протяжении XIX-XX вв. (Белик, 2014). На южном макросклоне Большого Кавказа потенциально гнездопригодные территории сконцентрированы в средне- и высокогорных районах западной и центральной частей, сужаясь до линии высокогорий на востоке. По наблюдениям П.А. Тильба (2014), в российском Причерноморье бородач предпочитает высокогорные районы и, предположительно, гнездится на южных склонах г. Чугуш и хр. Ассара. В Южной Осетии гнездовой участок также расположен в высокогорьях – у южного портала Рокского туннеля (Edisherashvili, 2011). Шесть гнездовых локаций бородача отмечены в средне- и высокогорных районах Малого Кавказа и фактически отсутствуют в Талышских горах (Karimov, Mammadov, 2019), что также соответствует полученной А-модели.

Вторым по площади распространения на Кавказе среди исследуемых видов, согласно А-модели (табл. 21), является черный гриф. Оптимальные территории для гнездования грифа прогнозируются в среднегорных районах и высокогорьях (по долинам крупных рек) северного макросклона Большого Кавказа (рис. 34а), что согласуется с литературными данными. Так, гнезда грифа в основном отмечены в среднегорьях Скалистого хребта, редко на отрогах Главного и Бокового хребтов Большого Кавказа: 1480 и 2000 м над ур. м. в долине р. Малая Лаба Краснодарского края (Перевозов, 2020), 1500 и 2200 м – в окр. с. Хабаз и в верховьях р. Ирик Кабардино-Балкарии (Моламусов, 1961; Караваев, Потапенко, 2018), 1700 и выше 2000 м – в районе горы Баранаха и пос. Домбай Карачаево-Черкесии (Белик, 2004; Караваев, Потапенко, 2018), около 1300-1500 м – в окр. с. Махческ Северной Осетии (Мнацеканов, 2022). Нами при реализации проекта WWF «Сохраним лес – дом пернатых хищников» (2020-2022 гг.) гнезда грифа найдены на отрогах Скалистого и Бокового хребтов на высоте 1200-1800 м над ур. м. (окр. сел. Сармаково, Лашкута, В. Баксан Кабардино-Балкарии).

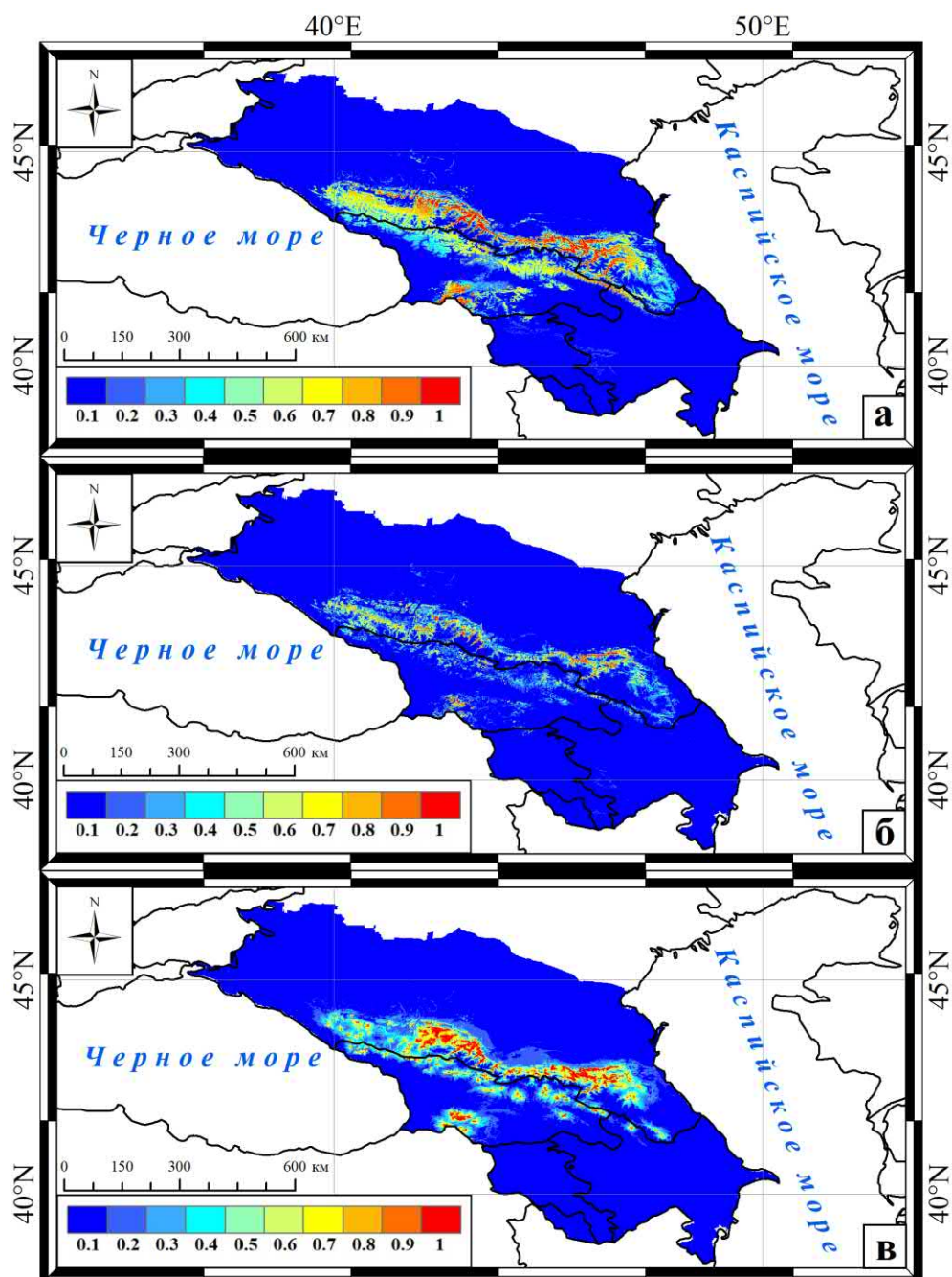


Рис. 34. Карты потенциальной локализации гнездовых участков черного грифа *Aegypius monachus* на Кавказе. а – А-модель, б – ВА-модель, в – ВАМ-модель.

Крупный центр обилия вида в регионе А-модель прогнозирует в Дагестане, разветвленная сеть скалистых хребтов которого считается оптимальной территорией для гнездования грифа на Кавказе (Белик, 2004). Здесь вид отмечен в долинах рек Аварское Койсу и Каракойсу, но встречается и в лесистых горах приморского хребта (Белик, 2004). Небольшие участки потенциально гнездопригодных территорий локализованы на южных склонах Главного

Кавказского хребта и на западных хребтах Малого Кавказа. Здесь в границах Азербайджана найдено всего два гнезда грифа (363-1486 м над ур. м.) (Karimov, Mammadov, 2019), в Грузии – также два гнездовых участка (Abuladze et al., 2011).

Локализация оптимальных местообитаний стервятника на Кавказе носит очаговый характер с выделением трех центров потенциального ареала – в западной, центральной и восточной частях северного макросклона Большого Кавказа (рис. 35а). При этом выраженная концентрация прогнозируемых мест гнездования вида в полосе предгорий-среднегорий соответствует данным наземных наблюдений о локализации гнездовых участков стервятника на высоте 200-1200 м над ур. м. (Шевцов, Ильюх, 2022). Так, на территории Дагестана (восточный центр ареала), где в XIX-XX вв. стервятник считался обычным, местами многочисленным, видом (Белик, 2014), основная масса птиц гнездится на высоте не более 1000 м над ур. м. в предгорьях и внутригорных котловинах (например, хребет Нарат-Тюбе, края котловины Орота и Буйнакской котловины) (Карякин и др., 2018; Белик, Насрулаев, 2019). Отдельные случаи гнездования вида отмечены на высоте около 2000 м над ур. м. (р. Каракойсу и Аварское Койсу) (Белик и др., 2011; Карякин и др., 2018), что также соответствует полученной модели. На Центральном Кавказе с центром обилия вида в Кабардино-Балкарии места гнездования стервятника строго приурочены к Пастбищному и Скалистому хребтам на высоте до 1800 м над ур. м. (Пшегусов, 2010). Также на отрогах Пастбищного хребта вид сохранился на гнездовании в Ставропольском крае – в окрестностях Кисловодска (Шевцов, Ильюх, 2022). Третий крупный центр ареала вида на Кавказе, согласно А-модели, расположен на Северо-Западном Кавказе. Здесь, согласно обзору В.П. Белика (2014), стервятники обитали у горы Собер-Баш и в окр. Майкопа, но в настоящее время, по всей видимости, исчезли. Также из-за постоянного преследования людьми вид практически исчез на Черноморском побережье, где ранее гнезвился на скалах в окр. Туапсе, Геленджика, Сочи, Сухума, Пицунды (Белик, 2014), а сейчас редко встречается на пролёте и летних кочевках (Тильба, 2014). Небольшие участки

гнездопригодных территорий прогнозируются также на Малом Кавказе и в Закавказье, где в границах Азербайджана отмечено 15 гнездовых локаций (160-1850 м над ур. м.) (Karimov, Mammadov, 2019), в Грузии – 11 гнезд (Abuladze et al., 2011), в Армении – 52-56 семейных пар (Aghababyan, Ananyan, 2011).

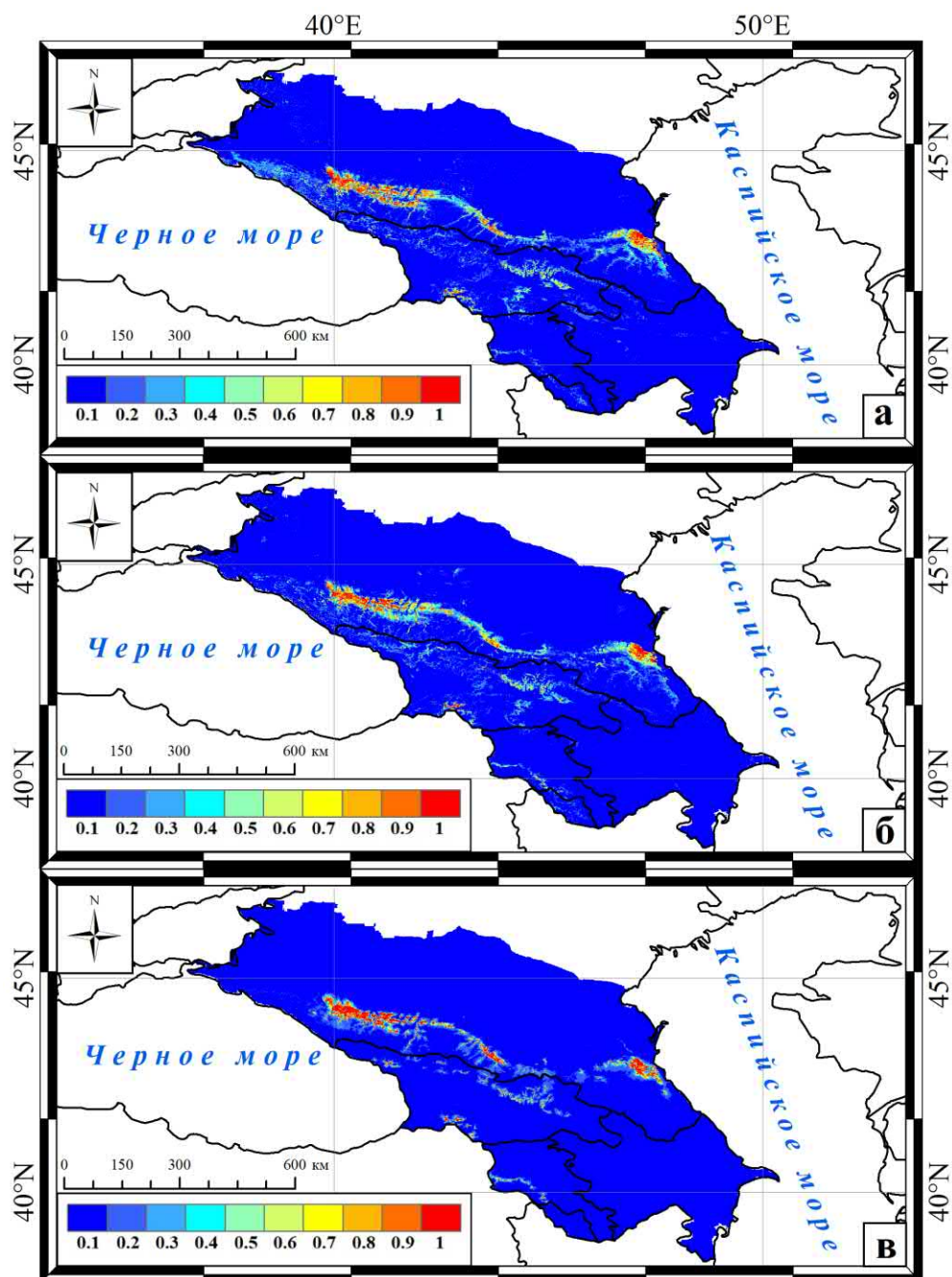


Рис. 35. Карты потенциальной локализации гнездовых участков стервятника *Neophron percnopterus* на Кавказе. а – А-модель, б – ВА-модель, в – ВАМ-модель.

Минимальную площадь потенциальных и оптимальных мест гнездования на Кавказе А-модель прогнозирует для белоголового сипа (рис. 36а).

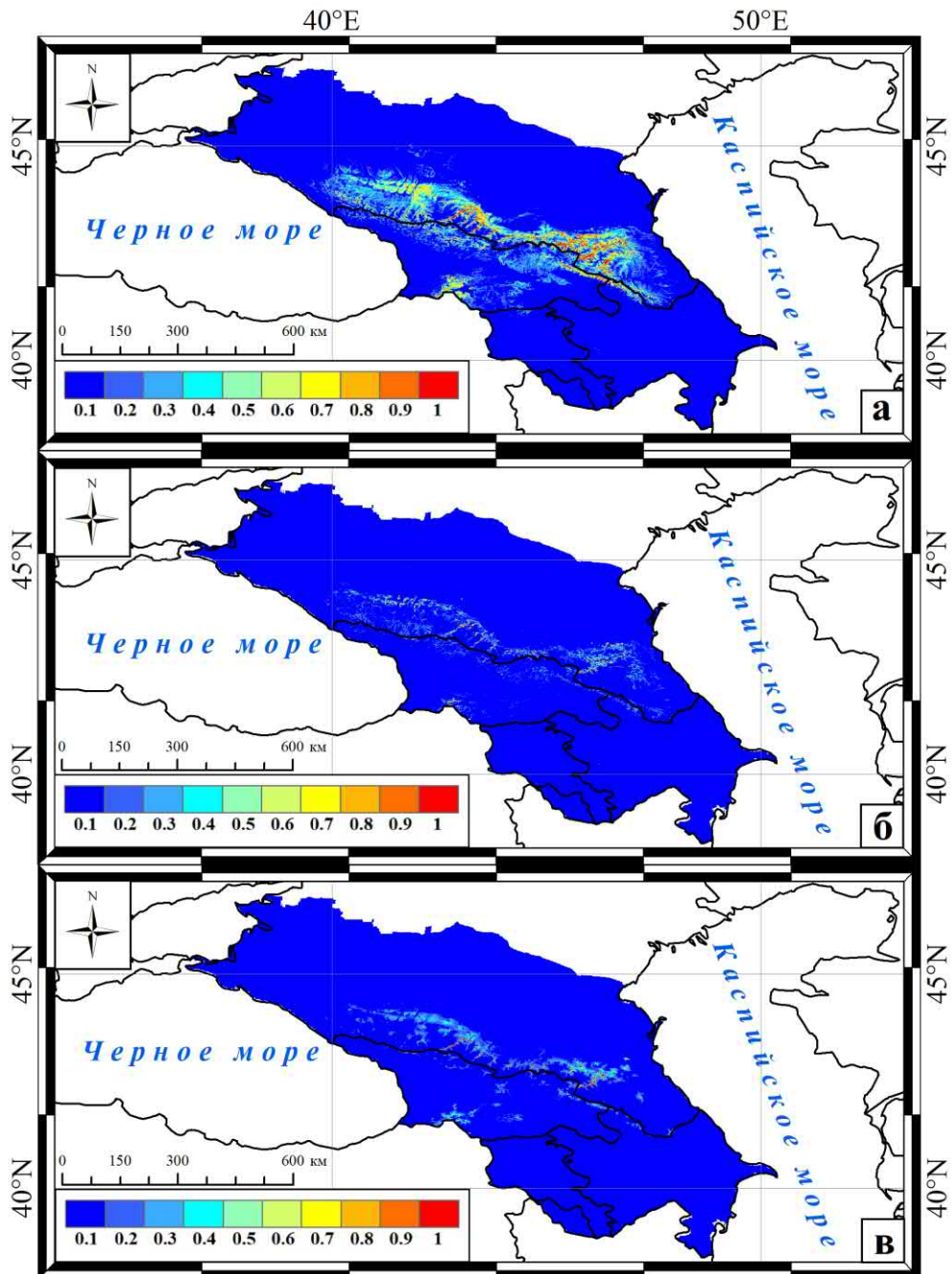


Рис. 36. Карты потенциальной локализации гнездовых участков белоголового сипа *Gyps fulvus* на Кавказе. а – А-модель, б – ВА-модель, в – ВАМ-модель.

Гнездопригодные участки вида концентрируются в предгорьях-среднегорьях и по долинам крупных рек в высокогорьях северного макросклона Большого Кавказа (с выделением центров ареала на Центральном и Восточном

Кавказе), а также в узкой полосе гор восточной части южного макросклона и на западных хребтах Малого Кавказа (рис. 36а). Согласно литературным данным, основные места гнездования сипа расположены в среднегорных районах Скалистого и Передового (реже Пастбищного и Бокового) хребтов Большого Кавказа от Краснодарского края до Дагестана с наибольшей плотностью на Центральном Кавказе (Пшегусов 2010; Белик, 2014; Белик и др., 2019; Парфёнов, 2019). Так, в границах Кабардино-Балкарии известно 10 колоний сипа (Пшегусов 2010; Белик и др., 2019), еще три колонии на отрогах Скалистого и Пастбищного хребтов (окр. г. Тырнауз, сел. Лашкута и Каменноостское) обнаружены нами при реализации проекта WWF «Сохраним лес – дом пернатых хищников» (2020-2022 гг.). Колония сипов отмечена также на отрогах Скалистого хребта в окр. Кисловодска (1200 м над ур. м.) (Ильях, Шевцов, 2021). Во Внутригорном Дагестане, где прогнозируется второй крупный центр ареала вида, В.П. Беликом с соавторами (Белик и др., 2011) насчитано пять колоний сипов по рекам Шураозень, Каракойсу, Аварское Койсу, Сулак. В районе российского Причерноморья с низкой прогнозируемой вероятностью обнаружения колоний сип является редким залетным видом (Тильба, 2014). На территории Грузии отмечено девять колоний сипов (Abuladze et al., 2011), в Азербайджане – пять гнездовых локаций на южных склонах Большого Кавказа (до 1645 м над ур. м.) (Karimov, Mammadov, 2019).

ВА-модели, построенные с учетом биотического компонента экологической ниши исследуемых видов, прогнозируют значительное сокращение площадей потенциально пригодных и оптимальных мест гнездования – практически равномерно по всему ареалу, предсказанному А-моделями (табл. 21, рис. 33б-36б). При этом влияние биотических факторов маскирует роль абиотических условий среды, за исключением рельефа местности (TRI) (табл. 20).

Наиболее значимыми в локализации гнездопригодных территорий черного грифа на Кавказе являются пространственное распределение сосновых лесов из *Pinus sylvestris* (вклад в построение модели около 30%) и распространение диких

копытных – серны *Rupicapra rupicapra* и тура *Capra caucasica* (суммарный вклад около 34%). Известно, что гриф черный предпочитает гнездиться на обломанных и уплощенных верхушках старых сосен – как отдельно стоящих деревьев (Белик, 2004; Караваев, Потапенко, 2018; Мнацеканов, 2022), так и в составе куртинных сосняков (Белик, 2004; Белик, Насрулаев, 2019; собственные наблюдения). Данные о гнездовании грифа на Кавказе в кронах берез (Караваев, Потапенко, 2018), можжевельника (Karimov, Mammadov, 2019), боярышника (собственные наблюдения), на утесах и земле (Karimov, Mammadov, 2019) можно рассматривать в качестве частных случаев. Заселяя среднегорные (реже высокогорные) районы, гриф в основном кормится на субальпийских ландшафтах Бокового и Скалистого хребтов (Белик, 2014; Ильюх, 2017), где его пищевой базой, помимо домашнего скота, являются дикие копытные – тур и серна. Показано, что значительное увеличение популяции диких копытных в высокогорных заповедниках способствовало росту численности грифа на Северном Кавказе во второй половине XX вв. (Белик, 2014), а массовое браконьерство на рубеже XIX-XX вв. стало одной из основных причин сокращения популяций птиц-некрофагов в регионе (Мнацеканов, Тильба, 1998). Вместе с тем, довольно широкий диапазон вероятности обнаружения тура и серны (0,6-1) в местах с высокой вероятностью гнездования грифа (0,8-1) свидетельствует о факультативности данного фактора в распределении гнездовых участков птиц. Значительную долю рациона грифа черного на высокогорных отгонных пастбищах и среднегорных летних выпасах составляет падаль домашних животных (Белик, 2004, 2014; Ильюх, 2017; Мнацеканов, 2022). В то же время, повышенная уязвимость гнезд, расположенных на деревьях, заставляет птиц гнездиться вдали от мест массового скопления людей (Белик, 2004). При суммарном вкладе в ВА-модель фактора расстояния от гнездовых участков до животноводческих хозяйств и населенных пунктов около 19%, оптимальные значения дистанции составляют не менее 10-20 км (табл. 20).

Пространственное распределение диких копытных имеет большое значение также для локализации гнезд бородача (суммарный вклад в модель около 46%).

Птицы в основном охотятся в субальпийском и альпийском поясах или степях низкогорий в местах концентрации домашних и диких копытных (Белик, 2014; Ильях, Шевцов, 2021; Караваев, Витович, 2021; Karimov, Mammadov, 2019). Предпочитая свежие туши, вид часто встречается в высокогорье, где процесс деградации падалицы протекает относительно медленно (Karimov, Mammadov, 2019). Здесь важным источником пищи бородача являются трупы погибших в лавинах животных. Так, в Тебердинском заповеднике в гнездах были отмечены остатки тура и серны, а сами птицы слетались на выстрелы охотников, добывающих и разделывающих животных (Караваев, Витович, 2021). По наблюдениям исследователей (Комаров, 2017), падаль диких копытных также составляла основу рациона птенцов в гнездах бородача, расположенных у верхней границы среднегорий в Северной Осетии. При этом находки черепов турят свидетельствовали о значительной роли активной охоты в питании вида (Комаров, 2017). В низкогорном поясе основным источником питания бородача являются домашние животные и пищевые отходы, а локализация птиц во многом определяется наличием фермерских и частных животноводческих хозяйств, свалок и пикниковых площадок, пунктов общественного питания вблизи населенных пунктов (Караваев, Витович, 2021). Так, несколько пар гнездятся в 5 км от города-курорта Кисловодска (Ильях, Шевцов, 2021). С другой стороны, эта осторожная птица предпочитает строить гнезда в удаленных от человека местах (Ильях, Шевцов, 2021). Суммарный вклад в ВА-модель бородача фактора расстояния до населенных пунктов и объектов животноводства составляет около 18% при минимальных значениях оптимальной дистанции 5-10 км.

Преобладание роли домашних животных в качестве кормового ресурса над дикими копытными более выражено для белоголового сипа. Суммарный вклад факторов локализации тура и серны в построение ВА-модели вида составляет 31% при широком диапазоне вероятности обнаружения этих копытных в окрестностях колоний сипов (0,3-1). Вклад формализованного фактора доступности пищевых ресурсов антропогенного происхождения (фермы,

населенные пункты) суммарно достигает 45%, что согласуется с литературными данными. Показано, что кормовыми станциями сипа являются субальпийские и альпийские луга, открытые пространства предгорий с развитым скотоводством (Белик, 2014; Ильюх, 2017; Парфёнов, 2019). Резкое сокращение поголовья скота на Северном Кавказе в конце XX в. привело к распаду крупных колоний белоголовых сипов в отдельных районах с выселением птиц в более низкогорные территории и вынужденными трофическими кочевками на равнины (Ильюх, 2017; Парфёнов, 2019). Новые колонии сформировались в окрестностях сел и городов (Кисловодск, Пятигорск, Хабаз, Лашкута, Каменноостское), где сипы в скоплениях птиц-некрофагов нередко отмечаются на свалках и в местах падежа скота (Белик, 2014; Ильюх, Шевцов, 2021; Мнацеканов, 2022; собственные наблюдения). Согласно ВА-модели, оптимальное расстояние от гнездовых участков сипа до населенных пунктов составляет 5-10 км.

Наиболее синантропным из исследуемых видов является стервятник, для которого вклад в ВА-модель факторов расстояния до населенных пунктов и объектов животноводства суммарно составляет около 57%. Охотится вид в предгорьях и на примыкающих к ним равнинах, обычно недалеко от мест гнездования (Белик, 2014). В целом характеризуется высоким уровнем толерантности по отношению к человеку (Шевцов, Ильюх, 2022). При наличии подходящих скальных выходов и открытых степных ландшафтов стервятник гнездится по окраинам и на территории сел и городов, недалеко от мест отдыха населения и животноводческих ферм (Белик, 2014; Карякин и др., 2018; Шевцов, Ильюх, 2022). Часто кормится на свалках, питается сбитыми на дорогах животными (Aghababyan, Ananyan, 2011). Оптимальное расстояние от гнездовой стервятника до населенных пунктов составляет всего 3-10 км, до объектов животноводства – не более 15 км. С основными местами концентрации тура и серны на Кавказе гнездовые территории вида пространственно практически не пересекаются. Соответственно, роль фактора распространения диких копытных в локализации местообитаний стервятника незначительна.

Соотношение значимости источников пищи естественного и антропогенного происхождения сохраняется в *ВАМ-моделях* локализации гнезд и гнездовых участков исследованных видов (табл. 20). При этом процентный вклад М-фактора в построение моделей достигает 46-57%, нивелируя значение абиотических факторов, за исключением рельефа местности. Расстояние от оптимальных участков гнездования, на котором сохраняется 50%-ый порог пригодности местообитаний, для сипа, бородача и стервятника не превышает 100 м. Соответственно, учет М-фактора определил сокращение площади пригодных и оптимальных участков для сипа и бородача и практически не повлиял на данные параметры в модели стервятника (табл. 21, рис. 33в, 35в, 36в). Для грифа 50%-ая пригодность мест гнездования сохраняется на расстоянии 0-10 км от оптимальных участков, вероятно, в силу влияния фактора распространения сосновых лесов. Соответственно, для этого вида отмечено выраженное увеличение площади пригодных (на 47%) и оптимальных (на 59%) местообитаний относительно спрогнозированных ВА-моделью (табл. 21, рис. 34в).

Дифференциация экологических ниш исследуемых видов. Анализ главных компонент РСА выявил четыре основных комплексных фактора с суммарной вариацией экологических переменных около 87% (табл. 22).

Таблица 22 – Результаты анализа главных компонент (Varimax normalized) экологических переменных в точках присутствия хищных птиц-некрофагов

Переменные	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
<i>Capra caucasica</i> встречаемость	0,92	-0,01	0,18	0,15
embergerQ	0,09	0,17	0,94	0,10
path_landuse, км	0,20	0,09	-0,06	0,75
path_setlment, км	0,17	0,06	-0,23	0,77
PETColdestQuarter, мм/мес.	-0,81	0,30	0,16	-0,28
PETDriestQuarter, мм/мес.	-0,40	0,79	0,29	-0,19
PETWettestQuarter, мм/мес.	-0,20	-0,90	-0,15	-0,13
<i>Rupicapra rupicapra</i> встречаемость	0,90	-0,04	0,20	0,19
TRI	0,89	-0,03	0,29	0,20
Собственное значение	4,58	2,15	0,62	0,59
Объясненная дисперсия, %	53,57	21,54	6,23	5,81

Примечание: полужирным выделены факторные нагрузки > 0,7.

Первый комплексный фактор включает TRI, распространение тура и серны, климатический параметр PETColdestQuarter. Корреляция между этими переменными, вероятно, обусловлена их согласованной изменчивостью на высотном градиенте: увеличение степени расчлененности рельефа, вероятности обнаружения диких копытных и снижение потенциальной эвапотранспирации. Некоторая дифференциация экологических ниш исследуемых видов по данному фактору (рис. 37), вероятно, связана с разной степенью зависимости хищных птиц от диких копытных в качестве пищевого ресурса: более-менее высокой для грифа, бородача, сипа и низкой для стервятника.

Климатические переменные водно-температурного режима района исследований PETWettestQuarter, PETDriestQuarter и embergerQ формируют второй и третий главные факторы PCA. Практически полное совпадение экологических ниш исследуемых видов по данным факторам обусловлено схожестью абиотических условий в местах гнездования птиц. Выраженное перекрытие экологических ниш по четвертой оси PCA, отражающей удаленность гнездопригодных участков от животноводческих ферм и населенных пунктов, свидетельствует о схожем характере локализации гнездовых участков птиц относительно антропогенных объектов – источников пищи.

В итоге, за исключением фактора распространения диких копытных, абиотические и биотические условия в местах гнездования исследуемых видов в целом схожи. Так, в аридной котловине Орта Внутригорного Дагестана отмечено одновременное гнездование всех четырех видов (Белик, Насрулаев, 2019). Гриф часто гнездится рядом с колониями сипов (Белик, 2014). Не наблюдалось также конфликтов между видами при гнездовании стервятника и бородача по соседству с сипами (Караваев, Витович, 2021; Шевцов, Ильюх, 2022). Как правило, на скальных выходах птицы не испытывают дефицита в удобных для расположения гнезд местах (Караваев, Витович, 2021). При этом бородачи, раньше других видов приступающие к гнездованию, могут занимать старые гнезда сипов, а сипы иногда используют свободные гнезда бородачей (Акбаев, Ткаченко 2001).

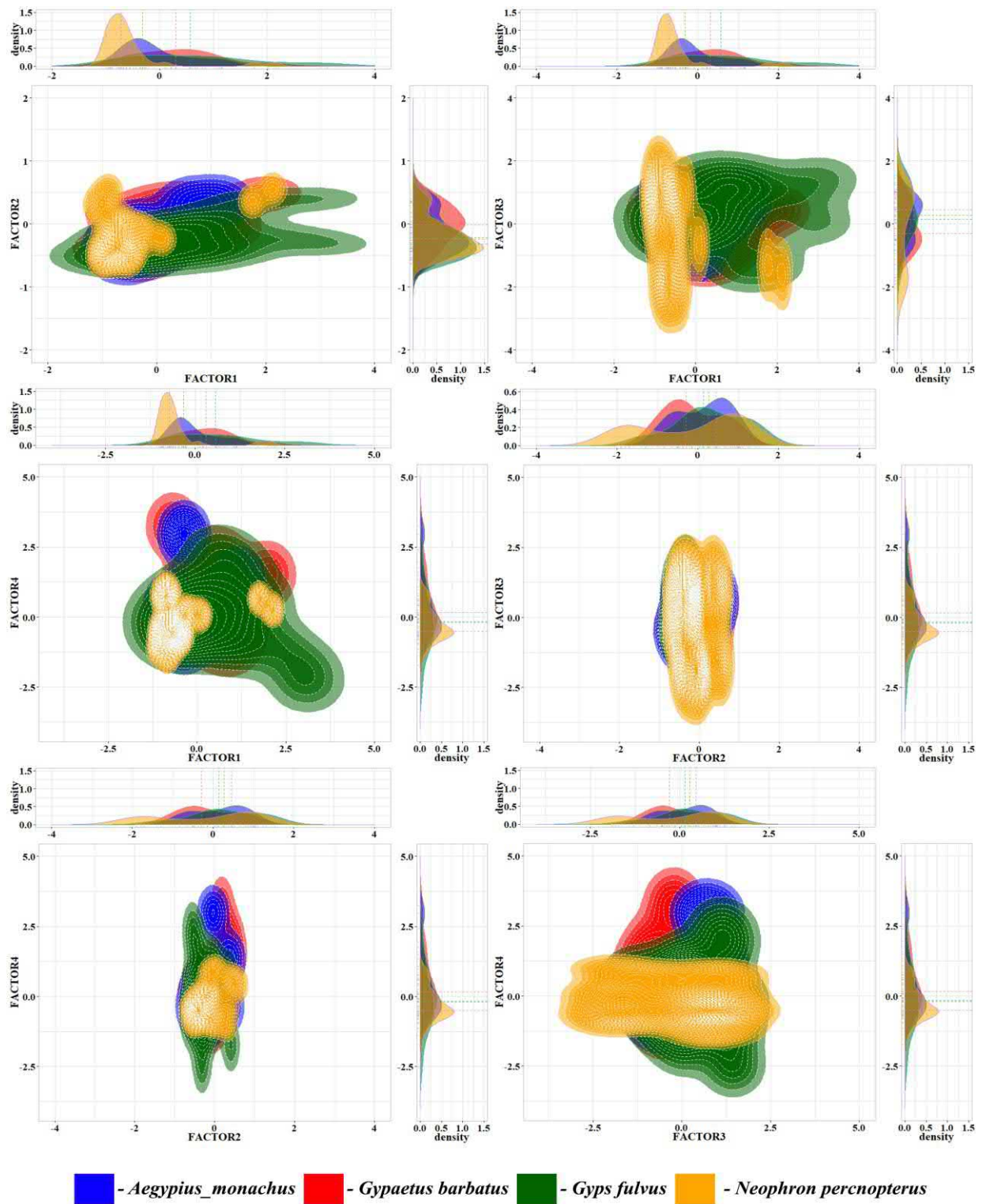


Рис. 37. Визуализация экологических ниш видов хищных птиц-некрофагов в ортогональном пространстве осей PCA.

Птицы нередко кормятся совместно, образуя большие скопления падальщиков (Белик, 2014; Ильюх, 2017; Мнацеканов, 2022). При этом грифы съедают поверхностные мышечные волокна животных, сипы – внутренности, а

бородач, будучи остеофагом, кормится остатками шкур и костями (Ильях, Шевцов, 2021). Несмотря на схожесть кормовой базы и условий в местах гнездования, исследуемые виды не являются гнездовыми и трофическими конкурентами.

Таким образом, степень расчлененности рельефа (умеренно и сильно пересеченная местность) является основным абиотическим предиктором локализации гнездовых участков исследуемых видов хищных птиц-некрофагов. Главными биотическими предикторами для грифа являются наличие сосновых лесов (места гнездования), распространение диких, в меньшей степени домашних, копытных (кормовые ресурсы). Для бородача большое значение имеет распределение популяций тура и серны, для сипа и стервятника – расстояние до антропогенных источников пищи (животноводческие фермы, свалки вблизи населенных пунктов и т.п.). Учет фактора доступности территорий в моделях распределения гнезд и гнездовых участков хищных птиц определил значительное увеличение площади пригодных и оптимальных участков грифа (мобильность вида 0-10 км), вероятно, в силу влияния фактора локализации сосновых лесов в экорегионе. Для остальных видов с мобильностью всего 0-100 м площади гнездопригодных территорий значительно сократились в местах локализации, предсказанных А- и ВА-моделями (сип, бородач) или практически не изменились (стервятник). Экологические ниши исследуемых видов дифференцированы в основном по отношению к фактору распространения диких копытных и значительно перекрываются по остальным параметрам. В то же время, не испытывая дефицита удобных для гнездования участков на скальных выходах и специализируясь на поедании разных частей трупов животных, виды не являются гнездовыми и трофическими конкурентами и нередко заселяют близко расположенные станции.

Полученные карты потенциального распространения видов на Кавказе во многом соответствуют литературным сведениям о гнездовых находках в регионе. Оптимальные местообитания бородача прогнозируются в средне- и высокогорных

районах Северного Кавказа, в высокогорьях Закавказья и на Малом Кавказе. Оптимальные территории для гнездования грифа расположены в средне- и высокогорных районах по всему Северному Кавказу, в меньшей степени – в Закавказье и на Малом Кавказе. Центры обилия стервятника локализованы в полосе предгорий-среднегорий Северного Кавказа. Оптимальные местообитания сипа концентрируются в предгорьях-среднегорьях, по долинам крупных рек в высокогорьях Северного Кавказа, а также в высокогорьях Восточного Закавказья.

5.5 Переднеазиатский леопард *Panthera pardus ciscaucasica*

В подглаве представлены результаты моделирования потенциальных территорий для обитания и перемещения реинтродуцированных особей *Panthera pardus ciscaucasica* по данным от ошейников шести животных, выпущенных в 2016-2018 гг. на Западном и Центральном Кавказе. Проведено моделирование пространственной локализации животных с учетом абиотических параметров среды, факторов наличия добычи (дикие копытные) и убежищ (леса), расстояния до населенных пунктов и ООПТ, а также фактора доступности среды.

Наибольший вклад в построение *A-модели* распределения местообитаний реинтродуцированных особей леопарда вносят параметры температурно-водного режима embergerQ и PETWettestQuarter (табл. 23). Диапазоны оптимальных значений этих факторов соответствуют субгумидному и гумидному типам климата (Daget et al., 1988) с достаточно высокой влажностью в летний период. Результаты проведенного нами ранее биоклиматического моделирования местообитаний на основе данных от ошейников реинтродуцированных животных и предикторов WorldClim также показали значимость параметров водного режима (количество осадков в августе и в наиболее теплый квартал) в распространении леопарда на Большом Кавказе (Рожнов и др., 2020a; Rozhnov et al., 2020). В Иране, основном регионе обитания *Panthera pardus ciscaucasica* с наибольшей популяцией диких животных (Sanei, Zakaria 2011; Sanei et al., 2016; Ebrahimi et al.,

2017), в большинстве районов распространения леопарда выпадает не менее 200 мм осадков в год, а среднегодовая температура варьирует от 13 до 18°C (Sanei, Zakaria 2011).

Таблица 23 – Вклад основных экологических переменных в модели Maxent потенциальных местообитаний *Panthera pardus ciscaucasica* на Кавказе

Переменные	А-модели			ВА-модели			ВАМ-модели		
	РС, %	PI, %	Значения	РС, %	PI, %	Значения	РС, %	PI, %	Значения
embergerQ	67,1	63,3	80-130	40,3	53,5	80-130	3,5	19,6	80-130
PETWettestQuarter, мм/мес.	21,5	18,5	130-140	14,4	19,8	130-140	2,7	4	130-140
PETColdestQuarter, мм/мес.	5,5	13,3	18-20	0,5	3,2	18-20	0,1	0,6	18-20
PETDriestQuarter, мм/мес.	4,1	1,1	23-25	2,2	2,3	23-25	0,5	3,6	23-25
TRI	1,8	3,8	300-650	0	0	300-650	0,3	0,2	300-650
<i>Capra caucasica</i> встреч.	-	-	-	18,5	8	0,8-1	18,6	22,6	0,8-1
<i>Rupicapra rupicapra</i> встреч.	-	-	-	7,2	2	0,7-1	3,1	0,7	0,7-1
<i>Sus scrofa</i> встречаемость	-	-	-	1,5	0,7	0,7-1	1,9	2,1	0,8-1
<i>Capreolus capreolus</i> встреч.	-	-	-	0,1	0	0,6-1	1,8	1,6	0,6-1
<i>Capra aegagrus</i> встреч.	-	-	-	1,7	1,2	0,6-1	0,7	2,9	0,6-1
Широколиственные леса	-	-	-	0,8	1,4	0,8-1	2,9	3,6	0,9-1
path_CAs, км	-	-	-	11,1	7	0-45	10,5	5,4	0-10
path_setlment, км	-	-	-	1,7	1,2	0-10	2	1,7	0-10
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	51,6	31,4	0-2

Примечание: РС – процентный вклад фактора в модели, PI – коэффициент пермутации; Значения – диапазоны оптимальных значений переменных (0,8 порог пригодности), полученные из кривых отклика; Встречаемость видов – вероятность обнаружения сопутствующих видов, при которой анализируемые виды могут быть найдены на том же участке с вероятностью $\geq 0,5$. Переменные ENVIREM расшифрованы в табл. 4 (подглава 3.2).

На ирано-иракской границе оптимальный диапазон среднегодовых температуры и количества осадков для обнаружения леопарда составляет 10-25°C и 400-800 мм (Kaboodvandpour et al., 2021). Ограничивающий характер влияния экстремальных температур на распространение леопарда в Иране подчеркивают также М. Ашрафзаде (Ashrafzadeh et al., 2018), Р. Хосрави (Khosravi et al., 2021) и А. Мохаммади (Mohammadi et al., 2022). В Армении вид избегает суровых условий полупустынь и нивального пояса (Khalaf-Prinz, 2008). С другой стороны, как и многие крупные хищники, *Panthera pardus ciscaucasica* может выживать в широком диапазоне типов климата (Sanei, Zakaria 2011), проявляя гибкость в

выборе среды обитания (Sanei et al., 2016; Khosravi et al., 2021; Ghoddousi et al., 2022a), а значимость экологических предикторов распространения леопарда сильно подвержена региональной изменчивости (Sanei, 2020). Вероятно, важность климатических параметров в распределении пригодных местообитаний леопарда во многом связана с влиянием температуры и осадков на первичную продукцию экосистем и доступность видов-жертв (Ebrahimi et al., 2017; Khosravi et al., 2021).

Вклад в А-модель фактора неровности рельефа TRI, связанного с крутизной склонов и высотой над уровнем моря, в нашем исследовании не превышает 2% при диапазоне оптимальных значений от средне до сильно неровных склонов по классификации Ш. Райли (Riley et al., 1999). Напротив, в Иране в качестве важнейших предикторов распространения леопарда выявлены неровность рельефа (Hosseini et al., 2019; Khosravi et al., 2019; Kaboodvandpour et al., 2021), высота (Erfanian et al., 2013; Poursalem et al., 2021; Moradi et al., 2022) и уклон местности (Erfanian et al., 2013; Ebrahimi et al., 2017; Ashrafzadeh et al., 2018; Poursalem et al., 2021; Mohammadi et al., 2022; Moradi et al., 2022). Оптимальные участки для обнаружения *Panthera pardus ciscaucasica* в разных частях страны расположены на склонах крутизной 20(30)-70° (Omidi et al., 2010; Poursalem et al., 2021; Moradi et al., 2022) на высоте от 600-1400 (Erfanian et al., 2013; Sanei, Zakaria, 2011; Poursalem et al., 2021) до 3300-3700 (Moradi et al., 2022) м над ур. м. На юго-востоке Малого Кавказа основные местообитания леопарда сосредоточены на высотах 1000-1100 м (Нахчыванский регион Азербайджана), 1100-1200 м (Талышские горы) и 1500-1900 м над ур. м (армянская часть Зангезурского хребта) (Askerov et al., 2015). Таким образом, налицо широкий диапазон изменчивости топографических переменных в пригодных для леопарда местообитаниях. На наш взгляд, неровность рельефа сама по себе является не ограничивающим фактором распространения леопарда, а лишь индикатором горных территорий, предпочитаемых видом, происхождение которого исторически связано с горными районами (Sanei, Zakaria, 2011; Sanei et al., 2016). Так, в зимнее время животные нередко мигрируют с больших высот в средне- и

низкогорные районы, следуя сезонным миграциям добычи (Sanei, Zakaria, 2011) и избегая глубокого снежного покрова, затрудняющего передвижение и охоту (Gavashelishvili, Lukarevskiy, 2008; Khorozyan et al., 2022). Перемещается леопард в основном по хребтам и пологим участкам речных долин (Farhadinia et al., 2019), в то время как сильно пересеченный рельеф с обилием каньонов, крутых скал и каменистых грунтов предоставляет возможность устраивать засады и множество укрытий, труднодоступных для людей (Farhadinia et al., 2019; Khosravi et al., 2019; Vleyhl et al., 2022; Khorozyan et al., 2022). Кроме того, на обрывистых скалистых участках гор сосредоточены местообитания основных видов добычи *Panthera pardus ciscaucasica* в Иране и на Кавказе (Khosravi et al., 2019; Khorozyan et al., 2022; Moradi et al., 2022). Неровность рельефа и доступность добычи считаются наиболее взаимосвязанными факторами выживания персидского леопарда в горах Центрального Ирана (Kaboodvandpour et al., 2021). В наших исследованиях TRI также коррелирует с наличием копытных млекопитающих – основных видов добычи леопарда на Кавказе (Приложение А, табл. А22).

Таким образом, несмотря на высокий вклад климатических и топографических факторов в модели распределения местообитаний леопарда, их влияние на распространение хищника скорее носит косвенный характер – через влияние на локализацию видов жертв (Ebrahimi et al., 2017; Khosravi et al., 2019; Khorozyan et al., 2021, 2022; Moradi et al., 2022). Именно достаточность добычи, помимо антропогенного воздействия, является ключевым фактором выживания *Panthera pardus ciscaucasica* (Khorozyan et al., 2021), а пространственные требования вида в основном зависят от плотности видов жертв (Farhadinia et al., 2019; Rosen, Mengüllüoğlu, 2022). Поэтому для повышения точности прогноза при моделировании местообитаний леопарда необходимо учитывать наличие добычи (Khosravi et al., 2021; Vleyhl et al., 2022). Описано несколько способов включения данного биотического фактора в модели распределения *Panthera pardus ciscaucasica*: использование готовых шейп-файлов распределения видов жертв из доступных литературных источников (Ebrahimi et al., 2017; Ahmadi et al., 2020;

Moradi et al., 2022); составление карт распределения копытных на основе данных полевых исследований, природоохранных департаментов и опроса местных жителей (Erfanian et al., 2013; Ashrafzadeh et al., 2018; Ghoddousi et al., 2018; Jafari et al., 2018; Khosravi et al., 2021) с последующим расчетом расстояний до выявленных ареалов; расчет расстояний до ООПТ как основных рефугиумов добычи леопарда (Kaboodvandpour et al., 2021). В нашем исследовании в качестве слоев для моделирования были использованы ВМ-модели пространственной локализации пяти видов копытных (табл. 23). Совокупный вклад этих биотических предикторов в построение **ВА-модели** распространения леопарда – 29%, что соответствует второму по значимости фактору после типа климата. Аналогично нашим результатам, формализованный фактор доступности добычи был отмечен среди наиболее важных предикторов локализации местообитаний вида в провинциях и ООПТ Ирана (Erfanian et al., 2013; Jafari et al., 2018; Omid et al., 2010; Rouhi et al., 2019; Ghoddousi et al., 2018, 2020; Kaboodvandpour et al., 2021; Khosravi et al., 2021), где его вклад в построение моделей составил 37-41% (Ebrahimi et al., 2017; Ashrafzadeh et al., 2018; Moradi et al., 2022).

Основной и наиболее важной добычей леопарда в границах естественного ареала являются копытные млекопитающие: сибирский горный козел *Capra sibirica* (тэк), кавказский каменный козел (тур) *C. caucasica*, безоаровый козел *C. aegagrus*, винторогий козел (мархур) *C. falconeri*, серна *Rupicapra rupicapra*, закавказский горный баран (муфлон) *Ovis orientalis*, степной баран (уриал) *O. vignei*, дикий кабан *Sus scrofa*, благородный олень *Cervus elaphus*, косуля *Capreolus capreolus* (Ghoddousi et al., 2022b). При этом, если в Иране, Закавказье и на Малом Кавказе предпочитаемой добычей леопарда являются безоар, муфлон и кабан (Ghoddousi et al., 2016; Sanei et al., 2016; Sharbafi et al., 2016; Ebrahimi et al., 2017; Farhadinia et al., 2018b), то на Большом Кавказе ключевые виды добычи – тур, серна, кабан (Пхитиков и др., 2021; Эрнандес-Бланко и др., 2021; Khalaf-Prinz, 2008; Askerov et al., 2015). Косуля, в силу сильной фрагментированности ареала, может вносить как весомый (Эрнандес-Бланко и др., 2021; Khalaf-Prinz,

2008; Ghoddousi et al., 2022a), так и незначительный (Вейнберг и др., 2021; Пхитиков и др., 2021; Khalaf-Prinz, 2008; Sanei et al., 2016; Farhadinia et al., 2022) вклад в рацион леопарда в обоих регионах. Так, например, самка Волна, выпущенная в природу в рамках Программы по реинтродукции переднеазиатского леопарда на Кавказе, успешно охотилась на серн на территории Северной Осетии, но только единожды добыла косулю в широколиственном низкогорном лесу Кабардино-Балкарии (Вейнберг и др., 2021). Данные сведения во многом соответствуют результатам наших исследований, согласно которым наибольшее значение в распределении пригодных местообитаний реинтродуцированных особей *Panthera pardus ciscaucasica* имеет локализация популяций тура и серны, затем безоара, кабана и, в наименьшей степени, косули (табл. 23). Вероятность обнаружения данных видов в оптимальных для леопарда местообитаниях (0,8 порог пригодности) превышает 60-80%. По предположению А. Годдуси с соавторами (Ghoddousi et al., 2016), леопард предпочитает безоарового козла в качестве добычи не только из-за подходящего размера жертвы, но и благодаря приуроченности основных местообитаний вида к скалистым массивам, пригодным для охоты из засады. На наш взгляд, подобное предположение справедливо и для высокогорных видов копытных Кавказа – тура и серны. Дикий кабан является менее предпочитаемой добычей леопардов, вероятно, из-за достаточно крупных размеров и агрессивного поведения (Ghoddousi et al., 2016).

Наличие, плотность и мозаика лесов – значимый фактор распределения пригодных местообитаний *Panthera pardus ciscaucasica* в азиатской части естественного ареала, включая Иран, Ирак, Туркменистан, Афганистан и Турцию (Ebrahimi et al., 2017; Farhadinia et al., 2018a; Nemami et al., 2018; Hosseini et al., 2019; Poursalem et al., 2021; Kaboodvandpour et al., 2021; Bleyhl et al., 2022; Ghoddousi et al., 2018, 2022a). Лесные массивы также отмечены среди ключевых факторов распространения леопарда в Закавказье и на Малом Кавказе (Khalaf-Prinz, 2008; Khorozyan et al., 2010, 2022; Bleyhl et al., 2022). Разреженные и

плотные древостои являются местами обитания добычи леопарда (Khalaf-Prinz, 2008; Khorozyan et al., 2010; Sanei, Zakaria, 2011; Rouhi et al., 2017), используются хищником в качестве убежищ (Khalaf-Prinz, 2008; Rouhi et al., 2017; Rosen, Mengüllüoğlu, 2022). Так, в Гирканских лесах, одном из важнейших мест обитания *Panthera pardus ciscaucasica* в Иране, локализованы также популяции основных видов добычи – безоара, кабана и косули (Sanei, Zakaria, 2011). Покрытый дубовым редколесьем горный хребет Загрос, ограничивающий основной ареал леопарда на северо-западе Ирана, в Турции и Ираке, является местообитанием безоара, муфлона, кабана и косули (Ghoddousi et al., 2022a). В нашем исследовании, как показано выше, важное значение в определении пригодности местообитаний леопарда имеет наличие тура и серны – типичных обитателей скалистых участков высокогорий; в гораздо меньшей степени выражена пространственная сопряженность ареала хищника и типично лесных видов – кабана и косули. Вероятно, этим во многом объясняется незначительный вклад фактора широколиственных лесов в модель пространственной локализации реинтродуцированных на Большом Кавказе особей леопарда (табл. 23).

Основными антропогенными угрозами для *Panthera pardus ciscaucasica* в границах всего ареала являются деградация и фрагментация среды обитания, ответные или предупредительные убийства скотоводами, незаконная охота, истощение добычи из-за браконьерства, низкая репрезентативность ООПТ (Khalaf-Prinz, 2008; Sanei et al., 2016; Bleyhl et al., 2022; Ghoddousi et al., 2022a; Khorozyan et al., 2022; Rosen, Mengüllüoğlu, 2022). Негативный эффект большинства перечисленных факторов усиливается с сокращением расстояния до жилых районов, в связи с чем пригодность местообитаний леопарда и вероятность обнаружения животного должны быть минимальны в окрестностях населенных пунктов. Данная гипотеза подтверждается рядом исследований, согласно которым при выборе безопасных маршрутов хищник предпочитает пути, не пересекающиеся с жилыми районами (Gavashelishvili, Lukarevskiy, 2008; Khorozyan et al., 2010; Rouhi et al., 2019), а расстояние до населенных пунктов

является индикатором избегания людей (Ashrafzadeh et al., 2018; Naderi et al., 2018; Kaboodvandpour et al., 2021). В то же время, в нашем исследовании вероятность обнаружения леопарда снижается с увеличением расстояния до поселений, оптимальные значения которого (0,8 порог пригодности местообитаний) не превышают 10 км (рис. 38).

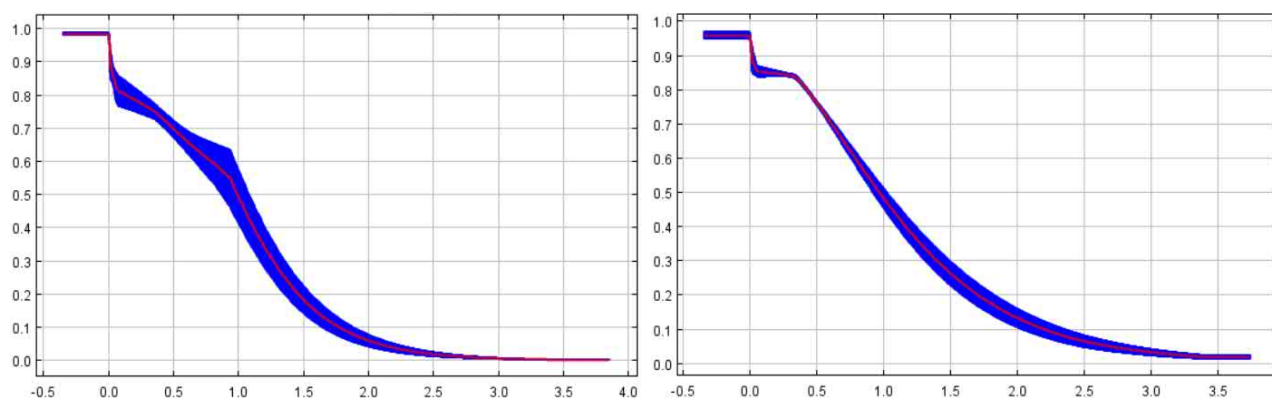


Рис. 38. Графики откликов «точек присутствия» реинтродуцированных особей *Panthera pardus ciscaucasica* на расстояние до населенных пунктов path_setlment, 10^5 м (слева) и расстояние до ООПТ path_CAs, 10^5 м (справа).

Результаты соответствуют данным о наличии отрицательной связи между присутствием леопарда и расстоянием до населенных пунктов (Erfanian et al., 2013; Poursalem et al., 2021). Хищник нередко встречается вблизи сельских поселений, где охотится на домашний скот (Odden, Wegge, 2005; Sanei et al., 2016; Khorozuyan et al., 2018). Так, например, самка Агура, выпущенная в природу в 2020 г. на территории Северной Осетии, часто задерживалась рядом с населенным пунктом (Вейнберг и др., 2021), а доля локаций реинтродуцированных особей в целом составила $6 \pm 8\%$ на расстоянии 500 м от населенных пунктов и $8 \pm 9\%$ на расстоянии 1 км; у отдельных животных – до 22-23% (Чистополова и др., 2021). Некоторое значение в данном случае может иметь достаточно высокая плотность населения (и населенных пунктов) в местах реинтродукции леопарда, составляющая 66,5 чел./км² на Центральном и 81,7 чел./км² на Западном Кавказе (Численность..., 2019). Эти значения не превышают аналогичные в провинциях Ирана (85,2 чел./км² (Provinces..., 2019)), в которых обитают леопарды (Sanei,

Zakaria, 2011). Таким образом, расстояние до населенных пунктов, вероятно, на данный момент не является ограничивающим фактором при выборе леопардами местообитаний, тем более что вклад данного фактора в построение ВА-модели распространения хищника составляет всего 1,7%.

Особо охраняемые природные территории (conservation areas, CAs) считаются наиболее безопасными как для леопарда, так и для видов его добычи (Ahmadi et al., 2017; Kaboodvandpour et al., 2021; Khosravi et al., 2021). Удаление от ООПТ снижает доступность добычи (Kaboodvandpour et al., 2021) и пригодность местообитаний (Ebrahimi et al., 2017; Moradi et al., 2022), что соответствует результатам наших исследований. Расстояние от ООПТ, на котором вероятность обнаружения реинтродуцированных особей леопарда превышает 80%, составляет не более 45 км (табл. 23, рис. 38) при вкладе фактора в построение модели около 11%. Вдоль ирано-иракской границы оптимальное для обнаружения леопарда расстояние от ООПТ – 13 ± 2 км (Kaboodvandpour et al., 2021), а вклад фактора path_CAs в модели распространения хищника в отдельных провинциях Ирана составляет 7-10% (Ebrahimi et al., 2017; Moradi et al., 2022). Недостаточная репрезентативность сети ООПТ и слабый контроль браконьерства в их границах являются основной причиной сокращения численности естественной добычи и нападений на домашний скот, в целом менее предпочитаемый и более рискованный для леопарда (Ghoddousi et al., 2016).

Как и многие крупные хищники, леопард обладает обширным домашним ареалом до 150-450 км² в зависимости от пола, массы тела, физико-географических характеристик среды, биомассы добычи и антропогенных факторов (Чистополова и др., 2018; Fahradinia et al., 2018; Jafari et al., 2018). *Panthera pardus ciscaucasica* способен расселяться на большие расстояния, превышающие 80 км (Kaboodvandpour et al., 2021; Bleyhl et al., 2022; Moradi et al., 2022). В нашем исследовании мобильность переднеазиатского леопарда представлена как доступность территорий – пригодных местообитаний (0,5 порог пригодности), локализованных вокруг участков, оптимальных для хищника по

совокупности абиотических, биотических и антропогенных факторов. Вклад доступности территорий в построение *ВАМ-модели* составил около 52%, маскируя роль абиотических факторов в распространении реинтродуцированных особей леопарда. Расстояние от оптимальных участков, на протяжении которого вероятность появления хищника сохраняется выше 50%, составляет всего 0-2 км. В связи с этим оптимальное для обнаружения вида расстояние до ООПТ сокращается до 0-10 км, а вклад в построение модели наличия широколиственных лесов и лесных видов добычи несколько возрастает (табл. 23). Учитывая выраженную локализованность доступных территорий для хищника, особое значение приобретает вопрос наличия/организации коридоров для перемещения животных – безопасных территорий, удовлетворяющих абиотическим и биотическим требованиям леопарда.

Картографирование пригодных местообитаний леопарда. Общая площадь абиотически пригодных территорий (0,5 порог пригодности) для реинтродуцированных леопардов на Кавказе (А-модель) составляет около 44 тыс. км², из которых около 37% оптимальны для обитания хищника по совокупности физико-географических условий (табл. 24).

Таблица 24 – Площади потенциальных местообитаний реинтродуцированных особей леопарда на Кавказе согласно моделям Maxent

Пригодность территорий	Модели		
	А-модель	ВА-модель	ВАМ-модель
Пригодные территории, тыс. км ²	43,7	30,3	14,8
Оптимальные территории, тыс. км ²	16,1	12,2	4,3

Влияние биотических факторов (присутствие тура и серны, в меньшей степени широколиственных лесов и лесных видов добычи), а также расстояние до ООПТ и населенных пунктов (ВА-модель) несколько сокращают площадь пригодных и оптимальных местообитаний леопарда. Тем не менее, даже без учета возможности перекрытия ареалов отдельных особей и исходя из необходимой площади обитания каждого животного в 450 км², оптимальные территории

площадью 12 тыс. км² могут вместить около 30 леопардов. С учетом фактора доступности территорий – всего 0-2 км от оптимальных локалитетов (ВАМ-модель), площадь пригодных и оптимальных местообитаний хищника составляет только 34 и 27% от площади абиотически пригодных районов.

Исторический ареал *Panthera pardus ciscaucasica* охватывает практически всю территорию Кавказа, однако в связи с антропогенными изменениями экосистем современный потенциальный ареал хищника в регионе значительно фрагментирован, представляя собой разрозненные территории, в лучшем случае связанные коридорами для перемещений животных (Рожнов и др., 2020б; Vleyhl et al., 2022; Khorozyan et al., 2022). Абиотически пригодные и оптимальные местообитания реинтродуцированных особей переднеазиатского леопарда на Кавказе (*А-модель*) концентрируются в горных районах с субгумидным и гумидным типами климата – на северном и южном макросклонах Большого Кавказа и северо-западных хребтах Малого Кавказа (рис. 39а). Наименее пригодны засушливые территории Предкавказья, крайне восточной части Большого и Малого Кавказа, Кура-Араксинской низменности и Закавказского нагорья, а также расположенные в поясе влажного субтропического климата районы Черноморского побережья и Колхидской низменности. При этом, если на южном макросклоне Большого Кавказа пригодные для леопарда территории непрерывной полосой равномерно охватывают средне- и высокогорные районы, то на северном макросклоне обозначаются два основных центра ареала хищника. Более крупный северо-западный центр (Краснодарский край, Адыгея, Карачаево-Черкессия) включает предгорные-высокогорные территории, в том числе обширный лесной пояс, субальпийские и альпийские луга. В высокогорной зоне высока вероятность обнаружения леопарда не только в долинах рек, но и на водоразделах. Юго-восточный центр ареала (частично Кабардино-Балкария, Северная Осетия, Ингушетия, Чеченская Республика) также охватывает лесной, субальпийский и альпийский пояса.

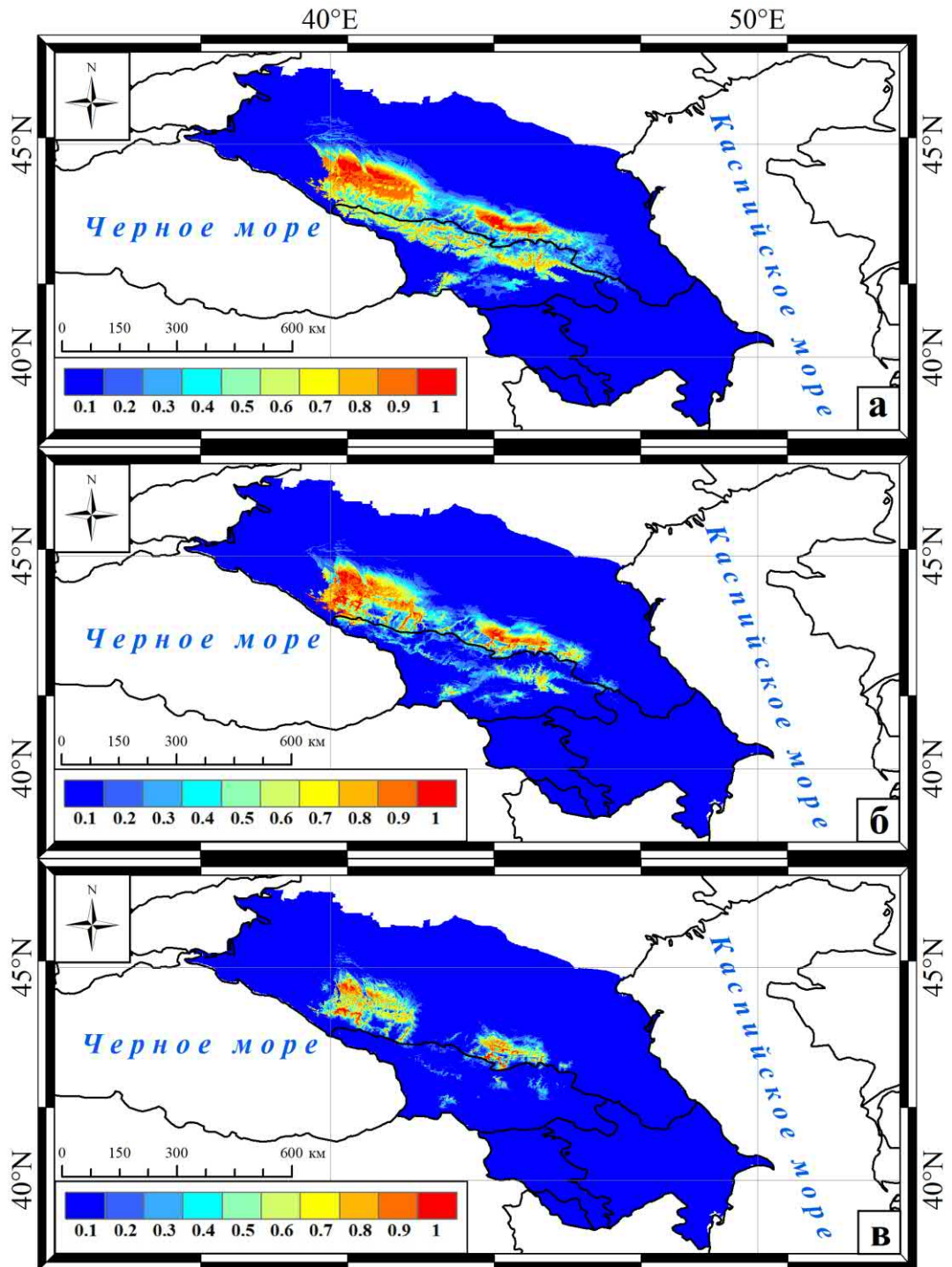


Рис. 39. Карты потенциального распространения реинтродуцированных особей *Panthera pardus ciscaucasica*: а – А-модель, б – ВА-модель, в – ВАМ-модель.

При этом в высокогорных районах Центрального и Восточного Кавказа пригодные местообитания леопарда концентрируются в основном по долинам крупных рек, что может быть связано с большими абсолютными высотами и сложными для перемещения животных орографическими условиями. Коридор,

соединяющий два центра ареала на Большом Кавказе, формирует потенциальную зону перехода леопардов между Западным и Восточным Кавказом через территорию Кабардино-Балкарии и Северной Осетии. Наиболее вероятным представляется перемещение хищников по этому коридору в полосе широколиственных лесов. Второй коридор, соединяющий Большой и Малый Кавказ, прогнозируется в районе Лихского (Сурамского) хребта. Данный природный мост использовался леопардами для передвижения в прошлом (Верещагин 1959; Гептнер, Слудский, 1972).

На прогностической карте распространения леопарда, построенной с учетом биотических и антропогенных факторов при ведущей роли типа климата (*ВА-модель*), наибольшее сокращение площади пригодных местообитаний прогнозируется на южном макросклоне Большого Кавказа (рис. 39б), что может быть связано с меньшей представленностью в данном районе популяций серны и тура (подглава 5.3, рис. 27, 28). При этом сохраняется локализация двух центров обилия хищника на северном макросклоне Большого Кавказа. На данную территорию приходится максимальная доля площади ООПТ (36%) среди пяти стран с наибольшим числом прогнозируемых местообитаний леопарда (Иран, Турция, Пакистан, Россия, Афганистан) (Bleyhl et al., 2022). Так, основная часть площади северо-западного центра находится под охраной Кавказского государственного природного биосферного заповедника им. Х.Г. Шапошникова, а также Тебердинского государственного биосферного природного заповедника (в 2021 г. преобразован в Тебердинский национальный парк). Высокогорная часть территории юго-восточного центра ареала расположена в границах Кабардино-Балкарского высокогорного государственного природного заповедника, национального парка «Алания», Северо-Осетинского государственного природного заповедника, государственного природного заповедника «Эрзи», Аргунского государственного историко-архитектурного и природного музея-заповедника. Несмотря на разный режим и эффективность работы данных ООПТ, в их границах в той или иной степени обеспечивается поддержание численности

основных видов добычи леопарда и пониженного уровня беспокойства, создаются условия по смягчению конфликта между человеком и хищником, что, по мнению Б. Блейла (Bleyhl et al., 2022), является необходимым условием формирования жизнеспособной популяции *Panthera pardus ciscaucasica* на Кавказе.

Карта, построенная на основе **ВАМ-модели** – наиболее строгое представление потенциально доступных территорий для реинтродуцированных особей леопарда (рис. 39в). С учетом сохранения пригодности местообитаний на расстоянии всего 0-2 км от оптимальных локалитетов, пригодные для хищника территории ограничены в основном двумя центрами обилия леопарда на северном макросклоне Большого Кавказа.

Сравнение картографического отображения А- и ВА-моделей локализации реинтродуцированных особей леопарда с картами распространения животных из дикой природы, построенными на основе недавних (с 2000 и 2010 гг.) географических записей (Zazanashvili et al., 2020; Bleyhl et al., 2022; Khorozyan et al., 2022), выявило как значительные совпадения, так и отличия. На северном макросклоне Большого Кавказа, согласно картографическим моделям Б. Блейла (Bleyhl et al., 2022) и И. Хорозяна (Khorozyan et al., 2022) с соавторами, также можно выделить два центра обилия леопарда, в которых животные достоверно (Extant) или предположительно (Possibly Extant) сохранились. При этом положение обоих центров сдвинуто в юго-восточном направлении с сокращением площади потенциальных местообитаний на Западном Кавказе и увеличением их представленности в засушливых районах Дагестана. Согласно карте Н. Зазанашвили (Zazanashvili et al., 2020), предполагаемые местообитания диких животных также концентрируются в центральной и восточной частях Северного Кавказа с крупным центром обилия в Дагестане. Учитывая, что авторами (Zazanashvili et al., 2020; Bleyhl et al., 2022; Khorozyan et al., 2022) не были использованы известные локации реинтродуцированных на Северном Кавказе особей, основная часть географических записей для построения моделей была связана с относительно более засушливыми областями Азии и/или Закавказья. На

наш взгляд, этим во многом объясняется сдвиг области пригодных для леопарда территорий, прогнозируемой обозначенными моделями, в сторону наиболее засушливых регионов Северного Кавказа. В наших моделях представленность потенциальных местообитаний леопарда в Дагестане невелика, несмотря на наличие здесь всех основных видов добычи хищника, включая безоарового козла.

На южном макросклоне Большого Кавказа в настоящее время потенциально пригодные местообитания не прогнозируются для рожденных в природе особей (Zazanashvili et al., 2020; Bleyhl et al., 2022; Khorozyan et al., 2022) и реинтродуцированных животных (ВА-модель). Исключение составляет небольшая территория, примыкающая к Чеченской Республики, а также области на крайнем юго-востоке Грузии, где в 2003 г. был зарегистрирован леопард (Zazanashvili et al., 2020; Khorozyan et al., 2022). Остальную территорию этой страны авторы не рассматривают как пригодную для *Panthera pardus ciscaucasica*, основываясь на отсутствии современных данных об обнаружении хищника (Zazanashvili et al., 2020; Khorozyan et al., 2022). В то же время, в 2000-х гг. леопард был отмечен на северо-западных хребтах Малого Кавказа в Аджарии и долине Архоти (Арабули, 2006). Кроме того, Б. Блейл с соавторами (Bleyhl et al., 2022), аналогично нашим исследованиям, предсказывают наличие ключевых участков обитания леопарда на северо-западных хребтах Малого Кавказа, а также коридора для перемещения животных в районе Лихского хребта, обеспечивающего ландшафтную связность Большого и Малого Кавказа.

В Армении участки с недавними подтвержденными данными о присутствии леопарда, а также предполагаемые местообитания сконцентрированы на юго-западе и юге страны (Khalaf-Prinz et al., 2008; Askerov et al., 2015; Zazanashvili et al., 2020; Bleyhl et al., 2022; Khorozyan et al., 2022), в Азербайджане – в районе Зангезурского хребта на юго-востоке Нахичевани, в Закатальском заповеднике и Тальшских горах (Khalaf-Prinz et al., 2008; Askerov et al., 2015; Sanei et al., 2016; Breitenmoser et al., 2017; Zazanashvili et al., 2020; Bleyhl et al., 2022; Khorozyan et al., 2022). Согласно нашим моделям, данные территории малоприспособлены по

абиотическим и биотическим параметрам среды (А-, ВА-модели) и крайне малодоступны (ВАМ-модель) для реинтродуцированных особей леопарда.

На наш взгляд, наиболее «рабочей», т.е. приближенной к картине потенциального распространения реинтродуцированных особей леопарда на Кавказа, является ВА-модель. Картографическое отображение этой модели может быть использовано при выборе приоритетных районов для реинтродукции животных и локального повышения мер охраны, а также населенных пунктов для проведения просветительской работы.

Таким образом, абиотически оптимальными для реинтродуцированных особей леопарда являются территории с субгумидным и гумидным климатом. Как и животные, рожденные в дикой природе стран Азии и Закавказья, выращенные в Центре восстановления леопардов особи избегают районы с экстремальными значениями температур и осадков. Важность климатических параметров в распределении пригодных местообитаний леопарда, вероятно, связана с их влиянием на первичную продукцию экосистем и распределение травоядных видов-жертв. Фактор неоднородности рельефа также, по всей видимости, не оказывает прямого воздействия на локализацию местообитаний хищника. Коррелируя с присутствием высокогорных копытных (основной добычи), неоднородность рельефа является индикатором горных территорий, предпочитаемых видом для охоты из засады и поиска убежищ. Доступность добычи с совокупным вкладом в модель около 29% (в основном тура и серны) является одним из ключевых факторов пригодности местообитаний *Panthera pardus ciscaucasica*. Значение фактора широколиственных лесов, как и доступности типично лесных видов добычи (кабан, косуля), невысоко. Важным фактором (вклад около 10-11%) является расстояние до ООПТ, с увеличением которого пригодность местообитаний леопарда снижается. Картографирование пригодных местообитаний *Panthera pardus ciscaucasica* выявило наличие двух основных центров ареала хищника на Большом Кавказе – крупный северо-западный (Краснодарский край, Адыгея, Карачаево-Черкессия) и меньший по

размерам юго-восточный (частично Кабардино-Балкария, Северная Осетия, Ингушетия, Чеченская Республика). Оба центра охватывают средне- и высокогорные районы и соединяются потенциальной зоной перехода леопардов в поясе широколиственных лесов. Большая часть данной территории находится под охраной различных ООПТ, в основном федерального значения. Второй коридор, расположенный в районе Лихского хребта, соединяет Большой Кавказ с Малым, где основные участки прогнозируемых местообитаний леопарда сосредоточены на склонах северо-западных хребтов.

5.6 Лобария легочная *Lobaria pulmonaria*

В подглаве представлены результаты исследований экологической ниши и пространственной локализации на Кавказе редкого охраняемого вида эпифитных лишайников – лобарии легочной *Lobaria pulmonaria*. Изучен характер влияния абиотических, биотических (распространение основных видов форофитов) факторов и доступности среды на распределение вида в экорегионе.

Согласно *A-модели*, основным абиотическим предиктором распространения *Lobaria pulmonaria* на Кавказе является климатический параметр embergerQ, на долю которого приходится около 60% вклада (табл. 25). Оптимальные для лобарии значения данного параметра соответствуют гумидному типу климата (по Daget et al. (1988)). Вклад параметра расчлененности рельефа TRI не превышает 20% с оптимальными значениями от почти пологих районов (81-116) до средне пересеченной местности (162-239) (по Riley et al. (1999)). Учитывая, что эпифитные лишайники вынуждены «следовать за своими форофитами» (Snall et al., 2003), значения embergerQ и TRI в местах локализации *Lobaria pulmonaria*, вероятно, во многом характеризуют климатические и орографические условия распространения лесов, с которыми связано произрастание лобарии на Кавказе.

Таблица 25 – Вклад основных экологических переменных в модели Maxent лобарии

Переменные	А-модели			ВА-модели			ВАМ-модели		
	РС, %	PI, %	Значения	РС, %	PI, %	Значения	РС, %	PI, %	Значения
embergerQ	59,4	48,2	100-150	34,7	33,8	100-150	3,2	11	100-150
TRI	17,5	10,9	100-200	0,3	1,4	100-200	0,5	2,1	100-200
PETDriestQuarter, мм/мес.	14,3	18,7	20-40	12,1	18,2	20-40	2,1	17	20-40
PETWettestQuarter, мм/мес.	8	20,2	110-130	3,4	3,9	110-130	1,5	6,5	110-130
PETColdestQuarter, мм/мес.	0,9	2	18-20	0	0	18-20	0,5	2,1	18-20
<i>Fagus orientalis</i> встречаемость	-	-	-	35,1	21,7	0,7-1	28	13,3	0,7-1
<i>Pinus sylvestris</i> встречаемость	-	-	-	14,5	21	0,8-1	8,6	1,5	0,8-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	55,6	46,7	0,03

Примечание: РС – процентный вклад фактора в модели, PI – коэффициент пермутации; Значения – диапазоны оптимальных значений переменных (0,8 порог пригодности), полученные из кривых отклика; Встречаемость видов – вероятность обнаружения сопутствующих видов, при которой анализируемые виды могут быть найдены на том же участке с вероятностью $\geq 0,5$. Переменные ENVIREM расшифрованы в табл. 4 (подглава 3.2).

С другой стороны, существуют свидетельства прямой положительной (Matwiejuk, Zbyryt, 2013; Stoykov, 2015) зависимости между встречаемостью *Lobaria pulmonaria* и высотой местности над уровнем моря. В старовозрастных буковых лесах Восточных Карпат лобария чаще заселяет деревья на больших высотах и в низинах, по дну речных долин (ниже 900 м над ур. м.), где более благоприятен и стабилен водный режим (Nadyeina et al., 2014). Кроме того, в горных районах вид нередко встречается на влажных покрытых мхом скалах (Jüriado, Liira, 2010; Stoykov, 2015; Ignatenko, Tarasova, 2018; Ginszt et al., 2022), что также в некоторой степени может объяснять влияние фактора расчлененности рельефа на распространение лишайника. Влияние параметров температурно-водного режима embergerQ и PETDriestQuarter на пространственное распределение *Lobaria pulmonaria* согласуется с данными многочисленных исследований, подчеркивающих важную роль климатических факторов в регуляции физиологических и биохимических процессов, выборе субстратов и распространении вида. Гидратация при дневном свете необходима для поддержания тургорного давления и разрастания гиф, фотосинтетической активности лобарии (Carlsson, Nilsson, 2009; Shelyakin et al., 2021; Di Nuzzo et al., 2022). Соответственно, темпы роста талломов лишайника во многом зависят от

влажности местообитаний и меняются сезонно в районах с большими сезонными колебаниями осадков (Muir et al., 1998). В свою очередь, биомасса и размер талломов определяют число производимых лобарией диаспор (Carlsson, Nilsson, 2009; Mikryukov et al., 2010; Rubio-Salcedo et al., 2015), влияя на репродуктивный потенциал и расселительную способность вида. Процессы созревания соредий, закрепления на субстрате и прорастания новых особей также зависят от фактора влажности (Carlsson, Nilsson, 2009; Mikryukov et al., 2010).

Карта, построенная на основе региональной А-модели, показала концентрирование оптимальных мест произрастания лобарии в наиболее влажных средне- и высокогорных районах Кавказа (подглава 2.1, рис. 2) – на Западном Кавказе, в Западном и Центральном Закавказье, на западных хребтах Малого Кавказа (рис. 40а). Наименее абиотически пригодные условия для произрастания вида характерны для низменностей Кавказа, а также равнин и горных территорий с выраженным сухим континентальным климатом – Предкавказье, Восточный Кавказ, Закавказское нагорье и большая часть территории Малого Кавказа. В условиях континентального климата Центрального Кавказа, потенциально пригодные местообитания лишайника ограничены участками в долинах рек.

Из-за сложного характера взаимодействий эпифитных лишайников с факторами среды, включая климат и орографию, наличие подходящих видов форофитов и параметров деревьев, характеристик лесных ценозов, учет только абиотических факторов недостаточен для прогнозирования распространения *Lobaria pulmonaria* на Кавказе. Так, основной вклад в **ВА-модель** вида вносит пространственная локализация в экорегионе буковых лесов из *Fagus orientalis* (табл. 25). Важным предиктором распространения лишайника остается embergerQ, диапазон оптимальных значений которого для буковых лесов – 80-375 (подглава 5.1, табл. 10) – включает таковой для лобарии легочной. Соответственно, вероятность обнаружения лишайника в условиях, оптимальных для буковых древостоев, превышает 70%. Данный результат согласуется с ранее установленной закономерностью распространения *Lobaria pulmonaria* в

Средиземноморском регионе, где лишайник преимущественно встречается во влажных океанических районах, условия в которых также благоприятствуют произрастанию лиственных лесов (Fos et al., 2017).

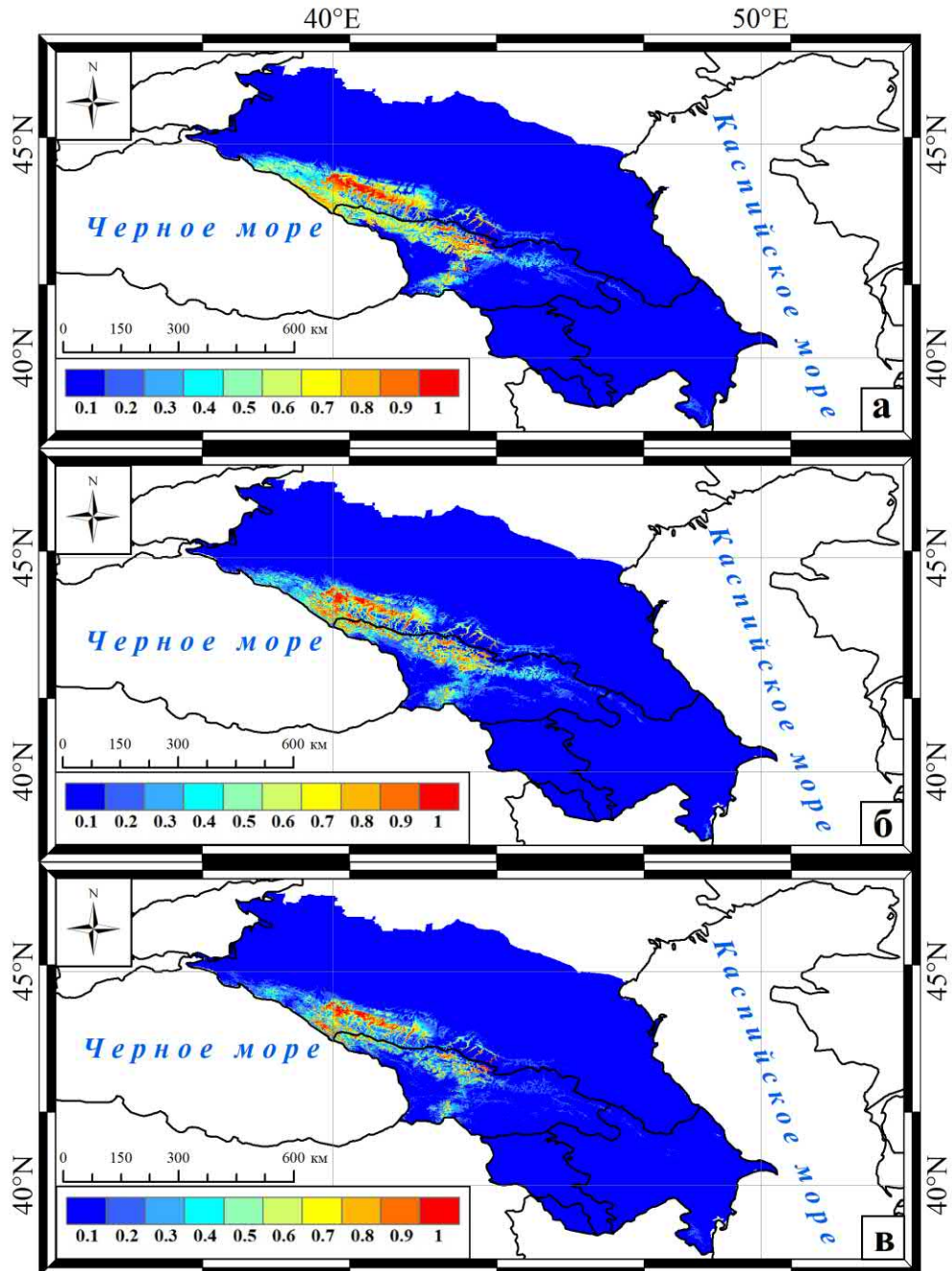


Рис. 40. Карты потенциального распространения *Lobaria pulmonaria* на Кавказе:
а – А-модель, б – ВА-модель, в – ВАМ-модель.

В целом, особенности субстратной приуроченности лобарии легочной достаточно тщательно изучены. Согласно большинству исследований, наиболее

типичными и оптимальными для произрастания вида в Европе являются буковые и дубовые леса (Nadyeina et al., 2014; Rubio-Salcedo et al., 2015; Stoykov, 2015; Benesperi et al., 2018; Schiefelbein et al., 2021; Di Nuzzo et al., 2022). Нередко *Lobaria pulmonaria* заселяет кору клена, граба, ясеня и липы (Carlsson, Nilsson, 2009; Mikryukov et al., 2010; Matwiejuk, Zbyryt, 2013; Stoykov, 2015; Ginszt et al., 2022). В бореальных лесах лишайник преимущественно встречается на осине, иве, липе и рябине (Иванова, Терентьева, 2017; Gu et al., 2001; Ignatenko, Tarasova, 2018). В качестве исключения вид зарегистрирован на коре хвойных деревьев – *Pinus sylvestris*, *Abies alba* Mill. в Болгарии и Польше (Ryś, 2005; Stoykov, 2015), *Picea abies* (L.) H. Karst. в бореальных лесах северо-востока Русской равнины (Иванова, Терентьева, 2017) и Центральной Норвегии (Hilmo et al., 2011), *Picea obovata* Ledeb. в пихтово-еловых лесах Северного Урала (Mikryukov et al., 2010). На Кавказе находки лобарии указаны для северо-востока Армении – на буке восточном (Gasparyan, Sirman, 2020) и из долины реки Ачипсе Краснодарского края – на буке, грабе, клене, осине, ольхе, каштане и пихте (Урбанавичене, Урбанавичюс, 2014). Таким образом, ценотические предпочтения *Lobaria pulmonaria* при произрастании на Кавказе (буковые леса) укладываются в общую закономерность выбора лишайником видов-форофитов.

Прогнозируемое ВА-моделью сокращение площади пригодных и оптимальных местообитаний лобарии на Кавказе составило всего 1,3 и 1,8 раз (табл. 26), что, вероятно, обусловлено сохранением влияния климатического предиктора embergerQ (вклад около 34%). Площади оптимальных территорий уменьшились равномерно в местах локализации лобарии (рис. 40б), а их доля от площади буковых лесов кавказского экорегиона (7,0 тыс. км² (подглава 5.1)) составила 56,2%. Перекрытие ареалов *Lobaria pulmonaria* и *Fagus orientalis* характерно для Западного, Центрального и Малого Кавказа, в то время как восточная часть ареала бука восточного (подглава 5.1, рис. 13) малоприспособлена для произрастания лишайника.

Таблица 26 – Площади приемлемых и оптимальных местообитаний *Lobaria pulmonaria* на Кавказе согласно моделям Maxent

Пригодные территории, тыс. км ²			Оптимальные территории, тыс. км ²		
А-модели	ВА-модели	ВАМ-модели	А-модели	ВА-модели	ВАМ-модели
25,3	19,3	10,8	7,3	3,9	2,3

Согласно **ВАМ-модели**, наиболее важным предиктором потенциального распределения *Lobaria pulmonaria* является доступность территорий, во многом маскирующая влияние абиотических факторов и ценотической приуроченности (табл. 25). Радиус пригодных для лобарии территорий от оптимальных мест обитания на Кавказе составил всего 30 м. По сравнению с ВА-моделью, прогнозируемая площадь потенциальных и оптимальных местообитаний вида уменьшилась в 1,9 и 1,7 раз (табл. 26, рис. 40в). Полученные результаты соответствуют ранее установленным закономерностям, согласно которым способность к расселению является наиболее важным фактором, лимитирующим распространение *Lobaria pulmonaria* (Öckinger et al., 2005). Вид имеет ограниченный диапазон рассеивания вегетативных диаспор – в среднем до 15-30 м (Walser, 2004; Öckinger et al., 2005; Werth et al., 2007; Mikryukov et al., 2010; Jüriado et al., 2011). При этом в жизненном цикле лишайника преобладает вегетативное размножение фрагментами таллома, изидиями и соредиями (Jüriado, Liira, 2010; Matwiejuk, Zbyryt, 2013; Brunialti et al., 2015). Последние в основном разносятся ветром, улитками, насекомыми (Ryś 2005) и имеют низкий процент выживаемости (Mikryukov et al., 2010). Половое размножение с помощью мелких по размеру аскоспор обеспечивает расселение лобарии легочной на сотни метров, но происходит редко (Иванова, Терентьева, 2017; Werth et al., 2007; Carlsson, Nilsson, 2009; Brunialti et al., 2015). Одной из причин авторы называют несоответствие микроклиматических условий экологическому оптимуму вида в антропогенно нарушенных лесах (Иванова, Терентьева, 2017; Werth et al., 2007). С другой стороны, половое размножение лишайника встречается редко даже в оптимальных местах произрастания вида при его высокой численности и крупных размерах таллома (Brunialti et al., 2015). Установлено также, что *Lobaria*

pulmonaria является гетероталличным видом, и половое размножение не происходит, если вся популяция лишайника представлена одним генотипом (Carlsson, Nilsson, 2009).

Таким образом, основным абиотическим фактором локализации *Lobaria pulmonaria* на Кавказе является макроклиматический параметр embergerQ. Пригодные для лобарии территории сконцентрированы в относительно влажных средне- и высокогорных районах Западного Кавказа и Западного и Центрального Закавказья, на западных хребтах Малого Кавказа. Влияние ценотического фактора на локализацию *Lobaria pulmonaria* как эпифитного лишайника маскирует воздействие абиотических параметров среды. На Кавказе в целом наибольшая вероятность обнаружения лобарии прогнозируется в местах концентрации буковых формаций в районах с гумидным климатом. Соответственно, для сохранения данного редкого вида лишенофлоры в экорегионе важно сохранение буковых лесов. Значимым фактором пространственного распределения лишайника является также доступность территорий, определяющая расселительную способность вида. М-фактор значительно ограничивает распространение лишайника даже в абиотически и биотически оптимальных местообитаниях, что может быть связано как с низкой расселительной способностью лобарии, так и с фрагментированностью оптимальных для произрастания вида участков.

5.7 Рябчик широколистный *Fritillaria latifolia*

В подглаве представлены результаты изучения пространственно-временной динамики редкого эндемичного вида сосудистых растений Кавказа – рябчика широколистного *Fritillaria latifolia*. 1) Выявлены закономерности современного распределения популяций рябчика в зависимости от абиотических и антропогенных (расстояние до ООПТ и пастбищ) факторов. 2) Спрогнозировано изменение ареала рябчика в соответствии с принятыми сценариями развития

климатических изменений. 3) Дана оценка временного консерватизма экологической ниши *Fritillaria latifolia*.

Согласно *А-модели*, основным абиотическим предиктором пространственной локализации рябчика широколистного на Кавказе является коэффициент Эмбергера с оптимальным диапазоном значений, соответствующим гумидному и пергумидному климату (по Daget et al., (1988)) (табл. 27). Данная закономерность характеризуют *Fritillaria latifolia* как влаголюбивый вид, что согласуется со сведениями о произрастании рябчика на субальпийских и альпийских сыроватых и болотистых лугах, нередко на торфянистых почвах (Ямалов и др., 2014; Красная книга..., 2020; Batsatsashvili et al., 2017).

Таблица 27 – Вклад основных экологических переменных в модели пространственного распределения *Fritillaria latifolia* на Кавказе

Переменные	А-модель			ВА-модель			ВАМ-модель		
	РС, %	PI, %	Значения	РС, %	PI, %	Значения	РС, %	PI, %	Значения
embergerQ	54,7	43,9	150-190	48,7	35,4	160-180	28,1	29,5	160-180
TRI	20,8	16,3	80-250	19,8	14,6	80-250	15,9	15	80-250
PETColdestQuarter, мм/мес.	14	20	7-14	8,7	10,3	5-14	2,6	19,3	5-14
PETDriestQuarter, мм/мес.	7,4	16,8	19-21	7,8	8,4	18-20	1,7	3	18-20
PETWettestQuarter, мм/мес.	3,1	3	105-110	0,9	0,5	100-110	1,7	1,8	100-110
path_CAs, км	-	-	-	14,7	3,9	0-1	5,3	4,9	0-1
path_landuse, км	-	-	-	1,5	0,6	0-40	0,3	0,8	0-20
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	44,5	25,7	0-15

Примечание: РС – процентный вклад фактора в модели, PI – коэффициент пермутации; Значения – диапазоны оптимальных значений переменных (0,8 порог пригодности), полученные из кривых отклика; Переменные ENVIREM расшифрованы в табл. 4 (подглава 3.2).

Соответственно, прогнозируемые с высокой вероятностью местообитания *Fritillaria latifolia* концентрируются на Западном Кавказе, в Западном и Центральном Закавказье, на северо-западных хребтах Малого Кавказа (рис. 41а) – в границах горных территорий с влажным субтропическим и океаническим типами климата (подглава 2.1, рис. 2).

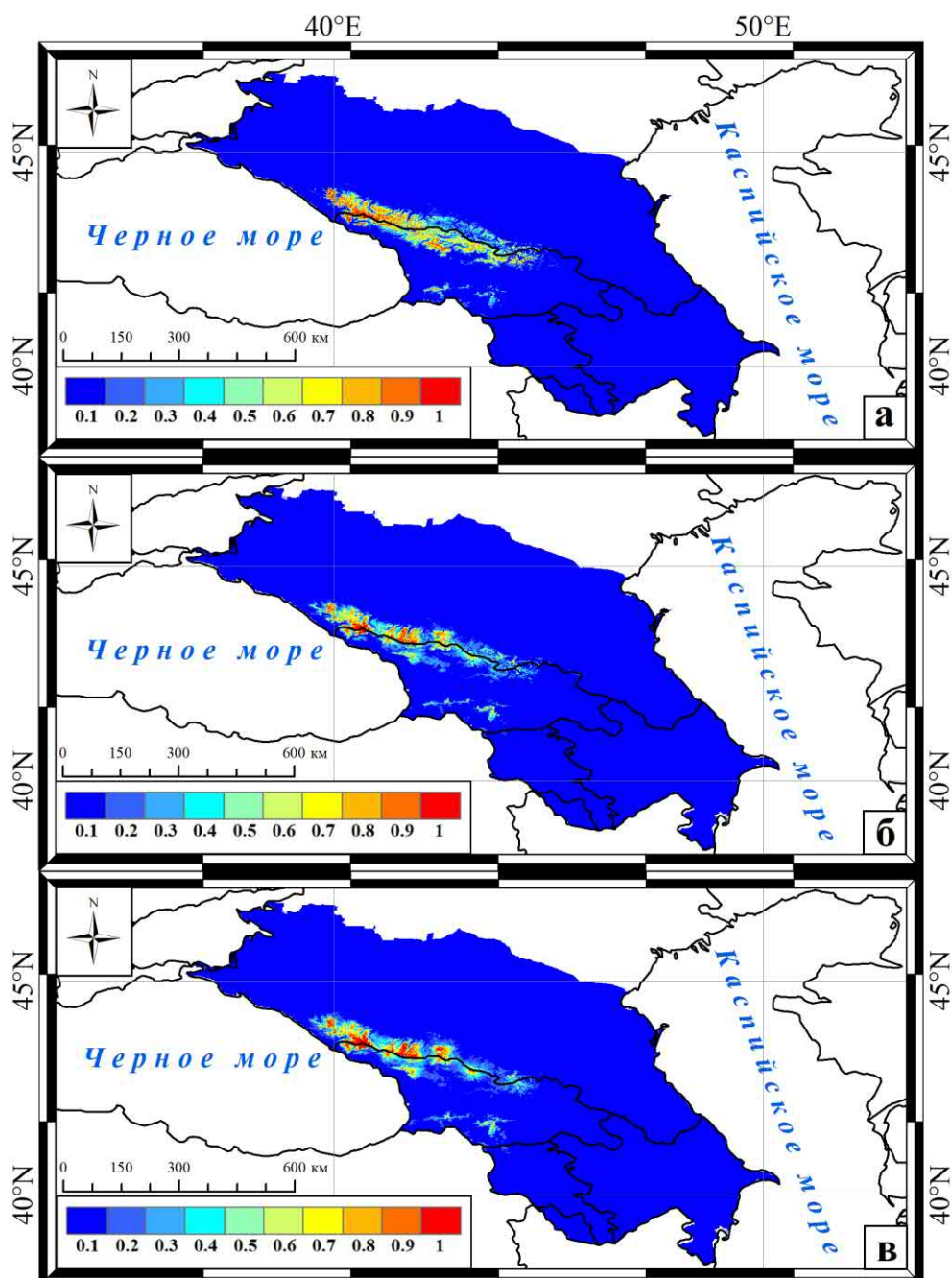


Рис. 41. Карты потенциального распространения *Fritillaria latifolia* на Кавказе. а – А-модель, б – ВА-модель, в – ВАМ-модель.

Значительные площади потенциальных местообитаний вида в Закавказье согласуются с литературными данными о произрастании рябчика на севере Абхазии и Грузии, северо-западе Армении и в Южной Осетии (Тания, Абрамова, 2013; Красная книга..., 2010, 2017; Batsatsashvili et al., 2017). Благоприятные условия для произрастания вида складываются также на Центральном Кавказе с

гумидным климатом, что также соответствует реальной картине распределения *Fritillaria latifolia* на Кавказе (Пшегусов и др., 2019). Наименее пригодны для рябчика засушливые территории Предкавказья, крайне восточной части Большого и Малого Кавказа, Закавказского нагорья и Кура-Араксинской низменности (рис. 41а). Отсутствие потенциально пригодных территорий в Колхидской низменности с характерным влажным субтропическим климатом объясняется, вероятно, приуроченностью *Fritillaria latifolia* исключительно к высокогорным территориям (Тания, Абрамова, 2013; Ямалов и др., 2014; Пшегусов и др., 2019; Batsatsashvili et al., 2017). Так, вторым по значимости фактором распространения вида, согласно модели ENVIREM, является локальная вертикальная расчлененность рельефа TRI. Значения данного индекса, зависящего от уклона и высоты над уровнем моря, в оптимальных местах локализации рябчика соответствуют склонам от почти пологих (81-116) до средне неровных (162-239) (по Riley et al., (1999)). Данная закономерность в значительной степени отражает картину реальной орографической приуроченности рябчика к речным террасам, водно-ледниковым отложениям (Тания, Абрамова, 2013) и кулуарным понижениям с длительно сохраняющимся снежным покровом (Пшегусов и др., 2019). Значимость фактора PETScoldestQuarter, третьего по величине вклада в построение модели ENVIREM, вероятно, определяется экологией рябчика как растения-психрофита (Красная книга..., 2020).

Согласно **ВА-модели**, потенциальные местообитания *Fritillaria latifolia* на Кавказе также в основном ограничены обозначенными климатическими и орографическими предикторами (табл. 27). Соответственно, разница площадей пригодных и оптимальных местообитаний вида, предсказанных А- и ВА-моделями, составляет всего 1700 и 80 км² (табл. 28, рис. 41б).

Третьим фактором по вкладу в построение ВА-модели является path_CAs – расстояние от ООПТ с оптимальными значениями для обнаружения популяций не более 0-1 км. Так, основные известные местообитания рябчика в Абхазии сконцентрированы в границах Рицинского реликтового национального парка

(Тания, Абрамова, 2013), а популяции на северо-западе Армении – в национальном парке «Озеро Арпи» (Верхне-Ахурянский флористический район (Batsatsashvili et al., 2017)).

Таблица 28 – Площади пригодных и оптимальных в настоящее время местообитаний *Fritillaria latifolia* согласно моделям Maxent

Пригодные территории, тыс. км ²			Оптимальные территории, тыс. км ²		
А-модель	ВА-модель	ВАМ-модель	А-модель	ВА-модель	ВАМ-модель
7,96	6,2	7,2	2,8	2,8	3,7

Известные локалитеты вида на Северном Кавказе также в основном расположены в границах сети ООПТ, охватывающей бóльшую часть площади высокогорий: Сочинский и Тебердинский национальные парки (Зернов, 2006; Зернов, Онипченко, 2011), национальный парк «Приэльбрусье» (Пшегусов и др., 2019), государственный природный заповедник «Эрзи» в районе Шанско-Ассинского массива и Аргунский государственный музей-заповедник в верховьях бассейна р. Гехи (Красная книга..., 2020). Местообитания *Fritillaria latifolia* на севере Грузии (Рача-Лечхуми, Сванетия, Мтиулети (Batsatsashvili et al., 2017)) в основном расположены вне ООПТ, с чем, вероятно, связано сокращение площади оптимальных местообитаний в данном районе согласно ВА-модели (рис. 41б).

Необходимость охраны рябчика широколистного, в том числе в границах ООПТ, обусловлена его узколокальностью и подверженностью негативному антропогенному воздействию, основными факторами которого являются сбор на букеты, выкапывание луковиц и нерегулируемый выпас скота в местах произрастания (Тания, Абрамова, 2013; Ямалов и др., 2014; Пшегусов и др., 2019). Будучи редким видом флоры с сокращающимся ареалом и численностью, *Fritillaria latifolia* включен в Красные книги Республик Армения (Красная книга..., 2010) и Южная Осетия (Красная книга..., 2017) (как *Fritillaria collina*), Кабардино-Балкарской (Красная книга..., 2018) и Чеченской (Красная книга..., 2020) Республик. В то же время, исследователями отмечен положительный эффект влияния регулируемого выпаса скота на популяционные показатели

Fritillaria latifolia. Умеренная пастбищная нагрузка, приводящая к снижению общего проективного покрытия до 80-85% (соответственно, степени межвидовой конкуренции), способствует интенсификации вегетативного размножения луковичками-детками (до 15-25 шт. при материнском растении), повышению параметров семенной продуктивности (в среднем 140-170 выполненных семян на коробочку), семенного возобновления (10-16 проростков/м²) и плотности популяций (90-100 особей/м²) (Тхазаплизева, Чадаева, 2012; Пшегусов и др., 2019). Устойчивость *Fritillaria latifolia* к вытаптыванию копытами животных может быть связана с защищенностью и устойчивостью луковиц (Ямалов и др., 2014), эфемероидностью вида, успевающего пройти основные этапы вегетации до перегона скота на летние пастбища (Тания, Абрамова, 2013). В нашем исследовании фактор выпаса скота, формализованный через `path_landuse` – расстояние до пастбищных угодий, также не оказывает ограничивающего влияния на локализацию рябчика. Популяции вида с высокой вероятностью могут быть обнаружены как на пастбищных угодьях, так и в 40 км от них (табл. 27).

Согласно **ВАМ-модели**, важным предиктором потенциального распределения *Fritillaria latifolia* является фактор доступности территорий, процентный вклад которого соответствует суммарному вкладу абиотических факторов (табл. 27). Радиус пригодных для рябчика территорий от оптимальных мест обитания составляет 15 км, в связи с чем площадь потенциального ареала вида в местах локализации, по сравнению с ВА-моделью, увеличивается на 980 км², площадь оптимальных местообитаний – на 830 км² (табл. 28, рис. 41в). С позиции биологии вида подобная достаточно высокая мобильность объясняется расселительной способностью рябчика за счет баллистохории и распространения летучих семян ветром и водой. С экологической точки зрения, возможность расселения рябчика в пределах полутора десятков километров объясняется наличием обширных доступных территорий в границах относительно слабо фрагментированного пояса субальпийских лугов Кавказа.

Климатогенная динамика ареала. Модели оптимистического сценария климатических изменений SSP126 предусматривают некоторое увеличение площади прогнозируемых местообитаний *Fritillaria latifolia* в 2061-2080 гг. по сравнению с предыдущим периодом (табл. 29). В то же время, с 2021 по 2100 гг. прослеживается общий тренд сокращения площади пригодных территорий в 1,57 раз, оптимальных участков – в 1,55 раз. В соответствии с прогнозными моделями пессимистического сценария изменения концентрации парниковых газов SSP585, площади потенциально пригодных и оптимальных местообитаний рябчика будут линейно сокращаться. Общее уменьшение в период с 2021 по 2100 гг. составит 103 и 122 раз, соответственно.

Таблица 29 – Площади пригодных и оптимальных местообитаний *Fritillaria latifolia* согласно моделям климатогенной динамики Maxent

Модели	Сценарий SSP126				Сценарий SSP585			
	2021-2040	2041-2060	2061-2080	2081-2100	2021-2040	2041-2060	2061-2080	2081-2100
Пригодные территории, тыс. км ²	4,68	3,27	3,32	2,98	4,13	1,02	0,25	0,04
Оптимальные территории, тыс. км ²	1,43	0,87	1,04	0,92	1,22	0,21	0,05	0,01

Согласно временному ряду моделей обоих сценариев, сокращение площади потенциальных местообитаний рябчика особенно выражено в западной части его современного ареала с наиболее влажным (субтропическим, океаническим) климатом – на территории Абхазии, Краснодарского края, Адыгеи, Карачаево-Черкесии (рис. 42). Меньшее сокращение площади пригодных для вида территорий прогнозируется на Центральном Кавказе с гумидным климатом. По сценарию SSP585, к 2080 и 2100 гг. на данной территории сохранится единственный очаг с пригодными местообитаниями *Fritillaria latifolia*. Оптимистические модели сценария SSP126 предсказывают концентрирование оптимальных местообитаний вида к 2080 и 2100 гг. в высокогорных районах западной и центральной частей Большого Кавказа.

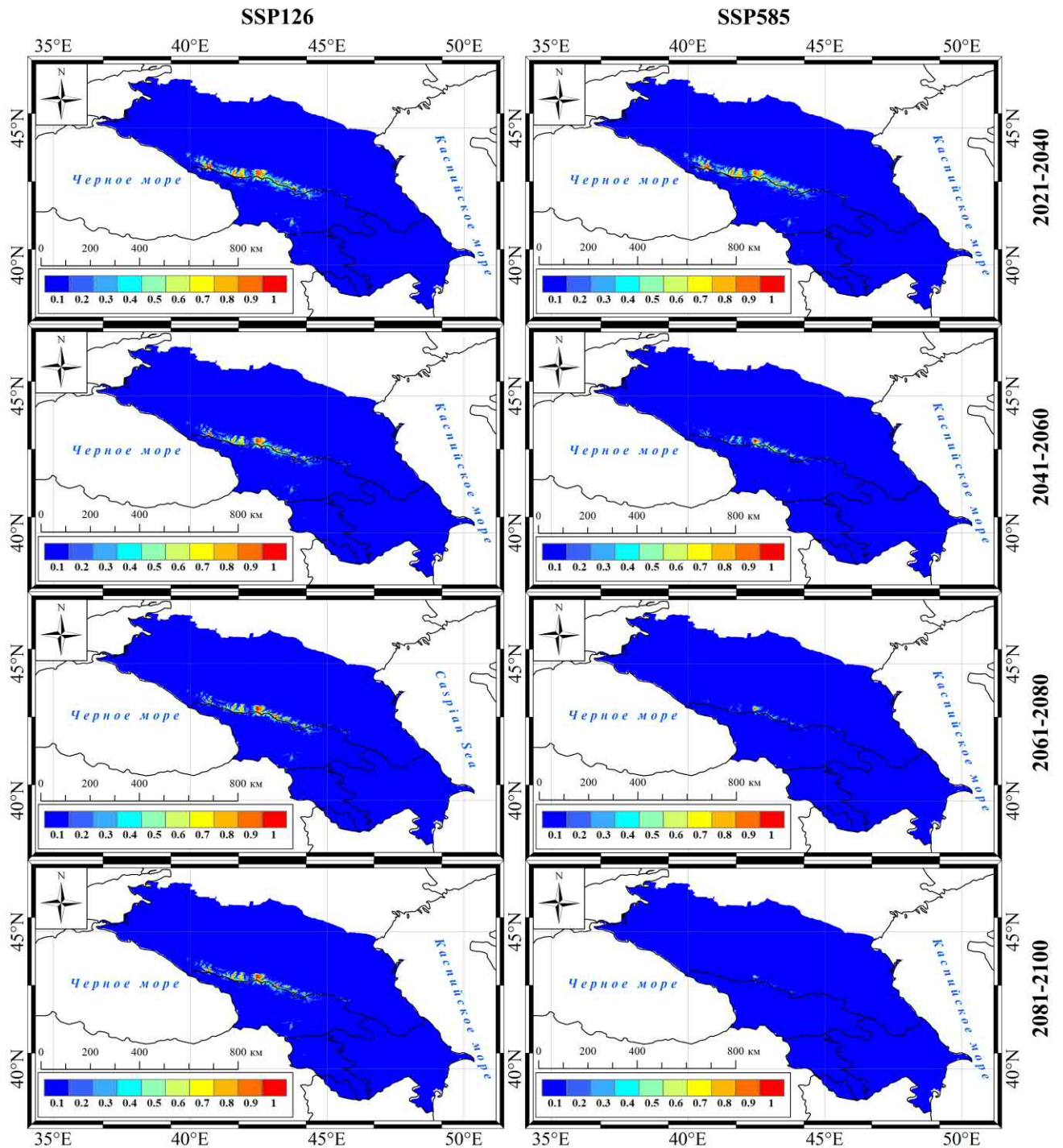


Рис. 42. Карты потенциального распространения *Fritillaria latifolia* на Кавказе с учетом климатических изменений за четыре временных периода (2021-2040, 2041-2060, 2061-2080, 2081-2100 гг.) для двух социально-экономических сценариев – SSP126 и SSP585.

Учитывая установленную зависимость пространственной локализации рябчика от климатических параметров среды, прогнозируемое сокращение его ареала объясняется снижением коэффициента Эмбергера на Кавказе в период

2021-2100 гг. при одновременном сокращении годового количества осадков и увеличении среднегодовой приземной температуры воздуха (рис. 43).

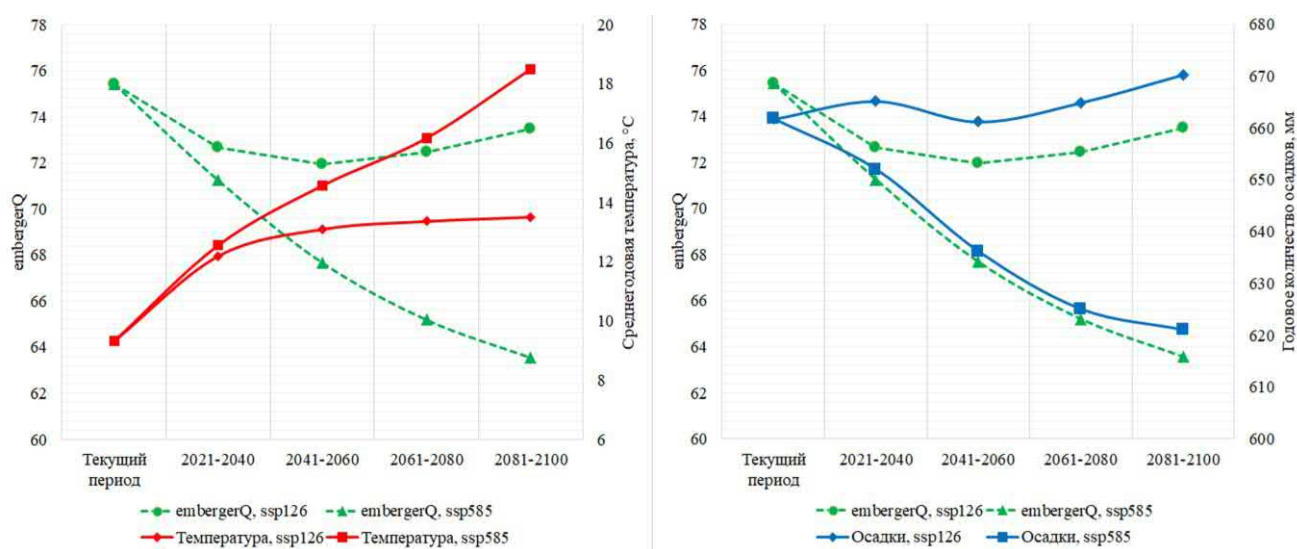


Рис. 43. Динамика коэффициента Эмбергера *embergerQ*, среднегодовой температуры воздуха и среднегодового количества осадков на Кавказе в соответствии с принятыми сценариями изменения климата SSP126 и SSP585.

Показанные тенденции климатических изменений наиболее выражены для сценария SSP585, прогнозирующего уже к 2060 г. увеличение среднегодовой температуры на 6°C при уменьшении годового количества осадков на 30 мм, к 2100 г. – увеличение температуры на 9°C и уменьшение количества осадков на 40 мм. Согласно литературным данным, рябчик широколистный относится к экологической группе растений-психрофитов, предпочитающих холодные (в данном случае высокогорные) влажные местообитания (Красная книга..., 2020). Поэтому общеклиматические изменения в сторону усиления засушливости считаются одним из основных лимитирующих факторов для вида (Красная книга ..., 2020), что согласуется с результатами наших исследований.

В соответствии со сценарием SSP585, к 2060 г. определено всего 7 км² (11 точек) территорий-рефугиумов со стабильно высокой вероятностью обнаружения *Fritillaria latifolia*; к 2080 гг. подобных стабильно оптимальных для произрастания вида территорий на Кавказе не останется (табл. 30). Согласно сценарию SSP126,

площадь территорий-рефугиумов рябчика к концу периода прогнозирования составит 172,4 км² (271 пиксель).

Таблица 30 – Характеристики территорий-рефугиумов *Fritillaria latifolia* согласно моделям климатогенной динамики Maxent

Модели		Число точек	Вероятность обнаружения вида в точках			
Сценарий	Период, гг.		Mean	Min	Max	Std. Dev.
Текущий	1970-2020	3123	0,89	0,80	1,00	0,06
SSP585	2021-2040	716	0,88	0,80	0,99	0,05
SSP585	2041-2060	11	0,85	0,80	0,92	0,04
SSP585	2061-2080	0	0	0	0	0
SSP585	2081-2100	0	0	0	0	0
SSP126	2021-2040	859	0,89	0,80	1,00	0,05
SSP126	2041-2060	408	0,88	0,80	0,99	0,05
SSP126	2061-2080	294	0,88	0,80	0,98	0,05
SSP126	2081-2100	340	0,88	0,80	0,98	0,05

Картографическое отображение территорий-рефугиумов *Fritillaria latifolia* в масштабах Кавказа целесообразно только для сценария SSP126 (рис. 44).

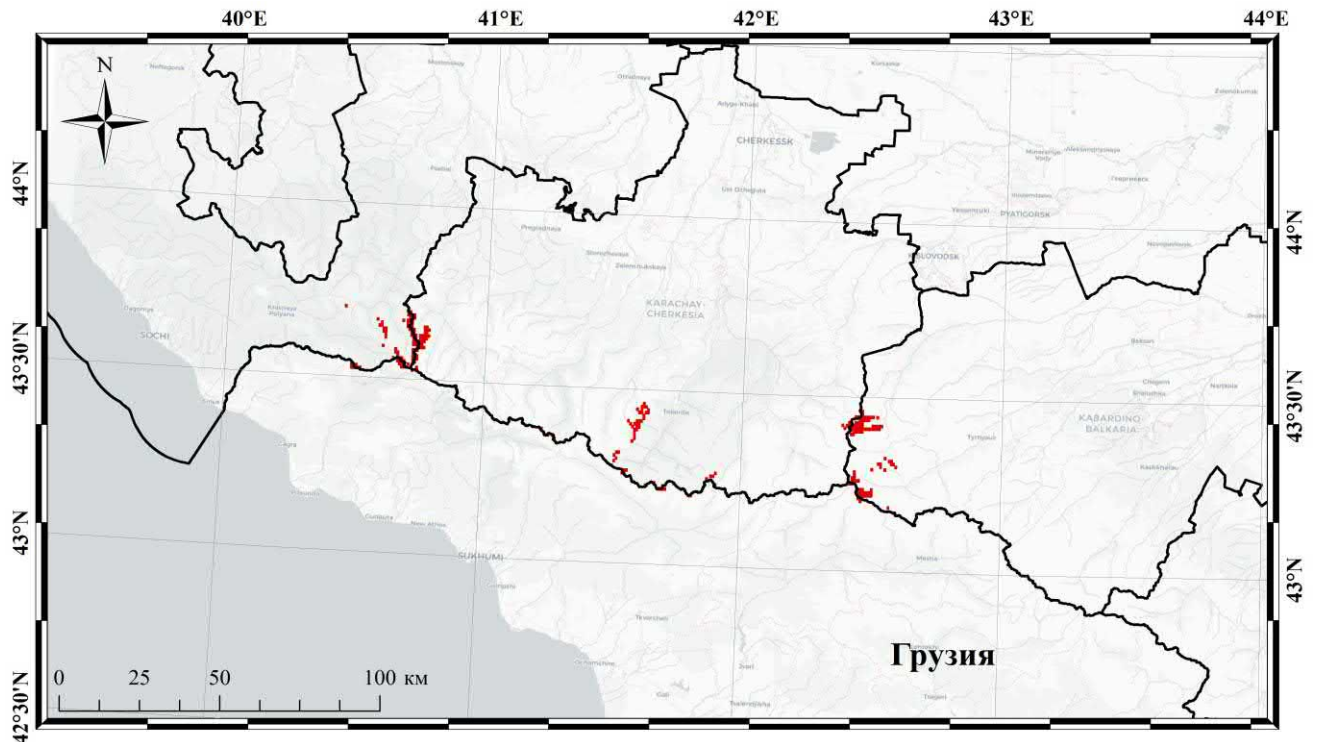


Рис. 44. Расположение рефугиумов *Fritillaria latifolia* на Кавказе – оптимальных для произрастания вида территорий, устойчивых к климатогенным изменениям (выделены красным).

Можно выделить три основных очага стабильно оптимальных для произрастания вида территорий, расположенных в высокогорных районах западной и центральной частей Северного Кавказа. Один из крупных западнокавказских рефугиумов расположен на границе Карачаево-Черкесии и Краснодарского края – частично на территории Кавказского биосферного заповедника. Второй рефугиум территориально приурочен к западным границам Тебердинского национального парка. Центральнокавказский рефугиум расположен на территории национального парка «Приэльбрусье» – у северных и юго-восточных склонов стратовулкана Эльбрус. Данные территории целесообразно выделить как приоритетные для проведения мероприятий по сохранению популяций *Fritillaria latifolia* на Кавказе.

Оценка временного консерватизма экологической ниши. Анализ главных компонент РСА выявил четыре основных комплексных фактора с суммарной вариацией экологических переменных около 96% (табл. 31). Основными переменными Фактора 1 являются embergerQ и PETWettestQuarter, что подтверждает влияние температурно-водного режима на распространение *Fritillaria latifolia*. Наибольшую факторную нагрузку на вторую и четвертую оси РСА имеют потенциальная эвапотранспирация в наиболее холодный и наиболее сухой периоды – PETColdestQuarter и PETDriestQuarter, соответственно. Фактор 3 с основной переменной TRI можно охарактеризовать как орографический.

Таблица 31 – Результаты анализа главных компонент (Varimax normalized) экологических переменных в точках присутствия *Fritillaria latifolia*

Переменные	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
embergerQ	0,92	-0,23	0,03	-0,12
PETColdestQuarter, мм/мес.	0,01	0,91	-0,02	-0,35
PETDriestQuarter, мм/мес.	0,13	0,36	0,17	-0,90
PETWettestQuarter, мм/мес.	-0,91	-0,29	-0,06	0,04
TRI	-0,05	0,01	-0,99	0,13
Собственное значение	2,05	1,42	0,97	0,34
Объясненная дисперсия, %	40,92	28,52	19,51	6,86

Примечание: полужирным выделены факторные нагрузки > 0,7.

По всем четырем факторам PCA выражено значительное перекрытие экологических ниш рябчика, сформированных в настоящее время и в период 2041-2060 гг. (сценарий SSP126) (рис. 45).

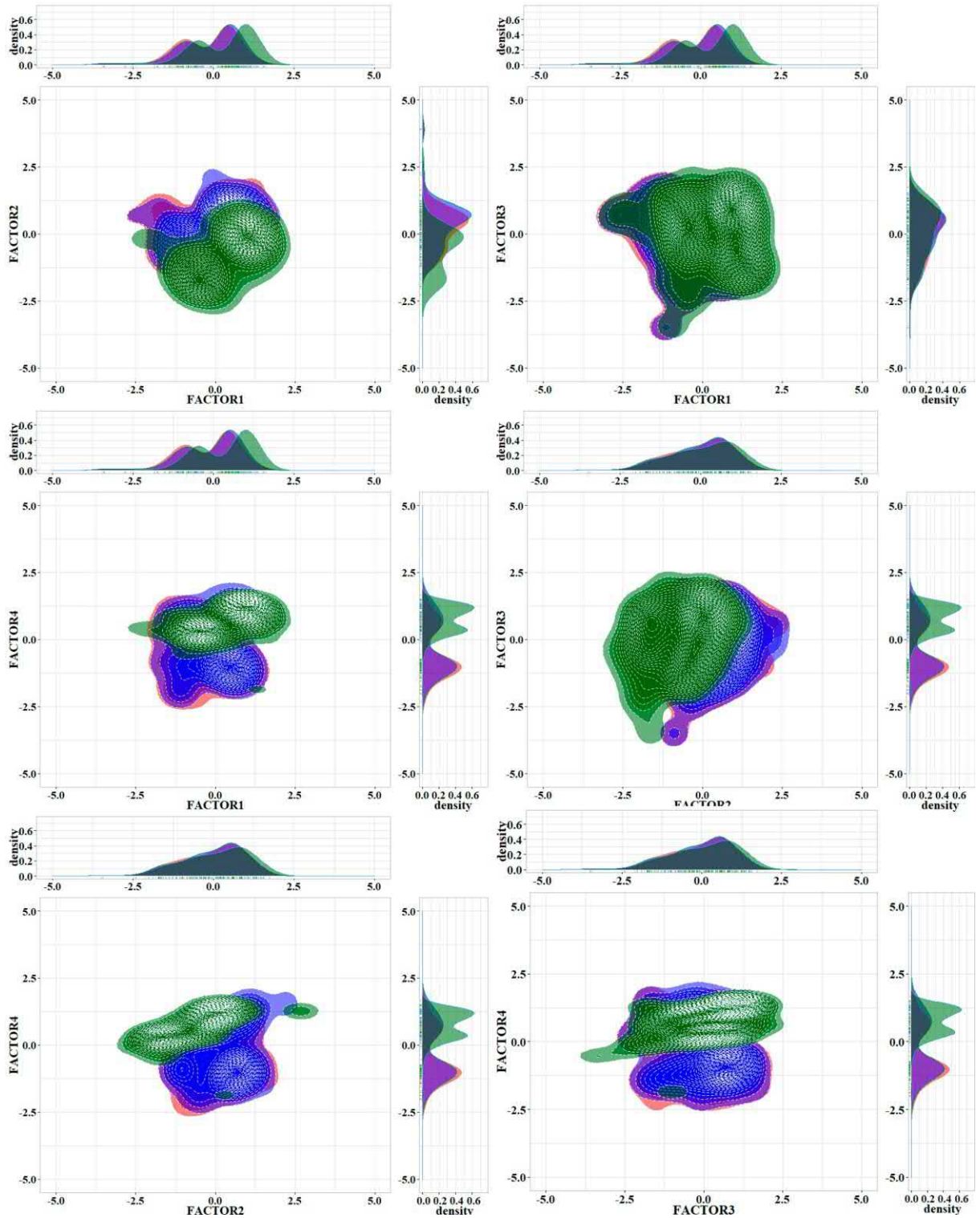


Рис. 45. Визуализация экологических ниш *Fritillaria latifolia* в ортогональном пространстве осей PCA. Синим цветом представлена экологическая ниша вида в настоящее время, красным – в период 2041-2060 гг., зеленым – в 2081-2100 гг.

Некоторое расхождение ниш отмечено между обозначенными периодами и временным отрезком 2081-2100 гг. При этом дифференциация экологических ниш в большей степени наблюдается по второй и четвертой осям факторного анализа, характеризующим температурно-водный режим в наиболее холодный и сухой кварталы – в зимне-весенний период (рис. 1). Учитывая особенности сезонного развития *Fritillaria latifolia*, выявленное расхождение ниш может носить адаптивный характер. По независящему от климатических изменений орографическому Фактору 3 дифференциация ниш между тремя анализируемыми временными периодами не выражена. Также слабое расхождение ниш отмечено по Фактору 1, включающему относительно стабильный, согласно сценарию SSP126, параметр embergerQ (рис. 43).

Таким образом, абиотически пригодными для произрастания *Fritillaria latifolia* на Кавказе являются горные территории с гумидным, пергумидным климатом и склонами от почти пологих до средне неровных. Значимость абиотических факторов embergerQ и TRI остается высокой в ВА- и ВАМ-моделях. На распространение рябчика влияет также расстояние от ООПТ (около 15% вклада в ВА-модель) – не более 0-2 км. Расстояние до пастбищ оказывает слабое влияние на распределение вида, вероятно, в силу его устойчивости к выпасу. Доступность территорий (около 44% вклада в ВАМ-модель) составляет 0-15 км от оптимальных местообитаний вида, определяя некоторое увеличение площади его потенциального распространения относительно ВА-модели.

Основные потенциальные местообитания *Fritillaria latifolia* в настоящее время сконцентрированы на Западном Кавказе, в Западном и Центральном Закавказье, на северо-западных хребтах Малого Кавказа. Для данных территорий выражено климатогенное сокращение площади потенциальных местообитаний вида. Второй центр современного ареала рябчика на Центральном Кавказе с гумидным климатом менее подвержен климатогенной динамике. Согласно оптимистическому сценарию изменения климата SSP126, территории-рефугиумы *Fritillaria latifolia* к 2080-2100 гг. сохранятся в высокогорных районах Западного и

Центрального Кавказа, в границах ООПТ Карачаево-Черкесии, Краснодарского края и Кабардино-Балкарии. Данные территории целесообразно выделить как приоритетные для сохранения популяций рябчика на Кавказе. Для вида отмечена некоторая дифференциация современной и прогнозируемой в будущем (2081-2100 гг.) экологических ниш по факторам температурно-водного режима в зимне-весенний период, что, учитывая особенности сезонного развития *Fritillaria latifolia* (ранневесенний геоэфемероид), может носить адаптивный характер.

5.8 Амброзия полыннолистная *Ambrosia artemisiifolia*

В подглаве представлены результаты изучения пространственно-временной динамики одного из наиболее агрессивных инвазионных видов растений Кавказа – амброзии полыннолистной *Ambrosia artemisiifolia*. 1) Выявлены закономерности современного распределения вида в зависимости от абиотических, биотических (распределение лесных и луговых ценозов) и антропогенных (расстояние до дорог, сельскохозяйственных объектов, населенных пунктов) факторов, доступности среды. 2) Спрогнозировано изменение ареала амброзии в соответствии с принятыми сценариями развития климатических изменений.

Согласно *A-модели*, основными абиотическими предикторами локализации амброзии на Кавказе являются embergerQ и PETWettestQuarter. В меньшей степени расположение пригодных местообитаний определяют PETDriestQuarter и TRI (табл. 32). Вместе с тем, крайне широкое варьирование оптимального для произрастания вида диапазона значений embergerQ – от семиаридного до пергумидного климата – свидетельствует о высокой экологической пластичности *Ambrosia artemisiifolia* по отношению к климатическим факторам и их слабой ограничивающей роли в пространственном распределении вида. Тем не менее, согласно значениям переменных PETWettestQuarter и PETDriestQuarter, наиболее подходящими для амброзии являются достаточно влагообеспеченные территории. Значения параметра TRI определяют пространственную локализацию

оптимальных местообитаний вида на пологих формах рельефа (0-80) по классификации Ш. Райли (Riley et al., 1999).

Таблица 32 – Вклад основных экологических переменных в модели пространственного распределения *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе

Переменные	А-модель			ВА-модель			ВАМ-модель		
	РС, %	PI, %	Значения	РС, %	PI, %	Значения	РС, %	PI, %	Значения
embergerQ	28,4	17	50-350	4,2	0,8	50-350	0,6	1,1	50-350
PETWettestQuarter, мм/мес.	27,1	23,4	125-145	5,5	4	125-145	0,4	1,4	125-145
PETColdestQuarter, мм/мес.	17,5	16,6	60-120	2,9	3,7	60-120	0,3	0,8	60-120
PETDriestQuarter, мм/мес.	17,2	17,7	0-50	0,2	0,2	0-50	0,3	1,3	0-50
embergerQ	9,8	25,3	17-20	3,9	6,9	17-20	0,1	0	17-20
path_roads, м				53,8	29,7	0-5	34,6	23,8	0-3
path_landuse, м				2,1	4,6	0-100	0,3	0	0-100
path_setlment, м				4,9	4,4	0-300	0,1	0,3	0-300
<i>Bromus variegatus</i> , встреч-ть	-	-	-	11,6	29,8	0-0,01	9,24	12,3	0-0,01
<i>Fagus orientalis</i> , встреч-ть	-	-	-	10,9	15,7	0-0,01	7	4,9	0-0,01
Подвижность вида, м	-	-	-	-	-	-	47,16	54	0-5

Примечание: РС – процентный вклад фактора в модели, PI – коэффициент пермутации; Значения – диапазоны оптимальных значений переменных (0,8 порог пригодности), полученные из кривых отклика; Переменные ENVIREM расшифрованы в табл. 4 (подглава 3.2).

Данные абиотические условия обуславливают широкое потенциальное распространение *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе (более 160 тыс. км²) с формированием крупного центра ареала в наиболее влагообеспеченной западной части Большого Кавказа (равнинные-низкогорные районы Западного Кавказа, предгорная-низкогорная часть Западного Закавказья) (табл. 33, рис. 46а).

Таблица 33 – Площади пригодных и оптимальных в настоящее время местообитаний *Ambrosia artemisiifolia* согласно моделям Maxent

Пригодные территории, тыс. км ²			Оптимальные территории, тыс. км ²		
А-модель	ВА-модель	ВАМ-модель	А-модель	ВА-модель	ВАМ-модель
163,1	86,8	79,4	41,8	39,9	21,5

Меньший центр обилия амброзии прогнозируется предгорных-низкогорных районах северного макросклона Центрального Кавказа с гумидным типом климата. Очаги оптимальных местообитаний вида сконцентрированы также в

условиях влажного океанического типа климата (подглава 2.1, рис. 2) в Центральном Закавказье, северо-западной части Малого Кавказа и на побережье Каспийского моря (рис. 46а).

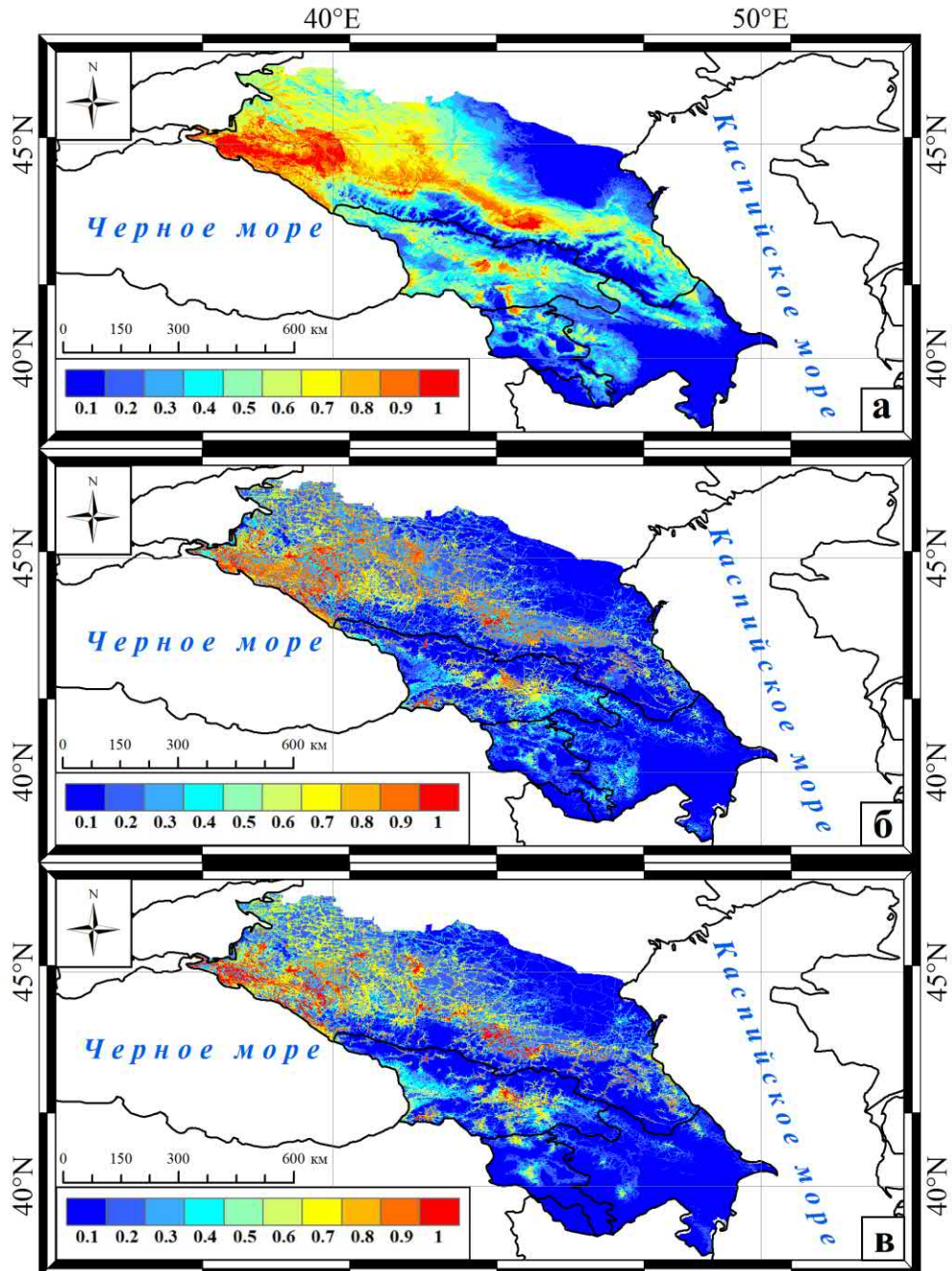


Рис. 46. Карты потенциального распространения *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе. а – А-модель, б – ВА-модель, с – ВАМ-модель.

Наименее пригодные для *Ambrosia artemisiifolia* территории расположены в засушливых условиях Центрального и Восточного Предкавказья, юго-восточной

части Азербайджана. Проникновение вида в средне- и высокогорные районы Большого Кавказа прогнозируется по пологим долинам крупных рек, что соответствует данным наземных наблюдений (Shhagapsoev et al., 2018; Akatova et al., 2019; Chadaeva et al., 2019).

В **ВА-модели** распространения амброзии роль природно-климатических условий среды во многом маскируется преобладающим влиянием фактора *path_roads* (табл. 32). При этом в наибольшей степени сокращается вклад в модель орографического фактора TRI, коррелирующего с расстоянием до объектов дорожной сети (Приложение А, табл. А26). Оптимальное для обнаружения амброзии расстояние от дорог составляет всего 0-5 м. Так, на Западном и Центральном Кавказе *Ambrosia artemisiifolia* нередко формирует плотные заросли высотой 1,5-2,5 м и более вдоль грунтовых и асфальтированных дорог, по которым в основном и происходит распространение вида (Shhagapsoev et al., 2018; Akatova et al., 2019; Chadaeva et al., 2019). Луговые сообщества из *Bromus variegatus* и широколиственные леса также значительно ограничивают площадь потенциальных местообитаний амброзии на Кавказе (суммарный вклад в модель – 22,5%). Вероятность обнаружения *Ambrosia artemisiifolia* в границах таких фитоценозов не превышает 0,01% (табл. 32). В меньшей степени распространение вида зависит от факторов расстояния от населенных пунктов (не более 300 м) и сельскохозяйственных объектов (не более 100 м). С учетом антропогенных и биотических факторов площадь потенциально пригодных местообитаний амброзии на Кавказе (0,5 порог пригодности) сокращается почти в два раза, в то время как площадь оптимальных территорий – всего на 1900 км² (табл. 33). Локализация последних довольно строго определяется приуроченностью к дорожной сети с сохранением расположения крупных центров обилия амброзии в климатически оптимальных районах Кавказа (рис. 46б).

Согласно **ВАМ-модели**, важнейшим предиктором пространственного распределения *Ambrosia artemisiifolia* является фактор доступности территорий, процентный вклад которого соответствует суммарному вкладу биотических и

антропогенных факторов (табл. 32). Радиус доступных (пригодных) для амброзии территорий от оптимальных местообитаний составляет всего 0-5 м. Несмотря на то, что биологически обусловленная расселительная способность вида значительно превышает это расстояние, отсутствие пригодных территорий при удалении от обочин дорог определяет низкую подвижность вида. Наиболее доступными для *Ambrosia artemisiifolia* придорожными фитоценозами являются залежи, агроценозы, рудеральные растительные сообщества в границах населенных пунктов, в меньшей степени – придорожные участки нарушенных пастбищ (Chadaeva et al., 2021b). Лесные и луговые ценозы, как показано выше, препятствуют расселению вида. Соответственно, площадь оптимальных для амброзии территорий, по сравнению с ВА-моделью, сокращается почти в два раза. Площадь потенциально пригодных территорий (0,5 порог пригодности), во многом пространственно замещающих оптимальные участки (рис. 46в), уменьшается в 1,1 раз (табл. 33).

Климатогенная динамика ареала. Модели обоих рассматриваемых сценариев климатических изменений предусматривают направленное сокращение площади прогнозируемых местообитаний амброзии на Кавказе с 2021 по 2100 гг. (табл. 34).

Таблица 34 – Площади пригодных и оптимальных местообитаний *Ambrosia artemisiifolia* согласно моделям климатогенной динамики Maxent

Сценарий	Годы	Пригодные территории, тыс. км ²	Оптимальные территории, тыс. км ²
SSP126	2021-2040 гг.	81,9	34,5
	2041-2060 гг.	78,4	30,1
	2061-2080 гг.	74,4	28,6
	2081-2100 гг.	71,5	26,3
SSP585	2021-2040 гг.	85,9	39,8
	2041-2060 гг.	66,3	22,4
	2061-2080 гг.	31,3	8,2
	2081-2100 гг.	16,1	5,3

Общий тренд сокращения площадей потенциальных местообитаний вида по оптимистическому сценарию SSP126 носит постепенный характер (рис. 47) – 0,1-

5,4 тыс. км² пригодных территорий и 1,1-7,6 тыс. км² оптимальных участков за один временной период. В целом уменьшение площадей пригодных и оптимальных местообитаний в 2021-2100 гг. составит 13 и 27%, соответственно.

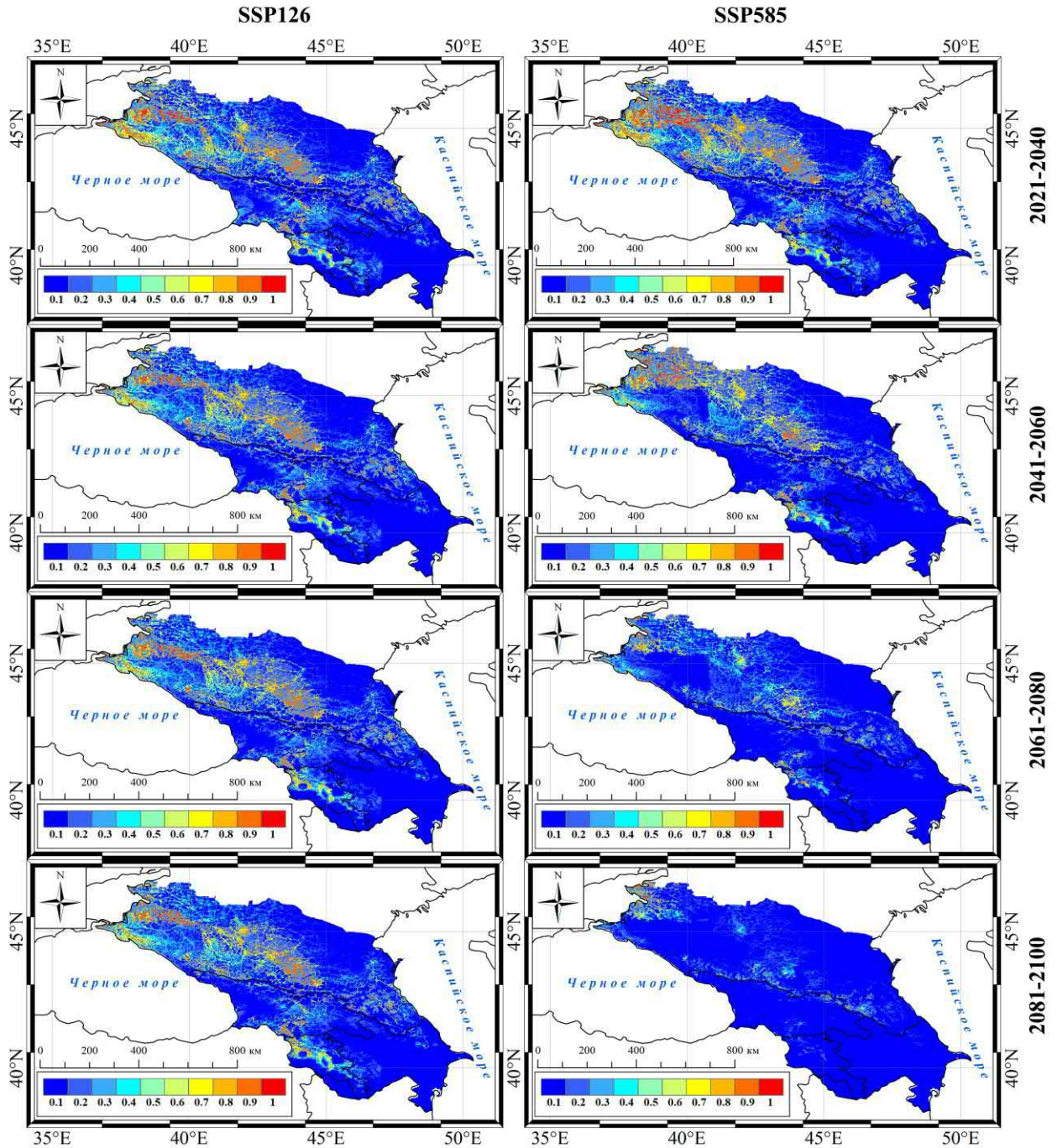


Рис. 47. Карты потенциального распространения *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе с учетом климатических изменений за четыре временных периода (2021-2040, 2041-2060, 2061-2080, 2081-2100 гг.) для двух социально-экономических сценариев – SSP126 и SSP585.

Пессимистический сценарий SSP585 предусматривает более выраженное климатогенное сокращение потенциальных местообитаний амброзии – 10,3-63,2 тыс. км² пригодных территорий и 1,2-19,3 тыс. км² оптимальных участков за один временной период при общем уменьшении площадей к 2100 гг. на 81 и 87%, соответственно. Масштабное сокращение местообитаний прогнозируется в центрах современного ареала вида с влажным климатом – на территории Краснодарского края и Грузии (рис. 47). Кроме того, согласно временному ряду моделей SSP585, элиминация потенциальных местообитаний амброзии особенно выражена для равнинных-низкогорных районов при одновременном их концентрировании в среднегорьях и высокогорьях Кавказа. Так, к 2100 г. оптимальные для произрастания вида территории в основном прогнозируются в наиболее высокогорных районах Большого и Малого Кавказа, Закавказского нагорья. Очаг с пригодными для *Ambrosia artemisiifolia* местообитаниями, вероятно, сохранится также в районе Ейского полуострова Краснодарского края.

Учитывая установленную зависимость пространственной локализации вида от климатических факторов температурно-водного режима, прогнозируемое сокращение его ареала на Кавказе объясняется снижением годового количества осадков, которое по сценарию SSP585 составляет около 40 мм к 2100 г. (рис. 43). Продвижение амброзии в высокогорья Кавказа, вероятно, объясняется в целом менее засушливым климатом гор, а также постепенным увеличением температурных показателей на фоне современных климатических изменений (рис. 43). Так, учитывая чувствительность побегов *Ambrosia artemisiifolia* к весенне-осенним заморозкам, а семян – к зимнему промерзанию (Резник, 2009; Лучинский, Маковеев, 2011), температурный режим в настоящее время является одним из факторов, сдерживающих распространение вида в высокогорных районах Кавказа (Pshegusov et al., 2020a). Данные результаты подтверждают исследования в горах Китая и Гималаев (Lamsal et al., 2018; Yang et al., 2018), согласно которым риск биологических инвазий в горные районы на фоне

климатических изменений в ближайшие десятилетия будет только нарастать, приобретая все более масштабный характер.

Таким образом, основными абиотическими предикторами распространения *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе являются embergerQ и PETWettestQuarter, в меньшей степени – PETDriestQuarter и TRI. Значения данных параметров определяют локализацию оптимальных местообитаний вида на пологих формах рельефа влагообеспеченных территорий. В то же время, широкое варьирование диапазона оптимальных значений embergerQ (от семиаридного до пергумидного климата) характеризует амброзию как экологически пластичный вид, слабо ограниченный в распространении климатическими факторами. Фактор path_roads (около 54% вклада в ВА-модель) ограничивает оптимальные местообитания вида расстоянием 0-5 м до объектов дорожной сети. Данное расстояние характеризует также М-фактор доступности территорий (около 47% вклада в ВАМ-модель), определяющий расселительную способность амброзии на придорожных участках. Ненарушенные луговые и лесные ценозы, в границах которых вероятность обнаружения вида не превышает 0,01%, ограничивают распространение вида.

Для *Ambrosia artemisiifolia* характерно широкое потенциальное распространение с концентрированием оптимальных местообитаний во влагообеспеченных предгорных и низкогорных районах Западного и Центрального Кавказа, на северо-западе Малого Кавказа и побережье Каспийского моря. Для данных территорий особенно выражено климатогенное сокращение площади оптимальных местообитаний амброзии согласно пессимистическому сценарию изменения климата SSP585. Одновременно прогнозируется элиминация пригодных для вида территорий в равнинных-низкогорных районах с продвижением *Ambrosia artemisiifolia* в среднегорья и высокогорья Кавказа. Оптимистический сценарий изменения концентрации парниковых газов SSP126 прогнозирует сохранение обширных участков пригодных для вида местообитаний от равнин до низкогорий кавказского экорегиона при постепенном проникновении амброзии в высокогорные районы.

ГЛАВА 6. Анализ концептуальных подходов к формализации факторов в SDM/ENM моделях компонентов горных экосистем Кавказа

Формализация или количественное выражение компонентов экологической ниши (факторов пространственного распределения видов) – важнейшая задача теоретической экологии, одним из способов решения которой стало использование современных методов SDM/ENM. При этом, если включение в модели абиотических факторов вызывает в основном методические вопросы (подбор предикторов, коллинеарность переменных, коррекция смещения и т.п.), то проблема учета биотических факторов носит также концептуальный характер. Как обозначено в подглаве 4.2, межвидовые взаимодействия являются неотъемлемым компонентом экологических ниш и играют существенную роль в пространственном распределении биологических объектов. Для того чтобы результат SDM/ENM моделирования был биологически интерпретируемым, исследования должны включать анализ биотических факторов (Peterson, Soberón, 2012; Wisz et al., 2013; Guisan et al., 2017; Simões, Peterson, 2018; и др.).

Фактор доступности среды (мобильность вида, М-фактор), характеризующий территорию, доступную для вида вне зависимости от способа его расселения (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012), также является важнейшим компонентом SDM/ENM моделей. На территориях со сложной географией (например, в условиях гор), М-фактор во многом определяет расселительную способность биологических объектов (Soberón, Peterson, 2005; Barve et al., 2011; Peterson, Soberón, 2012). Сложность формализации М-фактора обуславливает его редкое использование в построении SDM/ENM моделей.

Наиболее распространенным способом формализации антропогенного фактора в SDM/ENM моделях является расчет расстояния до объектов инфраструктуры, ООПТ и т.п. Несмотря на неопределенность положения данного фактора в концепции экологической ниши, его учет в качестве предиктора

распространения биологических объектов является перспективным направлением, учитывая масштабы человеческой деятельности и ее влияние на природу.

Ниже приведено обобщение использованных нами методологических подходов к формализации компонентов экологической ниши на примере результатов SDM/ENM моделирования различных биологических объектов в условиях горных территорий (глава 5).

6.1 Биотический компонент экологической ниши

В подглаве проводится обсуждение и обобщение закономерностей влияния биотических факторов естественного происхождения (без учета влияния антропогенных факторов) на результаты моделирования.

Экосистемный подход к SDM/ENM моделированию. Важность роли биотического фактора в распространении живых организмов известна давно. Современные же методы пространственного анализа, такие как SDM/ENM, предоставляют беспрецедентную возможность формализации данного фактора. Нами в рамках концепции ВAM (подглава 4.2), впервые применен подход включения географии одних видов в модели других путем использования SDM/ENM моделей (карт распределения вероятностей обнаружения видов/сообществ) в качестве биотических слоев (Pshergusov et al., 2022). Такими слоями послужили картографические ВAM-модели видов-консортов (добыча, конкуренты, форофиты) или сообществ, предоставляющих кормовые ресурсы и/или убежища (лесные и луговые ценозы). Преимуществом данного метода является возможность реализации экосистемного подхода к моделированию экологической ниши биологических объектов с учетом пищевых цепочек, биотопической приуроченности, конкурентных взаимоотношений, и т.п. (рис. 8). Одним из основных условий применения данного метода является общность территории произрастания/обитания исследуемых объектов и соблюдение единого подхода на всех этапах моделирования от отбора абиотических

предикторов, точек присутствия и методов анализа до оценки прогностической точности и интерпретации полученных моделей.

При построении ВАМ-моделей локализации *копытных млекопитающих* на Кавказе в качестве биотических слоев были использованы полученные ранее ВАМ-модели лесных и луговых ценозов, предоставляющих основные кормовые ресурсы и убежища. Вклад биотического предиктора распространения пестроовсяницевых лугов в ВА-модели локализации тура и серны составил 20 и 26%, в ВАМ-модели – 17 и 18% соответственно (табл. 17). Пестроовсяничники – основной кормовой ресурс животных в условиях, когда под влиянием фактора беспокойства и выпаса скота дикие копытные вытесняются из субальпийского пояса на расположенные выше луга (Соколов, Темботов, 1993; Пхитиков и др., 2014). Для распределения популяций серны некоторое значение имеет локализация высокогорных березовых криволесий (вклад в ВА- и ВАМ-модели 7 и 5%), используемых животными для отдыха или укрытия от опасности (Динник, 1910; Насимович, 1938; Соколов, Темботов, 1993; Данилкин, 2005; Магомедов и др., 2005; Бибина, 2011; Пхитиков и др., 2014). С использованием метода KDE между туром и серной были выявлены конкурентные отношения, также влияющие на пространственное распределение популяций видов. Выраженное перекрытие экологических ниш копытных отмечено по фактору кормовых предпочтений (рис. 31). Эти результаты подтвердили существующую гипотезу о наличии между туром и серной сильной конкуренции за пищевые ресурсы, ограничивающей в основном распространение серны (Попкова, 1967; Котов, 1968; Вейнберг и др., 2000; Морозов, 2007; Горковенко и др., 2014). В меньшей степени перекрытие ниш видов выражено по орографическому фактору (защитные условия среды), что подтвердило мнение об избегании серной обширных скальных поверхностей, в отличие от тура, более приспособленного к скальным массивам (Насимович, 1938; Верещагин, 1959; Пхитиков и др., 2014). Картографические модели распространения тура и серны с учетом биотических факторов (рис. 276, 286), соответствуют литературным сведениям о локализации

видов на Кавказе (Динник, 1910; Залиханов, 1967; Темботов, 1972; Темботов и др., 1980; Магомедов и др., 2005; Кулиев, Аскеров, 2012).

Биотические слои моделей кабана включали ВАМ-модели локализации буковых, грабовых, березовых лесов Кавказа (основные убежища и источники пищи) и модели пестроостровых, пестроовсянищевых лугов (кормовой ресурс в летнее время). Данные факторы с суммарным вкладом 79 и 42% практически нивелировали вклад абиотических условий среды в построение ВА- и ВАМ-моделей (табл. 17), подтверждая сведения о слабой зависимости кабана с широкой экологической валентностью от температурно-водного режима и рельефа местности (Соколов, Темботов, 1993; Магомедов и др., 2005; Бабаев и др., 2010; Семенов, 2011; Темботова, Пхитиков, 2011; Кулиев, Аскеров, 2012; Пхитиков и др., 2014). Учет биотических факторов в ВА-моделях привел к 4-кратному увеличению площади оптимальных местообитаний кабана на Кавказе, позволив получить более реалистичную картографическую модель распространения вида (рис. 29б). Данная модель отражает исторический ареал *Sus scrofa* на Кавказе (Динник, 1910; Темботов, 1972; Соколов, Темботов, 1993; Данилкин, 2002).

Для косули в качестве биотических слоев применяли ВАМ-модели буковых и грабовых лесов Кавказа (суммарный вклад в ВА- и ВАМ-модели 37 и 29%). Картографическая модель, построенная с учетом этих факторов (рис. 30б), подтверждает фрагментированность современного ареала косули, отдельные участки которого приурочены к облесенным территориям предгорий и среднегорий, а также долинам рек, по которым *Capreolus capreolus* проникает в высокогорные районы Большого и Малого Кавказа (Пхитиков и др., 2014). Ранее типично лесостепной равнинный вид, косуля была вытеснена деятельностью человека в лесные и горные районы (Соколов, Темботов, 1993). Соответственно, без учета фактора широколиственных лесов (рис. 30а), вид потенциально широко представлен от предгорий до высокогорного пояса по всему Кавказу, включая Ставропольскую возвышенность на севере и Черноморское побережье на юге, и от Анапы до восточных районов Дагестана, что согласуется с литературными

сведениями о распространении косули на начало XX в. (Роскиков, 1887; Динник, 1910; Соколов, Темботов, 1993).

ВАМ-модели тура и серны, в свою очередь, были использованы как формализованный фактор природных кормовых ресурсов при построении моделей распределения гнездовых участков *хищных птиц-некрофагов*. Модели черного грифа включали также ВАМ-модель локализации сосновых лесов Кавказа (места гнездования). Суммарный вклад факторов распространения диких копытных и сосновых лесов в ВА- и ВАМ-модели этого вида составил 64 и 41% соответственно (табл. 20). Результаты подтверждены литературными сведениями о заселении грифом на Кавказе в основном уплощенных верхушек сосен (Белик, 2004; Караваев, Потапенко, 2018; Белик, Насрулаев, 2019; Мнацеканов, 2022) и о сильной зависимости численности популяций этого вида от численности тура и серны в экорегионе (Мнацеканов, Тильба, 1998; Белик, 2014). Оптимальные территории для гнездования грифа спрогнозированы в средне- и высокогорных районах по всему Северному Кавказу, в меньшей степени – в Закавказье и Малом Кавказе (рис. 34), что соответствует данным наземных наблюдений (Моламусов, 1961; Белик, 2004; Караваев, Потапенко, 2018; Перевозов, 2020; Мнацеканов, 2022; Abuladze et al., 2011; Karimov, Mammadov, 2019).

Распределение диких копытных большое значение имеет и для бородача (вклад в ВА- и ВАМ-модели около 46 и 40%) (табл. 20), предпочитающего свежие туши и часто охотящегося в высокогорьях (Белик, 2014; Ильях, Шевцов, 2021; Караваев, Витович, 2021; Karimov, Mammadov, 2019), где деградация падалицы протекает медленнее (Karimov, Mammadov, 2019). В гнездах птицы нередко отмечают остатки тура и серны (Комаров, 2017; Караваев, Витович, 2021). Оптимальные местообитания вида прогнозируются в средне- и высокогорных районах всего Северного Кавказа, в высокогорьях Закавказья и на Малом Кавказе (рис. 33), подтверждая наземные данные о распределении гнездовых участков птицы в экорегионе (Пшегусов, 2010; Белик, 2014; Тильба, 2014; Комаров, 2017;

Белик, Насрулаев, 2019; Ильюх, Шевцов, 2021; Караваев, Витович, 2021; Edisherashvili, 2011; Karimov, Mammadov, 2019).

Менее выражена роль фактора распространения диких копытных в локализации гнездовой белоголового сипа (вклад в ВА- и ВАМ-модели 31 и 21%) и, особенно, стервятника (вклад фактора 12 и 0,4%) (табл. 20), в рационе которых преобладают туши домашних животных и пищевые отходы на свалках (Белик, 2014; Ильюх, 2017; Карякин и др., 2018; Парфёнов, 2019; Ильюх, Шевцов, 2021; Мнацеканов, 2022; Aghababyan, Ananyan, 2011). Оптимальные местообитания сипа спрогнозированы в предгорьях-среднегорьях и по долинам крупных рек в высокогорьях Северного Кавказа, а также в высокогорьях Восточного Закавказья (рис. 36), где, согласно литературным данным, и расположены основные места гнездования вида в экорегионе (Пшегусов 2010; Белик и др., 2011; Белик, 2014; Белик и др., 2019; Парфёнов, 2019; Ильюх, Шевцов, 2021; Abuladze et al., 2011; Karimov, Mammadov, 2019). Основные центры обилия стервятника локализованы в полосе предгорий-среднегорий Северного Кавказа (рис. 35) с выделением небольших участков гнездопригодных территорий на Малом Кавказе и в Закавказье, что также соответствует литературным сведениям (Белик и др., 2011; Карякин и др., 2018; Белик, Насрулаев, 2019; Шевцов, Ильюх, 2022; Abuladze et al., 2011; Aghababyan, Ananyan, 2011; Karimov, Mammadov, 2019).

Экологические ниши всех четырех видов в значительной степени перекрываются по климатическим факторам и характеру локализации гнездовой относительно антропогенных объектов, но дифференцированы по фактору распространения диких копытных (рис. 37). В то же время, не испытывая дефицита удобных для гнездования участков (Караваев, Витович, 2021) и специализируясь на поедании разных частей трупов животных (Белик, 2014; Ильюх, 2017; Ильюх, Шевцов, 2021; Мнацеканов, 2022), виды фактически не являются гнездовыми и трофическими конкурентами, нередко заселяя близко расположенные станции (Белик, Насрулаев, 2019). Данный пример очередной раз

подчеркивает необходимость строгого контроля биологического смысла получаемых результатов SDM/ENM моделирования.

ВАМ-модели тура, серны, кабана и косули, важнейших видов добычи *Panthera pardus ciscaucasica* на Кавказе, вошли в состав биотических слоев моделей пространственной локализации реинтродуцированных особей **переднеазиатского леопарда**. Также в качестве биотического слоя широколиственных лесов (убежища и места концентрации лесных видов добычи) был использован комбинированный слой распространения буковых и грабовых ценозов. Слой создан методом аддитивного сложения ВАМ-моделей распространения буковых и грабовых лесов Кавказа с последующей минимаксной нормализацией к шкале от 0 до 1 ($X'=(X-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min})$). Совокупный вклад доступности видов добычи в ВА- и ВАМ- модели распространения леопарда составил 29 и 26%, из которых основной вес приходится на высокогорных копытных – тура и серну (табл. 23). Меньшее значение имеет локализация лесных видов-жертв – кабана и косули, а также самих широколиственных лесов как формализованного фактора наличия убежищ. Полученные данные противоречат имеющимся в литературе сведениям о большой роли локализации лесных массивов в распределении хищника (Khalaf-Prinz, 2008; Ebrahimi et al., 2017; Farhadinia et al., 2018a; Nemami et al., 2018; Hosseini et al., 2019; Kaboodvandpour et al., 2021; Bleyhl et al., 2022; Khorozyan et al., 2022; Ghoddousi et al., 2018, 2022a). На наш взгляд, данное несоответствие связано не с различиями в поведении и предпочтениях реинтродуцированных и «природных» особей леопарда, а с неоправданно высоким вкладом указанного параметра в модели распределения хищника, не учитывающие трофический фактор. *Panthera pardus ciscaucasica* – крупный хищник, способный выживать в широком диапазоне абиотических условий и ландшафтов. Вид действительно нередко встречается в лесных массивах. Однако данная закономерность продиктована скорее не наличием убежищ и засад, а встречаемостью основных видов добычи хищника (Ebrahimi et al., 2017; Khosravi et al., 2021) – типичных обитателей облесенных территорий

(кабан, косуля, олень). Именно от достаточности добычи зависят пространственные требования *Panthera pardus ciscaucasica* (Farhadinia et al., 2019; Khorozyan et al., 2021; Rosen, Mengüllüoğlu, 2022). Поэтому при моделировании местообитаний леопарда необходимо учитывать наличие его основных жертв (Khosravi et al., 2021; Bleyhl et al., 2022).

Два крупных центра ареала леопарда спрогнозированы в северо-западной и юго-восточной частях Северного Кавказа с потенциальной зоной перехода между ними в полосе широколиственных лесов на Центральном Кавказе (рис. 39а,б). По данному коридору спустя полгода после выпуска в природу в Северной Осетии самка Волна перешла на территорию Кабардино-Балкарской Республики. Еще один прогнозируемый коридор в районе Лихского хребта, соединяющий Большой и Малый Кавказ, исторически использовался леопардами для передвижения в экорегионе (Верещагин 1959; Гептнер, Слудский, 1972).

При построении моделей распределения *Lobaria pulmonaria* в качестве биотических слоев применяли ВАМ-модели распространения буковых и сосновых лесов Кавказа. Будучи эпифитом, данный лишайник вынужден «следовать за своими форофитами» (Snall et al., 2003), в связи с чем абиотические условия, благоприятные для лобарии (горные территории с гумидным климатом), в большей степени могут характеризовать условия распространения лесов, с которыми связано произрастание вида. Так, значимым предиктором локализации *Lobaria pulmonaria* на Кавказе является пространственное распределение буковых лесов (вклад в ВА- и ВАМ-модели 35 и 28%) (табл. 25). При этом диапазон климатических условий (embergerQ) для букняков (табл. 10) включает таковой для лобарии легочной, что отмечено также в Средиземноморском регионе (Fos et al., 2017). Соответственно, вероятность обнаружения лишайника в условиях, оптимальных для буковых древостоев, превышает 70% (табл. 25). Произрастание вида на коре хвойных деревьев, характерное для Центрального Кавказа (Ханов, Пшегусов, 2014; Khanov, Pshegusov, 2021), в целом является исключением из общего правила приуроченности лобарии к лиственным лесам (Иванова,

Терентьева, 2017; Ryś, 2005; Mikryukov et al., 2010; Hilmo et al., 2011; Stoykov, 2015). Соответственно, вклад фактора локализации сосновых лесов в модели распределения *Lobaria pulmonaria* в кавказском экорегионе не превышает 14%. Важность биотических факторов в выживании и распространении лобарии легочной подчеркивает необходимость сохранения широколиственных лесов Кавказа для сохранения этого редкого вида эпифитных лишайников.

Модели пестрокостровых лугов, широко распространенных от среднегорных до высокогорных районов, а также буковых древостоев, представляющих широколиственные леса Кавказа, были использованы в качестве формализованных биотических факторов, ограничивающих распространение амброзии *Ambrosia artemisiifolia* в экорегионе. Амброзия полыннолистная – агрессивный инвазионный вид североамериканского происхождения, способный изменять состав и структуру природных фитоценозов. Тем не менее, локализация широколиственных лесов (вклад в ВА- и ВАМ-модели 11 и 7%) и луговых ценозов (вклад в ВА- и ВАМ-модели 12 и 9%) может ограничивать распространение вида. Вероятность обнаружения амброзии в составе лесных и луговых сообществ не превышает 0,01% (табл. 32).

Помимо метода KDE, позволяющего визуализировать экологические ниши и оценить степень их перекрытия по отдельным комплексным факторам, для анализа конкурентных отношений исследуемых объектов определяли также вклад фактора присутствия одного вида/ценоза (с вероятностью выше 80%) в построение модели другого вида/ценоза. Анализ кривых отклика, наряду с вкладом факторов, также позволил оценить сходство экологических ниш объектов по отдельным параметрам среды. Так была выявлена высокая схожесть экологических ниш, позволяющая предположить наличие конкуренции, в парах *лесообразующих пород* *Abies nordmanniana* – *Picea orientalis*, *Picea orientalis* – *Fagus orientalis*, *Fagus orientalis* – *Carpinus betulus*, *Betula pendula* – *Pinus sylvestris*, *Betula litwinowii* – *Pinus sylvestris*, *Betula litwinowii* – *B. pendula* (подглава 5.1). Конкурентные отношения между ценозами, формируемыми указанными

парами видов, во многом определяют их распространение на Кавказе, нередко маскируя влияние основных абиотических факторов (рельеф и водный режим местообитаний) (табл. 10).

Вклад фактора присутствия ели *Picea orientalis* в ВА- и ВАМ-модели пихты *Abies nordmanniana* составил 65 и 41%. Для видов характерны экологически схожие условия произрастания (табл. 10) и практически совпадающие ареалы на Кавказе (рис. 15, 16), что подтверждается литературными данными (Nishimura, 2006; Литвинская, Салина, 2012; Shevchenko, Geraskina, 2019). Однако пихта способна вытеснять ель из сообществ (Gokturk, Tıraş, 2020), особенно в условиях повышенной влагообеспеченности (Литвинская, Салина, 2012) и в ходе демулационного процесса на вырубках и пожарищах (Shevchenko, Geraskina, 2019). Поэтому пихта в основном доминирует над елью на Западном Кавказе (влажный субтропический и влажный континентальный климат), где площади чистых еловых лесов и пихтово-еловых лесов с совместным доминированием невелики (Литвинская, Салина, 2012; Shevchenko, Geraskina, 2019).

Picea orientalis – более засухоустойчивый вид, благоприятные условия для которого включают не только гумидный, но и субгумидный тип климата (табл. 10). Соответственно, восточнее водораздела Большой Лабы и Урупа в относительно более сухих континентальных условиях ель фактически доминирует над пихтой в поясе темнохвойных лесов (Соколов, Темботов, 1989). Небольшие оптимальные для *Picea orientalis* территории прогнозируются также в центральной и засушливой юго-восточной части Кавказа (Центральный и Восточный Кавказ, Восточное Закавказье, Малый Кавказ и Закавказское нагорье) (рис. 16). Однако здесь потенциальные местообитания вида фактически заняты *Fagus orientalis* и *Pinus sylvestris* (Соколов, Темботов, 1989). Данные виды, наряду с *Abies nordmanniana*, являются основными конкурентами ели со вкладом в ВА- и ВАМ-модели около 55 и 28% (бук) и 17% (сосна).

Таким образом, локализация *Abies nordmanniana* как более конкурентоспособного в условиях повышенной влажности вида в основном

обусловлена зависимостью от параметров водного режима местообитаний, что согласуется с данными об узкой экологической нише вида (рис. 21) и концентрированием его местообитаний на Западном Кавказе (Литвинская, Салина, 2012; Shevchenko, Geraskina, 2019). Распространение *Picea orientalis* также зависит от влагообеспеченности горных территорий, но во многом ограничено и конкуренцией со стороны пихты, сосны и бука.

Граб *Carpinus betulus* выделен как основной конкурент для бука *Fagus orientalis* со вкладом в ВА- и ВАМ-модели около 41 и 42% (табл. 10), что подтверждается литературными сведениями (Jensen et al., 2008; Yakhyayev et al., 2021). В то же время граб менее теневынослив и в смешанных древостоях формирует в основном небольшие монодоминантные группы (Coban, 2020), получая конкурентное преимущество только на вырубках и солнечных участках (Темботова и др., 2012; Горнов и др., 2018). Снижение уровня конкуренции между двумя видами достигается также за счет большей засухоустойчивости *Carpinus betulus* (табл. 10). Показано, что более сухой и теплый климат с годовым количеством осадков менее 600 мм благоприятствует распространению граба (Jensen et al., 2008), тогда как буковые леса преобладают в регионах с количеством осадков не менее 600 мм (Jensen et al., 2008; Shevchenko, Geraskina, 2019). Таким образом, для граба потенциально более пригодны относительно засушливые территории (нередко низкогорные участки), а также антропогенно нарушенные солнечные участки широколиственных лесов. Последнее приводит к постепенному увеличению площади грабинников за счет площади расстроенных буковых насаждений (Темботова и др., 2012).

Фактор конкуренции вносит значительный вклад в ВА- и ВАМ-модели распределения в экорегионе березовых ценозов из *Betula pendula* и *B. litwinowii* (суммарно от 46 до 57%) (табл. 10). Виды конкурируют друг с другом и с сосной *Pinus sylvestris*. В последнем случае конкуренция приводит к локализации березовых лесов в более пересеченной местности с увеличением оптимальных значений TRI в ВА-моделях (табл. 10). Несмотря на некоторую дифференциацию

абиотических компонентов экологических ниш по факторам влагообеспеченности и орографии (табл. 10), подтвержденную литературными сведениями (Акатов, 2009; Akhalkatsi et al., 2006; Beck et al., 2016; Hansen et al., 2017; Kessel et al., 2020), виды на Кавказе нередко формируют смешанные древостои, у нижней границы которых локализованы сосновые леса.

Распространение *Pinus sylvestris* слабо зависит от влияния отдельных видов-конкурентов (табл. 10). Избегать конкуренции с сопутствующими видами сосне помогает закрепление в сообществе на ранней стадии сукцессии (Coban, 2020) с последующим расположением светолюбивых взрослых деревьев в верхнем ярусе древостоев (Gokturk, Tıraş, 2020). Кроме того, этот экологически пластичный вид (Рахматуллина и др., 2017; Ермаков и др., 2019; Usta, Yılmaz, 2020) с широкой экологической нишей (рис. 21) способен занимать местообитания, непригодные для других лесобразующих пород.

Анализ характера влияния конкурентных отношений (схожести пригодных абиотических условий) на пространственное распределение проведен также для широко распространенных в экорегионе **пестрокостровых** (*Bromus variegatus*) и **пестроовсяницевых** (*Festuca varia*) **горных лугов** (подглава 5.2). *Festuca varia* – экологически пластичный вид-психрофит с выраженной виолентной компонентой стратегии жизни (Гроссгейм, 1948; Шифферс, 1953; Ярошенко, 1956). *Bromus variegatus*, напротив, представляет собой ксеромезофитный рыхлокустовой злак, вытесняемый из сообществ овсяницей пестрой в ходе естественной смены растительного покрова (Шифферс, 1953) и под влиянием интенсивного выпаса скота (Дзыбов, 1979; Залиханов и др., 2010). Основная зона пространственного пересечения между ценозами, образованными данными видами-эдификаторами, в которой условия их произрастания в целом схожи – субальпийский пояс. В данных условиях вклад фактора локализации пестроовсяницевых лугов в ВА- и ВАМ-модели пестрокостровников составляет 88 и 75%, вклад фактора распространения пестрокостровных лугов в ВА- и ВАМ-модели пестроовсяничников достигает 79 и 61% (табл. 14). Вероятность обнаружения

одного из ценозов в оптимальных условиях для формирования второго сообщества не ниже 80% (табл. 14). При этом, под влиянием фактора конкуренции (ВА-модель) отмечена дифференциация экологических ниш исследуемых ценозов по орографическому фактору со смещением оптимальных участков произрастания пестроостровников в менее пересеченную местность, пестроовсянничников – на более неровные склоны высокогорий (табл. 14, рис. 26). Линейное смещение кривых отклика вдоль абиотического градиента является закономерным ответом на влияние фактора конкуренции между биологическими объектами (Guisan et al., 2017). Соответственно, наибольшие площади прогнозируемого (рис. 23) и фактического (Шифферс, 1953; Гвоздецкий, 1963) распространения пестроостровников на Северном Кавказе характерны для его восточной части (Дагестан) с наличием обширных плато (Соколов, Темботов, 1989). Пестроостровные луга по прогнозу (рис. 23) и фактически широко распространены также в субальпийском поясе Кабардино-Балкарии (Центральный Кавказ) (Гроссейм, 1948; Шифферс, 1953; Галушко, 1976) с обилием крупных ровных плато и слабо пересеченными северными склонами гор (Соколов, Темботов, 1989). Резкие формы рельефа, крутые склоны и каменистые гребни хребтов (Соколов, Темботов, 1989), вероятно, определяют сокращение площадей прогнозируемого (рис. 23) и фактического (Шифферс, 1953) распространения пестроостровников в соседней Северной Осетии (Центральный Кавказ). Широкое распространение пестроостровных лугов, прогнозируемое для Закавказского нагорья с характерными сглаженными формами рельефа, также подтверждается данными наземных наблюдений (Буш, 1935; Гроссейм, 1948).

Основная площадь пестроовсяницевых лугов прогнозируется на Большом Кавказе (рис. 24), характеризующемся крупными площадями высокогорий. Фактически *Festuca varia* формирует здесь обширные монодоминантные пустошные формации на крутых склонах альпийского пояса (Шифферс, 1953; Буш, 1935; Галушко, 1976; Колаковский, 1986; Соколов, Темботов, 1989; Nakhutsrishvili, 2013; Etzold et al., 2016). Относительно слабое распространение

пестроовсянничников на Малом Кавказе (рис. 24), вероятно, связано с ограниченной площадью высокогорных участков от 2500-2700 м над ур. м. (Соколов, Темботов, 1989). Фактически небольшие островки пестроовсянничных лугов встречаются здесь по гребням и склонам отдельных хребтов (Соколов, Темботов, 1989; Nakhutsrishvili, 2013).

Влияние биотических факторов на потенциал географического распространения видов/сообществ. Одним из теоретических вопросов, поднятых авторами концепции ВАМ (Soberón, Peterson, 2005; Peterson et al., 2011), является влияние биотических факторов и доступности среды на потенциал распространения видов. Исследователями рассмотрены три теоретических случая перекрытия между А, В и М областями ВАМ-диаграммы, при которых 1) все три области почти полностью перекрываются – географические выражения фундаментальной и реализованной ниши совпадают и вся прогнозируемая среда доступна виду; 2) А и В области совпадают, но не все потенциально пригодные территории заселены из-за ограничивающего влияния М-фактора (доступность среды, мобильность вида); 3) А и М области перекрываются (все абиотически пригодные территории доступны), но в некоторых частях прогнозируемого региона вид отсутствует из-за неблагоприятного биотического воздействия (конкуренция, отсутствие облигатных мутуалистов и т.п.) (Soberón, Peterson, 2005; Peterson et al., 2011).

Большинство результатов исследований, полученных в данной работе, иллюстрируют третий случай, когда биотические взаимодействия существенно ограничивают абиотический потенциал распространения (географическое выражение фундаментальной экологической ниши) видов/сообществ. Фактор конкуренции между лесобразующими породами привел к 1,2-2-кратному уменьшению площадей оптимальных местообитаний лесных ценозов относительно спрогнозированных А-моделями (табл. 11). Наибольшее сокращение площадей абиотически оптимальных мест произрастания под влиянием фактора межвидовой конкуренции (1,7-2 раз) было спрогнозировано

для ели восточной (конкуренты бук, сосна, пихта), бука восточного (конкурент граб), березы Литвинова и повислой (конкурируют между собой и с сосной). В меньшей степени (1,3 раз) сократилась площадь оптимальных местообитаний пихты Нордмана, способной к вытеснению своего основного конкурента ели с территорий, благоприятных для обоих видов в основной части их ареала на Западном Кавказе. Для сосны обыкновенной на Кавказе в целом не выявлено выраженных конкурентов среди изученных лесообразующих пород (табл. 10). Соответственно, площадь оптимальных местообитаний вида под влиянием межвидовой конкуренции изменилась слабо (сокращение в 1,04 раз) (табл. 11), а географические выражения фундаментальной и реализованной ниши вида практически совпадают, если принимать в расчет только оптимальные участки с вероятностью обнаружения вида выше 80% (рис. 14).

Учет фактора конкуренции в ВА-модели пестроовсянищевых лугов обусловил сужение диапазона оптимальных значений TRI (табл. 14, рис. 26) и существенное, в 1,6 раз, сокращение площади наиболее пригодных местообитаний пестроовсянничников (табл. 16). В ВА-модели пестроокостровых лугов, напротив, фактор конкуренции со стороны пестроовсянищевых формаций способствовал некоторому расширению диапазона оптимальных значений TRI за счет смещения его нижней границы в область более пологих склонов (табл. 14, рис. 26). В результате площадь прогнозируемых ВА-моделью пригодных территорий увеличилась на 10%, хотя для площади оптимальных местообитаний все же отмечено 1,4-кратное сокращение (табл. 16).

Схожая закономерность влияния биотических факторов выявлена также для потенциального распространения тура *Capra caucasica* на Кавказе. Учет фактора кормовых ресурсов (в основном пестроовсянищевые луга) привел к некоторому расширению (смещению верхней границы) диапазона значений TRI в оптимальных для вида местообитаниях (табл. 17). Площадь пригодных территорий для вида увеличилась на 5%, площадь оптимальных местообитаний – в 1,1 раз (табл. 18, рис. 28б).

Наиболее ярким примером увеличения площади прогнозируемых пригодных и оптимальных местообитаний (в 2,6 и 4,3 раз) является ВА-модель кабана *Sus scrofa*, построенная с учетом факторов доступности лесных и луговых ценозов, предоставляющих виду кормовые ресурсы и убежища. Подобный результат, по-видимому, объясняется характерной широкой экологической валентностью кабана и его низкой зависимостью от абиотических факторов среды (табл. 18). Без учета биотического фактора прогнозная А-модель ограничила потенциальные местообитания вида локальными участками, в меньшей степени соответствующими реальному распространению вида на Кавказе (рис. 29а).

Биотический компонент пространственного распределения серны *Rupicapra rupicapra* (доступность пестроовсянничников и березовых криволесий) ограничил прогнозируемые площади пригодных и оптимальных местообитаний вида более чем в два раза (табл. 18, рис. 27б). Еще более выраженное, 2,7-кратное, сокращение площади оптимальных местообитаний в ВА-модели характерно для косули *Capreolus capreolus* (табл. 18). Фрагментация оптимальных для вида территорий (рис. 30б), вероятно, обусловлена сильной зависимостью распространения вида от локализации лесных массивов (табл. 17), для ареала которых в экорегионе также характерна фрагментированность. Установленная площадь географического выражения фундаментальной ниши косули гораздо больше (табл. 18, рис. 30а) и отражает исторический ареал распространения вида на Кавказе в широком диапазоне ландшафтов (включая степные и лесостепные районы) до отеснения человеком в лесные станции.

ВА-модели исследованных хищных птиц-некрофагов, построенные с учетом доступности пищевых ресурсов, спрогнозировали значительное (1,9-3,6 раз) сокращение площадей оптимальных мест гнездования по всему ареалу, предсказанному А-моделями (табл. 21, рис. 33б-36б). Для переднеазиатского леопарда *Panthera pardus ciscaucasica* сокращение площади оптимальных местообитаний под влиянием биотических факторов составило 1,3 раз (табл. 24), для лобарии легочной *Lobaria pulmonaria* (табл. 26) – 1,8 раз.

Таким образом, на приведенных выше примерах показана большая роль биотических факторов, формализованных через SDM/ENM модели видов-консортов и средообразующих ценозов, в построении моделей пространственного распределения компонентов горных экосистем Кавказа. Суммарный процентный вклад биотических факторов в итоговых ВМ-моделях составил от 12-29% (граб, тур, серна, косуля, сип, леопард, амброзия) до 35-54% (пихта, ель, сосна, бук, березы, лобария, бородач, гриф) и 61-75% (пестрокостровые и пестроовсяницевые луга). Исключение составила ВМ-модель стервятника (вклад фактора распространения диких копытных всего 0,4%), локализация гнезд которого в основном определяется антропогенным фактором (туши домашних животных, пищевые отходы на свалках).

Биотические факторы в основном значительно ограничивают площадь абиотически пригодных для изученных объектов территорий. Сокращение площади географического выражения фундаментальной ниши, учитывая только оптимальные местообитания, составило от 1,2-1,6 раз (луговые ценозы, леопард, пихта, граб) до 1,7-3,6 раз (ель, бук, березы, серна, косуля, лобария, хищные птицы). Географические выражения фундаментальной и реализованной ниш (А и В области ВМ-диаграммы) практически совпадают для сосны *Pinus sylvestris* и тура *Capra caucasica*. Учет биотических факторов естественного происхождения в ВА-моделях данных объектов привел к слабому изменению (1,04 и 1,1 раз) площадей их оптимальных местообитаний. Также практически не изменилась площадь потенциально пригодных территорий для пестрокостровых лугов (увеличение на 10%). В случае с сосной основное значение имеет, вероятно, отсутствие выраженной конкуренции для вида со стороны отдельных лесообразующих пород Кавказа и способность *Pinus sylvestris* с широкой экологической валентностью занимать местообитания, непригодные для других видов. Для тура установлено некоторое расширение диапазона орографически пригодных условий под влиянием фактора конкуренции. Единственным примером значительного превышения реализованной нишей вида его

фундаментальной ниши в их географическом выражении (в 4,3 раз) является ВА-модель кабана *Sus scrofa*. Этот крайне экологически пластичный вид в своем распространении в большей степени зависит от доступности кормовых ресурсов и убежищ, в меньшей степени – от абиотических условий среды. С другой стороны, к подобным результатам могло привести отсутствие в А-модели абиотических факторов, потенциально расширивших бы географическую область фундаментальной ниши кабана.

Полученные результаты подкреплены многочисленными литературными сведениями об эколого-биологических особенностях изученных объектов, их конкурентных отношениях и влиянии биотических факторов на распространение. Построенные картографические ВА-модели во многом соответствуют известным фактам о пространственной локализации объектов исследования на Кавказе.

6.2 Антропогенный фактор

В настоящее время антропогенное воздействие является неотъемлемой частью экологического окружения большинства природных объектов. Тем не менее, налицо неопределенность положения данного фактора в концепции экологической ниши и связанное с этим пренебрежение антропогенным влиянием при построении SDM/ENM моделей. Вместе с тем, все чаще встречаются исследования, обозначающие целесообразность учета человеческой деятельности при моделировании экологических ниш и пространственной локализации видов. Наиболее распространенным способом формализации антропогенных факторов является расчет расстояний от мест обнаружения вида до охраняемых территорий (Ebrahimi et al., 2017; Moradi et al., 2022), населенных пунктов (Poursalem et al., 2021), дорог (Erfanian et al., 2013; Jafari et al., 2018; Poursalem et al., 2021; и др.) и т.п. При этом необходимо помнить, что в условиях горных территорий особое значение при расчете путевого расстояния Path Distance играет вертикальный фактор. Соответственно, применение популярного инструмента Евклидово

расстояние (Euclidean Distance), не учитывающего перепад высот, при моделировании распределения объектов в горах может привести к крайне искаженным результатам. Нами Path Distance вычислялся для каждой ячейки как расстояние в метрах до ближайшего объекта инфраструктуры с учетом действительного расстояния по поверхности, а также вертикального и горизонтального факторов.

Антропогенный фактор учитывали при построении ВА-моделей в качестве биотического слоя/слоев (рис. 8). В моделях хищных птиц-некрофагов рассматривали расстояние до сельскохозяйственных объектов – ферм, полей, пастбищ (*path_landuse*) и населенных пунктов (*path_setlment*), имеющее значение для распространения видов. Для переднеазиатского леопарда учитывали расстояние до населенных пунктов и ООПТ (*path_CAs*), для рябчика *Fritillaria latifolia* – расстояние до ООПТ, для амброзии *Ambrosia artemisiifolia* – расстояние до дорог (*path_roads*).

Суммарный вклад расстояния до населенных пунктов (20-30 км) и сельскохозяйственных ферм (10-15 км) в построение ВА-модели **черного грифа** *Aegypius monachus* не превысил 19% (табл. 20). Пространственная локализация гнездовых участков хищника, как показано выше, в значительной степени определяется кормовыми ресурсами природного происхождения (популяции тура и серны). В то же время, рацион грифа на субальпийских ландшафтах Бокового и Скалистого хребтов составляет также домашний скот (Белик, 2004, 2014; Ильях, 2017; Мнацеканов, 2022). Значительная удаленность мест гнездований от населенных пунктов, вероятно, объясняется относительной уязвимостью гнезд *Aegypius monachus*, расположенных на деревьях (Белик, 2004).

Для **бородача** *Gypaetus barbatus* минимальное расстояние от гнездовой до животноводческих хозяйств и населенных пунктов составляет всего 5-10 км, однако суммарный вклад данных факторов в ВА-модель не превышает 18% (табл. 20). Падалью домашних животных и пищевыми отходами бородач питается в

основном в низкогорьях, нередко гнездясь вблизи населенных пунктов и частных животноводческих хозяйств (Ильях, Шевцов, 2021; Караваев, Витович, 2021).

Вклад формализованного фактора доступности пищевых ресурсов антропогенного происхождения (фермы, населенные пункты) в ВА-модель локализации колоний *сипа* суммарно достигает 45% (табл. 20). В рационе вида большое значение имеют туши сельскохозяйственных животных, сокращение поголовья которых в отдельные периоды XX в. приводило к переселению птиц и вынужденным трофическим кочевкам (Белик, 2014; Ильях, 2017; Парфёнов, 2019; Ильях, Шевцов, 2021; Мнацеканов, 2022). Согласно ВА-модели, оптимальное расстояние от гнездовых участков сипа до населенных пунктов не превышает 5-10 км.

Стервятник *Neophron percnopterus* – наиболее синантропный из исследованных видов хищных птиц, локализация гнезд которого на 57% определяется расстоянием до населенных пунктов и объектов животноводства (табл. 20). Относительно толерантный к антропогенному беспокойству (Шевцов, Ильях, 2022), при наличии орографических условий стервятник нередко селится в окрестностях населенных пунктов, животноводческих ферм и мест отдыха населения (Белик, 2014; Карякин и др., 2018; Шевцов, Ильях, 2022), кормится на свалках и сбитыми на дорогах животными (Aghababayan, Ananyan, 2011). Прогнозируемое расстояние гнездовых участков вида до населенных пунктов составило всего 3-10 км.

В построение ВА-модели реинтродуцированных особей **переднеазиатского леопарда** *Panthera pardus ciscaucasica* вклад фактора расстояния до населенных пунктов невелик – около 2% (табл. 23). При этом имеет место тенденция к снижению вероятности обнаружения хищника с увеличением расстояния до поселений, оптимальное значение которого составляет 0-10 км (рис. 38). С одной стороны, это может быть связано с поведением животного – любопытство, поиск добычи (домашних животных), что подтверждается литературными данными (Вейнберг и др., 2021; Чистополова и др., 2021; Odden, Wegge, 2005; Erfanian et

al., 2013; Sanei et al., 2016; Khorozyan et al., 2018; Poursalem et al., 2021). С другой стороны, значение может иметь густая сеть населенных пунктов в районах реинтродукции. Соответственно, на Кавказе расстояние до населенных пунктов, вероятно, не является ограничивающим фактором распространения леопарда. Относительно большой вклад в модель локализации вида (около 11%) вносит расстояние до ООПТ path_CAs (0-10 км), с увеличением которого пригодность местообитаний хищника снижается (табл. 23, рис. 38). ООПТ считаются наиболее безопасными как для леопарда, так и для видов его добычи (Ahmadi et al., 2017; Kaboodvandpour et al., 2021; Khosravi et al., 2021), а удаление от них снижает доступность добычи (Kaboodvandpour et al., 2021) и пригодность местообитаний хищника (Ebrahimi et al., 2017; Moradi et al., 2022). Сетью ООПТ, охвачены горные территории, образующие два крупных потенциальных центра ареала леопарда в северо-западной и юго-восточной частях Большого Кавказа, а также потенциальная зона перехода между ними на Центральном Кавказе (рис. 45а,б).

Охрана в границах ООПТ способствует также сохранению популяций *рябчика широколиственного* *Fritillaria latifolia* (Тания, Абрамова, 2013; Пшегусов и др., 2019; Красная книга..., 2020), подверженного негативному антропогенному влиянию в форме сбора на букеты и выкапывание луковиц (Тания, Абрамова, 2013; Ямалов и др., 2014; Пшегусов и др., 2019). Вклад фактора расстояния до ООПТ в ВА-модель составил около 15% при диапазоне оптимальных значений всего 0-1 км (табл. 27). Расстояние до сельскохозяйственных объектов path_landuse с оптимальными значениями до 40 км не оказывает существенного влияния на локализацию рябчика (вклад фактора 1,5%), что может объясняться известной устойчивостью вида к умеренному пастбищному воздействию (Тхазаплизева, Чадаева, 2012; Тания, Абрамова, 2013; Ямалов и др., 2014; Пшегусов и др., 2019).

Обочины дорог служат коридорами для распространения *амброзии полыннолистной* *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе, в том числе в горные районы (Shhagapsoev et al., 2018; Akatova et al., 2019; Chadaeva et al., 2019). Так, наибольший вклад в ВА-модель локализации вида (около 54%) вносит фактор

path_roads, ограничивающий оптимальные местообитания расстоянием 0-5 м до объектов дорожной сети (табл. 32, рис. 46б). Расстояния до населенных пунктов (0-300 м) и сельскохозяйственных объектов (0-100 м) играют меньшую роль в распространении *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе (вклад факторов 5 и 2%).

Таким образом, вклад антропогенных факторов в построение моделей и характер его влияния зависит от исследуемых объектов, нередко не только не ограничивая, но и способствуя распространению видов. Так, существенное положительное влияние на распространение исследуемых объектов антропогенные факторы оказали в случаях с белоголовым сипом и стервятником (факторы path_landuse и path_setlment), в районе которых большое значение имеют туши сельскохозяйственных животных и отходы на свалках, а также для переднеазиатского леопарда и рябчика широколиственного (path_CAs), распространению которых способствует охрана в границах ООПТ. Ограничивающее влияние антропогенных факторов отмечено для распространения черного грифа (path_setlment), строящего гнезда на деревьях вдали (20-30 км) от населенных пунктов, а также для амброзии полыннолистной (path_roads), распространение которой в основном ограничено расстоянием 0-5 м от дорожного полотна. С другой стороны, именно дороги являются основными коридорами проникновения амброзии в горные районы.

6.3 Фактор доступности среды

В подглаве дается обобщение выявленных закономерностей влияния фактора доступности среды или мобильности видов (М-фактор) на результаты моделирования. Подвижность вида (mobility, movement factor, area accessibility), согласно концепции ВАМ, определяет его способность к расселению из некоторой изначальной области (Soberón, Peterson, 2005; Peterson et al., 2011). В нашем исследовании М-фактор характеризует скорее не биологические особенности объектов, обуславливающие скорость захвата ими новой

территории, а доступность этих территорий в силу наличия/отсутствия экологических, географических и иных барьеров, что не противоречит концепции ВАМ. Данный фактор был формализован нами через расстояние до оптимальных местообитаний (с вероятностью обнаружения вида в ВА-моделях выше 80%), на протяжении которого вероятность обнаружения вида сохраняется выше 50% (0,5 порог пригодности местообитаний). Полученный растр расстояний использовали в качестве слоя для построения ВАМ-моделей. Таким образом, в наших исследованиях доступными для вида/сообщества являются пригодные территории, примыкающие к участкам, оптимальным по набору биотических и абиотических условий. Чем больше протяженность таких территорий, тем выше расселительная способность (подвижность, мобильность) видов/ценозов. В горах со сложным рельефом и динамичными климатическими условиями фактор доступности территорий может играть особенно важную роль.

Так, процентный вклад М-фактора в ВАМ-модели изученных *лесных ценозов* составил от 25-27% (березы Литвинова и повислая) до 33-40% (пихта, ель, бук, граб, сосна) (табл. 10). Наименее «мобильными» являются грабовые и еловые ценозы, для которых 50%-ный порог пригодности территорий сохраняется на расстоянии до 1 и 6 км от оптимальных мест произрастания. Так, несмотря на наличие потенциально пригодных местообитаний ельников в юго-восточной части Кавказа (рис. 16), невысокая подвижность вида, вероятно, является одним из факторов, определяющих низкую вероятность перемещения *Picea orientalis* в данную область. Наиболее подвижны березовые леса с 0-20 км радиусом пригодных территорий от оптимальных участков. Для остальных видов это расстояние составляет 0-10 км (табл. 10). ВАМ-модели прогнозируют небольшое, в 1,02-1,2 раз, уменьшение площадей потенциально пригодных мест произрастания по сравнению с ВА-моделями для пород с высокой мобильностью (*Betula litwinowii* и *B. pendula*) или изначально небольшими ареалами (*Abies nordmanniana*) (табл. 11). Более выражено сокращение ареалов для наименее

подвижных видов *Picea orientalis* и *Carpinus betulus* (в 1,4 и 1,7 раз) или видов с обширными ареалами – *Pinus sylvestris* и *Fagus orientalis* (в 1,5 и 1,8 раз).

Вклад фактора доступности среды в ВАМ-модели **луговых ценозов** составляет около 24% с сохранением 50%-ной и выше вероятности обнаружения лугов на расстоянии до 15-20 км от оптимальных мест произрастания (табл. 14). Высокая подвижность ценозов, вероятно, определяет слабое сокращение площади потенциально пригодных мест произрастания по сравнению с ВА-моделями – в 1,1 раз для пестроостровников и в 1,3 раз для пестроовсянничников (табл. 16, рис. 23, 24). Площадь оптимальных местообитаний пестроостровных лугов даже увеличилась на 10%. Вероятно, подобные результаты обусловлены достаточно однородными условиями среды в субальпийском и альпийском поясах Кавказа, что определяет бóльшую доступность территорий.

Среди **копытных млекопитающих** наибольший вклад М-фактора в построение ВАМ-моделей отмечен для тура, серны и кабана – 51-54%, для косули этот показатель составил 26% (табл. 17). При этом наиболее мобильными, 10-15 км пригодных местообитаний от оптимальных участков, являются серна и косуля. Для этих видов отмечено 1,3- и 1,2-кратное увеличение площади пригодных территорий относительно ВА-моделей (табл. 18). Высокая мобильность серны может быть связана с широким и достаточно однородным распространением в высокогорьях Кавказа пестроовсяницевых лугов и березовых криволесий, используемых видом в качестве кормовых ресурсов и убежищ (суммарный вклад факторов в ВАМ-модель около 22%) (табл. 17). Для косули значение может иметь широкий диапазон пригодных орографических условий с высоким вкладом TRI в ВАМ-модель вида (31,5%). Для тура и кабана расстояние от оптимальных участков, на котором сохраняется 0,5-вероятность обнаружения видов, не превышает 1-2 км. Для этих двух видов отмечено сокращение площадей пригодных местообитаний, особенно существенное для кабана (в два раза) и слабо выраженное для тура – в 1,1 раз (табл. 18). В первом случае значение может иметь фрагментированность широколиственных лесов Кавказа, локализация

которых в основном определяет распространение кабана. Слабое сокращение площади пригодных местообитаний тура, вероятно, связано с относительно однородным распределением и доступностью в высокогорьях луговых ценозов и скальных форм рельефа, от которых также зависит пространственная локализация животных (вклад факторов в ВАМ-модель 19-24%) (табл. 17).

Процентный вклад М-фактора в построение ВАМ-моделей *хищных птиц* достигает 46-57%. При этом для видов-склерофилов (бородач, сип, стервятник) характерен крайне небольшой радиус пригодных для строительства гнезд территорий от оптимальных участков – до 100 м (табл. 20). Площади гнездопригодных территорий, прогнозируемые ВАМ-моделями сипа и бородача, сократились в 3,4 и 3,7 раз (табл. 21). Для стервятника, в большей степени зависящего от локализации антропогенных источников пищи (суммарный вклад факторов в ВАМ-модель около 32%), сокращение площади потенциальных местообитаний составило всего 1,2 раз. Для исследуемого вида-дендрофила грифа черного 50%-ая пригодность мест гнездования сохраняется на расстоянии до 10 км, что может быть связано с достаточно широким распространением на Кавказе сосновых лесов (вклад в ВАМ-модель 19%) (табл. 20). Соответственно, для грифа отмечено увеличение площади пригодных для гнездования территорий в 1,9 раз.

Вклад М-фактора в построение ВАМ-модели *переднеазиатского леопарда* *Panthera pardus ciscaucasica* составил около 52% при относительно небольшом, 0-2 км, расстоянии от оптимальных участков, на котором сохраняются пригодные для вида значения комплекса абиотических, биотических и антропогенных факторов (табл. 23). Особое значение для распространения хищника имеет доступность добычи (суммарный вклад в ВАМ-модель около 26%) и расстояние до ООПТ – не более 10 км (вклад фактора 10,5%). Соблюдение данных условий приводит к значительному, в два раза, сокращению площади пригодных местообитаний леопарда относительно ВА-модели (табл. 24).

Доступность территорий является важнейшим предиктором распространения лишайника *лобарии легочной* *Lobaria pulmonaria* со вкладом в

ВАМ-модель около 56% (табл. 25). Радиус пригодных для вида территорий от оптимальных участков составил всего 30 м. Существенное сокращение площади пригодных местообитаний лобарии относительно ВА-модели в 1,9 раз (табл. 26), вероятно, обусловлено фрагментированностью ненарушенных старовозрастных буковых лесов Кавказа (вклад фактора в ВАМ-модель 28%), оптимальных для лишайника (Brunialti et al., 2015; Ignatenko, Tarasova, 2018; и др.).

Учет М-фактора в модели распространения *рябчика широколистного* *Fritillaria latifolia* (вклад 44%) привел к увеличению площади потенциального ареала вида в 1,2 раз (табл. 28). Протяженность пригодных для заселения видом территорий составила 0-15 км от оптимальных мест произрастания, во многом характеризуя относительную однородность условий среды в поясе субальпийских лугов. Достаточный вклад в ВАМ-модель рябчика (28%) сохраняет также макроклиматический параметр embergerQ со значениями, соответствующими гумидному и пергумидному климату. Широкое распространение в северо-западной части Кавказа данных типов климата также, вероятно, играет роль в распределении доступных для вида территорий.

М-фактор является важнейшим предиктором распределения *амброзии* *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе (вклад в ВАМ-модель 47%) (табл. 32). При этом расселительная способность вида характеризуется расстоянием всего 0-5 м от оптимальных участков, что, вероятно, связано с распространением амброзии преимущественно вдоль обочин дорог. Вклад фактора расстояния до дорог с оптимальным значением 0-3 м составил около 35%. Выраженное влияние данного фактора значительно ограничило изначально большую площадь абиотически пригодных для вида территорий уже на этапе построения ВА-модели амброзии (табл. 33, рис. 46). В связи с этим, вероятно, сокращение площади потенциального ареала *Ambrosia artemisiifolia* согласно ВАМ-модели выражено слабо (в 1,1 раз).

Таким образом, на основе анализа приведенных выше примеров можно заключить, что фактор доступности среды, формализованный через расстояние от оптимальных участков, является важным экологическим предиктором

пространственного распределения биологических объектов в горах Кавказа. Вклад фактора в построение итоговых моделей составил от 24-34% (березы Литвинова и повислая, ель, бук, пестрокостровые и пестроовсянищевые луга, косуля) до 39-47% (пихта, сосна, граб, сип, рябчик, амброзия) и 50-57% (тур, серна, кабан, бородач, стервятник, гриф, леопард, лобария). При этом не выявлено закономерностей между расселительной способностью (расстояние от оптимальных участков, на котором сохраняется 0,5 порог пригодности местообитаний) и типом объектов исследований (растения-животные, мало подвижные – высоко мобильны виды и т.п.). Относительно низкие значения фактора доступности среды выявлены для некоторых лесообразующих пород (граб и ель – до 1 и 6 км), копытных млекопитающих (кабан и тур – до 1 и 2 км), леопарда (0-2 км), амброзии (0-5 м), лобарии (0-30 м), гнездопригодных участков хищных птиц (бородач, сип, стервятник – до 100 м). Среди «высокомобильных» объектов с радиусом пригодных территорий от оптимальных участков более 10 км – пихта, бук, сосна, косуля, гриф (до 10 км), пестрокостровые луга, серна, рябчик (до 15 км), пестроовсянищевые луга и два вида берез (до 20 км).

Ряд из полученных результатов относятся к варианту перекрытия А, В и М областей ВАМ-диаграммы (подглава 6.1), при котором не все абиотически и биотически пригодные территории заселены из-за ограничивающего влияния доступности среды. Значимое, в два раза, сокращение площадей пригодных местообитаний отмечено для лобарии, кабана и леопарда с низкой расселительной способностью. Для первых двух видов значение имеет, вероятно, фрагментированность широколиственных лесов Кавказа, для леопарда – влияние фактора доступности добычи и десятикилометровый радиус пригодных территорий от границ ООПТ. Расстояние до 100 м от оптимальных для гнездования участков значительно ограничило также площадь потенциальных гнездовых участков хищных птиц-склерофилов – сипа и бородача (в 3,4 и 3,7 раз). Сокращение площади пригодных мест произрастания относительно ВА-моделей

отмечено для буковых, грабовых и сосновых ценозов (в 1,8, 1,7 и 1,5 раз) с изначально обширными пригодными территориями.

В меньшей степени изменение ареалов в ВАМ-моделях спрогнозировано для изначально узко локализованных лесообразующих пород (ель и пихта – в 1,4 и 1,2 раз) и относительно «подвижных» объектов (березовые ценозы, высокогорные луга, косуля – в 1,02-1,3 раз). Высокая расселительная способность косули может быть связана с доступностью для вида различных форм рельефа при большом вкладе орографического фактора TRI в ВАМ-модель. Большая доступность среды для луговых ценозов, вероятно, связана с достаточно однородными условиями в субальпийском и альпийском поясах Кавказа. Для видов, распространение которых во многом зависит от высокогорных лугов (тур, серна, рябчик), изменение площади пригодных местообитаний также выражено слабо (сокращение или увеличение ареалов в 1,1-1,3 раз). Небольшое, в 1,1-1,2 раз, сокращение площади местообитаний с учетом М-фактора отмечено для стервятника и амброзии, распространение которых в значительной степени зависит от влияния антропогенных факторов (согласно вкладу в ВАМ-модели). Широкое распространение на Кавказе сосновых лесов, вероятно, обусловило практически двукратное увеличение площади гнездопригодных территорий в ВАМ-модели грифа. Для перечисленных видов со слабым сокращением или увеличением потенциальных ареалов в ВАМ-моделях относительно площадей, прогнозируемых ВА-моделями (березовые ценозы, ель, пихта, высокогорные луга, косуля, тур, серна, стервятник, амброзия, рябчик, гриф), пространственно доступны практически все биотически пригодные территории.

Исходя из изложенных в главе 6 обобщений, можно обозначить ряд **основных результатов диссертационного исследования методологического характера** в области формализации экологических ниш.

1. С математической точки зрения при построении SDM/ENM моделей в качестве базового элемента анализа выступает пиксель (ячейка сетки), размер которого ограничен только вычислительной мощностью компьютера.

Анализируются присваиваемые каждому пикселю значения, представляющие собой биологически интерпретируемую информацию – данные о присутствии и/или отсутствии объекта исследований, плотность популяции, биомасса сообществ, видовое богатство экосистем и т.п. Таким образом, при построении моделей экологических ниш объектом анализа выступает не конкретный вид, сообщество или экосистема, а некоторое «событие» в пикселе, интерпретируемое с позиции биологического смысла. Это значительно расширяет возможности применения методов SDM/ENM к объектам разного систематического положения и уровней организации живой материи (лесные и луговые ценозы, виды растений и лишайников, птиц и млекопитающих и т.п.). Данное мнение совпадает с мнением ряда исследователей, в том числе Э.Г. Коломыца (2008), рассматривающего экологическую нишу в широком ее понимании как «реализованный диапазон распространения топоэкосистем (фитоценологических, почвенных, ландшафтных), а также их зональных группировок в одном из парциальных пространств ведущих экологических факторов...» (С. 53).

2. Для повышения точности прогноза, получения достоверных и биологически интерпретируемых результатов при моделировании экологических ниш и локализации биологических объектов необходимо учитывать не только абиотические, но и биотические предикторы. Использование SDM/ENM моделей (карт распределения вероятностей) одних видов/сообществ в качестве биотических слоев при построении моделей других видов/сообществ является эффективным методом учета биотического фактора при SDM/ENM моделировании. Преимуществом данного способа формализации биотического фактора является возможность применения экосистемного подхода к моделированию, при котором учитываются разнообразные трофические, топические, конкурентные и иные взаимоотношения объекта исследований. Обязательным условием использования данного метода является единый подход к построению SDM/ENM моделей всех анализируемых объектов (основного и его консортов) и строгий контроль биологического смысла полученных результатов.

3. Формализация антропогенных факторов – обязательное условие получения качественных SDM/ENM моделей при моделировании пространственного распределения биологических объектов, сильно зависящих от человеческой деятельности. Эффективным способом формализации антропогенного фактора в условиях горных территорий является расчет путевого расстояния до объектов инфраструктуры Path Distance. Преимуществом данного параметра является учет не только действительного расстояния по поверхности и горизонтального расстояния, но и перепада высот. Так, орографический фактор TRI, характеризующий степень расчлененности рельефа, по результатам исследований является одним из ведущих абиотических предикторов пространственного распределения большинства изученных биологических объектов.

4. Фактор доступности среды является важной характеристикой пространственного распределения биологических объектов в горах, нередко значительно изменяя картину прогнозируемого распределения как малоподвижных, так и высокоподвижных видов/сообществ. Эффективным способом формализации данного фактора в условиях горных территорий является расчет расстояния Path Distance до оптимальных местообитаний, на протяжении которого вероятность обнаружения вида сохраняется выше 50%, с последующим использованием полученного раstra расстояний в качестве слоя для построения моделей.

Высокое качество и прогностическая способность построенных моделей подтверждаются их соответствием литературным сведениям и данным наземных наблюдений, характеризующим объекты исследования. Полученные картографические материалы также во многом соответствуют современному и/или историческому ареалу исследованных видов/сообществ на Кавказе. Для всех моделей характерно высокое качество (прогностическая точность) согласно критериям AUC, CBI, deltaAICc, AICc, TSS.

ГЛАВА 7. Частные методические вопросы и прикладные задачи SDM/ENM моделирования компонентов горных экосистем Кавказа

7.1 Выбор наборов абиотических предикторов для построения моделей

Как обозначено в подглаве 1.2, выбор набора переменных окружающей среды для построения SDM/ENM моделей является нетривиальной методической задачей, учитывая современное многообразие баз данных. В подглаве представлена оценка результатов использования разных наборов абиотических предикторов при моделировании пространственной локализации компонентов горных экосистем Кавказа на примере трех объектов разного уровня организации и стратегий жизни – сосновых ценозов (*Pinus sylvestris*), эндемика Кавказа рябчика широколистного *Fritillaria latifolia* и инвазионного вида *Ambrosia artemisiifolia*.

Модели пространственной локализации *Fritillaria latifolia*. В качестве наборов переменных для проведения сравнительного анализа использовали: 1) биоклиматические параметры BioClim базы WorldClim2 и данные глобальной модели рельефа GMTED2010; 2) набор климатических и топографических переменных ENVIREM (подглава 4.3, табл. 6).

Обе модели BioClim+GMTED2010 и ENVIREM показали высокую прогностическую точность согласно значениям AUC (табл. 35). Основной процентный вклад в построение модели BioClim+GMTED2010 вносят максимальная температура воздуха в феврале t_{max2} и среднее количество осадков в ноябре $prec11$, а также высота над уровнем моря Alt. Высокое значение коэффициента пермутации параметра bio8 (средняя температура воздуха наиболее влажного квартала) также позволяет считать его важным предиктором пространственной локализации вида. Диапазон оптимальных значений высоты над уровнем моря, предсказанный моделью, в целом соответствует таковому в местах произрастания *Fritillaria latifolia*: 1600-2300 м над ур. м. в Абхазии (Тания, Абрамова, 2013), 1700-2500 м над ур. м. в Армении (Batsatsashvili et al., 2017),

2100-2500 м над ур. м. на Центральном Кавказе (Пшегусов и др., 2019), до 3000 м над ур. м. на Восточном Кавказе (Красная книга..., 2020).

Таблица 35 – Вклад абиотических переменных из наборов BioClim+GMTED2010 и ENVIREM в модели пространственного распределения *Fritillaria latifolia*

BioClim+GMTED2010				ENVIREM			
Переменные	PC, %	PI, %	Значения	Переменные	PC, %	PI, %	Значения
tmax2, °C	31,6	18,6	-4 ... +0	embergerQ	54,7	43,9	150-190
prec11, мм	19,5	0,1	135-155	TRI	20,8	16,3	75-250
Alt, м над ур. м.	11,4	0,1	1800-2100	PETColdestQuarter	14	20	7-14
bio8, °C	1,5	60,6	-8 ... +4	PETDriestQuarter	7,4	16,8	19-21
Slope, °	1,4	0,1	0-20	PETWettestQuarter	3,1	3	105-110
Aspect, °	0,7	0	250-300	-	-	-	-
bio9, °C	0,6	2	-7 ... -5	-	-	-	-
bio15, %	0,4	0,3	17-19	-	-	-	-
AUC±SD	0,99±0,002			AUC±SD	0,97±0,02		

Примечание: PC (percent contribution) – коэффициент пермутации; Значения – диапазоны оптимальных значений переменных (0,8 порог пригодности), полученные из кривых отклика; переменные BioClim приведены по R.J. Hijmans et al. (2005), переменные ENVIREM – по P.O. Title, J.B. Vemmels (2018).

Влияние максимальной температуры воздуха в феврале и средней температуры воздуха в наиболее влажный квартал – апрель-июнь (подглава 2.1, рис. 2)) во многом объясняется эколого-биологическими особенностями вида. Основные процессы выхода из состояния покоя (внутрилуковичный морфогенез и рост) у рябчика широколистного, геоэфемероида короткой вегетации и прес11цикла цветения, происходят в конце зимы, а весенний период характеризуется появлением всходов, активным ростом побегов и цветением растений (Тхазаплижева, Чадаева, 2012). Приемлемые значения температур в данные критические периоды сезонного развития растений характерны для горных районов в основном западной части Большого Кавказа (Краснодарский край, Карачаево-Черкессия, Адыгея, Абхазия). Этим, вероятно, и объясняется локализация здесь центра ареала вида согласно модели BioClim+GMTED2010 (рис. 48) и данным полевых исследований (Пшегусов и др., 2019). В то же время,

интерпретация влияния второго по важности фактора $prec11$, характеризующего количество осадков в период покоя *Fritillaria latifolia*, вызывает затруднение.

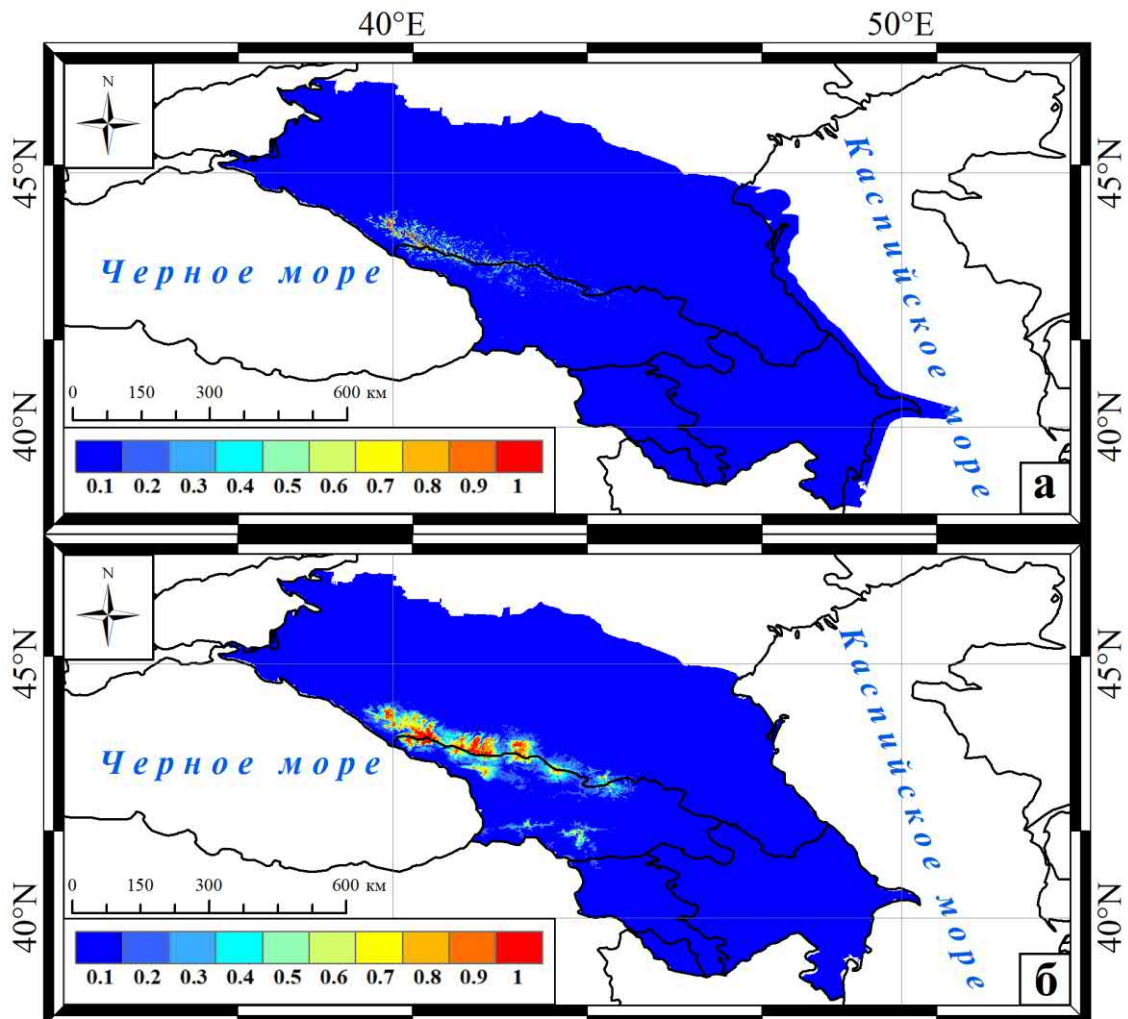


Рис. 48. Карты потенциального распространения *Fritillaria latifolia* на Кавказе:
а – А-модель BioClim+GMTED2010, б – А-модель ENVIREM.

Наибольший вклад в модель ENVIREM вносит $embergerQ$ с диапазоном оптимальных значений соответствующим гумидному и пергумидному климату (по Daget et al. (1988)), характерному для мест произрастания *Fritillaria latifolia* как влаголюбивого вида (Ямалов и др., 2014; Красная книга..., 2020; Batsatsashvili et al., 2017). Прогнозируемые моделью ENVIREM оптимальные местообитания рябчика расположены в границах горных территорий с наиболее влажным климатом – в западной части Большого Кавказа, в Центральном Закавказье и на

северо-западе Малого Кавказа (подглава 2.1, рис. 3), а также на Центральном Кавказе с гумидным климатом, что соответствует данным наземных наблюдений (Тания, Абрамова, 2013; Ямалов и др., 2014; Пшегусов и др., 2019; Batsatsashvili et al., 2017). Оптимальные значения фактора TRI, второго по вкладу в построение модели, варьируют от почти пологих территорий (81-116) до средне пересеченной местности (162-239) (по Riley et al. (1999)), что также соответствует картине фактического распространения вида в горах (Тания, Абрамова, 2013; Пшегусов и др., 2019). Влияние фактора PETColdestQuarter со вкладом в модель более 10%, вероятно, объясняется экологией рябчика как растения-психрофита.

Таким образом, в обеих моделях (BioClim+GMTED2010 и ENVIREM) вклад и оптимальные значения экологических предикторов во многом соответствуют эколого-биологическим особенностям рябчика, а картографическое отображение потенциального распределения местообитаний вида – фактической локализации его популяций. В обоих случаях в тройку наиболее значимых предикторов с процентным вкладом более 10% входят параметры температурно-водного режима и орографические факторы. Однако, картографическая модель ENVIREM в большей степени соответствует картине фактического распространения *Fritillaria latifolia*. В отличие от более «строгой» модели BioClim+GMTED2010, она прогнозирует значительные площади потенциальных местообитаний вида в Закавказье, что соответствует литературным данным о произрастании рябчика на севере Абхазии и Грузии, северо-западе Армении и в Южной Осетии (Тания, Абрамова, 2013; Красная книга..., 2010, 2017; Batsatsashvili et al., 2017).

Модели пространственной локализации *Ambrosia artemisiifolia*. Наборы переменных для проведения сравнительного анализа: 1) климатические и орографические параметры баз WorldClim2 и GMTED2010; 2) набор климатических и топографических переменных ENVIREM (подглава 4.3, табл. 6).

По значениям AUC, прогностическая точность модели WorldClim+GMTED2010 выше, чем модели ENVIREM (табл. 36).

Таблица 36 – Вклад абиотических переменных WorldClim+GMTED2010 и ENVIREM в модели пространственного распределения *Ambrosia artemisiifolia*

WorldClim+GMTED2010				ENVIREM			
Переменные	PC, %	PI, %	Значения	Переменные	PC, %	PI, %	Значения
wind1, м/с	15,5	6,3	0-2,6	embergerQ	28,4	17	50-350
wind2, м/с	12,8	26,4	0-2,5	PETWettestQuarter	27,1	23,4	125-145
slope, °	10,9	12,5	0-25	PETDriestQuarter	17,5	16,6	60-120
srad1, кДжм ⁻² сут ⁻¹	4,2	33,1	5400-5700	TRI	17,2	17,7	0-50
srad12, кДжм ⁻² сут ⁻¹	1,6	8,3	8000-8200	PETColdestQuarter	9,8	25,3	17-20
AUC±SD	0,98±0,01			AUC±SD	0,76±0,03		

Примечание: PC (percent contribution) – коэффициент пермутации; Значения – диапазоны оптимальных значений переменных (0,8 порог пригодности), полученные из кривых отклика; переменные WorldClim приведены по R.J. Hijmans et al. (2005), переменные ENVIREM – по P.O. Title, J.B. Vemmel (2018).

Согласно модели WorldClim+GMTED2010, пригодность местообитаний *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе определяется скоростью ветра в январе и феврале, значения которых не должны превышать 2,5-2,6 м/с, а также показателями потока приходящей солнечной энергии в декабре и январе – не менее 8000 и 5400 кДжм⁻²сут⁻¹ соответственно. Значимость данных факторов в зимний период для однолетнего растения может быть обусловлена их влиянием на температурный режим местности, определяющий возможность перезимовки семян. Известно, что низкие температуры оказывают губительное воздействие на семена *Ambrosia artemisiifolia*, особенно при их неглубоком положении в почве (Лучинский, Маковеев, 2011). Уклон местности не более 25° (пологие – средне крутые склоны по В.К. Жучковой, Э.М. Раковской (2004)), прогнозируемый моделью в оптимальных местообитаниях вида, в целом соответствует реальной картине распространения амброзии по пологим склонам и речным долинам в горах (Pshegusov et al., 2020a; Chadaeva et al., 2021b).

Картографическая WorldClim+GMTED2010 модель ограничивает потенциальное распространение вида в основном предгорьями-высокогорьями Центрального Кавказа с прилегающими районами Карачаево-Черкесии и Ингушетии, а также Каспийским и Черноморским побережьями (рис. 49). В то же время, известно, что фактическое распространение вида в экорегионе охватывает

территорию всех административных единиц Кавказа (Шхагапсоев и др., 2021; Shhagapsoev et al., 2018; Chadaeva et al., 2019).

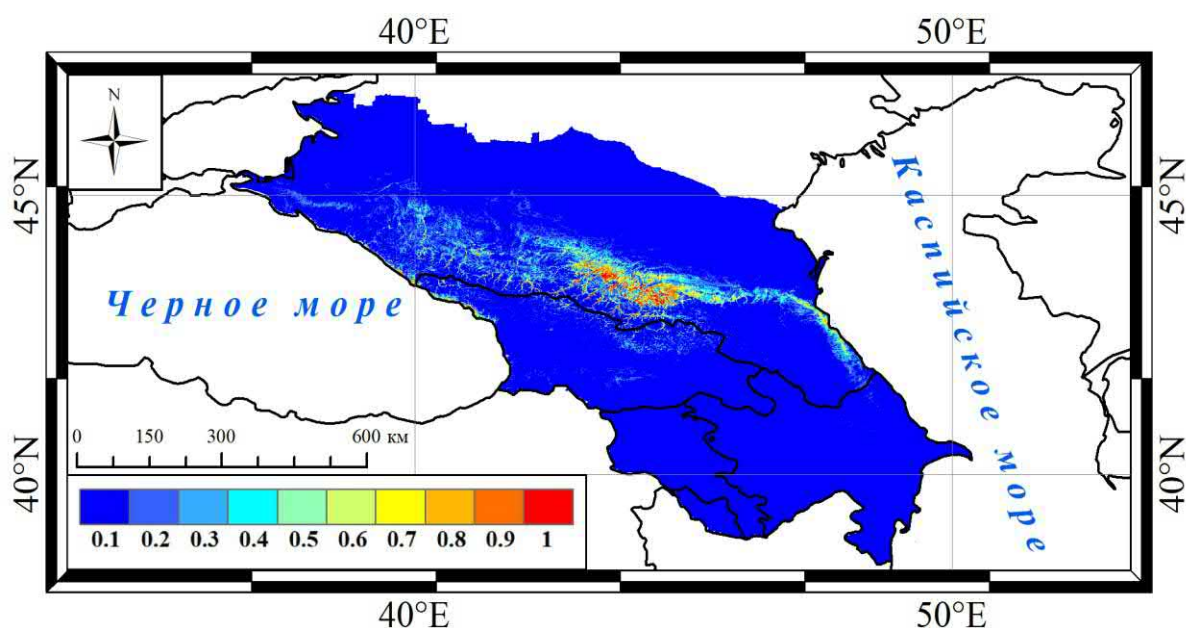


Рис. 49. Карта потенциального распространения *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе согласно WorldClim+GMTED2010 модели.

Значительный вклад в модель ENVIREM пространственного распределения *Ambrosia artemisiifolia* вносят параметры embergerQ, PETWettestQuarter, PETDriestQuarter и TRI (табл. 36). Оптимальные значения данных предикторов ограничивают местообитания амброзии широким диапазоном климатических условий (от семиаридного до пергумидного климата) с предпочтением более влагообеспеченных территорий на пологих формах рельефа. Соответственно, картографическая модель ENVIREM отражает широкое распространение амброзии на Кавказе с формированием крупного центра ареала, охватывающего Западный и Центральный Кавказ, Западное Закавказье (рис. 46а).

Таким образом, как и в случае с *Fritillaria latifolia*, обе анализируемые модели включают значимые предикторы, в той или иной степени логически интерпретируемые, исходя из известных эколого-биологических особенностей *Ambrosia artemisiifolia* и закономерностей пространственного распределения вида на Кавказе. В то же время, картографическая ENVIREM модель амброзии в

большей степени соответствует картине фактического распространения вида в экорегионе, чем WorldClim+GMTED2010 модель, более «строго» ограничивающая это распространение.

Модели локализации сосновых ценозов Центрального Кавказа. В качестве экологических слоев для проведения сравнительного анализа абиотических предикторов использовали два набора переменных: 1) биоклиматические характеристики BioClim базы WorldClim и данные цифровой модели рельефа SRTM; 2) набор климатических и топографических переменных ENVIREM (подглава 4.3, табл. 7).

Обе модели (BioClim+SRTM и ENVIREM) показали надежный прогноз согласно значениям AUC (табл. 37).

Таблица 37 – Вклад абиотических переменных BioClim+SRTM и ENVIREM в модели Maxent распределения сосновых лесов на Центральном Кавказе

BioClim+SRTM				ENVIREM			
Переменные	PC, %	PI, %	Значения	Переменные	PC, %	PI, %	Значения
bio15, %	50,1	70,5	23-25	TRI	45,5	13,8	200-290
bio9, °C	41,3	25,4	-7...-3	PETDriestQuarter	44,8	44,7	21-35
Slope, °	6,7	3,4	3-10	embergerQ	9,2	37,2	110-115
Aspect, °	2,3	0,6	0; 350	PETColdestQuarter	0,5	4,3	0-15
AUC±SD	0,98±0,007			AUC±SD	0,99±0,003		

Примечание: PC (percent contribution) – процентный вклад фактора в построение моделей, PI (permutation importance) – коэффициент пермутации; Значения – диапазоны оптимальных значений переменных (0,8 порог пригодности), полученные из кривых отклика; переменные BioClim приведены по R.J. Hijmans et al. (2005), переменные ENVIREM – по P.O. Title, J.B. Vemmels (2018).

Тест VIF ограничил число экологических предикторов в модели BioClim+SRTM до двух климатических и двух топографических факторов. Наибольший вклад в распространение сосняков на Центральном Кавказе, согласно данной модели, вносит фактор сезонности осадков bio15 с узким диапазоном оптимальных значений в районе 23-25%. Вторым по значимости фактором является средняя температура наиболее сухого (зимнего) квартала bio9.

Крутизна и экспозиция склонов имеют наименьшее значение для распространения сосновых лесов в горах. При этом, модель BioClim+SRTM прогнозирует вероятность более 80% обнаружения сосновых древостоев на пологих склонах (по классификации В.К. Жучковой, Э.М. Раковской (2004)).

Модель ENVIREM отличается от предыдущей, в первую очередь, высоким вкладом топографической переменной TRI, количественно характеризующей локальную вертикальную расчлененность рельефа. Значимость данного параметра в распространении сосновых лесов логично объясняется орографическими условиями горных территорий. Рассчитанный как средняя разница высот между конкретным участком (пикселем) и восемью соседними участками (Riley et al., 1999), TRI логично соотносится с показателем Slope из набора переменных SRTM. При этом спрогнозированные значения TRI в оптимальных местах локализации сосняков соответствуют умеренно неровным «moderately rugged» склонам (по Riley et al. (1999)), что в большей степени отражает картину реального распределения сосновых древостоев на Центральном Кавказе.

Высокий процентный вклад в построение модели ENVIREM вносит также среднемесячная потенциальная эвапотранспирация самого засушливого квартала PETDriestQuarter, оптимальные значения которой находятся в интервале довольно низких величин. Характеризуя количество влаги, испаряемое в сухой период с единицы эталонной поверхности растительного покрова, данный параметр зависит от температуры воздуха и соотносится с параметром bio9 из набора BioClim. Значения плювиотермического коэффициента Эмбергера (вклад в модель около 9%) в оптимальных местообитаниях *Pinus sylvestris* соответствуют субгумидному типу климата (по Daget et al. (1988)), характерному для высокогорий Центрального Кавказа.

Несмотря на наличие примеров соответствия отдельных переменных из двух наборов данных (Slope и TRI, bio9 и PETDriestQuarter), в целом модели, построенные на основе переменных BioClim+SRTM и ENVIREM различаются по выявленным значимым предикторам. Для ENVIREM модели характерны логично

высокий вклад топографического параметра в модели распространения сосняков в горах и большее соответствие выявленных значений предикторов фактическим местам локализации сосновых лесов Центрального Кавказа.

Таким образом, использование разных переменных среды в моделях трех различных компонентов горных экосистем Кавказа показало, что результаты моделирования во многом соответствуют эколого-биологическим особенностям объектов и их фактической локализации в пространстве, а сами модели обладают высокой прогностической точностью вне зависимости от наборов абиотических предикторов (WorldClim2, BioClim, ENVIREM, GMTED2010, SRTM). В то же время, модели ENVIREM характеризуются лучшей интерпретируемостью ведущих экологических предикторов в соответствии с разработанными шкалами градации (embergerQ, aridityIndexThornthwaite, TRI), а построенные на их основе карты – бóльшим соответствием реальному пространственному распределению объектов. Кроме того, эффективность переменных ENVIREM при моделировании распределения биологических объектов была подтверждена многими исследованиями (Title, Vemmels, 2018; Adhikari et al., 2019; Tytar, 2021; и др.), в которых авторы ссылаются на прямую связь предикторов, основанных на расчете эвапотранспирации, с физиологическими и экологическими процессами в растительном покрове (Title, Vemmels, 2018). На наш взгляд, ENVIREM подходит для исследований горных районов еще и потому, что ряд переменных этого набора представляют собой сложные параметры, сочетающие температуру и эвапотранспирацию (embergerQ), осадки и эвапотранспирацию (aridityIndexThornthwaite), высоту и крутизну склонов (TRI), крутизну и влажность субстрата (topoWet) и т.д. Использование этих слоев в некоторой степени помогает решить проблему изначально высокой корреляции переменных среды в горах, вызванной их зависимостью от интегрального фактора высоты над уровнем моря. В то же время, если задачей является изучение закономерностей месячного влияния факторов среды, целесообразно использовать набор переменных WorldClim, предусматривающий такую возможность.

7.2 Фоновые точки и коррекция смещения

Как показано в подглавах 1.2 и 4.5, одним из распространенных способов коррекции смещения выборки данных (sampling bias) является регулирование отбора фоновых точек путем использования слоя коррекции. Ниже приведены данные сравнительного анализа результатов SDM/ENM моделирования компонентов горных экосистем Кавказа, полученных с применением коррекции фоновых точек (смещенные модели) и без нее (несмещенные модели) согласно алгоритму, описанному в подглаве 4.5. Сравнительный анализ значений предикторов в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках проведен методами непараметрической статистики (по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса), с помощью оценки значимости парных различий по р-уровню ($p < 0,05$). SDM/ENM модели сравнивали по индексу согласованности и коэффициенту корреляции r .

Для пяти изученных объектов (пихтовые ценозы из *Abies nordmanniana*, кабан *Sus scrofa*, гриф *Aegypius monachus*, бородач *Gypaetus barbatus* и леопард *Panthera pardus*) значения всех абиотических предикторов в точках присутствия, смещенных фоновых точках, и несмещенных фоновых точках, используемых для построения А-моделей, значимо не различаются по критерию χ^2 и р-уровню (Приложение В, рис. В.1-5). Еще для семи объектов (сип *Gyps fulvus*, стервятник *Neophron percnopterus*, косуля *Capreolus capreolus*, лобария *Lobaria pulmonaria*, а также еловые *Picea orientalis*, сосновые *Pinus sylvestris* и березовые *Betula pendula* ценозы) различия значений не значимы для более чем половины предикторов (Приложение В, рис. В.6-12).

В то же время, для пяти объектов (тур *Capra caucasica*, серна *Rupicapra rupicapra*, грабовые *Carpinus betulus*, пестроовсяницевые *Festuca varia*, пестроостровые *Bromus variegatus* ценозы) различия в смещенных и несмещенных фоновых точках значимы для всех предикторов (Приложение В, рис. В.13-17). Для четырех объектов (бук *Fagus orientalis*, амброзия *Ambrosia*

artemisiifolia, береза Литвинова *Betula litwinowii*, рябчик *Fritillaria latifolia*) значимы различия значений 3-4 предикторов (Приложение В, рис. В.18-21). Пихтовые ценозы – единственный из объектов исследования, характеризующийся незначимыми различиями только между точками присутствия и смещенными фоновыми точками для всех пяти предикторов (Приложение В, рис. В.3).

На рис. 50-51 приведены результаты сравнительной оценки пар смещенных-несмещенных картографических А-моделей с помощью коэффициента корреляции r и индекса согласованности АС (см. подглаву 4.5). Для большинства объектов исследований, за исключением кабана *Sus scrofa* и косули *Capreolus capreolus*, коэффициенты корреляции Пирсона между моделями превышают значение 0,8. Также между А-моделями отмечены высокие значения индекса согласованности АС (), за исключением еловых ценозов из *Picea orientalis*.

Площади потенциально пригодных и оптимальных местообитаний, прогнозируемые сравниваемыми картографическими А-моделями, различаются максимум для на 7,3%; в основном различия не превышают 1% (табл. 38).

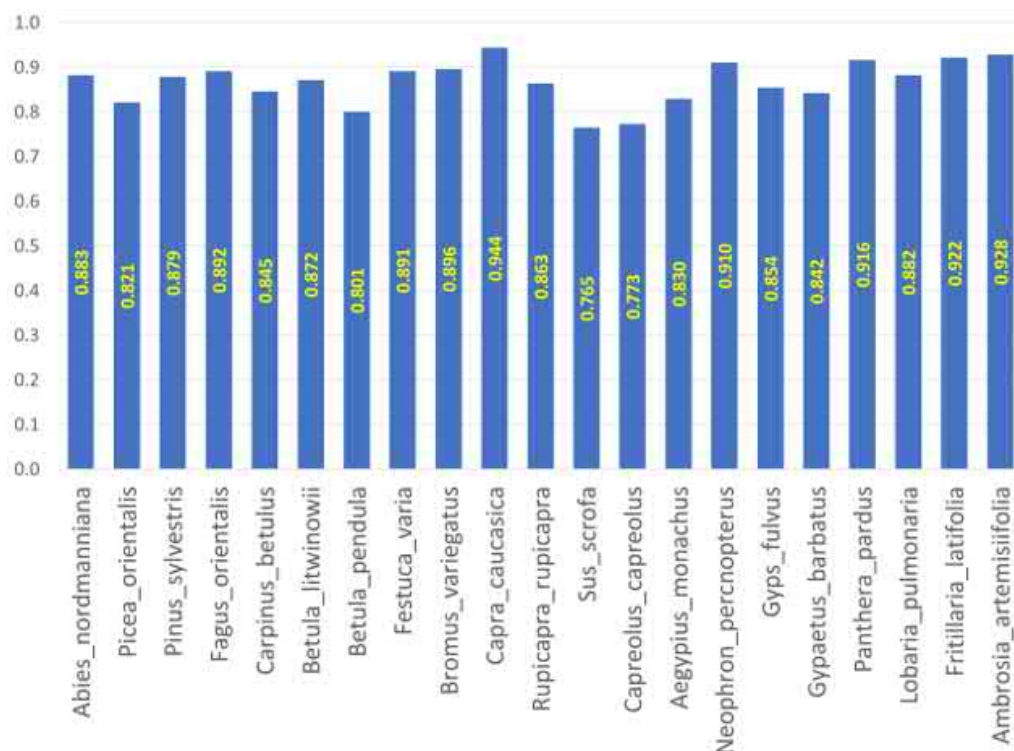


Рис. 50. Значения коэффициента корреляции между смещенными и несмещенными картографическими А-моделями исследуемых объектов.

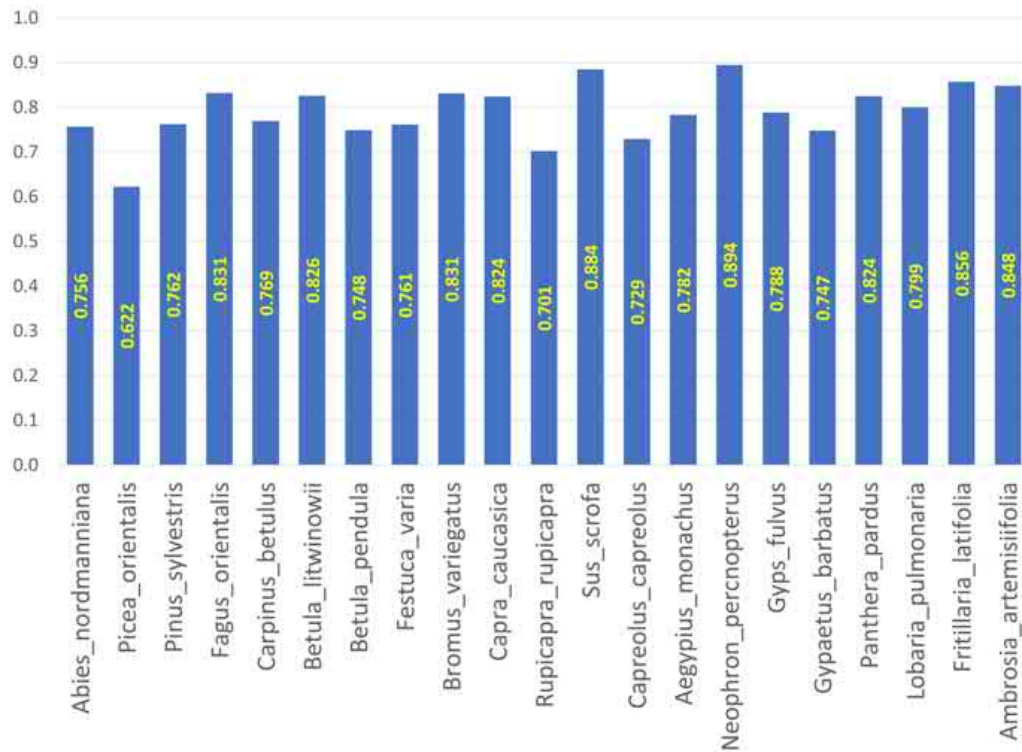


Рис. 51. Значения коэффициента согласованности между смещенными и несмещенными картографическими А-моделями исследуемых объектов.

Таблица 38 – Разница площадей пригодных и оптимальных местообитаний, предсказанных смещенными и несмещенными картографическими А-моделями

Объект	Разница площадей участков, %		Объект	Разница площадей участков, %	
	Пригодные, %	Оптимальные, %		Пригодные, %	Оптимальные, %
<i>Abies nordmanniana</i>	1,45	0,68	<i>Sus scrofa</i>	-0,20	-0,25
<i>Picea orientalis</i>	4,67	1,82	<i>Capreolus capreolus</i>	-0,76	-0,47
<i>Pinus sylvestris</i>	7,36	4,37	<i>Aegypius monachus</i>	-0,56	-0,50
<i>Fagus orientalis</i>	2,87	1,75	<i>Neophron percnopterus</i>	-0,07	-0,06
<i>Carpinus betulus</i>	6,21	3,78	<i>Gyps fulvus</i>	-0,09	-0,22
<i>Betula litwinowii</i>	3,08	1,63	<i>Gypaetus barbatus</i>	-0,24	-0,86
<i>Betula pendula</i>	7,06	2,75	<i>Panthera pardus</i>	0,98	0,42
<i>Festuca varia</i>	0,10	-0,06	<i>Lobaria pulmonaria</i>	-0,04	-0,10
<i>Bromus variegatus</i>	0,21	-0,06	<i>Fritillaria latifolia</i>	-0,02	-0,04
<i>Capra caucasica</i>	-0,03	0,01	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	-0,38	-0,35
<i>Rupicapra rupicapra</i>	-0,04	-0,13	-	-	-

Таким образом, сравнение значений предикторов в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и р-уровню показало неоднозначные результаты для разных

объектов исследований. С одной стороны, для 12 различных объектов (ряд лесных ценозов, видов хищных птиц, лишайника, леопарда и косули) различия по всем или большинству предикторов недостоверны. С другой стороны, еще для девяти объектов (ряд лесных и луговых ценозов, видов сосудистых растений, копытных млекопитающих и хищных птиц) различия значений достоверны для всех или большинства абиотических предикторов. При этом А-модели, построенные с использованием смещенных и несмещенных фоновых точек, характеризуются высокой степенью корреляции и согласованности. Незначительная, до 7%, разница между площадями, прогнозируемыми смещенными и несмещенными картографическими А-моделями, также подчеркивает отсутствие достоверных различий между ними.

Соответственно в большинстве случаев при решении проблемы смещения выборки мы использовали пространственное разреживание точек как широко распространенный и эффективный метод коррекции смещения, основанный на удалении географических записей (Kramer-Schadt et al., 2013; Syfert et al., 2013; Aiello-Lammens et al., 2015). Однако в случаях наличия ограниченного числа данных о присутствии (например, при моделировании гнездопригодных территорий черного грифа), когда еще большее разреживание географических записей нецелесообразно, в соответствии с рекомендациями исследователей (Лисовский, Дудов, 2020; Kramer-Schadt et al., 2013; Merow et al., 2013) был применен метод коррекции смещения выборки путем использования растрового слоя коррекции.

7.3 Влияние масштаба района исследований на результаты моделирования

Как показано в подглаве 1.2, вопрос влияния масштаба анализируемой территории на закономерности пространственного распределения биологических объектов остается дискуссионным. Большинство исследователей придерживается мнения, что значимость абиотических переменных и М-фактора в

распространении вида выше в крупномасштабных (континентальных, региональных) исследованиях, в то время как в локальных масштабах преобладает влияние биотических связей (Pearson, Dawson, 2003; Soberón, Peterson, 2005; Jablonski, 2008; Brooker et al., 2009; Wiens, 2011; Peterson, Anamza, 2015; Guisan et al., 2017). В то же время, нам не известны результаты подобных исследований для горных территорий, и задача оценки динамики вклада разных компонентов экологической ниши (абиотического, биотического, способности к расселению) при изменении масштаба анализируемой территории в горах представляется интересной.

В подглаве представлены результаты оценки характера влияния экологических факторов на пространственное распределение компонентов горных экосистем в зависимости от масштаба исследований (локальный – Центральный Кавказ и региональный – Кавказ в целом) на примере лишайника лобарии легочной *Lobaria pulmonaria* и сосновых ценозов.

Модели пространственной локализации *Lobaria pulmonaria*. Существует мнение, что из-за ограниченного жизненного пространства лишайники больше подвержены влиянию локальных микроклиматических условий, которые могут поддерживать устойчивость популяции *Lobaria pulmonaria* вне зависимости от крупномасштабных условий среды (Holt et al., 2015; Fos et al., 2017; Di Nuzzo et al., 2022). Параметры микроклимата определяют положение лишайника на стволе (Nadyeina et al., 2014), выбор для заселения форофитов вблизи водоемов (Carlsson, Nilsson, 2009) или в «капельной зоне» других деревьев (Ignatenko, Tarasova, 2018), а также видов с собирающей дождевую воду формой кроны – например, осины *Populus tremula* L. (Ignatenko, Tarasova, 2018). С другой стороны, макроклиматические переменные, такие как количество осадков и среднегодовая температура (параметры из набора данных WorldClim), влияют на рост талломов *Lobaria pulmonaria* (Eaton, Ellis, 2012), а сам вид тяготеет к регионам с более влажным климатом (Fos et al., 2017). При этом авторы подчеркивают, что использование макроклиматических данных при изучении лишайников оправдано

в случае их корреляции с независимыми показателями локального «экологического успеха» видов (Eaton, Ellis, 2012), а модели распространения лишайников должны быть подкреплены знаниями об их функциональной экологии (Ellis, 2019).

Согласно *A-модели*, характер пространственного распределения лобарии на Центральном Кавказе определяется индексом неровности местности TRI, а также температурно-водными параметрами PETDriestQuarter и embergerQ (табл. 39).

Таблица 39 – Вклад экологических переменных в модели Maxent локализации *Lobaria pulmonaria* в зависимости от масштаба анализируемой территории

Переменные	A-модели			ВА-модели			ВАМ-модели		
	РС, %	PI, %	Значения	РС, %	PI, %	Значения	РС, %	PI, %	Значения
<i>Lobaria pulmonaria</i> на Центральном Кавказе									
TRI	49,9	21,4	200-580	8	18,2	200-580	0,1	0,4	200-650
PETDriestQuarter, мм/мес.	24,2	15,5	20-25	1,8	0,7	20-25	0	0	20-25
embergerQ	21,6	59,8	115-140	8,7	20,3	115-140	0,8	0,5	115-140
PETColdestQuarter, мм/мес.	4,3	3,2	15-17	1,9	6,3	15-17	0,2	0,3	15-17
<i>Pinus sylvestris</i> встречаемость	-	-	-	70,7	42,1	0,8-1	17,6	1,1	0,8-1
<i>Fagus orientalis</i> встречаемость	-	-	-	8,7	10,3	0-0,1	1,3	0	0-0,1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	79,9	97,6	0,02
<i>Lobaria pulmonaria</i> на Кавказе									
embergerQ	59,4	48,2	100-150	34,7	33,8	100-150	3,2	11	100-150
TRI	17,5	10,9	100-200	0,3	1,4	100-200	0,5	2,1	100-200
PETDriestQuarter, мм/мес.	14,3	18,7	20-40	12,1	18,2	20-40	2,1	17	20-40
PETWettestQuarter, мм/мес.	8	20,2	110-130	3,4	3,9	110-130	1,5	6,5	110-130
PETColdestQuarter, мм/мес.	0,9	2	18-20	0	0	18-20	0,5	2,1	18-20
<i>Fagus orientalis</i> встречаемость	-	-	-	35,1	21,7	0,7-1	28	13,3	0,7-1
<i>Pinus sylvestris</i> встречаемость	-	-	-	14,5	21	0,8-1	8,6	1,5	0,8-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	55,6	46,7	0,03

Оптимальные местообитания лишайника (0,8 порог пригодности) расположены в условиях от средне (162-239) до сильно (498-958) пересеченной местности (по Riley et al. (1999)) с гумидным климатом (по Daget et al. (1988)). В региональном масштабе основным предиктором распространения вида является embergerQ, определяющий локализацию оптимальных местообитаний на территориях также с гумидным климатом. Вторым по значимости абиотическим

фактором региональной модели является TRI с диапазоном оптимальных значений для лобарии, соответствующим более пологим (от почти пологих до средне неровных) склонам. Разница в диапазонах оптимальных значений TRI в локальной и региональной моделях, вероятно, связана с характером рельефа Центрального Кавказа как наиболее высокогорной части всего экорегиона.

Согласно картографическому отображению локальной А-модели, в условиях континентального климата Центрального Кавказа потенциально пригодные местообитания *Lobaria pulmonaria* ограничены участками в долинах рек, площадь которых больше в границах терского варианта поясности с относительно влажным климатом (рис. 52а). Региональная модель также прогнозирует концентрирование оптимальных местообитаний лишайника в наиболее влагообеспеченных регионах Кавказа – в западной части обоих макросклонов Большого Кавказа, центральной части южного макросклона, а также на западных хребтах Малого Кавказа (рис. 40а).

Основной вклад в локальную **ВА-модель** вида вносит пространственное распределение сосновых лесов из *Pinus sylvestris*, во многом маскирующее влияние рельефа и климатических параметров (табл. 39). Вероятность обнаружения лобарии на участках, оптимальных для произрастания сосновых лесов Центрального Кавказа (средне и умеренно неровные склоны, гумидный тип климата со значениями PETDriestQuarter 21-35 мм/мес. (подглава 5.1)), составляет более 80%. Отмеченные нами в ходе многолетних исследований локалитеты *Lobaria pulmonaria* в центральной части Северного Кавказа, действительно, строго приурочены к сосновым лесам (Ханов, Пшегусов, 2014; Khanov, Pshagusov, 2021; и др.). В буковых формациях, где прогнозируемая вероятность обнаружения лишайника не превышает 10%, лобария найдена не была.

В масштабах всего Кавказа значимым предиктором распространения *Lobaria pulmonaria*, напротив, является пространственная локализация буковых лесов из *Fagus orientalis* (табл. 39), что соответствует литературным данным об экологии вида (Fos et al., 2017). Вклад фактора распространения сосновых

формаций в ВА-модель не превышает 15%. Важным предиктором локализации лобарии остается макроклиматический параметр $embergerQ$.

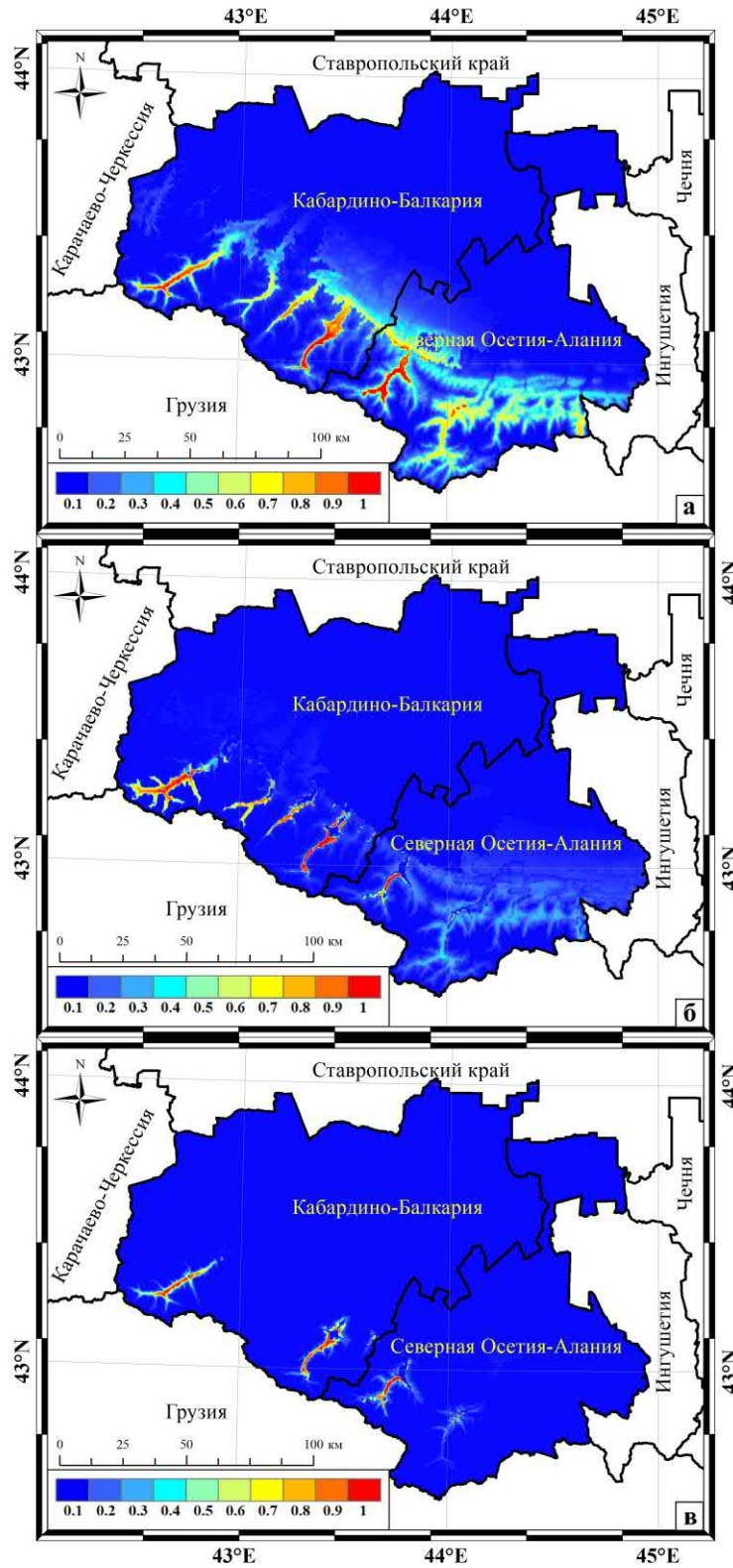


Рис. 52. Карты потенциального распространения *Lobaria pulmonaria* на Центральном Кавказе. а – А-модель, б – ВА-модель, в – ВАМ-модель.

Известно, что оптимальными для заселения *Lobaria pulmonaria* являются породы с толстой, грубой и трещиноватой (чешуйчатой) корой с показателями pH в районе 5-6 (Carlsson, Nilsson, 2009; Jüriado, Liira, 2010; Mikryukov et al., 2010; Ivanova, 2015; Ignatenko, Tarasova, 2018). При этом лобария колонизирует старые крупные деревья с большой окружностью ствола (Gu et al., 2001; Carlsson, Nilsson, 2009; Brunialti et al., 2015; Ivanova, 2015; Ignatenko, Tarasova, 2018, 2020), но может заселять и относительно молодые деревья с подходящими структурой коры (Ignatenko, Tarasova, 2020). Для формирования фертильных субпопуляций лобарии (в возрасте 25-30 лет) важны также возраст и продолжительность жизни форофитов. Так, например, осина пригодна для заселения лишайником в 40 лет, липа и рябина – в 30 лет. Соответственно, образование плодовых тел *Lobaria pulmonaria* возможно на деревьях этих видов в 60-70 лет (Иванова, Терентьева, 2017). После их гибели по достижении предельного возраста теряется пригодный для лишайника субстрат. На ценотическом уровне наиболее подходящими для лобарии являются протяженные слабо фрагментированные старовозрастные леса с достаточно длительным периодом отсутствия антропогенных нарушений (Gu et al., 2001; Carlsson, Nilsson, 2009; Jüriado, Liira, 2010; Nadyeina et al., 2014; Brunialti et al., 2015; Ignatenko, Tarasova, 2018). Кроме того, вид чаще встречается и образует плодовые тела в древостоях с низкой плотностью полога (Mikryukov et al., 2010; Nadyeina et al., 2014; Ivanova, 2015). При недостатке освещенности лишайник заселяет верхние части стволов деревьев, но только в условиях высокой влагообеспеченности (Nadyeina et al., 2014).

Исходя из выше сказанного, в качестве гипотезы, объясняющей отсутствие *Lobaria pulmonaria* в буковых формациях Центрального Кавказа, можно предположить высокий дефицит освещенности (сомкнутость крон 0,9) и в целом засушливый характер микроклимата под пологом букняков мертвопокровных – наиболее распространенных в центральной части Северного Кавказа (Темботова и др., 2012; Шхагапсоев, Курашева, 2022). Кроме того, в результате массовых сплошных рубок буковых древостоев, отнесенных к III группе лесов (имеющие

эксплуатационное значение), только на территории Кабардино-Балкарской Республики их площадь с 1957 по 2007 гг. сократилась на 53,4% (Темботова и др., 2012; Шхагапсоев, Курашева, 2022). Данный факт свидетельствует о нанесенном в недавнем прошлом значительном ущербе целостности и протяженности буковых лесов, что значительно снижает их пригодность для заселения *Lobaria pulmonaria*. Кроме того, учитывая интенсивное нерегулируемое лесопользование с конца XIX до середины XX вв. (Шхагапсоев, Курашева, 2022), сохранившиеся участки старовозрастных буковых лесов в низко- и среднегорном поясах региона крайне фрагментированы.

Влагообеспеченность нижних ярусов сосновых лесов Центрального Кавказа значительно варьирует в зависимости от их типа. Относительно высокая влажность характерна для склоновых сосняков родоретовых и мертвопокровных, а также долинных сосняков черничных и зеленомошных (Саблирова и др., 2015; Шхагапсоев, Курашева, 2022) при в целом гумидном типе климата в местах концентрации сосновых насаждений (подглава 6.1). При этом сомкнутость крон верхнего яруса лесов редко превышает 0,6-0,8, за исключением сосняков мертвопокровных. Сплошные массивы сосновых лесов Центрального Кавказа сконцентрированы в средне- и высокогорьях на относительно крутых склонах, затрудняющих рубку и трелевку деревьев. Последние случаи массового бессистемного уничтожения горных сосняков Кабардино-Балкарии задокументированы в конце 1910-х гг. в период гражданской войны, после чего крупные массивы леса были взяты под охрану (Шхагапсоев, Курашева, 2022). Таким образом, произрастание *Lobaria pulmonaria* в сосновых лесах Центрального Кавказа, вероятно, обусловлено достаточно высоким уровнем инсоляции и влагообеспеченности под пологом отдельных типов сосняков, их протяженностью, относительной ненарушенностью и наличием участков старовозрастных древостоев.

Учет биотического фактора в локальной модели пространственного распределения лобарии легочной определяет сокращение площадей пригодных и оптимальных местообитаний в три раза относительно А-модели (табл. 40).

Таблица 40 – Площади приемлемых и оптимальных местообитаний *Lobaria pulmonaria* на Кавказе согласно моделям Maxent

Модели	Пригодные территории, тыс. км ²			Оптимальные территории, тыс. км ²		
	А-модели	ВА-модели	ВАМ-модели	А-модели	ВА-модели	ВАМ-модели
Центральный Кавказ	0,76	0,23	0,06	0,06	0,02	0,008
Кавказ	25,34	19,28	14,83	7,3	3,94	2,32

Участки произрастания лишайника прогнозируются в основном на территории Кабардино-Балкарской Республики (рис. 52б), в которой сконцентрированы также сосновые массивы Северного Кавказа (Темботова и др., 2012). При этом оптимальные местообитания *Lobaria pulmonaria* ограничены долинами рек и составляют всего 0,38% от прогнозируемой площади сосновых лесов Центрального Кавказа (5,3 тыс. км² (подглава 5.1)).

На региональном уровне учет биотического фактора в ВА-модели обусловил менее выраженное (в 1,3-1,8 раз) сокращение площади пригодных и оптимальных местообитаний лобарии, что может быть связано с высоким влиянием макроклиматического предиктора embergerQ.

Согласно **ВАМ-моделям**, наиболее важным предиктором потенциального распределения *Lobaria pulmonaria* в локальном и региональном масштабах является доступность среды (способность вида к расселению). Радиус пригодных для лобарии территорий от оптимальных мест обитания составил всего 20 м на Центральном Кавказе и 30 м в границах всего Кавказа, что определило значительное сокращение площадей потенциальных местообитаний вида (табл. 39, рис. 40в, 52в).

Нами проведен анализ **дифференциации экологических ниш *Lobaria pulmonaria***, сформированных видов в разных территориальных масштабах.

Анализ главных компонент РСА выявил четыре основных комплексных фактора с суммарной вариацией экологических переменных около 92% (табл. 41).

Таблица 41 – Результаты анализа главных компонент (Varimax normalized) экологических переменных в точках присутствия *Lobaria pulmonaria* на Кавказе

Переменные	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
embergerQ	-0,31	0,04	0,86	-0,18
<i>Fagus orientalis</i> встречаемость	0,05	0,01	0,81	0,51
PETColdestQuarter, мм/мес.	-0,66	-0,10	0,57	0,29
PETDriestQuarter, мм/мес.	0,97	-0,06	-0,10	0,12
<i>Pinus sylvestris</i> встречаемость	0,07	0,99	0,02	-0,15
TRI	-0,23	0,18	-0,06	0,91
Собственное значение	2,71	1,25	0,91	0,67
Объясненная дисперсия, %	45,11	20,79	15,17	11,12

Примечание: полужирным выделены факторные нагрузки $> 0,7$.

Основной переменной Фактора 1 является PETDriestQuarter, что подтверждает влияние температурно-водного режима на распространение *Lobaria pulmonaria* на Кавказе. Корреляция переменных встречаемость букняков и embergerQ, объединенных в комплексный Фактор 3, как показано выше, обусловлена распространением лишайника в наиболее влагообеспеченных горных районах Кавказа, условия в которых также благоприятствуют произрастанию буковых лесов. Наибольшую факторную нагрузку на вторую ось РСА имеет пространственное распределение сосновых лесов Кавказа. Фактор 4 с основной переменной TRI можно охарактеризовать как орографический.

По всем четырём факторам РСА выражена дифференциация экологических ниш *Lobaria pulmonaria*, сформированных в локальном и региональном масштабах (рис. 53). Расхождение ниш по ценотическим Факторам 2 и 3 связано с разными субстратными предпочтениями вида – сосновые леса на Центральном Кавказе и буковые леса на Кавказе в целом. Расхождение по орографическому Фактору 4 также, вероятно, связано с локализацией характерных для лобарии лесных ценозов. Сосновые леса Кавказа распространены на средне и умеренно

неровных склонах в средне- и высокогорном поясах (подглава 5.1), в то время как буковые формации – на более пологих склонах (от пологих до средне неровных) в низко- и среднегорном поясах (подглава 5.1).

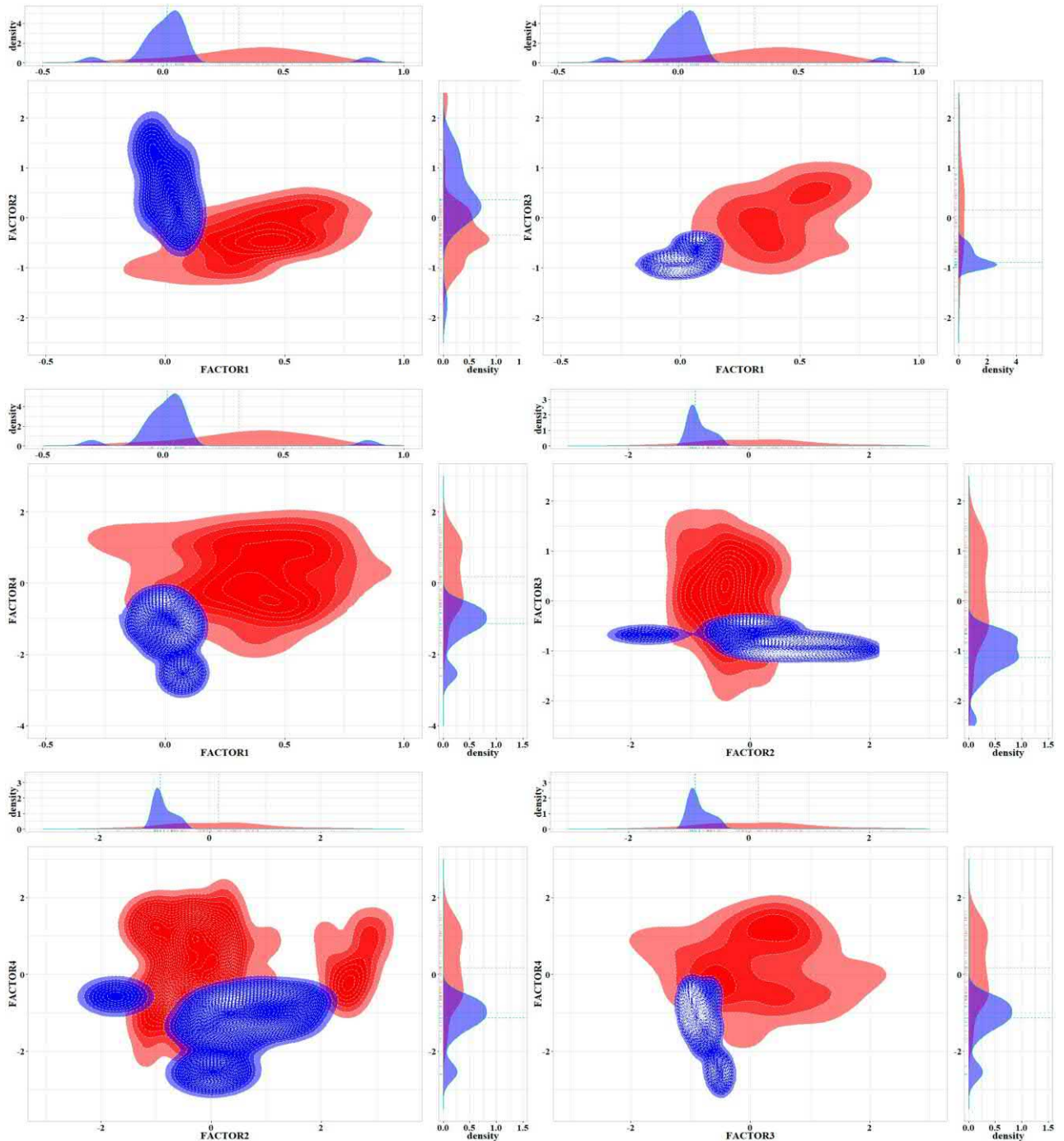


Рис. 53. Визуализация экологических ниш *Lobaria pulmonaria* в ортогональном пространстве осей РСА. Синим цветом представлена экологическая ниша, сформированная видом на Центральном Кавказе, красным цветом – в границах всего Кавказа.

Дифференциация ниш по PETDriestQuarter, вероятно, связана с большим диапазоном приемлемых для вида климатических условий на протяжении всего кавказского экорегиона, что подтверждает визуально большая ширина экологической ниши лобарии, соответствующей региональной модели.

Таким образом, основными абиотическими факторами локализации лишайника *Lobaria pulmonaria* на Центральном Кавказе являются индекс расчлененности рельефа TRI и температурно-водные параметры PETDriestQuarter и embergerQ, в границах всего Кавказа – макроклиматический параметр embergerQ. В локальном масштабе оптимальные местообитания вида приурочены к средне-сильно неровным склонам речных долин в границах терского варианта поясности с относительно влажным климатом. В региональном масштабе пригодные для лобарии территории сконцентрированы в наиболее влажных средне- и высокогорных районах Большого и Малого Кавказа. На Центральном Кавказе наибольшая вероятность обнаружения лобарии прогнозируется в местах концентрации сосновых ценозов, в границах всего Кавказа – в буковых формациях районов с гумидным климатом. Наиболее значимым фактором пространственного распределения *Lobaria pulmonaria* в локальном и региональном масштабах является доступность территорий, значительно ограничивающая распространение лишайника. Экологические ниши лобарии в локальном и региональном пространственных масштабах значительно дифференцированы по абиотическим и биотическим факторам, что свидетельствует о большой роли масштаба территории в определении параметров экологических ниш и пространственного распределения вида.

Модели пространственной локализации сосновых ценозов. Согласно *A-модели*, основными абиотическими предикторами локализации сосновых лесов на локальном и региональном уровнях являются TRI и PETDriestQuarter (табл. 42). Оптимальные местообитания *Pinus sylvestris* на Центральном Кавказе расположены на умеренно неровных склонах в условиях субгумидного климата.

На Кавказе диапазон оптимальных орографических условий для произрастания сосны гораздо шире (от пологих до сильно пересеченных территорий).

Таблица 42 – Вклад основных экологических переменных в модели Maxent

Переменные	А-модели			ВА-модели			ВАМ-модели		
	РС, %	PI, %	Значения	РС, %	PI, %	Значения	РС, %	PI, %	Значения
<i>Pinus sylvestris</i> на Центральном Кавказе									
TRI	45,5	13,8	200-300	24,6	19,7	260-290	5,7	30,6	260-290
PETDriestQuarter, мм/мес.	44,8	44,7	21-35	34,8	52,5	21-35	8,8	48,8	22-35
embergerQ	9,2	37,2	110-115	1,7	6,2	110-115	0,2	0,6	110-115
<i>Betula litwinowii</i> встречаемость	-	-	-	31,2	2,2	0,8-1	7,7	3	0,8-1
<i>Betula pendula</i> встречаемость	-	-	-	4,8	0,1	0,8-1	5,5	0,5	0,8-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	71,8	12,1	0-3
AUC±SD	0,99±0,003			0,99±0,002			0,99±0,002		
<i>Pinus sylvestris</i> на Кавказе									
TRI	66,7	42,4	80-550	19,9	4,6	350-550	15,9	22,7	80-600
PETDriestQuarter, мм/мес.	12,2	13,1	15-20	0,4	2	15-20	0,1	0,6	15-20
<i>Betula litwinowii</i> встречаемость	-	-	-	14	13,2	0,2-1	12,9	5,2	0,2-1
<i>Betula pendula</i> встречаемость	-	-	-	17,2	18,9	0,2-1	3,3	6,4	0,3-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	39,5	27	0-10
AUC±SD	0,97±0,003			0,98±0,002			0,98±0,002		

Сосновые леса Центрального Кавказа занимают около 83% от площади оптимальных территорий для сосняков всего экорегиона (табл. 43). Данные о локализации оптимальных местообитаний *Pinus sylvestris* в центральной части Северного Кавказа подтверждают наземные наблюдения и результаты картографирования лесов (Темботова и др., 2012; Петрова и др., 2017).

Таблица 43 – Площади приемлемых и оптимальных местообитаний сосновых лесов Кавказа согласно моделям Maxent

Модели	Пригодные территории, тыс. км ²			Оптимальные территории, тыс. км ²		
	А-модели	ВА-модели	ВАМ-модели	А-модели	ВА-модели	ВАМ-модели
Центральный Кавказ	19,5	18,8	17,6	7,7	6,9	5,3
Весь Кавказ	41,3	30,9	21,1	9,3	8,9	5,5

Выраженная концентрация сосновых массивов на Центральном Кавказе может быть связана с их локализацией здесь в межледниковую эпоху и

постепенным расселением из высокогорных рефугиумов, о наличие которых в данном регионе пишут исследователи (Тумаджанов, 1961; Галушко, 1974). Определенное значение может иметь также высокий уровень горно-механической изоляции, препятствующий быстрому расселению сосны. В пользу последнего свидетельствуют результаты геногеографического анализа, показавшие обособление популяций *Pinus sylvestris* из Приэльбрусья и Карачаево-Черкессии на уровне географических рас (Петрова и др., 2017).

Основные массивы сосняков прогнозируются в западной части Центрального Кавказа по долинам крупных рек на склонах разной экспозиции Главного Кавказского и Бокового хребтов (рис. 54а).

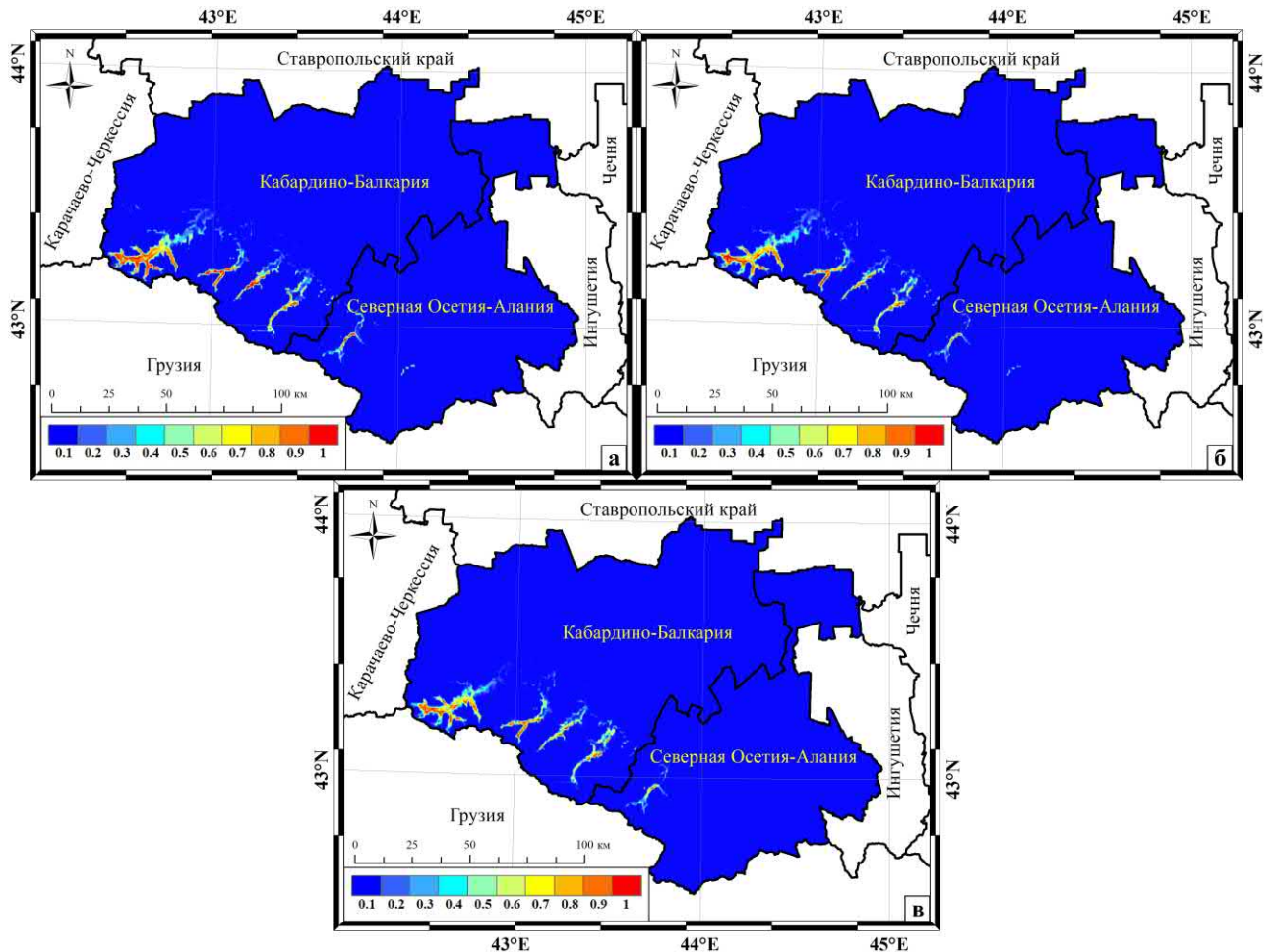


Рис. 54. Карты потенциального распространения *Pinus sylvestris* на Центральном Кавказе. а – А-модели, б – ВА-модели, с – ВAM-модели.

Прогнозирование сосновых массивов на южных склонах ущелий при фактическом их отсутствии может свидетельствовать о практиковавшемся в прошлом сведении лесов под горные пастбища на данных орографически удобных для выпаса территориях. Подтверждением является наблюдаемое в настоящее время распространение подроста *Pinus sylvestris* на южных склонах Баксанского и Чегемского ущелий в условиях резкого снижения поголовья выпасаемого скота (рис. 55).



Рис. 55. Распространение подроста *Pinus sylvestris* на южных склонах в верховьях Чегемского ущелья (Центральный Кавказ).

Суммарный процентный вклад фактора конкуренции со стороны горных березняков в построение локальной **ВА-модели** составляет 36% (табл. 42). Участки территорий, оптимальные для произрастания сосновых лесов на Центральном Кавказе, также с вероятностью 0,8-1 могут быть заняты *Betula litwinowii* и *B. pendula*. В то же время, суммарный вклад в локальную ВА-модель абиотических факторов TRI и PETDriestQuarter выше вклада фактора конкуренции, особенно учитывая коэффициенты пермутации данных параметров.

Соответственно, прогнозируемая ВА-моделью площадь потенциально пригодных и оптимальных местообитаний сосны на Центральном Кавказе сократилась всего на 3,6 и 10,4% (табл. 43) – достаточно равномерно в местах локализации, предсказанных А-моделью (рис. 54б).

В региональном масштабе для распространения сосновых ценозов большее значение имеет фактор межвидовой конкуренции, хотя значимое влияние сохраняет также орографический параметр TRI (табл. 42).

Согласно *ВАМ-моделям*, наиболее важным предиктором потенциального распределения сосновых лесов в локальном и региональном масштабах доступность среды, характеризующая является способность *Pinus sylvestris*. М-фактор в обоих случаях во многом маскирует влияние абиотических факторов и межвидовых взаимодействий (табл. 42). При этом вклад фактора доступности территорий в ВАМ-модели Центрального Кавказа практически вдвое больше, чем в масштабах всего Кавказа. Более того, мобильность *Pinus sylvestris* на локальном уровне ограничена 0-3 км от оптимальных местообитаний, на региональном уровне данный показатель достигает 0-10 км. Данные результаты соответствуют упомянутым выше сведениям о низкой скорости расселения *Pinus sylvestris* и выраженном генетическом обособлении популяций вида (Петрова и др., 2017).

Трехкилометровое расстояние пригодных местообитаний от оптимальных участков сократило потенциальный ареал *Pinus sylvestris* на Центральном Кавказе на 6,5% по сравнению с ВА-моделью. На 23% уменьшилась площадь оптимальных местообитаний вида, составив 5,3 тыс. км², что практически соответствует площади оптимальных местообитаний сосны на Кавказе в целом (табл. 43) и подтверждает факт локализации здесь центра кавказского ареала *Pinus sylvestris*.

Таким образом, в локальном и региональном масштабах основными абиотическими предикторами пространственной локализации сосновых лесов являются TRI и PETDriestQuarter. Оптимальные значения этих факторов соответствуют достаточно засушливым участкам (субгумидного климата) умеренно неровных склонов на Центральном Кавказе и местообитаниям от пологих территорий до сильно пересеченной местности с гумидным климатом в границах всего Кавказа. Фактор межвидовой конкуренции имеет большее значение для распространения сосновых лесов в региональном масштабе, в то

время как фактор доступности территорий играет бóльшую роль на локальном уровне. Основные массивы сосняков спрогнозированы в центральной части Кавказа, где, согласно ВМ-моделям, площадь оптимальных местообитаний *Pinus sylvestris* составляет 96,4% от таковой для всего Кавказа. Локализация центра ареала вида на Центральном Кавказе может быть обусловлена наличием здесь межледниковых рефугиумов сосны и медленным ее расселением из-за горно-механической изоляции, что подтверждается литературными данными и низкой мобильностью сосняков (0-3 км от оптимальных местообитаний).

Таким образом, на примере лишайника *Lobaria pulmonaria* и сосновых ценозов Кавказа показано, что в условиях горных территорий пространственный масштаб исследований в значительной степени влияет на результаты SDM/ENM моделирования биологических объектов. С изменением масштаба анализируемой территории могут варьировать наборы основных предикторов, их оптимальные значения и вклад в построение моделей. При этом вклад абиотических, биотических переменных и М-фактора в построение разномасштабных моделей зависит от объекта исследований. Для *Lobaria pulmonaria* межвидовые взаимодействия в большей степени определяют распределение популяций на локальном уровне, для сосновых ценозов – на региональном. Климатические параметры среды значительно ограничивают распространение лишайника в границах Кавказа, но более значимы для локализации сосновых ценозов на Центральном Кавказе. Однако в обоих случаях фактор доступности территорий имеет наибольшее значение в локальных моделях, что может быть связано со спецификой исследований в горах, где расселению видов в первую очередь нередко препятствует горно-механическая изоляция.

7.4 Оценка консерватизма и дифференциации экологических ниш

Метод анализа ядровой плотности KDE (Kernel density estimation) позволяет отобразить экологические ниши в форме агломераций точек в ортогональном

пространстве пар осей факторного анализа РСА, комбинирующих исходные экологические предикторы, тем самым предоставляя возможность визуально оценить сходство и различия ниш. Метод использован нами при решении различных задач в исследованиях разных природных объектов.

Оценка степени перекрытия экологических ниш **совместно произрастающих/обитающих видов** растений, животных или растительных сообществ с целью установления наличия и характера конкурентных отношений между ними. Подобные исследования проведены нами на примере основных лесных ценозов (подглава 5.1), пестроостровых и пестроовсяницевых лугов (подглава 5.2), двух видов копытных млекопитающих – тура и серны (подглава 5.3), четырех видов хищных птиц-падальщиков (подглава 5.4). При этом, если в случае с лесными ценозами и луговыми сообществами был рассмотрен только абиотический компонент экологической ниши, то на примере копытных млекопитающих и хищных птиц показана возможность проведения оценки дифференциации ниш по абиотическому и биотическому компонентам.

В частности, использование метода KDE позволило подтвердить наличие межвидовой конкуренции между *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus*, *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* (перекрытие экологических ниш по фактору влагообеспеченности местообитаний), между *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis*, *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus*, *Fagus orientalis* и *Abies nordmanniana* (перекрытие ниш по топографическому фактору) (рис. 20).

Было установлено значительное сходство температурно-водного режима в местах произрастания пестроостровых и пестроовсяницевых лугов (рис. 22), определяющее наличие сильной конкуренции между видами-эдификаторами этих сообществ (и самими ценозами) в субальпийском поясе.

Слабо дифференцированными по кормовым ресурсам и температурно-водному режиму оказались экологические ниши тура и серны (рис. 31), что косвенно указывает на наличие конкурентных отношений между видами. В то же время, некоторая дифференциация ниш копытных по орографическому фактору

подтверждает мнение исследователей (Насимович, 1938; Верещагин, 1959; Пхитиков и др., 2014) о более выраженном предпочтении турами сильно пересеченного горного рельефа в качестве убежищ.

Установлена схожесть абиотических и биотических условий в местах гнездования хищных птиц-падальщиков (рис. 37). Некоторая дифференциация экологических ниш видов по фактору локализации популяций тура и серны обусловлена разной степенью зависимости хищных птиц от диких копытных в качестве пищевого ресурса: более или менее высокой для грифа, бородача, сипа и низкой для стервятника. Фактически, несмотря на выраженное перекрытие экологических ниш, конкуренция между исследованными видами в природе слабо выражена в связи с обилием пригодных мест гнездования и узкой пищевой специализацией каждого вида. Поэтому, как уже было сказано выше, проверка достоверности результатов моделирования должна включать обязательный контроль их биологического смысла.

Оценка схожести экологических ниш, формируемых видом *в локальном и региональном масштабах* исследований проведена на примере *Lobaria pulmonaria* (подглава 7.2). Была установлена выраженная степень дифференциации экологических ниш вида по абиотическим и биотическим факторам с увеличением площади анализируемой территории (Центральный Кавказ – кавказский экорегион) (рис. 52), подтверждающая необходимость учета масштаба исследований при интерпретации полученных моделей.

Изучение *временного консерватизма экологической ниши* провели на примере климатогенной динамики редкого эндемичного вида сосудистых растений – рябчика широколистного *Fritillaria latifolia* (подглава 5.7). Визуализация и сравнение экологических ниш, формируемых видом в настоящее время и к 2081-2100 гг. (с учетом климатических изменений) показали некоторую дифференциацию по факторам температурно-водного режима в зимне-весенний период (PETColdestQuarter и PETDriestQuarter) (рис. 45). Учитывая биологические особенности вида как ранневесеннего геоэфемериода с коротким циклом

сезонного развития, выявленное расхождение ниш может носить адаптивный характер. В то же время по главному фактору PCA, включающему переменные *embergerQ* и *PETWettestQuarter*, отмечен временной консерватизм экологической ниши рябчика, в связи с чем можно ожидать исчезновение популяций вида в будущем в местообитаниях, ставших неблагоприятными по данным параметрам.

В главе 9, посвященной прикладным возможностям применения методов пространственного анализа компонентов горных экосистем, также будет показана эффективность метода KDE в оценке *ведущих факторов деградации пастбищ* (схожести «экологических ниш» лугов на разных стадиях нарушенности) и в оценке консерватизма/дивергенции экологических ниш *при освоении видами новых географических территорий* на примере инвазионных растений *Galinsoga parviflora* и *G. quadriradiata*.

Таким образом, на примере исследований компонентов горных экосистем Кавказа показано, что метод анализа ядровой плотности KDE является эффективным способом визуализации и оценки схожести экологических ниш, позволяющим решать различные научные задачи. В их числе: анализ конкурентных отношений между видами/сообществами; оценка пространственного и временного консерватизма экологических ниш, формируемых видами на территориях разных масштабов, при освоении новой географической среды и в разные периоды времени; оценка схожести абиотических условий формирования разных стадий нарушенности пастбищ и выявление ведущих факторов их деградации.

ГЛАВА 8. Пространственное распределение компонентов горных экосистем по элементам высотно-поясной структуры ландшафтов Кавказа

А.К. Темботова

8.1 Климатические характеристики единиц высотно-поясной структуры

Как показано в подглаве 2.2, концепция высотно-поясной структуры Кавказа, разработанная А.К. Темботовым (Соколов, Темботов, 1989; Темботов и др., 2001), позволяет установить закономерности пространственного распределения биоты (в широком понимании – биологических объектов разного уровня организации живой материи) в зависимости от высотно-секторальной неоднородности ландшафтов. Основу типизации поясных спектров в концепции составляют природно-климатические условия, складывающиеся под влиянием ряда факторов: климатический пояс, широтная зона, расположение относительно морей и крупных горных массивов, региональные физико-географические особенности территории. Базовые единицы иерархии высотно-поясной структуры А.К. Темботова включают четыре широтные зоны и 14 вариантов поясности, климатические особенности которых описаны ниже с использованием схемы классификации климата Кавказа по Кеппен-Гейгеру (подглава 2.1, рис. 2-6).

Степная зона в основном охватывает равнины Западного и Центрального Предкавказья (Краснодарский и Ставропольский края, северные районы Карачаево-Черкесии и Кабардино-Балкарии) с континентальным с жарким летом климатом Dfa на 86% площади территории (табл. 44, рис. 56). Значения переменных ENVIREM, соответствующие данному типу климата на Кавказе, определяют его как семиаридный с достаточно высокой эвапотранспирацией в наиболее влажный летний период (табл. 45). Всего за год выпадает около 570 мм осадков, из которых только около 200 мм – в наиболее влажный квартал при средней температуре периода 19°C (табл. 46).

Таблица 44. Типы климата по Кеппен-Гейгеру в границах единиц системы высотно-поясной структуры ландшафтов Кавказа А.К. Темботова

Типы климата	Единицы высотно-поясной структуры ландшафтов																	
	I	II	III	IV	V1	VII1	V12	V13	VII1	VII2	VIII1	VIII2	VIII3	VIII4	VIII5	VIII6	IX1	IX2
BSk	0	40	0	96	0	0	0,5	3	0	0	0	17	20	0	0,7	2,6	22	15
Cfa	0,5	2,8	96	1,2	23	0	0	2,2	7,2	12,4	9	62	13	8,5	20	19	0	0
Cfb	0	0	4	0	9,5	0	0	0,3	18	28	8	1,1	0	11,5	8,6	6	0	0
Csa	0	0	0	2,5	0	0	0	0	0	0	0	0	7,5	0	0	9	0	65
Csb	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,3	0	7
Dfa	86	57	0	0,3	29	2	18	7	0	0	0,4	2,1	14	0	0	1	4,6	0
Dfb	13,5	0,2	0	0	28	39	61	55	40	50	51	14	38	76	64,5	49	55,5	7
Dfc	0	0	0	0	6	30	10	21	21	9,5	19,6	3	4	4	6	12	16	0
Dsa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,2	0	0	0,1	0,7	0
Dsb	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,6	0,6	6
Dsc	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ET	0	0	0	0	4,5	29	10,5	12	13,8	0,1	12	0,8	2,3	0	0,2	0,4	0,6	0

Примечание: в таблице представлены доли площади (%) территории зон и вариантов поясности с соответствующим типом климата. Обозначения типов климата и единиц высотно-поясной структуры приведены в соответствии с подписью к рисунку 56.

Таблица 45. Средние значения переменных окружающей среды ENVIREM для типов климата по Кеппен-Гейгеру на Кавказе

Типы климата	Переменные окружающей среды базы данных ENVIREM				
	embergerQ	PETColdestQuarter, мм/мес.	PETDriestQuarter, мм/мес.	PETWettestQuarter, мм/мес.	TRI
BSk	33	22	87	112	10
Cfa	99	24	65	83	31
Cfb	154	22	78	52	95
Csa	60	28	155	78	34
Csb	64	27	149	68	113
Dfa	55	16	37	133	10
Dfb	86	18	27	105	97
Dfc	120	13	16	77	164
Dsa	40	22	150	88	57
Dsb	46	23	140	82	135
Dsc	51	15	109	52	223
ET	169	2	2	40	293

Примечание: обозначения типов климата приведены в соответствии с подписью к рисунку 56.

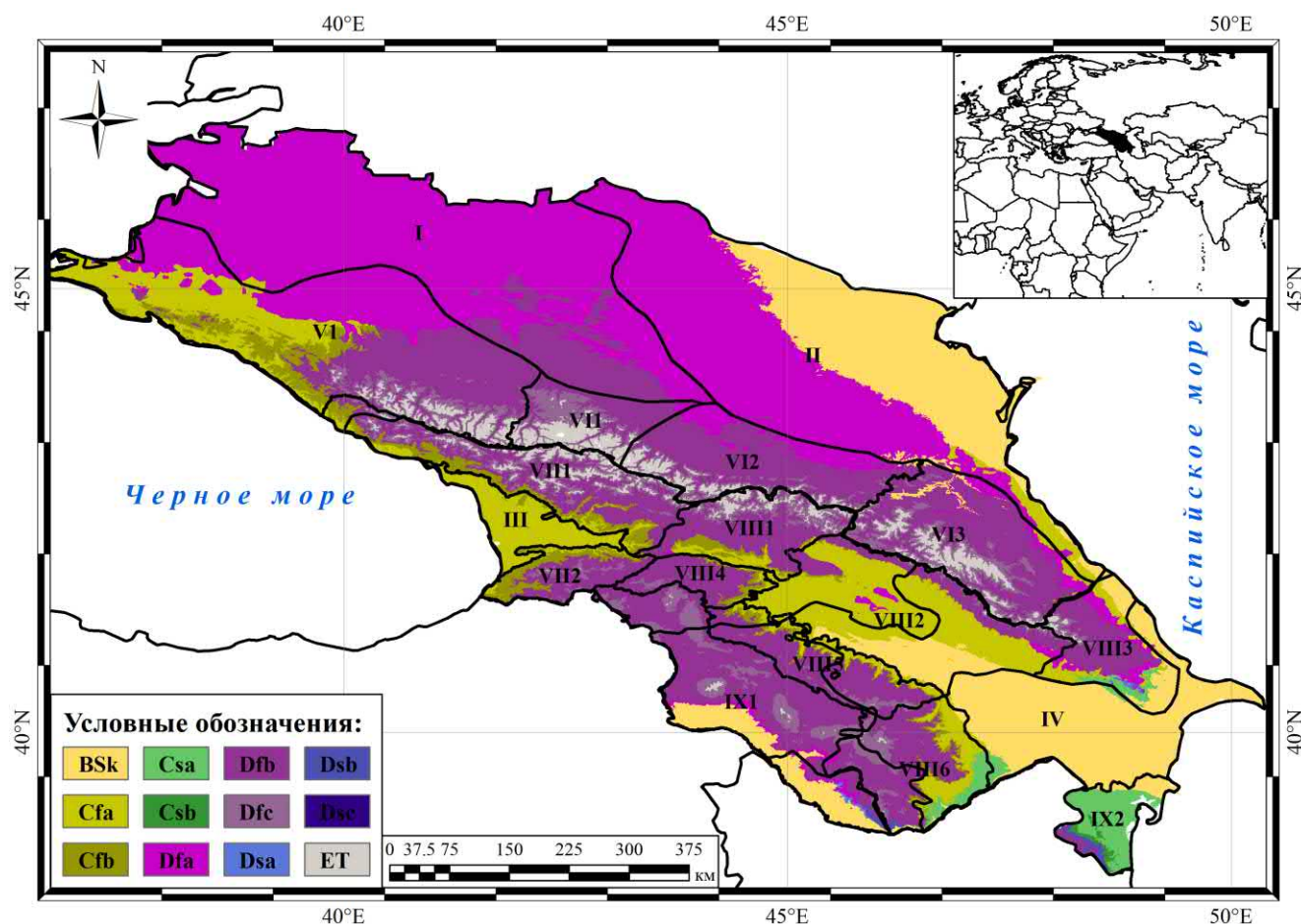


Рис. 56. Схема распределения типов климата Кеппен-Гейгера по базовым единицам системы высотно-поясной структуры Кавказа А.К. Темботова. Классификация климата по Кеппен-Гейгеру: BSk – холодный полусухой климат (холодный степной климат); Cfa – влажный субтропический климат; Cfb – океанический климат; Csa – средиземноморский климат с жарким летом; Csb – средиземноморский климат с теплым или прохладным летом; Dfa – континентальный климат с жарким летом; Dfb – континентальный с теплым летом или полубореальный климат; Dfc – континентальный климат с прохладным летом; Dsa – сухой континентальный климат с жарким летом; Dsb – сухой континентальный с теплым летом или полубореальный климат; Dsc – сухой континентальный климат с прохладным летом; ET – альпийский климат (климат тундры).

Единицы высотно-поясной структуры ландшафтов Кавказа: I – Степная зона; II – Полупустынная зона; III – Влажно-субтропическая зона; IV – Сухая субтропическая зона; V1 – Кубанский вариант поясности; VI1 – Эльбрусский вариант; VI2 – Терский вариант; VI3 – Дагестанский вариант; VII1 – Колхидский вариант; VII2 – Аджарский вариант; VIII1 – Южноосетинский вариант; VIII2 – Алазано-агричайский вариант; VIII3 – Шемахо-кобыстанский вариант; VIII4 – Триалетский вариант; VIII5 – Центрально-малокавказский вариант; VIII6 – Карабах-зангезурский вариант; IX1 – Джавахето-армянский вариант; IX2 – Талышский вариант.

Таблица 46. Средние значения переменных окружающей среды Worldclim для единиц системы высотно-поясной структуры ландшафтов Кавказа А.К. Темботова

Переменные	Единицы высотно-поясной структуры ландшафтов																	
	I	II	III	IV	VI1	VI1	VI2	VI3	VII1	VII2	VIII1	VIII2	VIII3	VIII4	VIII5	VIII6	IX1	IX2
bio1	10	11	14	15	9	3	7	5	6	9	6	12	10	7	8	8	6	13
bio5	29	30	27	33	26	18	22	20	21	24	21	29	27	24	25	26	25	31
bio6	-6	-6	1	0	-5	-10	-8	-10	-7	-4	-8	-4	-5	-7	-8	-8	-11	-1
bio7	35	36	26	33	31	28	30	30	28	28	30	33	32	30	33	34	36	32
bio8	19	20	14	13	7	10	14	11	5	8	10	16	11	12	13	11	10	13
bio9	2	0	13	24	7	-6	-3	-5	1	6	-2	2	10	-1	-1	3	2	23
bio10	22	23	22	25	19	12	16	14	15	17	15	22	20	17	17	19	17	23
bio11	-1	-1	6	4	0	-6	-3	-5	-2	0	-4	2	0	-2	-2	-2	-5	4
bio12	571	377	1697	330	940	882	763	635	1394	1265	910	573	488	775	582	538	508	571
bio13	75	53	183	43	115	116	109	96	150	151	119	83	65	111	97	85	80	97
bio14	30	19	97	10	55	39	35	19	86	73	48	23	20	40	20	22	22	11
bio15	29	33	18	37	24	38	43	51	17	22	33	40	34	37	51	44	44	47
bio16	195	139	508	112	310	323	300	264	421	406	330	222	174	292	252	220	207	229
bio17	99	62	333	44	178	129	111	64	280	242	154	79	73	129	69	76	75	64
bio18	185	129	434	50	245	311	276	233	347	290	265	177	111	215	170	117	116	65
bio19	116	65	459	80	238	134	112	67	338	352	160	80	87	133	71	80	82	140

Примечание: обозначения типов климата и единиц высотно-поясной структуры приведены в соответствии с подписью к рисунку 70; переменные Worldclim: bio1 – среднегодовая температура (°C), bio5 и bio6 – максимальная температура наиболее теплого и минимальная температура наиболее холодного месяцев (°C), bio7 – годовая амплитуда температур (°C), bio8 и bio9 – средняя температура наиболее влажного и сухого кварталов (°C), bio10 и bio11 – средняя температура наиболее теплого и холодного кварталов (°C), bio12 – годовые осадки (мм), bio13 и bio14 – количество осадков в наиболее влажный и сухой месяцы (мм), bio15 – сезонность осадков (%), bio16 и bio17 – количество осадков в наиболее влажный и сухой кварталы (мм), bio18 и bio19 – количество осадков в наиболее теплый и холодный кварталы (мм).

При среднегодовой температуре 10°C годовая амплитуда температур достигает 35°C. Согласно средним значениям TRI, климат Dfa на Кавказе в основном характерен для территорий с преобладанием пологих (равнинных) форм рельефа. В юго-восточной части степная зона затрагивает также предгорья-среднегорья Западного и Центрального Кавказа с континентальным с теплым летом климатом Dfb (около 13% территории).

Более половины территории *полупустынной зоны*, охватывающей Центральное (частично) и Восточное Закавказье (Ставропольский край,

Чеченская Республика, Дагестан, северные равнинные территории Кабардино-Балкарии, Осетии, Ингушетии), также характеризуется континентальным с жарким летом климатом Dfa. Северо-восточная часть полупустынной зоны (40% территории) находится под влиянием полусухого климата BSk, соответствующего ариднему типу климата (embergerQ=33), характерному для равнинных территорий Кавказа (TRI=10). Годовое количество осадков не превышает в среднем 380 мм, из которых всего около 140 мм выпадают в наиболее влажный летний квартал. При этом значения потенциальной эвапотранспирации в этот период достигают 112 мм/мес. Дефицит осадков и повышенная испаряемость при высокой средней температуре в летнее время (bio8=20°C) во многом определяют засушливый характер полупустынной зоны. Около 3% юго-восточной территории, прилегающей к побережью Каспийского моря, характеризуется влажным субтропическим климатом Cfa.

Влажно-субтропическая зона, занимающая большую часть Колхидской низменности (Абхазия, Грузия), практически полностью находится под влиянием влажного субтропического климата Cfa (гумидный тип климата по показателю embergerQ). Для данной зоны характерны высокие значения среднегодовой температуры bio1 и годовых осадков bio12 при относительно низких показателях их изменчивости в течение года – bio7 и bio15. В наиболее влажный летний квартал выпадает около 510 мм осадков при средней температуре воздуха 14 °C. Для территорий с климатом Cfa характерны пологие формы рельефа (TRI=31).

Сухая субтропическая зона расположена в юго-восточной части Кура-Араксинской низменности на территории Азербайджана, включая побережье Каспийского моря. Преобладающий тип климата (96% территории зоны) – полусухой BSk. Основные отличия от полупустынной зоны с аналогичным типом климата заключаются в значениях отдельных климатических параметров: в целом более высокие температурные показатели, особенно в самый холодный месяц (bio6) и сухой зимний квартал (bio9), меньшая годовая амплитуда

температур, меньшее количество осадков, особенно в наиболее теплый весенне-летний период (bio18) – всего 50 мм.

Кубанский вариант западно-северокавказского типа поясности занимает северо-западную часть Большого Кавказа и Западное Предкавказье (частично) с границей по Тебердино-Даутскому водоразделу и Ставропольской возвышенности (Краснодарский край, Адыгея, Карачаево-Черкесия). Расположение территории и разнообразие форм рельефа обуславливают сложный климатический характер данного варианта поясности. Континентальный климат с жарким летом Dfa (29% площади) преобладает в северных равнинных районах Западного Предкавказья, континентальный климат с теплым летом Dfb (28% площади) – от предгорий до среднегорий и по долинам рек в высокогорьях Большого Кавказа. Крайне западные отроги Большого Кавказа расположены в условиях океанического климата Cfb (10% площади варианта поясности), а примыкающие к ним территории Черноморского побережья и Западного Предкавказья – во влажном субтропическом климате Cfa (23% площади). Как и в случае с влажно-субтропической зоной, формирование относительно мягких и влажных типов климата Cfa и Cfb во многом обусловлено влиянием воздушных масс Средиземно-Черноморского бассейна и Атлантики (Соколов, Темботов, 1989). Океанический тип климата Cfb, отличающийся от влажного субтропического более высокой влажностью (embergerQ=154), характерен для почти пологих «nearly level» ландшафтов Кавказа (TRI=95). Высокогорная часть кубанского варианта поясности, как и всего Большого Кавказа, представлена континентальным климатом с прохладным летом Dfc (субальпийский-альпийский пояса) и альпийским климатом ET (альпийский-нивальный пояса).

Наибольшая площадь территорий в условиях холодных типов климата Dfc (30%) и ET (29%) характерна для **эльбрусского варианта** восточно-северокавказского типа поясности, занимающего центральную часть Северного Кавказа (восточная часть Карачаево-Черкесии, Кабардино-Балкария) с максимальными для экорегиона абсолютными высотами и обширной площадью

оледенения в горах. Оба типа климата по значениям $embergerQ$ соответствуют гумидному климату и характеризуются низкими показателями потенциальной эвапотранспирации, особенно в самый холодный и сухой кварталы. В целом для варианта поясности характерны относительно низкие значения температурных параметров и средние по Кавказу показатели осадков. Несмотря на то, что 39% площади эльбрусского варианта расположены в условиях континентального климата с теплым летом Dfb (предгорные-среднегорные районы, долины крупных рек в высокогорьях), среднегодовая температура воздуха в целом составляет всего 3°C, средняя температура наиболее теплого квартала – 12°C. Годовое количество осадков – около 880 мм, из которых 300 мм выпадает в наиболее влажный квартал. Из-за относительно низких передовых хребтов в центральной части Северного Кавказа данная территория испытывает большее влияние сухих северо-восточных воздушных масс, что наряду с влиянием обширных высокогорных центров оледенения обуславливает усиление континентальности климата и ксерофитизации ландшафтов (Соколов, Темботов, 1989).

Терский вариант восточно-северокавказского типа поясности, расположенный в бассейнах рек Терек-Аргун (Кабардино-Балкария (частично), Северная Осетия, Ингушетия, Чеченская Республика), испытывает меньшее влияние сухого воздуха с северо-востока, поступление которого блокируется достаточно высокими передовыми хребтами Большого Кавказа и Терско-Сунженской возвышенностью (Соколов, Темботов, 1989). Данные региональные орографические особенности, наряду с меньшими абсолютными высотами и площадями оледенения, определяют более влажный и теплый климат горных районов терского варианта по сравнению с эльбрусским. Так, на долю территорий с континентальным климатом с теплым летом Dfb приходится более 60% площади варианта, а суммарная площадь холодных типов климата Dfc и ET (20,5%) втрое меньше, чем в эльбрусском варианте. Меньшее в среднем по варианту количество осадков может быть обусловлено преобладанием

континентального с жарким летом климата Dfa на равнинах Восточного Предкавказья (18% площади варианта).

Дагестанский вариант восточно-северокавказского типа поясности расположен к юго-востоку от Андийского хребта на территории Дагестана. Характеризуется развитой сетью гор до 150 км шириной, значительная часть которой представлена системой низко- и среднегорий Внутреннего Дагестана с континентальным с теплым летом климатом Dfb (55% площади варианта). По долинам крупных рек (бассейны Андийского Койсу и Аварского Койсу) в среднегорные районы проникает полузасушливый климат BSk (3% площади). Суммарно более 30% территории варианта (средне- и высокогорные районы) расположены в условиях холодного климата Dfc и ET. Районы Каспийского побережья (2,5% площади) испытывают влияние мягких и влажных типов климата Cfa и Cfb. В целом, из-за относительной близости Прикаспийской низменности, дагестанский вариант максимально подвержен иссушающему влиянию полупустынной зоны, определяющему выраженную ксерофитизацию ландшафтов (Соколов, Темботов, 1989). Здесь отмечено минимальное для вариантов поясности Северного Кавказа годовое количество осадков – 635 мм, из которых только около 230 мм выпадает в наиболее теплый летний период.

Колхидский вариант западнозакавказского типа поясности расположен в западной и центральной частях южного макросклона Большого Кавказа от г. Сочи до Лихского хребта (Краснодарский край, Абхазия, Грузия). Около 40% территории варианта представлены среднегорными-высокогорными районами в условиях континентального климата с теплым летом Dfb. Суммарно около 35% площади высокогорий подвержены континентальному с прохладным летом и альпийскому климату Dfc и ET. Черноморское побережье от Сочи до Нового Афона характеризуется влажным субтропическим климатом Cfa (7% площади), северная предгорно-низкогорная часть Колхидской низменности – океаническим климатом Cfb (18% территории). Мягкий влажный климат Cfa и Cfb также проникает в отдельные среднегорные районы по долинам крупных рек.

Колхидский вариант подвержен сильному влиянию теплого и влажного морского воздуха с Черноморско-Средиземноморского бассейна (Соколов, Темботов, 1989), что определяет высокие показатели количества осадков bio12-bio19, довольно равномерно выпадающих в течение года (bio15=15%).

Аджарский вариант западнокавказского типа поясности, ограничен Месхетским хребтом Малого Кавказа с широтной ориентацией и небольшими абсолютными высотами (Грузия). Полоса предгорных и низкогорных районов по границе с Колхидской низменностью и на побережье Черного моря характеризуется мягким влажным климатом Cfa и Cfb (суммарно около 40% площади). Среднегорья и высокогорья испытывают влияние континентального климата с теплым летом Dfb (50% площади варианта), наиболее высокогорные участки – континентального климата с прохладным летом Dfc (9,5% территории). Барьерная роль Месхетского хребта определяет большое количество выпадающих здесь осадков (bio12-bio19), доставляемых влажными воздушными массами Средиземно-Черноморского бассейна (Соколов, Темботов, 1989).

Южно-осетинский вариант восточнокавказского типа поясности занимает территорию между Лихским, Водораздельным и Карталинским хребтами, включая Внутренне-Карталинскую равнину на юге (Южная Осетия, Грузия). Лихский и Карталинский хребты, имеющие меридиональную ориентацию, препятствуют проникновению западных влажных воздушных масс Средиземно-Черноморского бассейна и восточных сухих воздушных масс с Кура-Араксинской низменности. Хребты Большого Кавказа задерживают холодные северо-восточные воздушные массы (Соколов, Темботов, 1989). Барьерный эффект хребтов, а также развитая сеть среднегорий определяют преобладание здесь континентального климата с теплым летом Dfb (51% площади). Высокогорные районы южного макросклона Большого Кавказа характеризуются холодными типами климата Dfc и ET (суммарно около 32% площади). В то же время, Внутренне-Карталинская равнина находится под влиянием мягкого влажного климата Cfa и Cfb (суммарно 17% площади), проникающего в предгорья

и среднегорья по долинам рек. Восточные воздушные массы, поступающие на равнину из-за неполного ее перекрытия юго-восточными отрогами Триалетского хребта, упираются в пограничные горные склоны, что способствует выпадению осадков. Преобладание территорий с континентальным климатом обуславливает высокие показатели сезонности осадков ($bio15=33\%$) и годовой амплитуды температур ($bio7=30^{\circ}\text{C}$). В то же время, годовое количество осадков достигает 910 мм, из которых 265 мм выпадает в наиболее теплый период, что соответствует, например, показателям водного режима влажного кубанского варианта поясности.

Алазано-агричайский вариант восточнокавказского типа поясности расположен к востоку от Карталинского хребта и включает узкую полосу южных склонов Водораздельного хребта, Алазанскую равнину, Цив-Гомборский хребет и Иорского плоскогорья, левобережье Куры (Грузия, Азербайджан). Благодаря барьерной роли Цив-Гомборского хребта и Иорского плоскогорья, Алазанская равнина ограждена от прямого иссушающего воздействия полупустынных районов Кура-Араксинской низменности, что определяет преобладание здесь мягкого климата с обилием осадков (Соколов, Темботов, 1989). Влажный субтропический климат Sfa характерен также для всей юго-западной части алазано-агричайского варианта (всего 62% площади), где восточные воздушные массы встречают препятствие в виде горных хребтов Малого Кавказа. Пологие территории левобережья Куры, незащищенные от проникновения юго-восточных воздушных масс, подвержены полузасушливому климату BSk (17% площади). Южные склоны Большого Кавказа характеризуются в основном континентальным климатом с теплым летом Dfb (14%), барьерные поднятия Цив-Гомборского хребта и Иорского плоскогорья – континентальным климатом с жарким летом Dfa . В целом для варианта отмечены относительно высокие температурные параметры и средние-низкие показатели количества осадков.

Шемахо-кобыстанский вариант восточнокавказского типа поясности занимает оба макросклона юго-восточной оконечности Большого Кавказа, примыкающую с юга Ширванскую равнину, а также полосу каспийского

побережья (Азербайджан). Преобладающий тип климата в горных районах (среднегорья с многочисленными плато) – континентальный с теплым летом Dfb (38% площади варианта), в низкогорьях – континентальный с жарким летом Dfa (14% площади). Предгорья и примыкающие с юго-востока равнинные участки находятся под влиянием средиземноморского с жарким летом и сухого континентального с жарким летом типов климата – Csa и Dsa (суммарно около 9% территории). Оба типа климата характеризуются низкими значениями $embergerQ$, соответствующими семиаридному климату, и высокой эвапотранспирацией в наиболее сухой квартал, обусловленной, вероятно, повышенными температурными показателями. Равнины шемахо-кобыстанского варианта расположены в условиях полусухого климата BSk (20% территории). Дефицит влаги (годовое количество осадков 488 мм, из которых в теплый квартал выпадает около 110 мм) и континентальность климата во многом обусловлены свободным влиянием сухих воздушных масс из среднеазиатских пустынь и среднегорным характером рельефа (Соколов, Темботов, 1989).

Триалетский вариант восточнокавказского типа поясности включает одноименный хребет Малого Кавказа, граничащий на западе с Месхетинским хребтом и окаймляющий южную и юго-восточную границы Внутренне-Карталинской равнины (Грузия). Лихский, Арсиянский и Месхетинский хребты препятствуют проникновению на данную территорию западных влажных воздушных масс, горы Большого Кавказа – холодного воздуха с севера. Барьерную функцию выполняют также юго-восточные отроги Триалетского хребта (Соколов, Темботов, 1989). В результате формируется достаточно закрытая область среднегорий с преобладанием континентального с теплым летом климата Dfb (76% площади варианта). Юго-восточные отроги Триалетского находятся в условиях мягких влажных типов климата Cfa и Cfb (суммарно 20% площади), формирующихся, вероятно, в результате осаднения влаги восточных воздушных масс, упирающихся в горные склоны. В целом температурные показатели триалетского варианта поясности схожи с таковыми для соседнего

южно-осетинского варианта, в то время как количество выпадающих осадков (bio12-bio19) ниже из-за большей выраженности континентального климата.

Центрально-малокавказский вариант восточнокавказского типа поясности охватывает северный макросклон Малого Кавказа от Триалетского до Муровдагского хребтов (Грузия, Армения, Азербайджан). Поступление восточных сухих ветров на большую часть данной территории блокируется протяженными и достаточно высокими горными хребтами (Соколов, Темботов, 1989), в связи с чем около 64% площади варианта расположены в условиях континентального с теплым летом климата Dfb. Примыкающие к Кура-Араксинской низменности предгорные и низкогорные районы находятся под влиянием мягкого влажного климата Cfa и Cfb, проникающего также в среднегорья по долинам рек (суммарно около 29% площади). В связи с преобладанием территорий с континентальным климатом, годовое количество осадков в среднем не превышает 585 мм при их ярко выраженном сезонном характере (bio15=51%).

Карабах-зангезурский вариант восточнокавказского типа поясности на крайнем юго-востоке Малого Кавказа (Армения, Азербайджан) подвержен влиянию сухой субтропической зоны Кура-Араксинской низменности, а также сухих воздушных масс, беспрепятственно проникающих с востока (Соколов, Темботов, 1989). Тем не менее, преобладание горных территорий, основная часть которых представлена Карабахским хребтом с сетью межгорных депрессий и обширных плато, обуславливает в целом континентальный характер климата данной территории. Суммарно 61% площади варианта приходится на районы с континентальным климатом с теплым (Dfb) или холодным (Dfc) летом. Восточные и юго-восточные отроги гор характеризуются влажным мягким климатом Cfa и Cfb (суммарно 25% площади), примыкающие равнинные участки – средиземноморским климатом с жарким летом Csa (9% площади). Формирование данных типов климата, вероятно, обусловлено барьерной ролью передовых отрогов, осаждающих влагу восточных воздушных масс. В целом

количество осадков в карабах-зангезурском варианте ниже, чем в центрально-малокавказском – около 540 мм в год и 117 мм в наиболее теплый квартал.

Джавахетско-армянский вариант переднеазиатского типа поясности включает южные склоны хребтов Малого Кавказа с абсолютными высотами до 3500 м и более и Джавахетско-Армянское нагорье, объединяющее группу закавказских нагорий и плато высотой 1500-2000 м над ур. м. (Армения, Азербайджан). Расположение в субтропической зоне и особенности орографии определяют континентальный с теплым летом климат Dfb на большей части горных территорий варианта (более 50% площади). Высокогорные участки характеризуются континентальным с холодным летом климатом Dfc (16% площади). Примыкающие к нагорью с юга равнинно-низкогорные участки долины реки Аракс подвержены полузасушливому климату BSk (22% площади). Для в целом сухого континентального климата джавахетско-армянского варианта отмечены относительно низкие температурные показатели и количество осадков при высоких значениях годовой изменчивости данных параметров (bio7, bio15).

Талышский вариант переднеазиатского типа поясности характерен для Талышских гор с примыкающей Ленкоранской низменностью (Азербайджан). Теплые воздушные массы Каспийского моря, задерживаемые Талышскими горами, формируют средиземноморский климат с жарким летом Csa на 65% площади варианта. Наиболее высокогорная юго-западная часть варианта находится под влиянием континентального с теплым летом Dfb, средиземноморского с теплым летом Csb и сухого континентального с теплым летом Dsb типов климата (суммарно 21% площади варианта). Северные низменные территории подвержены полузасушливому климату BSk (15% площади), характерному для соседней сухой субтропической зоны. В целом талышский вариант поясности отличается высокими температурными показателями, особенно в наиболее засушливый период в первой половине лета (bio9=23°C), и относительно невысокими показателями количества осадков с выраженной сезонностью (bio15=47%).

8.2 Распределение компонентов горных экосистем по вариантам поясности

В главе 5 представлены результаты изучения потенциального пространственного распределения на Кавказе различных объектов растительного и животного мира в зависимости от абиотических, биотических и антропогенных факторов. В том числе в качестве модельных выбраны широко распространенные на Кавказе лесные (эдификаторы *Abies nordmanniana*, *Picea orientalis*, *Fagus orientalis*, *Carpinus betulus* и др.) и луговые (эдификаторы *Bromus variegatus*, *Festuca varia*) ценозы. Их пространственное распределение во многом определяет потенциальное распространение остальных изученных объектов – редких видов растений и лишайников (*Fritillaria latifolia* и *Lobaria pulmonaria*), инвазионных растений, избегающих ненарушенные луговые ценозы (*Ambrosia artemisiifolia*, *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora*), видов хищных птиц (*Aegyptius monachus*, *Neophron percnopterus*, *Gyps fulvus*, *Gypaetus barbatus*) и млекопитающих (*Panthera pardus ciscaucasica*, *Rupicapra rupicapra*, *Capra caucasica*, *Sus scrofa*, *Capreolus capreolus*). В настоящей подглаве представлен анализ выявленных закономерностей пространственной локализации модельных ценозов с учетом высотно-поясной структуры Кавказа А.К. Темботова.

Темнохвойные леса из *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis*. Согласно полученным ВАМ-моделям (подглава 5.1), основные пригодные для темнохвойных лесов территории сконцентрированы в среднегорьях и высокогорьях западной и центральной частей Большого Кавказа и северо-запада Малого Кавказа. Факторами, характеризующими потенциальное распространение еловых и пихтовых древостоев, являются: рельеф (от пологих до умеренно неровных склонов), влажность местообитаний (гумидный климат для пихты и субгумидный, гумидный типы климата для ели), конкуренция со стороны других лесообразующих пород (для *Picea orientalis* – со стороны *Fagus orientalis*, *Abies nordmanniana* и *Pinus sylvestris*, для *Abies nordmanniana* – со стороны *Picea orientalis*) (подглава 5.1). При этом пихта быстрее восстанавливается после рубок

и пожаров, способна вытеснять ель с территорий, подходящих для обоих видов (Shevchenko, Geraskina, 2019; Gokturk, Tıraş, 2020). Бук также нередко вытесняет ель при совместном произрастании, создавая неблагоприятные условия для семенного возобновления и развития подроста: сильное ингибирующее действие буковой подстилки на прорастание семян ели (Голубец, Заярнюк, 1966), перехват корнями усвояемых форм фосфора и азота, образующихся в лесной подстилке (Карпов, 1962). Так, смене темнохвойных лесов грабово-буковыми формациями на южном макросклоне Центрального Кавказа способствовала сплошная вырубка древостоев в прошлом (Гулисашвили и др., 1975). Распространение темнохвойных лесов на Кавказе ограничивает также низкая подвижность (доступность территорий) ели (0-6 км) и пихты (0-6 км) (подглава 5.1).

С учетом высотно-поясной структуры Кавказа А.К. Темботова, наиболее благоприятные для темнохвойных лесов территории прогнозируются в границах кубанского и колхидского вариантов поясности (табл. 48, рис. 57). Здесь локализованы соответственно 88 и 69% площади оптимальных местообитаний пихтарников и ельников кавказского экорегиона. На аджарский и триалетский варианты приходится суммарно еще 7% прогнозируемой площади древостоев *Abies nordmanniana*; на аджарский, триалетский и южноосетинский варианты – 20% площади лесов из *Picea orientalis*. Все пять перечисленных вариантов отличаются фактическим наличием пояса темнохвойных лесов (Соколов, Темботов, 1989), прогнозируемое распределение которых во многом соответствует наземным данным. Так, фактически пояс темнохвойных лесов Кавказа наиболее развит в границах колхидского варианта, где тянется от Сочи до Лихского хребта и далее на восток, преимущественно в среднегорных и высокогорных районах от 1500 до 2100 м над ур. м. (Соколов, Темботов, 1989). В кубанском варианте четкий лесной пояс ель и пихта формируют в юго-восточной части на высоте 1000-2000 м над ур. м.; на западе пояс сужается, становится фрагментарным и выклинивается.

Таблица 48. Распределение площадей (км²) прогнозируемых оптимальных местообитаний лесобразующих видов по единицам высотной структуры Кавказа А.К. Темботова

Варианты поясности и зоны	<i>Abies nordmanniana</i>	<i>Picea orientalis</i>	<i>Fagus orientalis</i>	<i>Carpinus betulus</i>
Степная зона	0	0	174	11
Полупустынная зона	0	0	50	73
Влажносубтропическая зона	0	1	1039	6,4
Сухая субтропическая зона	0	0	0	0
Кубанский вариант	1792	1350	6726	2012
Эльбрусский вариант	232	82	436	96
Терский вариант	3	23	1748	62
Дагестанский вариант	0	29	812	179
Колхидский вариант	3160	1655	4788	314
Аджарский вариант	147	143	1975	228
Южноосетинский вариант	7	225	2243	14
Алазано-агричайский вариант	0	244	2972	64
Шемахо-Кобыстанский вариант	0	4	802	37
Триалетский вариант	214	526	1158	7,6
Центрально-Малокавказский вариант	0	36	2708	83
Карабах-зангезурский вариант	0	3	1714	200
Джавахето-армянский вариант	68	62	293	32
Триалетский вариант	0	0	300	27

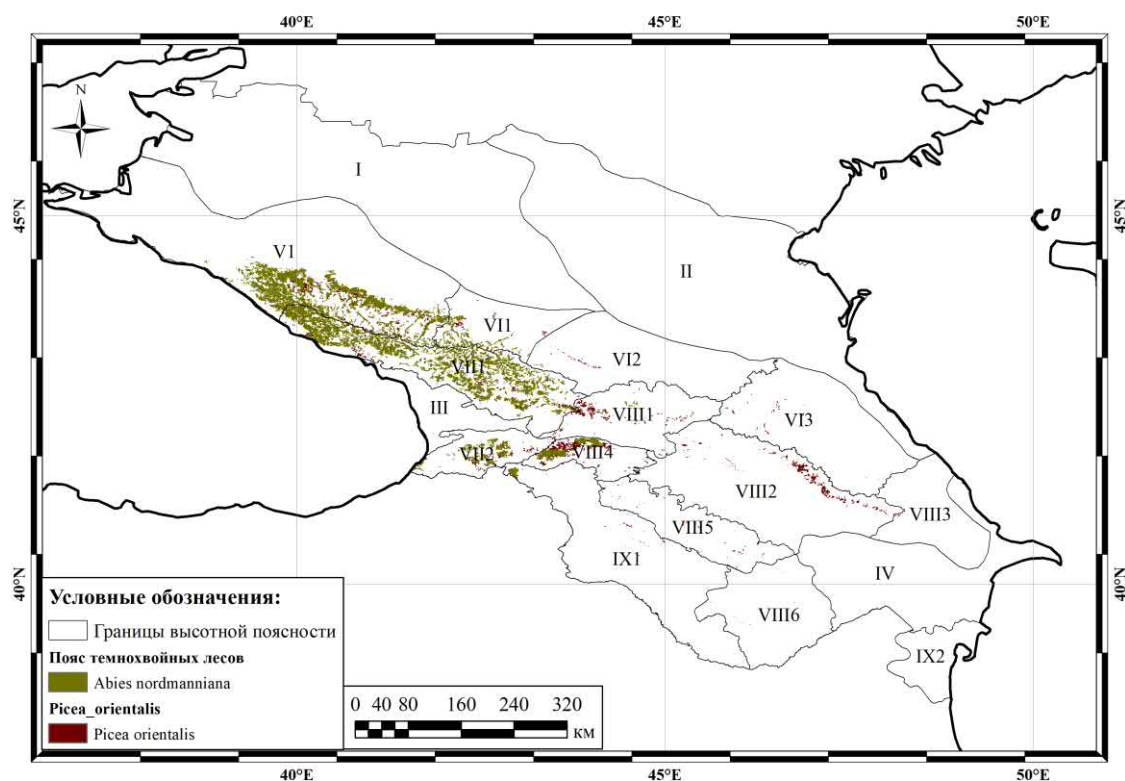


Рис. 57. Карта потенциального распространения темнохвойных лесов из *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* по единицам высотной структуры Кавказа А.К. Темботова. Обозначения вариантов поясности и зон согласно рис. 56.

В аджарском варианте основные массивы темнохвойных лесов сосредоточены на северных склонах Месхетинского и Шавшетского хребтов (центральные и южные территории), а в триалетском варианте – на склонах одноименного хребта от 1500 до 2200 м над ур. м. (Соколов, Темботов, 1989). В южноосетинском варианте темнохвойные леса распространены на южном макросклоне Большого Кавказа (1500-2200 м над ур. м.), постепенно замещаясь широколиственными формациями (бук, граб) в восточном направлении (Соколов, Темботов, 1989). Массивы ели расположены в верхнем течении р. Куры (Комаров, 1934), что также соответствует модели пространственной локализации темнохвойных лесов Кавказа (рис. 57).

Прогнозируемое и фактическое распределение темнохвойных лесов кавказского экорегиона во многом объясняется обозначенной выше зависимостью *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* от параметров водного режима местообитаний. Перечисленные варианты с наличием пояса темнохвойных лесов характеризуются в целом теплым влажным климатом с высокой долей территорий в условиях мягких гумидных типов Cfa и Cfb (17-40%) (табл. 44, 45). При этом в условиях выражено влажного климата (кубанский, колхидский, аджарский варианты) прогнозируемая площадь пихтарников превышает или практически равна площади еловых древостоев. С увеличением сухости и континентальности климата (триалетский и южноосетинский варианты) значительно большее распространение прогнозируется для ели. В составе темнохвойных лесов кубанского варианта *Abies nordmanniana* доминирует в наиболее влажной западной части, восточнее водораздела Большой Лабы и Урупа преобладает *Picea orientalis* (Соколов, Темботов, 1989).

Относительной засухоустойчивостью *Picea orientalis*, вероятно, объясняется также наличие оптимальных для еловых лесов территорий (6% площади) в наиболее влагообеспеченных районах алазано-агричайского варианта – на южных склонах Водораздельного хребта в районе Алазанской равнины и на Цив-Гомборском хребте. Фактически, оптимальные для еловых древостоев участки в

данной районе заняты буковыми лесами, спускающимися в Алазанскую равнину со склонов Большого Кавказа, и дубовыми формациями на склонах Цив-Гомборского хребта (Соколов, Темботов, 1989). Небольшие участки потенциально пригодных для *Picea orientalis* местообитаний в центрально-малокавказском варианте (склоны хребтов на высоте 1000-1700 м над ур. м.) и в северной части джавахето-армянского варианта (северные склоны Памбакского хребта в долинах рек Памбак и Агстева) также в основном заняты буковыми и дубово-буковыми формациями (Соколов, Темботов, 1989), в дагестанском варианте (долины Андийского Койсу и Аварского Койсу) – сосновыми лесами. Около 1% площади прогнозируемых оптимальных местообитаний ельников Кавказа, локализованных в терском варианте поясности, также фактически заняты буковыми формациями (верхняя граница широколиственных лесов в среднегорьях Северной Осетии). Отдельные локалитеты вида в данном районе с относительно теплым и влажным климатом горных территорий известны на Скалистом, Боковом и Водораздельном хребтах до 2000 м над ур. м. (бассейны рек Урух, Ардон, Фиадон) (Красная книга..., 1999). Здесь же известны три местонахождения пихты (верховья Цейского, Касарского и Караугомского ущелий) (Красная книга..., 1999).

Около 80 км² (2% площади) еловых насаждений и 230 км² (4% площади) пихтовых лесов Кавказа прогнозируются также в границах эльбрусского варианта поясности. Несмотря на то, что в данном районе не выделен отдельный пояс темнохвойных лесов (Соколов, Темботов, 1989), в ходе полевых исследований нами подтверждено наличие массивов *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* в западной части варианта – в долинах рек Даут, Уччулан, Худес и верховьях Кубани (Карачаево-Черкесия). Тебердино-Даутский водораздел, разделяющий кубанский и эльбрусский варианты поясности в данном районе, в то же время не формирует четкой макроклиматической границы между ними (рис. 56). С обеих сторон от водораздела преобладающими типами климата являются континентальный с прохладным летом Dfc, альпийский ET (горные хребты и

склоны) и континентальный с теплым летом Dfb (долины рек). Климатообразующее влияние местных орографических условий (обширных площадей оледенения в горах) определяет усиление континентальности климата в окрестностях Эльбруса и более восточных районах варианта. Здесь фактическое распространение темнохвойных пород характеризуется единичными находками *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* в высокогорьях с гумидным типом климата Dfc (Красная книга..., 2018), а потенциально пригодные для ели и пихты местообитания в основном заняты сосновыми лесами (субальпийских пояс).

Широколиственные леса из *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus*. Согласно полученным ВАМ-моделям (подглава 5.1), оптимальные для широколиственных лесов территории распространены в предгорьях, низко- и среднегорьях Западного Кавказа, южного макросклона Центрального Кавказа, на северо-западных хребтах Малого Кавказа, в меньшей степени – на Восточном Кавказе. Факторами потенциального распространения буковых и грабовых древостоев являются: рельеф (склоны от пологих до средне неровных), влажность местообитаний (субгумидный и гумидный климат для бука, более засушливый климат с PETWettestQuarter 105-130 мм для граба), конкуренция со стороны других лесообразующих пород (для *Fagus orientalis* – со стороны *Carpinus betulus*, для *Carpinus betulus* – со стороны *Pinus sylvestris*) (подглава 5.1). Потенциальные ареалы двух видов на Кавказе в значительной степени перекрываются, однако площадь оптимальных местообитаний буковых лесов значительно превышает таковую для грабовых. Деревья *Fagus orientalis* имеют неглубокую корневую систему, что делает их чувствительными к дефициту влаги (Packham et al., 2012). На Северо-Западном Кавказе основные локалитеты букняков сосредоточены в районах с годовым количеством осадков не менее 600 мм (Shevchenko, Geraskina, 2019), в то время как грабинники Центральной и Северной Европы более представлены на территориях с количеством осадков до 600 мм (Jensen et al., 2008). Низкая морозостойкость обоих видов (Shevchenko, Geraskina, 2019), вероятно, ограничивает их верхний предел произрастания в горах. *Carpinus*

betulus – быстрорастущий теневыносливый вид с дальним распространением семян (Горнов и др., 2018; Sikkema et al., 2016). Однако в ненарушенных широколиственных и смешанных лесах граб менее конкурентоспособен, чем бук и пихта (Собан, 2020), но часто замещает буковые древостои на вырубках (Темботова и др., 2012; Yakhyayev et al., 2021).

С учетом высотно-поясной структуры Кавказа А.К. Темботова, наибольшие площади широколиственных лесов из бука и граба прогнозируются в границах кубанского (22 и 58%) и колхидского (16 и 9%) вариантов (табл. 48, рис. 58).

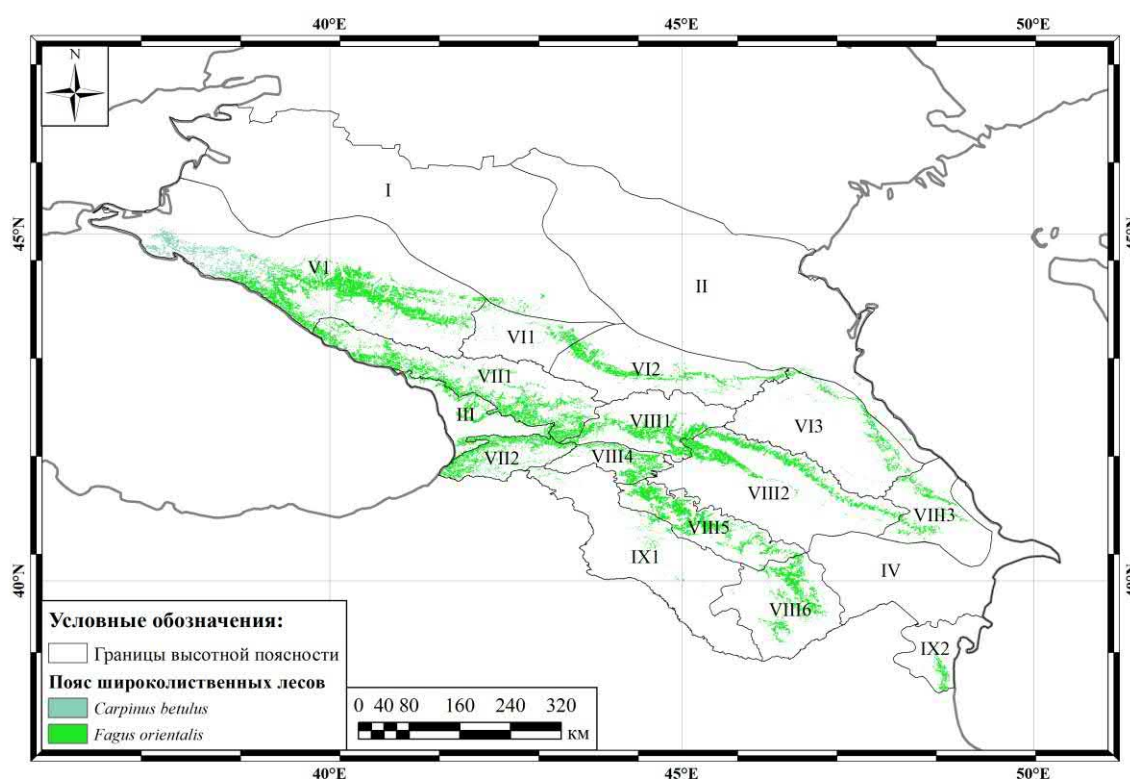


Рис. 65. Карта потенциального распространения широколиственных лесов из *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus* по единицам высотно-поясной структуры Кавказа А.К. Темботова. Обозначения вариантов поясности согласно рис. 56.

В кубанском варианте потенциальные местообитания букняков и грабинников занимают территории от предгорий (северный макросклон) и Черноморского побережья (южный макросклон) до среднегорий Большого Кавказа. Причерноморская полоса низинных и предгорных потенциальных

местообитаний бука и граба продолжается в юго-восточном направлении в колхидском варианте поясности, переходя в предгорные-среднегорные районы Абхазии и Грузии, включая северные территории Колхидской низменности. Фактически, пояс широколиственных лесов кубанского варианта с доминированием бука занимает пологие склоны и платообразные вершины хребтов Большого Кавказа от Черноморского побережья и низкогорий северного макросклона до среднегорий на высоте 1500 м над ур. м. (Соколов, Темботов, 1989). Предгорные районы Северо-Западного Кавказа, также потенциально пригодные для произрастания буковых лесов, заняты почти полностью распаханным лесостепным поясом, местами поднимающимся по склонам Мелового хребта до 1000 м над ур. м. Годовое количество осадков в данном районе составляет около 650 мм (Соколов, Темботов, 1989), что с учетом рельефных предпочтений *Fagus orientalis* делает территории потенциально пригодными для произрастания буковых лесов. Отсутствие таковых в предгорьях северного макросклона Западного Кавказа может быть следствием освоения земель под сельскохозяйственные угодья в прошлом.

В колхидском варианте пояс смешанных широколиственных лесов фактически расположен в предгорьях-среднегорьях до 1500-1600 м над ур. м. (Соколов, Темботов, 1989), что соответствует прогнозируемому ареалу буковых и грабовых лесов. Вместе с тем, основные массивы буковых лесов занимают только верхнюю часть данного пояса на высоте 1100-1600 м над ур. м. Предгорья и низкогорья (500-1100 м над ур. м.) заняты каштановыми древостоями из *Castanea sativa* Mill., ниже которых расположены субтропические леса (до 500-600 м над ур. м.) (Соколов, Темботов, 1989). Фактическое отсутствие букняков и грабинников в потенциально пригодных для произрастания предгорных-низкогорных районах и примыкающих низинных районах Колхидской низменности, вероятно, является следствием конкурентных отношений между лесообразующими видами в условиях повышенной влажности. Так, на Кавказе под пологом каштана посевного (быстрорастущая древесная порода, практически

не имеющая конкурентов в одновозрастном древостое) второй ярус нередко формируют бук и граб, приходящие на смену усыхающим каштанникам при их поражении грибными болезнями и некрозно-раковыми заболеваниями (Демченко, 2003). Физиологическое возрастное ослабление каштановых деревьев в перестойных древостоях также со временем приводит к замещению *Castanea sativa* преобладающими в подросте буком и грабом (Алиев, 2020).

На аджарский и южноосетинский варианты поясности с теплым влажным климатом приходится суммарно 14% площади буковых и 7% грабовых лесов. Пояс смешанных широколиственных лесов аджарского варианта, согласно прогнозной модели и наземным наблюдениям (Соколов, Темботов, 1989), в основном занимает северный макросклон Месхетского хребта. Здесь нижняя полоса леса, как и в колхидском варианте, формируется каштанниками, выше которых расположены хорошо развитые букняки. В более континентальных условиях южного макросклона хребта на смену теплолюбивым лесам приходят более холодостойкие и засухоустойчивые леса из дуба грузинского и сосны (Соколов, Темботов, 1989). В южноосетинском варианте буковые леса с примесью граба фактически занимают среднегорья южного макросклона Большого Кавказа и Лихского хребта на высоте до 1500-1600 м над ур. м. (Соколов, Темботов, 1989), что соответствует прогнозной модели (рис. 58). Нижнюю часть пояса широколиственных лесов формируют дубовые леса, сохраняющиеся в виде островков в лесостепном поясе предгорий.

В алазано-агричайском варианте буковые и грабовые леса (около 10 и 2% потенциальной площади) фактически представлены на южных склонах Большого Кавказа и восточных склонах Карталинского хребта до 1600 м над ур. м., местами спускаясь до 450 м над ур. м. в Алазанскую равнину с полувлажным теплым климатом (среднегодовая сумма осадков 650-900 мм) (Соколов, Темботов, 1989). Здесь же, в предгорных районах, расположена полоса каштановых лесов. Пригодные, согласно модели, местообитания бука по вершине Цив-Гомборского хребта (рис. 58) фактически заняты дубовыми лесами из *Quercus iberica* Steven.

В границах центрально-малокавказского варианта сосредоточены около 9% площади потенциальных местообитаний букняков и 2% площади грабовых лесов Кавказа. Здесь также предсказанное распределение *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus* во многом совпадает с фактическим. Склоны хребтов Малого Кавказа в среднегорном поясе (1000-1700 м над ур. м., иногда выше), где ежегодно выпадает не менее 700 мм осадков, покрыты буковыми с грабом и липой лесами, а также грабовыми древостоями, появившимися из-за смены пород (Соколов, Темботов, 1989). Площадь букняков возрастает с повышением влажности климата в северо-западном направлении до границы с триалетским вариантом, в котором пояс широколиственных лесов переходит на северные склоны одноименного хребта (Соколов, Темботов, 1989). Здесь на высоте 500-600 м над ур. м. расположена полоса дубовых лесов, выше – буковые древостои. На юго-восточной границе центрально-малокавказского варианта фрагментированный пояс широколиственных лесов переходит в массив букняков карабах-зангезурского варианта (рис. 58), где прогнозируется по 6% площади местообитаний буковых и грабовых лесов Кавказа. Согласно наземным наблюдениям, верхняя граница букняков, которым нередко сопутствуют грабинники, проходит по высокогорьям Карабахского хребта (до 2300 м над ур. м.), у нижней границы в среднегорьях формируется полоса дубовых лесов из *Quercus iberica* (Соколов, Темботов, 1989).

Небольшие площади (около 1%) буковых и грабовых насаждений прогнозируются в целом сухом теплом климате джавахето-армянского варианта. Потенциальные местообитания прогнозируются на крайнем северо-западе, в высокогорьях центральной части и на северных склонах Памбакского хребта (рис. 58). Полоса среднегорий-высокогорий джавахето-армянского варианта на высоте 1500-2500 м над ур. м. характеризуется умеренным климатом с количеством осадков около 600 мм (Соколов, Темботов, 1989). Фактически данная зона занята поясом можжевельниковых и дубовых лесов и сильно освоена под пастбища и посевы. Леса представлены отдельными массивами дуба восточного, граба, клена

грузинского, ясеня и других пород. В северной части варианта в долинах рек Памбак и Агстева встречаются буковые, дубово-буковые и грабовые формации.

На северном макросклоне Большого Кавказа наименьшие потенциальные площади буковых лесов (1,5%) отмечены в эльбрусском варианте поясности. Здесь сильно изреживается и местами прерывается пояс широколиственных лесов, тянущийся из кубанского в терский вариант и далее на восток (рис. 58). Фрагментированная северо-западная часть данного пояса в основном прогнозируется в примыкающих предгорьях степной зоны. Небольшие участки потенциальных местообитаний бука и граба у северной границы эльбрусского варианта фактически заняты лесостепным поясом (400-800 м над ур. м.) с достаточным увлажнением – 570 мм осадков в год (Соколов, Темботов, 1989). Данный пояс издавна освоен под сельскохозяйственные поля, что практически не позволяет судить о реальной возможности произрастания грабовых и буковых насаждений на этой территории. На востоке массивы широколиственных лесов возобновляются в среднегорных районах эльбрусского варианта на границе с терским. Причиной отсутствия единого пояса широколиственных лесов в эльбрусском варианте является выраженная ксерофитизация ландшафтов среднегорий, слабо защищенных от поступления сухих воздушных потоков с Прикаспийской низменности невысокими покатыми передовыми хребтами (Соколов, Темботов, 1989). Основная часть среднегорий (600-1500 м над ур. м.) занята поясом остепненных лугов. Участки широколиственных лесов, в том числе из бука и граба, встречаются в районе Баксанской и Чегемской теснин.

В терском варианте поясности локализованы около 6 и 2% площади потенциальных местообитаний *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus* на Кавказе. Пояс широколиственных лесов в среднегорьях терского варианта сужается в юго-восточном направлении по мере нарастания сухости климата (рис. 58). Фактически широколиственные леса, из которых около половины занимают мертвопокровные букняки, расположены на Меловом хребте и северных склонах Скалистого хребта на высоте 500-1700 м над ур. м. (Соколов, Темботов, 1989), что

соответствует прогнозной модели. Данный район интенсивно осваивается человеком, на вырубках большое распространение получают грабовые древостои.

В границах дагестанского варианта с сухим теплым климатом пояс широколиственных лесов (5% потенциальной площади бука и 3% площади граба) представлен узкой прерывистой полосой предгорий-среднегорий и редкими участками пригодных местообитаний в долинах Андийского и Аварского Койсу (рис. 58). Фактически дубовые, дубово-грабовые и буковые леса дагестанского варианта также сосредоточены на внешних пологих макросклонах передовых хребтов (Андийский, Салатавский, Гимринский и др.) в полосе от 500 до 1000-1800 м над ур. м. (Соколов, Темботов, 1989).

На крайнем юго-востоке Большого Кавказа буковые и грабовые леса обоих макросклонов расположены в среднегорьях-высокогорьях шемахо-кобыстанского варианта с континентальным с теплым летом климатом Dfb (рис. 56, 58). Фактически пояс широколиственных лесов в данном районе занимает высоты от 500-600 до 2300 м над ур. м., в нижней части формируясь дубовыми лесами из дуба грузинского, в верхней части – буковыми массивами с грабом (Соколов, Темботов, 1989), что соответствует картографической модели.

Талышский вариант поясности включает небольшие, около 1% каждая, площади потенциальных местообитаний бука и граба на Кавказе. Прогнозируемые пригодные территории сконцентрированы в узкой полосе предгорий-среднегорий со средиземноморским с жарким летом климатом Csa (рис. 56, 58). По данным наземных наблюдений, в талышском варианте буковые леса с грабом, кленом, ясенем и т.д. также занимают склоны одноименного хребта на высоте 1200-1500 м над ур. м. (Соколов, Темботов, 1989). Ниже расположены дубовые леса из *Quercus castaneifolia* с буком, грабом и кленом (500-1200 м над ур. м.), выше – дубовые леса из *Quercus macranthera* Fisch. & C.A. Mey. ex Hohen.

Пестрокостровые (*Bromus variegatus*) и пестроовсяницевые (*Festuca varia*) луга. Согласно полученным ВАМ-моделям (подглава 5.2), факторами потенциального распространения пестрокостровых и пестроовсяницевых лугов

Кавказа являются: рельеф (склоны от пологих до умеренно неровных для *Bromus variegatus* и от умеренно до сильно неровных для *Festuca varia*), температурно-водный режим местообитаний (PETWettestQuarter – 90-110 мм для *Bromus variegatus* и PETColdestQuarter – 0-10 мм для *Festuca varia*) и конкуренция друг с другом (подглава 5.2). Несмотря на значительное перекрытие потенциальных ареалов двух видов, площадь оптимальных местообитаний пестроостровников значительно превышает таковую для пестроовсянников. Формации *Bromus variegatus* в основном приурочены к субальпийским мезофитным и остепненным лугам (1200-2500 м над ур. м.), реже произрастают в альпийском поясе (Гроссейм, 1948; Шифферс, 1953; Nakhutsrishvili, 2013). Пестроовсяницевоы луга расположены в относительно узкой полосе альпийского и верхней части субальпийского поясов (2000-2800 м над ур. м.) в более холодной и сухой среде, что подтверждается результатами моделирования (подглава 5.2) и литературными данными (Nakhutsrishvili, 2013; Etzold et al., 2016). Конкурентные отношения между видами проявляются в субальпийском поясе, где *Festuca varia* нередко вытесняет *Bromus variegatus* в результате перевыпаса скота (Дзыбов, 1979; Залиханов и др., 2010) и естественной смены плотнодерновинными злаками рыхлокустовых (Шифферс, 1953).

С учетом высотно-поясной структуры Кавказа А.К. Темботова, **пестроостровные луга** потенциально представлены во всех вариантах поясности, за исключением талышского, а также в полупустынной широтной зоне (табл. 49, рис. 59). На Большом Кавказе максимальное распространение пестроостровников прогнозируется в дагестанском, кубанском, а также эльбрусском (с учетом небольшого размера территории) вариантах поясности – соответственно 22, 18 и 9,5%. В горном Дагестане субальпийский пояс – доминирующий природный комплекс с широким диапазоном высот до 2500 м над ур. м., наличием обширных плато и глубоких ущелий, сухим континентальным климатом и выраженной ксерофитизацией растительности субальпийских лугов (Соколов, Темботов, 1989).

Таблица 49 – Распределение площадей (км²) прогнозируемых оптимальных местообитаний ценозов из *Bromus variegatus* и *Festuca varia* по единицам высотной структуры Кавказа А.К. Темботова

Варианты поясности и зоны	<i>Bromus variegatus</i>	<i>Festuca varia</i>
Степная, влажно- и сухая субтропическая зоны	0	0
Полупустынная зона	38	0
Кубанский вариант	5275	3274
Эльбрусский вариант	2709	1859
Терский вариант	434	1762
Дагестанский вариант	6234	879
Колхидский вариант	988	3614
Аджарский вариант	396	148
Южноосетинский вариант	1312	1572
Алазано-агричайский вариант	185	240
Шемахо-Кобыстанский вариант	553	13
Триалетский вариант	571	34
Центрально-Малокавказский вариант	956	2
Карабах-зангезурский вариант	2902	227
Джавахето-армянский вариант	6143	161
Триалетский вариант	0	0

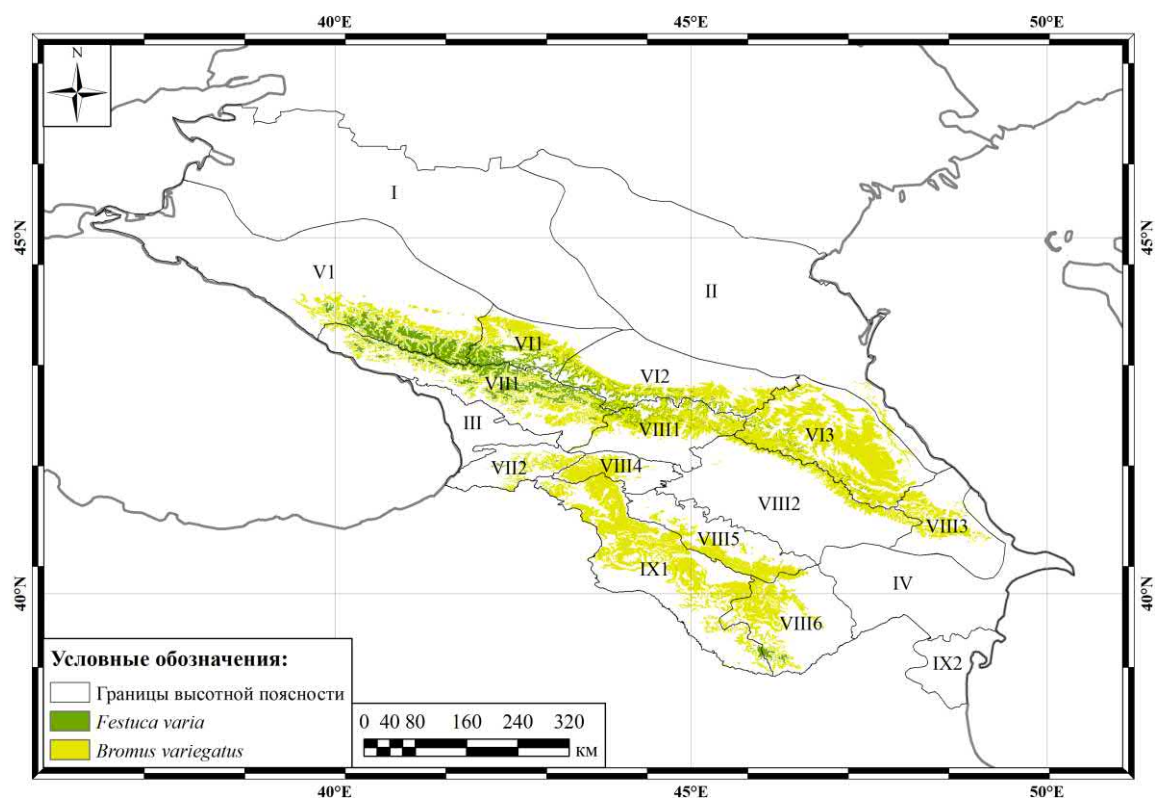


Рис. 59. Карта потенциального распространения ценозов из *Bromus variegatus* и *Festuca varia* по единицам высотной структуры Кавказа А.К. Темботова. Обозначения вариантов поясности и широтных зон согласно рис. 56.

На известняковых плато Внутригорного Дагестана сосредоточены наибольшие площади пестроостровников Северного Кавказа (Шифферс, 1953), что согласуется с результатами моделирования (рис. 59). *Bromus variegatus* составляет основной фон в преобладающих луговых формациях данного района, образуя различные ассоциации остепненных лугов на известняковых массивах, песчаниках и сланцах (Шифферс, 1953). Пестроостровники широко представлены также по долинам рек высокогорного Сланцевого Дагестана, формируя, например, луговые участки в верховьях Аварского Койсу (Гвоздецкий, 1963). Субальпийский пояс кубанского варианта охватывает склоны Водораздельного, Бокового и Скалистого хребтов на высоте от 1700-1800 до 2200-2600 м над ур. м. характеризуясь теплым влажным климатом и распространением мезофитных лугов, мало подверженных ксерофитизации (Соколов, Темботов, 1989). Северо-западная граница распространения пестроостровников в данном варианте фактически проходит в районе горных массивов Фишт и Оштен, на склонах которых широко представлены злаково-разнотравные субальпийские луга (Буш, 1935; Шифферс, 1953). Мезофитные формации *Bromus variegatus* встречаются на безлесных участках хребта Аишха и горы Ятыргварта (2300-2600 м над ур. м.), на горе Бамбак (2300 м над ур. м.), в верховьях Большой Лабы (2300-2500 м над ур. м.) (Шифферс, 1953). Остепненные пестроостровные луга с участием *Bromopsis riparia* (Rehmann) Holub распространены на известняковых массивах Скалистого хребта в бассейне реки Уруп и восточнее – на северных склонах г. Баранаха (1600-1700 м над ур. м.), южных склонах пастбищных массивов Хузрук и Чапал (1800-1900 м над ур. м.), г. Башкирка в бассейне Большого Зеленчука и др. (Шифферс, 1953), что также согласуется с результатами моделирования (рис. 59).

В Эльбрусском варианте обширный субальпийский пояс занимает большую территорию Скалистого, Бокового и Главного хребтов от 1400-1500 до 2700 м над ур. м. со сглаженными формами рельефа (крупные ровные плато, слабо пересеченные северные склоны гор) и относительно континентальным сухим

климатом (Соколов, Темботов, 1989). *Bromus variegatus* в целом преобладает в составе субальпийских лугов данного района (Гроссейм, 1948; Шифферс, 1953), при этом наземные данные о локализации пестрокостровых лугов в северной части варианта во многом соответствуют полученной модели (рис. 59). Так, наиболее крупные площади остепненные пестрокостровники занимают на платообразных склонах в районе Эльбрусского поднятия (1500-2200 м над ур. м., хребты Аурсентх, Джинал и др.) (Шифферс, 1953). Костер пестрый господствует также на лугах западной части Скалистого хребта от г. Западный Кинжал в междуречье Тызыла и Малки до бассейна реки Уруп (Галушко, 1976). Кроме того, остепненные группировки с *Bromus variegatus* обычны в высокогорьях Бокового хребта и на склонах Северо-Юрской депрессии (Галушко, 1976).

Несмотря на относительно крупные размеры территории терского варианта пояности, площадь пестрокостровых лугов здесь не превышает 1,5% от площади кавказского ареала *Bromus variegatus*. Субальпийский пояс варианта охватывает высокогорную часть Скалистого, Бокового и Главного Кавказского хребтов на высоте от 1400-1500 до 2600-2700 м над ур. м., однако из-за характерной сближенности осевых кавказских хребтов вся горная система Большого Кавказа здесь значительно сужена (Соколов, Темботов, 1989). Небольшая ширина горных территорий с резким рельефом, крутыми склонами и каменистыми гребнями хребтов (Соколов, Темботов, 1989), вероятно, определяет сокращение площадей субальпийских лугов и пестрокостровников, в частности, в климатически благоприятных условиях терского варианта. Растительные формации с доминированием *Bromus variegatus* здесь отмечены в составе субальпийских лугов междуречья Сукан-Су и Уруха (Галушко, 1976), на склонах вдоль Военно-Грузинской дороги (2000-2150 м над ур. м.) (Буш, 1935), на пологих северных склонах Андийского хребта близ оз. Кезеной-Ам (2200 м над ур. м.) (Шифферс, 1953). В высокогорной части Северной Осетии костер пестрый иногда доминирует в составе мезофитных лугов, но в основном его участие не на много превышает участие других злаков (Шифферс, 1953).

На южном макросклоне Большого Кавказа наибольшая площадь потенциальных местообитаний *Bromus variegatus* (4,6% от общей площади пестрокостровников) отмечена в южноосетинском варианте. Субальпийский пояс здесь широко распространен на склонах Большого Кавказа от 2000 до 2350 м над ур. м., во многом напоминая субальпийский пояс северного макросклона (Соколов, Темботов, 1989). Пестрокостровые луга в данном районе, согласно модели (рис. 59) и литературным данным (Nakhutsrishvili, 2013), повсеместно распространены в высокогорной части южного макросклона Большого Кавказа.

В колхидском варианте, несмотря на обширность горных территорий, локализовано только 3,5% пестрокостровых лугов Кавказа. Субальпийский пояс здесь занимает полосу высокогорий от 2000 до 2350 м над ур. м., значительная часть которой представлена мезофитными субальпийскими лугами и высокотравьем (Соколов, Темботов, 1989). Фактически, в горах Абхазии (северо-западная часть колхидского варианта) фрагменты пестрокостровых лугов, будучи мало типичными и не играя ландшафтной роли, встречаются на высоте 1900-2800 м над ур. м. на сухих вариантах альпийских лугов; большее значение в сложении лугов имеют высокотравье, коротконожковые и белоусовые формации (Колаковский, 1986). В границах Грузии (юго-восточная часть колхидского варианта), напротив, остепненные пестрокостровники широко распространены на пологих участках, аллювиальных конусах и южных склонах между 1800 и 2700 м над ур. м. (Nakhutsrishvili, 2013), что также соответствует картографической модели (рис. 59). В алазано-агричайском варианте представлено лишь 0,7% площади пригодных местообитаний пестрокостровников Кавказа. Субальпийский пояс распространен здесь лишь на склонах Главного Кавказского хребта на высоте 2000-2500 м над ур. м. и не выражен на Цив-Гомборском хребте в связи с его малой высотой (Соколов, Темботов, 1989). При этом южный макросклон Большого Кавказа в данном районе сильно сужен, его боковые отроги высокие и короткие, с резким перепадом высот (Соколов, Темботов, 1989). Соответственно, прогнозируемые участки оптимальных местообитаний *Bromus variegatus* в

алазано-агричайском варианте локализованы в узкой полосе наиболее высокогорной части Главного Кавказского хребта (рис. 59). Фактически в данной области наиболее распространены мезофитные и в разной степени остепненные разнотравно-злаковые луга с *Nardus stricta* L., *Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schult., *Hordeum violaceum* Boiss. & A. Huet, *Poa alpina* L. и др. (Etzold et al., 2016). В шемахо-кобыстанском варианте локализовано около 2% площади потенциально пригодных местообитаний *Bromus variegatus* на Кавказе. Субальпийский пояс южного макросклона Большого Кавказа здесь расположен на высоте от 2300 до 2500 м над ур. м. (Соколов, Темботов, 1989), также узкой полосой представлены потенциальные местообитания костра пестрого (рис. 59). Пестрокостровые формации варианта отмечены на опушках и полянах сосновых лесов (например, на склонах г. Бабадаг и западнее) (Гвоздецкий, 1963), в составе сильно остепненных лугов с ксерофитными *Anthoxanthum odoratum* L. и *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg., нередко при доминировании последних (Гроссейм, 1948).

На Малом Кавказе наибольшие площади потенциальных местообитаний пестрокостровников отмечены в джавахето-армянском (21,4%) и карабах-зангезурском (10,1%) вариантах, что может быть связано как с благоприятными для *Bromus variegatus* природно-климатическими условиями, так и крупными площадями самих вариантов поясности. В джавахето-армянском варианте субальпийский пояс развит на высоко поднятых хребтах и отдельных вулканических массивах (Арагац и др.), характеризуясь холодным сухим климатом, распространением низкотравных злаковых и осоковых лугов (Соколов, Темботов, 1989). Фактически, остепненные пестрокостровники с *Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schult., *Bromopsis erecta* (Huds.) Fourr. и другими ксерофитными элементами распространены в составе субальпийских лугов на северо-западе Армении – севернее Ширакского хребта (1800-2100 м над ур. м.), на склонах г. Лок (2100 м. над ур. м.), Памбакского хребта (1700-2800 м над ур. м.) (Буш, 1935). На Армянском нагорье субальпийский пояс проходит на высоте от 2300-2400 до 2700-2800 м над ур. м. (Буш, 1935; Соколов, Темботов, 1989). Здесь

на сильно сухих почвах типичные субальпийские формации сменяются флористически обедненными лугами из *Bromus variegatus* и *Festuca ovina* с большим участием ксерофитов, в менее сухих местах произрастают монодоминантные пестрокостровники (Буш, 1935). Субальпийские луга с господством *Bromus variegatus*, *Koeleria macrantha* и *Festuca valesiaca* распространены в районе оз. Севан (Буш, 1935), что также соответствует результатам моделирования (рис. 59).

Субальпийский пояс карабах-зангезурского варианта характеризуется крайне сухим климатом и пологими формами рельефа. Широко распространен в высокогорьях Карабахского, Зангезурского, Муровдагского хребтов, на склонах г. Делидаг и других массивов в верховьях р. Акера (2400-2650 м над ур. м.) (Соколов, Темботов, 1989), что соответствует картине потенциального распределения пестрокостровных лугов карабах-зангезурского варианта (рис. 59). Фактически, остепненные луга с *Bromus variegatus*, *Agrostis tenuis* Sibth., *Carex tristis* M. Vieb. распространены на Карабахском хребте, луга с *Bromus variegatus*, *Koeleria macrantha* и *Poa alpina* – на Зангезурском хребте, замещая типичные для высокогорных районов Кавказа осоково-овсяницево-луговые (Гроссейм, 1948).

На аджарский и триалетский варианты суммарно приходится 3,4% площади потенциальных местообитаний пестрокостровных лугов Кавказа, столько же – на центрально-малокавказский вариант. Субальпийский пояс аджарского варианта занимает гребни Месхетинского и Шавшевского хребтов выше 1800 м над ур. м., характеризуется распространением мезофитных субальпийских лугов, в нижней части переходящих в заросли *Rhododendron ponticum* L. и *Vaccinium arctostaphylos* L. (Соколов, Темботов, 1989). Фактически, пестрокостровные луга с *Agrostis tenuis* распространены по южному склону Месхетинского хребта, что соответствует картографической модели (рис. 59). В триалетском варианте субальпийский пояс представлен полосой лугов, высокотравья, родоретов и редколесья в наиболее высокогорной западной части (2000-2350 м над ур. м.) с платообразными выровненными хребтами гор (Соколов, Темботов, 1989). Согласно литературным

данным (Nakhutsrishvili, 2013) и картографической модели, разнотравно-злаковые луга и луговые степи с участием *Bromus variegatus*, *Festuca ovina*, *Carex humilis*, *Stipa tirsia* Steven, *S. pulcherrima* K. Koch занимают обширные территории по всей западной части триалетского хребта, чередуясь с участками смешанных пестроовсяницево-костровых формаций. Так, пестроостровые луга с остепненными элементами (*Koeleria macrantha*, *Bromopsis erecta* и др.) отмечены в юго-западной части варианта в районе села Гореловка на высоте 1800-2100 м над ур. м. (Буш, 1935). Центральном-малокавказский вариант характеризуется хорошо выраженным субальпийским поясом на всем протяжении между Джавахетским и Муровдагским хребтами (2300-2400 м над ур. м.), сухим континентальным климатом и пологими формами рельефа (Соколов, Темботов, 1989). Соответственно, распространение пестроостровых лугов прогнозируется в наиболее высокогорной части – по южной границе варианта. Пестроостровые луга здесь представлены остепненными формациями с примесью ксерофитных злаков – *Koeleria macrantha*, *Agrostis planifolia* K. Koch и др. (Гроссейм, 1948).

В талышском варианте пояности типичный субальпийский пояс отсутствует, сменяясь поясом горных степей с глубокими следами ксерофитизации (Соколов, Темботов, 1989). Не представлены здесь также и пестроостровые луга (рис. 59).

Пестроовсяницевые луга. Основная площадь пестроовсяницевых лугов прогнозируется в горных районах Большого Кавказа (рис. 59). На северном макросклоне локализовано более 55% площади потенциальных местообитаний *Festuca varia* (кубанский вариант – 24%, эльбрусский и терский – по 13%, дагестанский – 6,5%), на южном макросклоне – еще 39% площади (колхидский вариант – 26%, южноосетинский – 11,5%, алазано-агричайский – 1,5%).

Таким образом, наиболее благоприятные условия для пестроовсяницевых лугов складываются в высокогорьях кубанского и колхидского вариантов пояности. В кубанском варианте альпийский пояс занимает значительную площадь высокогорной юго-восточной части Главного и Бокового хребтов,

сужаясь к северо-западу и выклиниваясь за горами Фишт и Оштен. Располагаясь в широком диапазоне высот (2100-3000 м над ур. м., в районе Фишт-Оштенского массива – до 1800 м над ур. м.), характеризуется арктическим типом климата при значительном влиянии Средиземно-Черноморского бассейна (более 1000 мм осадков в год, в основном в виде снега) (Соколов, Темботов, 1989). Фактически *Festuca varia* формирует обширные монодоминантные пустошные формации на известняковых массивах Фишт и Оштен, в верховьях Лабы на высоте от 1800-2000 до 2800 м над ур. м. (Шифферс, 1953; Буш, 1935). Остепненные варианты пестроовсянничников с *Carex humilis* встречаются на южных склонах известняковых массивов Мастакан, Ачешбок, Агиге (Шифферс, 1953), что также соответствует результатам моделирования (рис. 66).

В колхидском варианте альпийский пояс занимает высокогорные районы от 2300-2350 до 3500 м над ур. м. и внешне мало отличается от аналогичных территорий Большого Кавказа (Соколов, Темботов, 1989). В высокогорьях Колхиды (северо-запад варианта, территория Абхазии) альпийские луга развиты относительно слабо, уступая по площади субальпийским луговым формациям (Буш, 1935). Пестроовсянничники здесь распространены в пределах всего альпийского пояса, образуя разреженные ценозы на скалистых и щебнистых склонах (Колаковский, 1986). Большие площади пестроовсяницевых лугов прогнозируются в юго-восточной части варианта на территории Грузии (рис. 59), где плотнoderновые ксерофитные луга с доминированием *Festuca varia* широко распространены на крутых, 30-50°, южных склонах, а также на северных склонах в условиях высокой пастбищной нагрузки (Nakhutsrishvili, 2013). Пестроовсянничники здесь встречаются во всех ущельях и на всех горных хребтах, преимущественно в альпийском поясе, иногда заходя в субальпийский и нивальный пояса (Nakhutsrishvili, 2013).

В эльбрусском и терском вариантах альпийский пояс расположен аналогично таковому в кубанском варианте – на высоте от 2100-2200 до 2800-3000 м над ур. м. (Соколов, Темботов, 1989). Однако пестроовсяницевые луга

здесь прогнозируются в относительно узкой полосе высокогорий по границе вечных снегов и ледников (рис. 59). Крупные площади оледенения, а также нижележащего нивального пояса, вероятно, и обуславливают сокращение потенциально пригодных территорий для пестроовсяницевых лугов на северном макросклоне Центрального и Восточного Кавказа. Фактически остепненные пестроовсянничники с *Carex humilis* и *Festuca valesiaca* (*Festuca ovina*) встречаются на щебнистых склонах в центральной и восточной частях Северного Кавказа (Шифферс, 1953; Галушко, 1976), на сухих склонах распространены белоусники с *Festuca varia* в составе (Гроссейм, 1948).

Альпийский пояс дагестанского варианта также не имеет значительных региональных особенностей (Соколов, Темботов, 1989). Остепненные пестроовсяницевые луга здесь встречаются на крутых южных и восточных склонах Внутригорного Дагестана (Кахибский район, 2200-2800 м над ур. м.) (Шифферс, 1953). В большей степени пестроовсянничники в виде пустошных с мелкотравьем формаций представлены на хребтах Высокогорного Дагестана: Агульский район, 2600-2900 м над ур. м.; Кулинский район, 2500-3000 м над ур. м.; Тляротинский район, 2700-3100 м над ур. м.; Курахский р-н, 2250-2600 м над ур. м. (Шифферс, 1953), что соответствует результатам моделирования (рис. 59).

В южноосетинском варианте альпийский пояс представлен обширно и в типичном виде, в высокогорных районах от 2300-2350 до 3200-3500 м над ур. м. (Соколов, Темботов, 1989). Согласно картографической модели и литературным данным (Nakhutsrishvili, 2013), пестроовсяницевые луга данного района расположены в наиболее высокогорной части на всем протяжении южного макросклона Водораздельного хребта, образуя как монодоминантные формации, так и смешанные с *Nardus stricta*, *Carex tristis*, *Kobresia capilliformis* N.A. Ivanova сообщества. В алазано-агричайском варианте альпийский пояс хорошо выражен на склонах Главного Кавказского хребта на высоте от 2500 м над ур. м. (Соколов, Темботов, 1989). В связи с относительно влажным климатом, значительную часть пояса занимают злаково-разнотравные луга. В то же время пестроовсяницевые

формации имеют ограниченное распространение, что отражает региональные особенности климата (Соколов, Темботов, 1989). Так, остепненные пестроовсянничники с *Carex humilis* представлены на крутых южных склонах альпийского пояса Большого Кавказа, доминирующими формациями района являются более мезофитные луга и альпийские ковры из *Kobresia macrolepis* Meinsh. и *Carex tristis* (Etzold et al., 2016). Картина прогнозируемого распределения *Festuca varia* в алазано-агричайском варианте (небольшие фрагментированные участки потенциальных местообитаний в высокогорьях Большого Кавказа) соответствует фактическому распространению пестроовсянничников в данном районе. Также небольшие площади пригодных для пестроовсянищевых лугов территорий спрогнозированы в высокогорьях Шемахо-кобыстанского варианта (0,1%) (рис. 59). Альпийский пояс в здесь расположен на высоте 2500-3600 м над ур. м. и характеризуется значительным распространением скально-осыпных ландшафтов с приуроченными к ним пестроовсянищевыми и белоусовыми лугами (Соколов, Темботов, 1989). Чистые пестроовсянничники встречаются на северо-восточных склонах г. Шахдаг (2500-2750 м над ур. м.) и юго-восточнее по Боковому хребту на высоте 2750-3450 над ур. м.

На Малом Кавказе в границах аджарского варианта с влажным теплым климатом сконцентрировано всего 1,1% площади потенциальных местообитаний пестроовсянничников Кавказа – в основном на гребне Месхетинского хребта (рис. 59). Альпийский пояс варианта развит слабо, занимая небольшую территорию из-за относительно малых высот хребтов (Соколов, Темботов, 1989). Фактически мезофитные пестроовсянищевые луга с *Bromus variegatus* и *Agrostis tenuis* в данном районе встречаются по гребню и южным склонам Месхетинского хребта (Nakhutsrishvili, 2013). Таким образом, несмотря на благоприятные климатические условия аджарского варианта, площади альпийского пояса и пестроовсянничников ограничены орографическими особенностями данного района. Немного больше площадь потенциальных мест произрастания *Festuca varia* в триалетском варианте (0,2%). Здесь также слабо представлен альпийский пояс, отсутствуют

вершины, достигающие высоты в 3000 м над ур. м. (Соколов, Темботов, 1989). Фактически небольшие островки пестроовсяницевых лугов встречаются в западной части Триалетского хребта (Nakhutsrishvili, 2013), что соответствует картографической модели (рис. 59). В центрально-малокавказском варианте альпийский пояс ограничен узкой полосой в верхней части гор Малого Кавказа на высоте всего 2100-2400 м над ур. м. и характеризуется большими площадями скалистых и каменистых обнажений (Соколов, Темботов, 1989). Пестроовсяничники здесь сочетаются с низкотравными альпийскими коврами, белоусниками, остепненными пестрокостровниками (Соколов, Темботов, 1989), а площадь прогнозируемых местообитаний *Festuca varia* не превышает 0,1% таковой для всего Кавказа. В джавахето-армянском варианте альпийский пояс занимает высокогорные области Армянского нагорья с относительно холодным сухим климатом на высоте 2600-3500 м над ур. м., где распространены разнотравные альпийские луга, альпийские ковры и мятликовые формации (Соколов, Темботов, 1989). В верхней части альпийского пояса встречаются чистые овсяницевые луга из *Festuca ovina* (Буш, 1935). Пестроовсяничники джавахето-армянского варианта прогнозируются на крайнем северо-западе и юго-востоке варианта (рис. 59). В последнем случае потенциальные местообитания *Festuca varia* расположены в наиболее высокогорной части Зангезурского хребта. Здесь же сосредоточена основная область распространения альпийского пояса карабах-зангезурского варианта (Соколов, Темботов, 1989) и потенциальные местообитания *Festuca varia* данного района (рис. 59). Образцы овсяницы пестрой со склонов Зангезурского и Мегринского хребтов хранятся в гербарной коллекции МГУ (Серегин, 2022).

Таким образом, климатические особенности базовых единиц иерархии высотно-поясной структуры ландшафтов Кавказа А.К. Темботова, описанные с использованием схемы классификации климата по Кеппен-Гейгеру, в основном соответствуют природно-климатическим характеристикам вариантов поясности и

широтных зон, установленным автором (Соколов, Темботов, 1989) по данным наземных наблюдений и стационарных метеостанций.

Полученная картографическая модель распространения темнохвойных лесов Кавказа во многом совпадает с фактическим распределением еловых и пихтовых древостоев по единицам высотно-поясной структуры региона и в границах отдельных вариантов. Отсутствие *Abies nordmanniana* в юго-восточной части Кавказа обусловлено засушливым климатом к востоку от 45° в.д. Отсутствие более засухоустойчивого вида *Picea orientalis* в данном районе, вероятно, во многом объясняется конкуренцией со стороны бука восточного, занимающего потенциально пригодные для ельников местообитания. Кроме того, для ели характерна низкая доступность территорий – всего 0-6 км. Меньшая конкурентоспособность ели и пихты относительно бука и сосны в условиях выражено континентального климата, также, вероятно, является причиной слабой представленности темнохвойных лесов в гумидных районах эльбрусского (высокогорья) и терского (среднегорья-высокогорья) вариантов поясности.

Модель распространения буковых и грабовых древостоев во многом совпадает с их фактическим распределением по единицам высотно-поясной структуры экорегиона и в границах отдельных вариантов. Распределение *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus* определяются водным режимом и рельефом, конкуренцией со стороны других лесообразующих пород и, вероятно, антропогенным освоением отдельных территорий. Грабинники представлены на более пологих, низкогорных и/или относительно засушливых территориях, в нарушенных рубкой широколиственных лесах. Букняки занимают среднегорные (на северо-западе Кавказа) и среднегорные-высокогорные (на юго-востоке) районы с количеством осадков не менее 600 мм в год. В условиях благоприятного водного режима буковые леса прогнозируются в предгорных и низкогорьях, фактически занятых каштановыми (колхидский, кубанский, аджарский варианты) и дубовыми (триалетский, талышский варианты) древостоями, или освоенных под сельское хозяйство (кубанский, эльбрусский варианты). О возможности

произрастания буковых лесов в предгорных районах с достаточным увлажнением свидетельствуют замещение букняками усыхающих каштановых древостоев в колхидском и кубанском вариантах, распространение *Fagus orientalis* в предгорной зоне Алазанской равнины (алазано-агричайский вариант).

Прогнозируемое распределение *Bromus variegatus* и *Festuca varia* на Кавказе во многом соответствует фактическому распространению пестрокостровых и пестроовсяницевых лугов, а также пространственной локализации соответственно субальпийского и альпийского поясов согласно высотно-поясной структуре Кавказа А.К. Темботова. Будучи ксеромезофитом, *Bromus variegatus* широко распространен в субальпийском поясе (при наличии такового) всех вариантов, формируя мезофитные луга в условиях более влажного климата (кубанский, южноосетинский варианты) и остепненные ксерофитизированные формации в условиях более сухого континентального климата (эльбрусский, дагестанский, карабах-зангезурский, джавахето-армянский варианты). В последнем случае площади, потенциально и фактически занятые пестрокостровниками, обычно крупнее, что может быть связано с меньшей конкуренцией со стороны мезофитных формаций, характерных для влажных горных районов Кавказа. Обширны пестрокостровники также при широком распространении пологих форм рельефа (эльбрусский, дагестанский, карабах-зангезурский, джавахето-армянский), соответствующим экологическим требованиям *Bromus variegatus*.

Festuca varia – типичный психрофит, предпочитающий влажные холодные местообитания, в связи с чем наибольшее потенциальное и фактическое распространение вид имеет в альпийском поясе наиболее влагообеспеченных вариантов (кубанский, колхидский, южноосетинский). В то же время, будучи экологически пластичным и конкурентоспособным видом-виолентом, овсяница формирует остепненные луговые формации в относительно засушливых вариантах поясности (эльбрусский, терский). Основным условием массового распространения пестроовсяницевых лугов в границах отдельных вариантов является наличие обширных горных территорий выше 2500-2700 м над ур. м.

ГЛАВА 9. Применение методов пространственного анализа компонентов горных экосистем в природоохранной и хозяйственной деятельности

Помимо методологических и методических вопросов, рассмотренных в диссертационной работе, некоторые из результатов исследований имеют выраженный практико-ориентированный, в основном созологический, характер. В главе 9 описаны результаты таких исследований.

9.1 Пространственный анализ в изучении факторов деградации пастбищ

В подглаве представлены результаты исследований факторов деградации горных пастбищ Центрального Кавказа с применением пространственного анализа. 1) Проведено моделирование пространственного распределения пастбищ на разных стадиях деградации. 2) Проанализированы различия в абиотических условиях формирования стадий деградации горных лугов.

Пять абиотических переменных вносят значительный вклад в модели пространственного распределения стадий деградации. Для наименее (DS1) и умеренно (DS2) нарушенных пастбищ переменные с наибольшим процентным вкладом – embergerQ и PETWettestQuarter (табл. 50). Оптимальные значения embergerQ (0,8 порог пригодности местообитания) на исследуемой территории соответствуют гумидному климату (по Daget et al. (1988)). Оптимальные значения PETWettestQuarter также достаточно высоки. Для сильно (DS3) и крайне (DS4) нарушенных пастбищ основные абиотические предикторы – TRI и PETDriestQuarter, в то время как вклады embergerQ и PETWettestQuarter значительно ниже. Подходящие и оптимальные значения TRI для исследуемых пастбищ в целом варьируют от промежуточно (162-239) до умеренно (240-497) неровных склонов (по Riley et al. (1999)). Верхние значения TRI для DS1 и DS4 соответствуют сильно пересеченной местности (498-958).

Таблица 50 – Вклад экологических переменных в модели Maxent пространственного распределения стадий деградации пастбищ

Переменные	Вклад	DS1	DS2	DS3	DS4
embergerQ	PC, %	38,9	37,8	12,6	14,2
	PI, %	40,4	46,4	45	64,5
	Значения	112-150	115-150	110-150	118-150
TRI	PC, %	11,8	7,4	50,1	51,3
	PI, %	0,7	0,4	14,7	14,4
	Значения	200-560	200-300	200-250	200-780
PETWettestQuarter, мм/мес.	PC, %	31,5	34,4	6,5	14,5
	PI, %	46,3	29,2	0,4	1,6
	Значения	95-170	115-120	110-120	110-120
PETDriestQuarter, мм/мес.	PC, %	9,9	13,2	30,7	20
	PI, %	7,8	8,2	39,9	19,5
	Значения	20-23	15-20	22-25	22-25
PETColdestQuarter, мм/мес.	PC, %	7,8	7	0	0
	PI, %	3,2	6,3	0,1	0
	Значения	7-14	7-14	5-10	5-10

Примечание: DS1-4 – стадии деградации пастбищ; PC (percent contribution) – процентный вклад фактора в построение моделей, PI (permutation importance) – коэффициент пермутации; Значения – диапазоны оптимальных значений переменных, полученные из кривых отклика. Названия переменных ENVIREM приведены по P.O. Title, J.B. Vemmelis (2018).

Таким образом, тип климата (embergerQ) оказывает выраженное влияние на пространственное распределение менее нарушенных пастбищ DS1 и DS2 и в целом характеризует экологические условия распространения горных полузасушливых лугов Центрального Кавказа. Рельеф местности (TRI) наиболее важен при формировании стадий нарушенных пастбищ DS3 и DS4, характеризующихся значительными изменениями в составе, структуре и функционировании растительности и почв. Это наблюдение подтверждает результаты предыдущих исследований, согласно которым высота и крутизна склонов вносят значительный вклад в изменения растительности пастбищ (Burquez et al., 1998; He et al., 2007; Goolsby et al., 2008; Holechek et al., 2011) и являются важными экологическими предикторами распределения горных пастбищ (Jensen et al., 2001; Halabuk, Halada, 2006). Значения TRI для пастбищ DS4 частично соответствуют сильно сильно пересеченным территориям, для которых в горных семиаридных экосистемах характерна эрозия почвы (Грачева, Белоновская, 2010; Коç et al., 2020). Снижение водоудерживающей способности

эродированных почв в отсутствие сомкнутого растительного покрова увеличивает скорость испарения (Liu et al., 2016; Guo et al., 2020). Поэтому, вероятно, вторым наиболее важным предиктором распределения пастбищ DS4 является среднемесячная потенциальная эвапотранспирация самого сухого квартала.

Анализ дифференциации «экологических ниш» пастбищных угодий на разных стадиях деградации показал в целом значительное их перекрытие по индексу Schoener's D (табл. 51). Наибольшее перекрытие с Schoener's D, близким к 1, отмечено в парах DS1-DS2 и DS3-DS4. Наименее схожие экологические условия (Schoener's D = 0,70) между DS1 и DS3.

Таблица 51 – Перекрытие «экологических ниш» пастбищ на разных стадиях деградации в соответствии с индексом Schoener's D

DS	DS1	DS2	DS3	DS4
DS1	1	0,93	0,70	0,74
DS2	-	1	0,75	0,83
DS3	-	-	1	0,93
DS4	-	-	-	1

Примечание: DS1-4 – стадии деградации пастбищ.

Анализ главных компонент PCA выявил два основных комплексных фактора с суммарной вариацией экологических переменных 85,7% (табл. 52).

Таблица 52 – Результаты анализа главных компонент (Varimax normalized) экологических переменных в точках присутствия семиаридных пастбищ

Переменные	Фактор 1	Фактор 2
PETWettestQuarter	-0,96	-0,00
embergerQ	0,84	0,37
PETWarmestQuarter, мм/мес.	-0,88	-0,35
PETColdestQuarter, мм/мес.	-0,93	0,29
PETDriestQuarter, мм/мес.	-0,78	0,24
TRI	0,11	-0,90
Собственное значение	3,90	1,24
Объясненная дисперсия, %	65,06	20,61

Первый главный фактор (около 65% дисперсии переменных) сформирован пятью климатическими предикторами, которые характеризуют водный и

температурный режимы в районе исследования. Единственной переменной второго фактора PCA является индекс неровности рельефа.

Визуализация «экологических ниш» пастбищ с помощью метода KDE показала слабую дифференциацию стадий деградации по осям PCA (рис. 60).

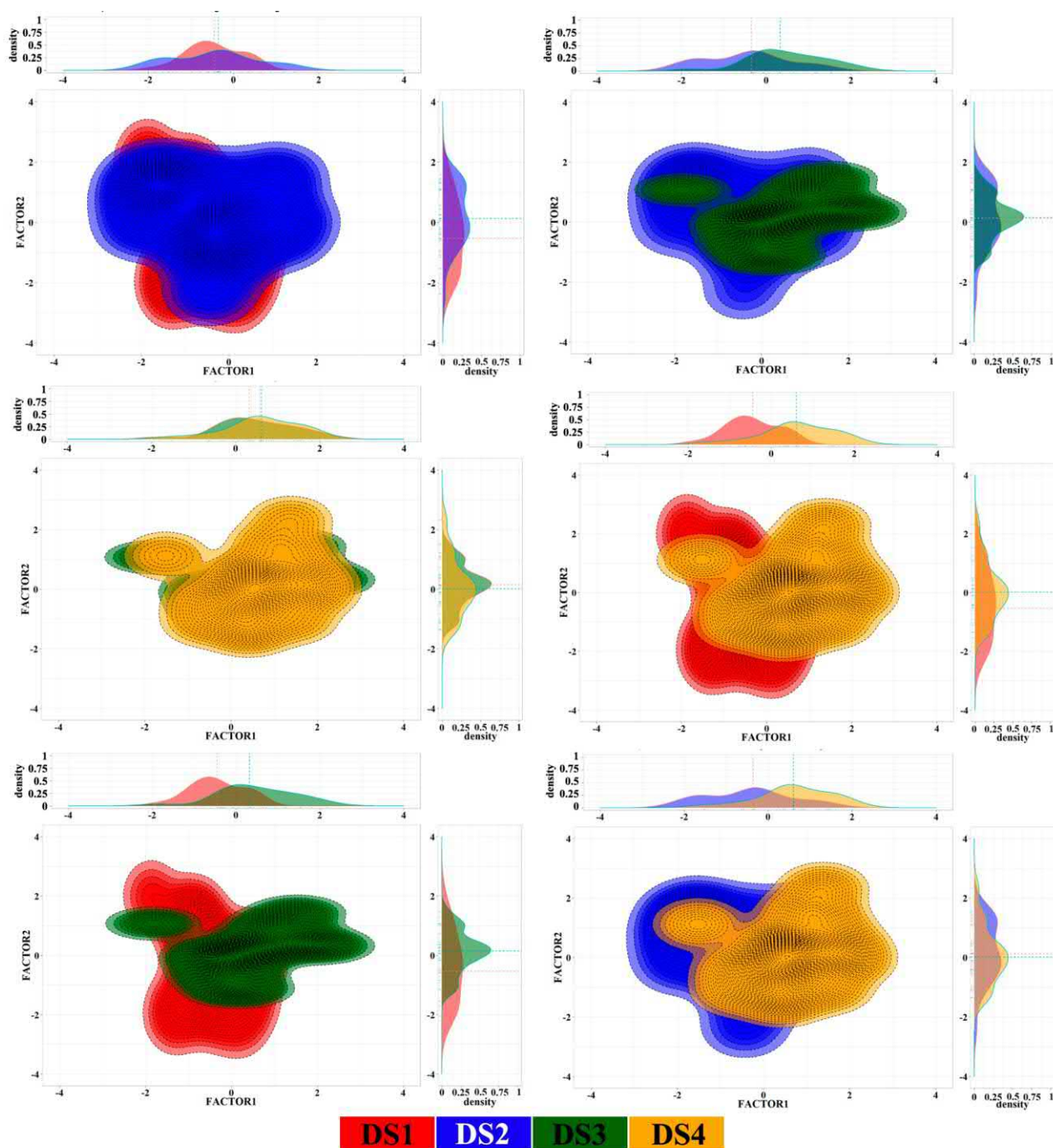


Рис. 60. Визуализация «экологических ниш» пастбищных угодий в ортогональном пространстве осей PCA. Стадии деградации DS представлены разными цветами.

Наибольшие совпадения как по климатическому, так и по топографическому факторам PCA отмечены в парах DS1-DS2 и DS3-DS4. По климатическому фактору условия среды больше всего различались между DS1 и DS4, а также между DS1 и DS3. Дифференциация стадий деградации по топографическому фактору выражена слабее, чем по климатическому.

Анализ перекрытия «экологических ниш» и сходства климатических и топографических факторов на пастбищах разных стадий деградации позволяет сделать вывод, что восстановление пастбищ только за счет управления животноводством наиболее вероятно в парах DS2-DS1 и DS4-DS3. Восстановление пастбищ DS4 до пастбищ DS1 или DS2 без борьбы с эрозией и изменения микроклиматических условий менее вероятно. В этом случае основные дополнительные сельскохозяйственные методы могут включать снижение испарения и стока за счет восстановления растительности и пополнения почвы питательными веществами, дополнительное орошение и контроль распространения кустарников. Эти методы показали хорошие результаты в засушливых районах Ирана (Habibi et al., 2007), США (Wilcox et al., 2012), Южной Африки (Harmse et al., 2016) и Алжира (Neffar et al., 2022).

Местообитания, в целом оптимальные для семиаридных лугов на разных стадиях деградации, ограничены горными склонами в долинах основных рек, пересекающих Кавказские горы (вытянутые параллельно с северо-запада на юго-восток) с юго-запада на северо-восток (рис. 61). Направление речных долин и сложный рельеф определяют наличие ровных южных и юго-восточных склонов крутизной 15-40°, являющихся оптимальными для формирования полусухих лугов. В то же время, подходящие местообитания были спрогнозированы в лесных массивах и на северных склонах горных ущелий. Таким образом, модель указала на возможность распространения семиаридных лугов на северных склонах, например, в результате вырубki леса или антропогенной аридизации мезофитных лугов.

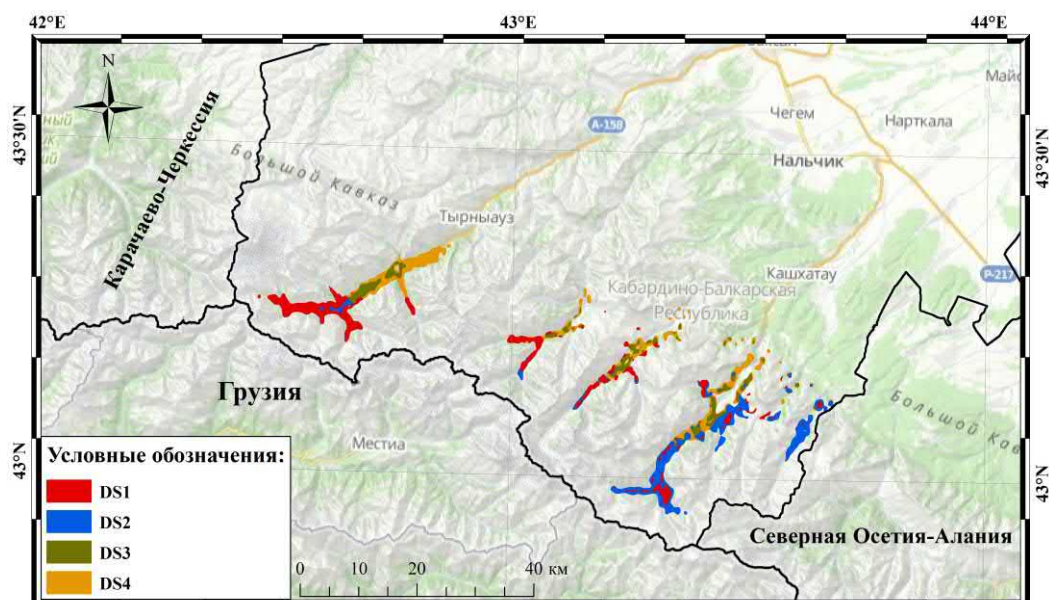


Рис. 61. Картографическая модель наложения в пространстве пастбищ на разных стадиях деградации.

Потенциальные ареалы семиаридных пастбищ на разных стадиях деградации значительно совпадают на всей исследуемой территории (рис. 61). Однако 69 км² оптимальных территорий для пастбищ DS1 сосредоточены в основном в верхней части склонов высокогорий. Оптимальные участки пастбищ DS2, также располагаясь в высокогорьях, занимают бóльшую площадь (109,7 км²) на всей протяженности склонов (рис. 62).

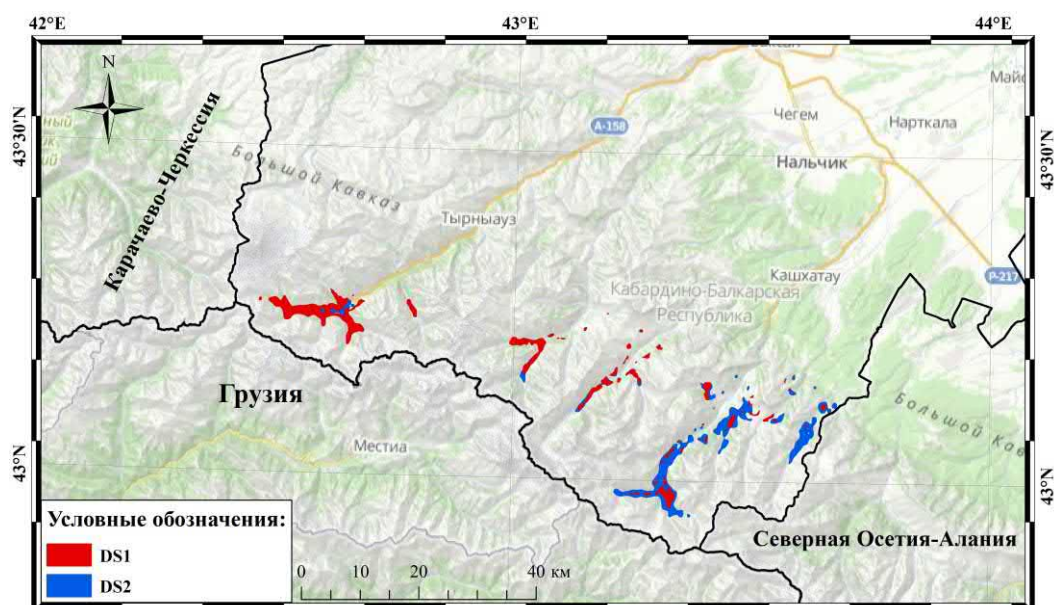


Рис. 62. Картографическая модель наложения в пространстве пастбищ на стадиях деградации DS1 и DS2.

Оптимальные площади пастбищ DS4 (190,5 км²) в 2,7 и 1,7 раза больше, чем пастбищ DS1 и DS2, соответственно, и охватывают как высокогорья, так и среднегорья от подножий вверх по склонам. Оптимальные площади пастбищ DS3 (82,5 км²) в основном совпадают с площадями пастбищ DS4, но занимают меньшие территории (рис. 63).

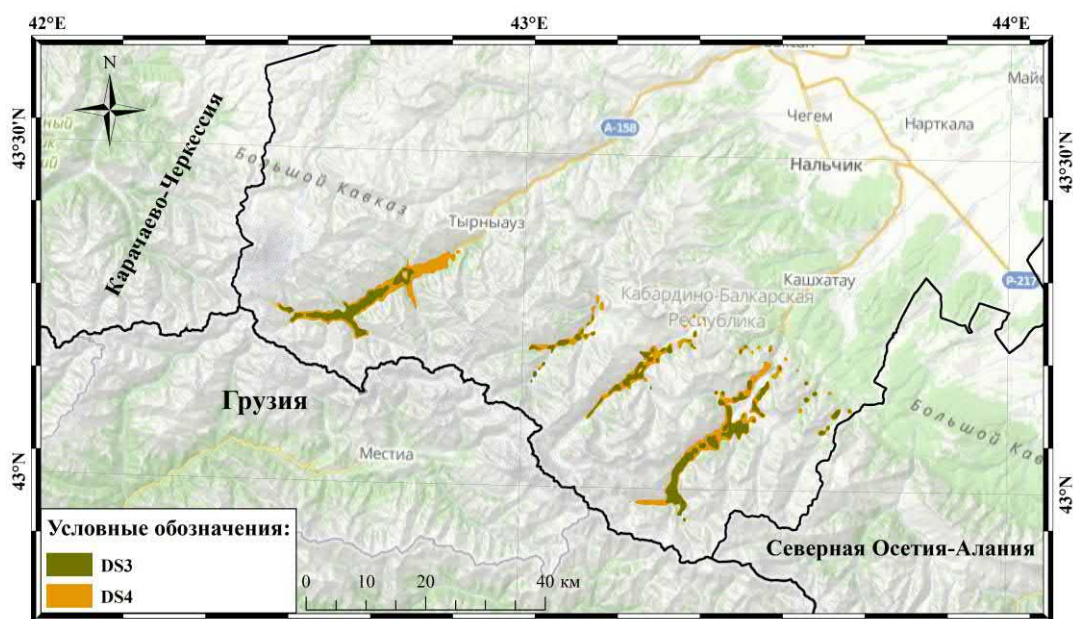


Рис. 63. Картографическая модель наложения в пространстве пастбищ на стадиях деградации DS3 и DS4.

Таким образом, картирование пастбищ показало потенциальное пространственное перекрытие остепненных лугов (DS1), горных луговых степей (DS2, DS3) и засушливых кустарниковых ландшафтов (DS4). Максимальная потенциальная площадь распространения в высокогорьях и среднегорьях, предсказанная для DS4, подтверждает данные наземных наблюдений о постепенном замещении ксерофитных горных лугов сухими эродированными ландшафтами (Грачева, Белоновская, 2010). Дальнейшая интенсификация выпаса может увеличить фактическую площадь этих аридных экосистем, в первую очередь за счет деградации наиболее экологически близких луговых степей DS3.

Существуют немногочисленные исследования, посвященные прогнозируемому картированию лугов на основе методов SDM/ENM моделирования. Х. Зуркани с

соавторами (Zurqani et al., 2022) объединили дистанционное зондирование, географические информационные системы и полевые данные для картирования, обнаружения и мониторинга засоленности почвы и деградации земель в Ливии. Авторы рассматривали этот подход как высокотехнологичный метод изучения процессов, связанных с климатом, экономичный по стоимости, трудозатратам и времени. А. Галабук, Л. Галада (Halabuk, Halada, 2006) успешно использовали моделирование окружающей среды для картирования основных типов пастбищ, включая сухие луга, в Национальном парке Полонины, Словакия. В качестве экологических предикторов авторы использовали данные цифровой модели рельефа, ландшафтные индексы, почвенные карты и рельеф местности. В более раннем исследовании М. Дженсен с соавторами (Jensen et al., 2001) составили карту четырех типов лугов в Национальных пастбищах Литтл-Миссури, Северная Дакота, используя спутниковые снимки Landsat, индексы рельефа и интерполированную климатическую информацию с разрешением 30 м пикселей. Точность полученной карты варьировала от 54 до 77%. Наш подход следует интерпретировать как современный метод пространственного моделирования, учитывающий последние достижения в области дистанционного зондирования, географических информационных систем и теории экологических ниш. Основным допущением данного исследования является экосистемный уровень моделируемых объектов (пастбищ на разных стадиях деградации), объединяющих растительность, почву и антропогенный фактор (интенсивность выпаса).

Таким образом, сочетание методов пространственного анализа и теории экологических ниш является эффективным подходом к анализу факторов деградации полузасушливых горных пастбищ. Пространственное распределение наименее нарушенных остепненных лугов (первая стадия деградации) и горных луговых степей (вторая стадия) в основном определяется климатическими факторами, в целом характеризующими область распространения лугостепных экосистем в горах Центрального Кавказа. В пространственном распределении сильно деградированных горных луговых степей (третья стадия) и засушливых

кустарниковых ландшафтов (четвертая стадия) бóльшую роль играет рельеф местности. В то же время, экологические условия в местах локализации разных стадий деградации в целом схожи, что согласуется с гипотезой о важной роли антропогенных факторов в деградации лугостепных экосистем. Наиболее схожи по отдельным факторам среды, индексу перекрытия экологических ниш Schoener's D и потенциальному пространственному распределению первая – вторая и третья – четвертая стадии деградации пастбищ. Экологические условия и пространственная локализация первой и четвертой стадий деградации в наибольшей степени различаются. Соответственно, умеренно нарушенные горные луговые степи, вероятно, могут быть восстановлены до остепненных лугов за счет простого снижения поголовья выпасаемого скота. Восстановление же засушливых кустарниковых экосистем до остепненных лугов, скорее всего, потребует дополнительных сельскохозяйственных методов (борьба с эрозией, дополнительное орошение, подсев трав, удобрение почвы и т.д.).

9.2 Оценка факторов адвентивизации придорожных луговых сообществ

В подглаве представлены результаты изучения закономерностей адвентивизации придорожных луговых ценозов юга Российского Причерноморья. 1) С помощью наземных исследований выявлены биотические факторы, определяющие характер и степень адвентивизации сообществ. 2) С применением методов пространственного анализа определены абиотические факторы формирования ценозов с высокой конкурентоспособностью чужеродных видов.

Биотические факторы адвентивизации сообществ. В 28 из 30 изученных луговых фитоценозах отношение среднего фактического к ожидаемому числу чужеродных видов на микроплощадках $S_a/ES_a > 1$ (табл. 53), что свидетельствует о большей конкурентоспособности инвазионных видов по сравнению с аборигенными (Акатов и др., 2009; Akatov et. al, 2010, 2012).

Таблица 53 – Параметры видового богатства и насыщенности инвазионными видами растений придорожных сообществ юга Российского Причерноморья

№	N	Na	S	Sa	ESa	Sa/ESa	S/N	№	N	Na	S	Sa	ESa	Sa/ESa	S/N
1	12	6	1,62	1,38	0,81	1,70	0,14	16	19	9	5,12	2,24	2,43	0,92	0,27
2	18	11	4,21	2,87	2,57	1,12	0,23	17	20	11	6,30	3,70	3,47	1,07	0,32
3	25	13	7,92	4,68	4,12	1,14	0,32	18	25	11	9,08	4,12	4,00	1,03	0,36
4	26	20	12,08	10,35	9,29	1,11	0,46	19	20	12	7,13	3,27	4,28	0,76	0,36
5	11	7	2,13	2,07	1,33	1,56	0,19	20	34	11	6,42	4,50	2,08	2,17	0,19
6	32	21	17,47	13,76	11,46	1,20	0,55	21	28	15	7,45	4,91	3,99	1,23	0,27
7	18	8	5,26	3,24	2,34	1,39	0,29	22	29	8	6,27	2,48	1,73	1,43	0,22
8	10	7	2,74	2,53	1,92	1,32	0,27	23	19	12	4,24	3,47	2,68	1,30	0,22
9	29	15	7,46	4,82	3,86	1,25	0,26	24	28	13	7,93	4,60	3,68	1,25	0,28
10	10	5	1,29	1,02	0,65	1,58	0,13	25	12	5	2,06	1,53	0,86	1,78	0,17
11	42	16	8,17	4,35	3,11	1,40	0,19	26	25	11	7,22	4,73	3,18	1,49	0,29
12	37	12	6,64	4,71	2,15	2,19	0,18	27	7	3	2,51	2,43	1,51	1,61	0,34
13	19	11	6,03	4,46	3,49	1,28	0,32	28	7	4	1,63	1,21	0,93	1,30	0,23
14	37	13	8,45	4,52	2,97	1,52	0,23	29	18	5	4,86	1,62	1,35	1,20	0,27
15	35	11	6,73	3,65	2,12	1,73	0,19	30	20	11	6,52	4,92	3,59	1,37	0,33

Примечание: № – номер исследуемого фитоценоза; N и Na – общее число всех и чужеродных видов на площадках 100 м²; S и Sa – среднее число всех и чужеродных видов на площадках 0,5 м², ESa – среднее ожидаемое число чужеродных видов на площадках 0,5 м².

При этом данные сообщества характеризуются высоким уровнем видовой полнотности (соотношение числа видов на микроплощадках и пробных площадках S/N в среднем 0,25) и, соответственно, низкой вероятностью дальнейшего внедрения новых видов.

Уровень адвентивизации сообществ Sa (степень локальной насыщенности чужеродными видами) определяется их числом в видовых фондах фитоценозов Na и инвазбельностью сообществ S/N (положительная, близкая к линейной связь) (табл. 54). В сумме данные показатели объясняют около 90% изменчивости параметра Sa. Инвазбельность сообществ S/N, помимо уровня их адвентивизации Sa, положительно связана с числом чужеродных видов Na, отрицательно – с их конкурентоспособностью Sa/ESa. Совокупный вклад этих факторов в изменчивость S/N – около 95%. Следовательно, чем выше конкурентоспособность чужеродных видов в сообществах, тем выше устойчивость самих фитоценозов к внедрению новых, в том числе инвазионных,

видов. Этим, вероятно, обусловлены низкие значения инвазibilityности S/N большинства заселенных чужеродными видами придорожных сообществ района исследований (табл. 53).

Таблица 54 – Факторы адвентивизации (Sa) и инвазibilityности (S/N) придорожных фитоценозов по результатам статистического анализа

Зависимые переменные	Независимые переменные	r	R	Beta	R ²
Sa	Na	0,87	0,94	0,80	0,89
	S/N	0,76		0,44	
S/N	Na	0,55	0,97	-0,98	0,95
	Sa	0,76		1,38	
	Sa/ESa	-0,57		-0,53	

Примечание: r – коэффициент корреляции Пирсона, R – коэффициент множественной корреляции, R² – коэффициент детерминации, Beta – стандартизированный коэффициент регрессии; значения всех оценочных параметров достоверны при p<0,05.

Анализируя исследования факторов адвентивизации травяных сообществ Западного Кавказа (Акатов и др., 2009; Akatov et. al, 2010, 2012), отметим, что наиболее близкие к нашим результаты были получены для залежей и сельхозполей. Для данных сообществ с высокой насыщенностью конкурентоспособными чужеродными видами также характерна положительная связь между уровнем адвентивизации Sa и инвазibilityностью S/N, размером регионального видового фонда адвентивиков Na. Для большинства менее нарушенных травяных сообществ низкая инвазibilityность S/N чаще всего гарантирует невысокое участие инвазионных видов в сложении сообществ (Акатов и др., 2009; Akatov et. al, 2010, 2012). В нашем исследовании, напротив, наименее инвазibilityны придорожные фитоценозы с выраженным доминированием чужеродных видов. Подобное несоответствие, вероятно, связано с типом фитоценозов и ролью инвазионных видов в их сложении.

Абиотические факторы адвентивизации сообществ. Как показано выше, одним из условий успешного расселения чужеродных видов по придорожным луговым сообществам является их конкурентоспособность по отношению к

аборигенным видам растений ($Sa/ESa > 1$). Поэтому для выяснения абиотических факторов распространения адвентивных видов вдоль дорог юга Российского Причерноморья для моделирования в Maxent были использованы координаты 28 сообществ со значением $Sa/ESa > 1$. С высокой точностью определения ($AUC = 0,93 \pm 0,07$), наибольший вклад в построение модели вносят четыре параметра ENVIREM, отобранные для района исследований тестом VIF (табл. 55).

Таблица 55 – Вклад факторов ENVIREM в модель Maxent распространения придорожных сообществ с высокой конкурентоспособностью чужеродных видов

Переменные	PC, %	PI, %	VIF
annualPET, мм/год	71,5	78	2,21
climaticMoistureIndex	17,6	3,4	2,52
aridityIndexThornthwaite	2,7	10,4	2,42
TRI	8	8,1	3,40

Примечание: PC (percent contribution) – процентный вклад фактора в построение моделей, PI (permutation importance) – коэффициент пермутации; Названия переменных ENVIREM приведены по P.O. Title, J.B. Vemmels (2018): annualPET – годовая потенциальная эвапотранспирация, climaticMoistureIndex – среднегодовой индекс влажности климата, aridityIndexThornthwaite – индекс засушливости Торнтвейта, TRI – индекс неровности рельефа.

Основным фактором локализации придорожных луговых сообществ юга Российского Причерноморья с высоко конкурентными чужеродными видами в составе является годовая потенциальная эвапотранспирация annualPET с диапазоном оптимальных значений (0,8% порог пригодности) – не менее 880 мм/год (рис. 64), что соответствует регионам с субтропическим климатом (800-2000 мм/год) (Savabi et al., 2007). Вторым по значимости фактором пространственного распределения исследуемых сообществ является climaticMoistureIndex – среднегодовой индекс влажности климата, характеризующий типы климата от экстремально сухого (-1) до экстремально влажного (+1). При достижении оптимальных значений данного показателя 0,4-0,45 (умеренно влажный климат (Novenko et al., 2019)) вероятность обнаружения исследуемых сообществ резко возрастает. Аналогично, наиболее пригодными для формирования изучаемых фитоценозов являются значения индекса засушливости

Торнтвейта в диапазоне (не менее 26), соответствующем влажному «Low humid» (по Răltineanu et al. (2007)) климату. По значениям индекса TRI (200-450), оптимальные участки для исследуемых сообществ локализуются по «умеренно неровным» долинам основных горных рек (от р. Мзымта до р. Шахе).

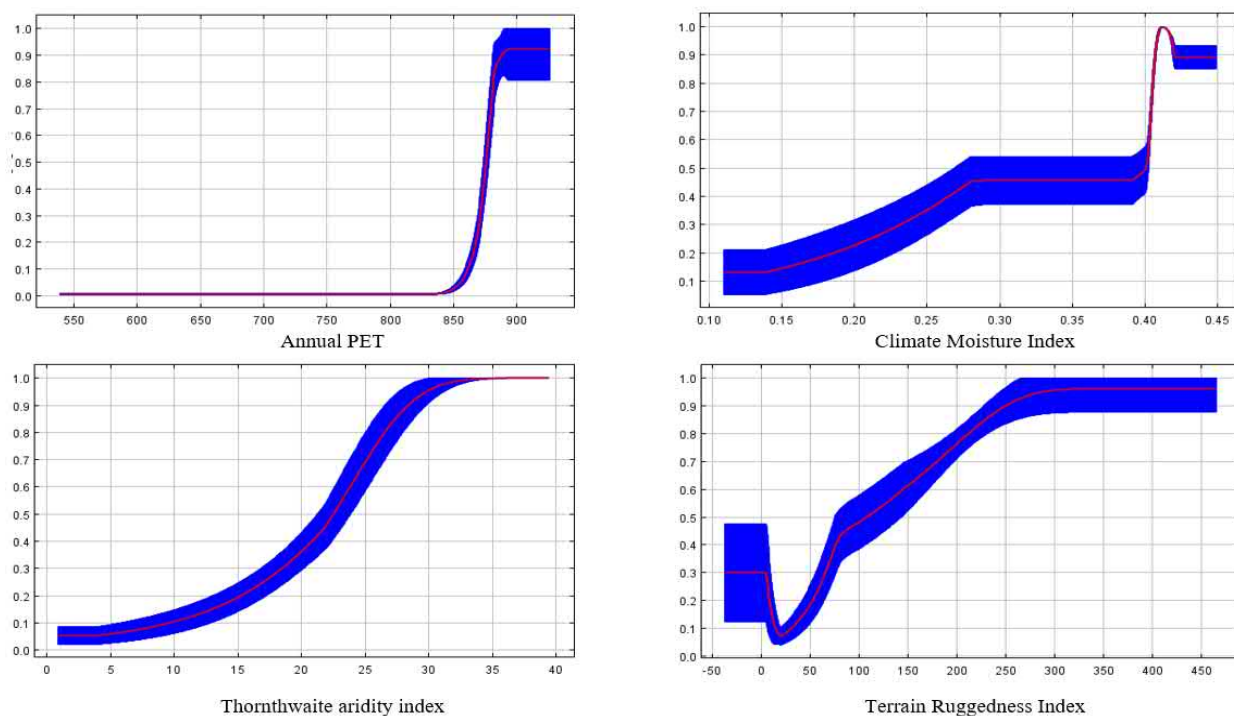


Рис. 64. Графики откликов «точек присутствия» инвазибельных сообществ на важнейшие факторы среды. По оси оу – вероятность пригодных условий, по оси ох – средние значения переменных (красным цветом) \pm стандартное отклонение (синим цветом).

Соответственно, наибольшая концентрация исследуемых сообществ характерна для районов с наиболее выраженным субтропическим климатом – Черноморское побережье в междуречье рек Мзымта и Шахе (рис. 65). В северо-западном направлении вдоль побережья и при удалении в горы конкурентоспособность видов при заселении придорожных сообществ снижается.

Таким образом, основными биотическими факторами, определяющими уровень адвентивизации придорожных луговых фитоценозов (степень локальной насыщенности чужеродными видами), являются общее число чужеродных видов и инвазибельность сообществ. Фитоценозы с высокой конкурентоспособностью

адвентиков относительно аборигенных видов характеризуются низкими инвазибельностью и уровнем адвентивизации.

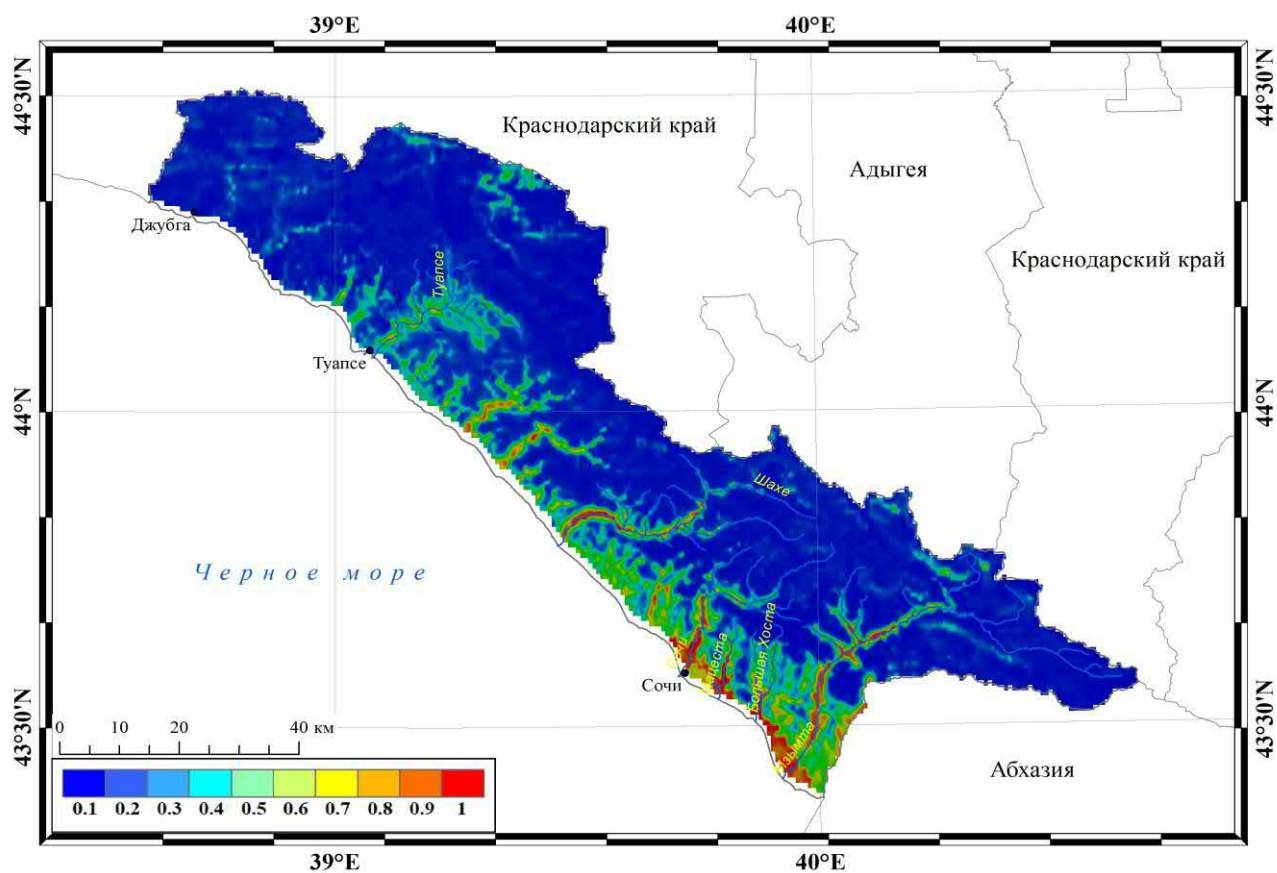


Рис. 65. Картосхема распределения придорожных фитоценозов Российского Причерноморья с высокой конкурентоспособностью чужеродных видов растений.

Основными абиотическими условиями, способствующими формированию сообществ, в которых преимущество в освоении ресурсов получают чужеродные виды, являются климатические факторы влагообеспеченности и рельеф местности. Оптимальные условия (годовая потенциальная эвапотранспирация – не менее 800 мм/год, среднегодовой индекс влажности климата – 0,4-0,45, индекс засушливости Торнтвейта – не менее 26, TRI – 200-450), соответствуют «умеренно неровным» территориям с умеренно влажным субтропическим климатом. Этим, вероятно, объясняется пространственная локализация изученных сообществ в междуречье рек Мзымта и Шахе – по побережью и пологим речным долинам в низко- и среднегорьях.

9.3 Инвазионный потенциал растений при освоении территории Кавказа

В подглаве представлены результаты оценки степени и характера дифференциации экологических ниш *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora* в границах естественного (Мексика) и кавказской части инвазионного ареалов. 1) Проанализированы абиотические параметры экологических ниш видов в нативном и инвазионном ареалах. 2) Дана сравнительная оценка инвазионного потенциала видов при освоении ими территории Кавказа.

Четыре фактора PCA с собственными значениями >1 объясняют около 88% изменчивости переменных среды в точках присутствия видов в границах естественного и инвазионного ареалов (табл. 56) (Pshegusov, Chadaeva, 2022).

Таблица 56 – Результаты анализа главных компонент (Varimax normalized) экологических переменных в точках присутствия видов

Переменные	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
annualPET, мм/год	0,48	0,53	0,66	0,14
aridityIndexThornthwaite	0,41	0,72	0,24	-0,02
climaticMoistureIndex	0,02	-0,92	0,04	-0,26
continentality, °C	-0,98	0,06	-0,15	0,06
embergerQ	0,26	-0,81	0,34	-0,18
growingDegDays0	0,32	0,01	0,94	0,02
growingDegDays5	0,39	0,04	0,91	0,01
maxTempColdestMonth, °C × 10	0,72	0,21	0,65	0,05
minTempWarmestMonth, °C × 10	-0,42	-0,23	0,83	0,00
monthCountByTemp10, месяцы	0,74	0,13	0,48	0,09
PETColdestQuarter, мм/мес.	0,81	0,29	0,47	0,08
PETDriestQuarter, мм/мес.	0,19	0,38	0,69	-0,15
PETseasonality, мм/мес.	-0,95	0,23	0,07	0,06
PETWarmestQuarter, мм/мес.	-0,08	0,66	0,62	0,23
PETWettestQuarter, мм/мес.	0,03	0,62	0,48	0,19
thermInd, °C	0,44	0,01	0,88	0,02
topoWet	-0,06	0,21	0,02	0,94
TRI	-0,08	-0,18	-0,01	-0,94
Собственные значения факторов	8,42	3,76	2,51	1,43
Доля объясненной дисперсии, %	46,81	20,89	13,95	7,95

Примечание: полужирным выделены факторные нагрузки $> 0,7$.

Первую главную ось в основном формируют пять предикторов, три из которых (continentality, maxTempColdestMonth и monthCountByTemp10) непосредственно связаны с температурой атмосферы, две (PETColdestQuarter и PETseasonality) – с потенциальной эвапотранспирацией. Основные предикторы Фактора 2 (aridityIndexThornthwaite, climaticMoistureIndex, embergerQ) характеризуют водный режим района исследований. Фактор 3 объединяет температурные показатели growingDegDays0, growingDegDays5, thermInd и minTempWarmestMonth, Фактор 4 – топографические параметры TRI и topoWet.

Визуализация экологических ниш видов с применением метода KDE выявила их выраженную дифференциацию по Фактору 1 при освоении новой географической зоны (рис. 66, 67). По Факторам 2-4 (параметры водного, температурного режимов и орографии) наблюдается перекрытие ниш обоих видов между их естественным и инвазионным ареалами.

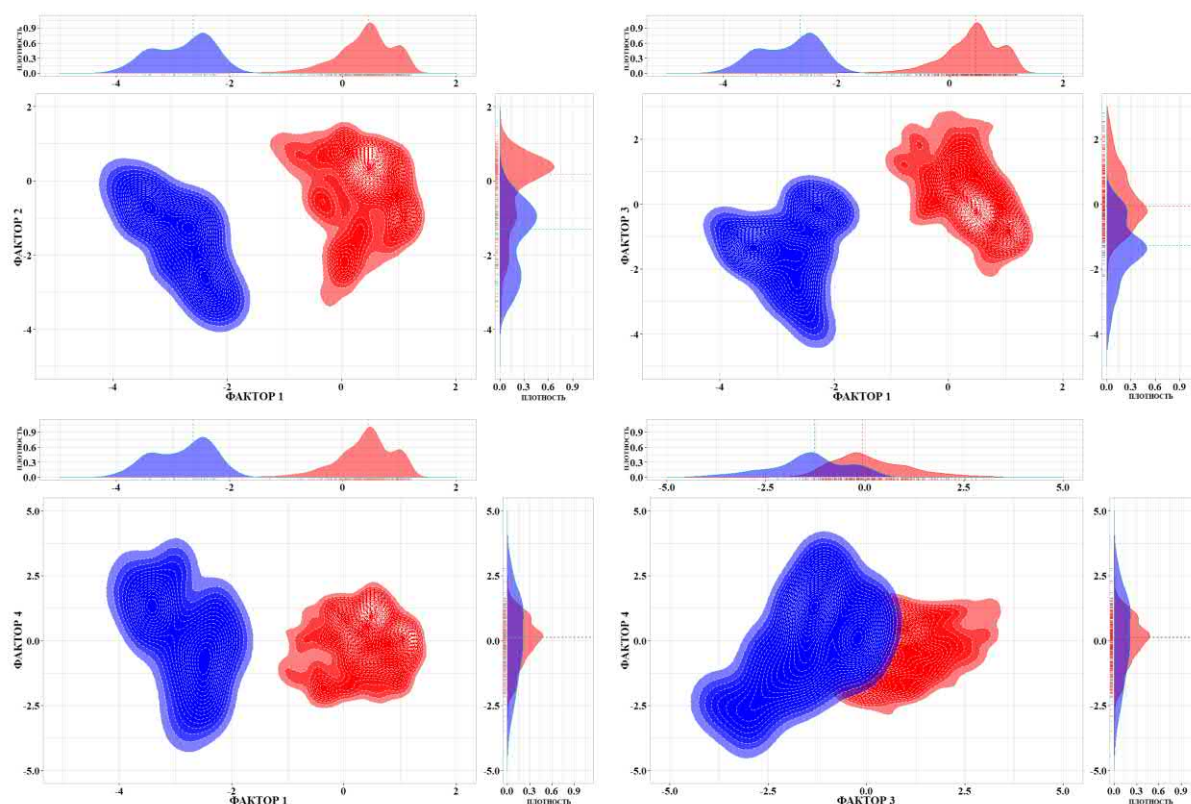


Рис. 66. Визуализация экологических ниш *Galinsoga quadriradiata* в ортогональном пространстве пар факторов PCA. Синяя и красная области соответствуют инвазионному и нативному ареалам вида.

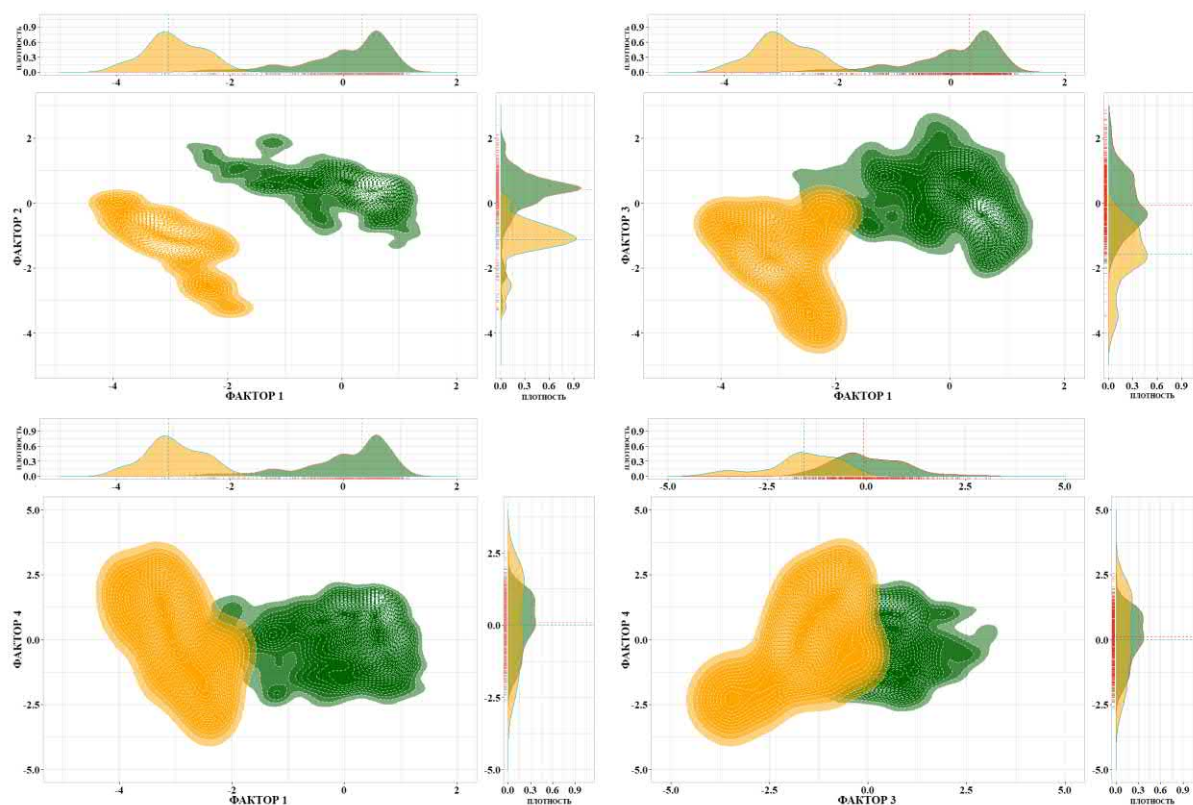


Рис. 67. Визуализация экологических ниш *Galinsoga parviflora* в ортогональном пространстве пар факторов PCA. Оранжевая и темно-зеленая области соответствуют инвазионному и нативному ареалам вида.

О слабом перекрытии ниш *Galinsoga parviflora* и *G. quadriradiata* между их нативным и инвазионным ареалами свидетельствуют также крайне низкие (по D. Rödder, J.O. Engler (2011)) значения индекса Schoener's D (табл. 57).

Таблица 57. Значения индексов перекрытия Schoener's D и ширины Levins' B экологических ниш *Galinsoga parviflora* и *G. quadriradiata*

Индексы	Виды и их ареалы	Значения индексов
Schoener's D	<i>G. quadriradiata</i> (нативный × инвазионный)	0,02
	<i>G. parviflora</i> (нативный × инвазионный)	0,04
	<i>G. parviflora</i> (нативный) × <i>G. quadriradiata</i> (нативный)	0,80
	<i>G. parviflora</i> (инвазионный) × <i>G. quadriradiata</i> (инвазионный)	0,76
Levins' B	<i>G. quadriradiata</i> (нативный)	0,88
	<i>G. parviflora</i> (нативный)	0,90
	<i>G. quadriradiata</i> (инвазионный)	0,91
	<i>G. parviflora</i> (инвазионный)	0,92

При распространении на Кавказе характерно перекрытие экологических ниш видов друг с другом по всем четырем факторам (осям) PCA (рис. 68), а также по показателю Schoener's D (табл. 57). Схожие значения индекса Levins' В свидетельствуют о практически одинаковой ширине экологических ниш видов.

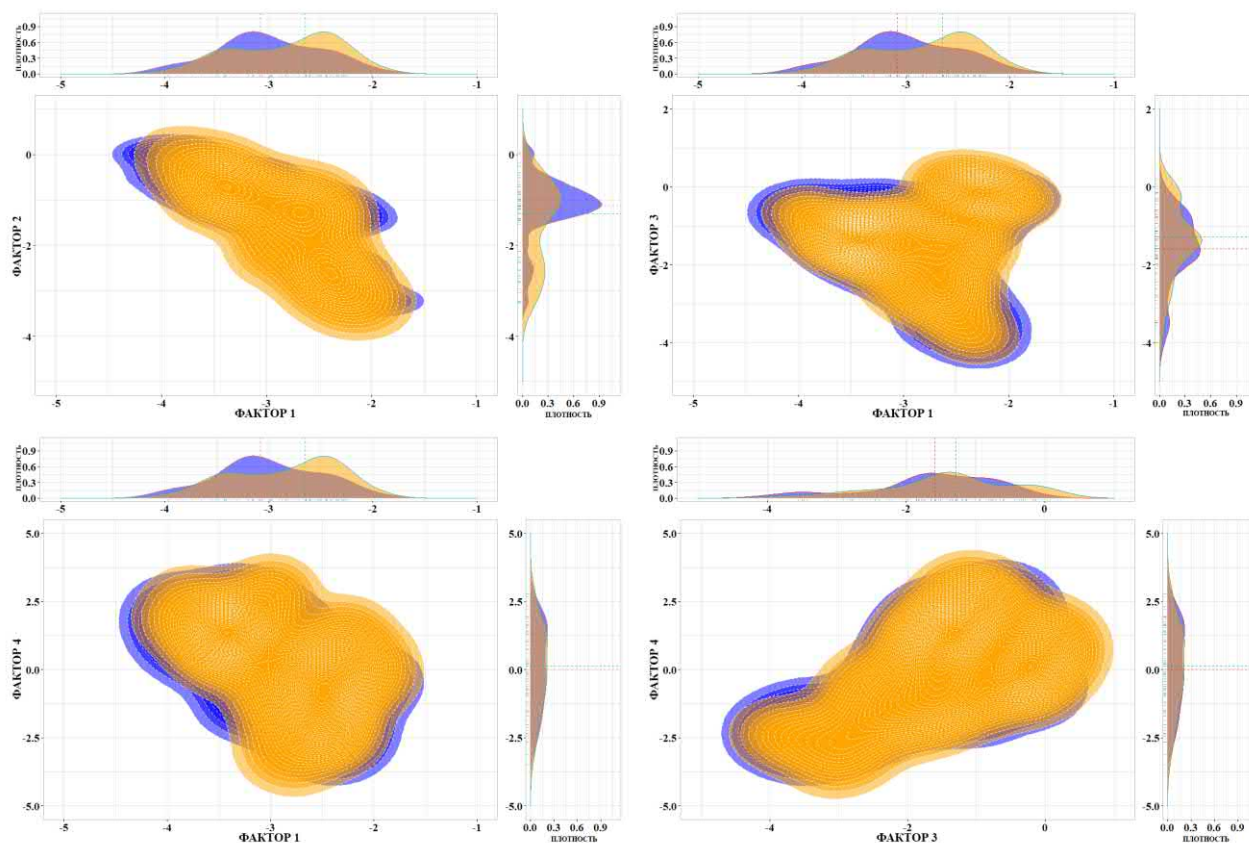


Рис. 68. Визуализация экологических ниш *Galinsoga parviflora* и *G. quadriradiata* в ортогональном пространстве пар факторов PCA. Оранжевая и синяя области соответствуют кавказским ареалам *Galinsoga parviflora* и *G. quadriradiata*.

Оценка качества моделей Maxent, построенных в результате пяти репликаций, позволила выделить оптимальные по прогностической точности модели согласно показателям AICc, BIC и AUC (табл. 58). Картограммы, построенные по этим моделям, демонстрируют широкое потенциальное распространение обоих видов на Кавказе, включая горные районы (рис. 69).

Таблица 58 – Оценка моделей Maxent потенциального пространственного распределения *Galinsoga parviflora* и *G. quadriradiata* на Кавказе

Вид	Модели	Критерии оценки		
		AICc	BIC	AUC
<i>Galinsoga quadriradiata</i>	Модель 1	1364,82	1374,82	0,86
	Модель 2	1374,15	1385,46	0,82
	Модель 3	1377,18	1389,67	0,81
	Модель 4	1367,79	1377,79	0,83
	Модель 5	1371,75	1384,24	0,83
<i>Galinsoga parviflora</i>	Модель 1	849,99	855,25	0,85
	Модель 2	853,89	859,64	0,86
	Модель 3	853,78	859,53	0,85
	Модель 4	851,16	856,42	0,84
	Модель 5	853,46	859,21	0,85

Примечание: полужирным выделены оптимальные модели.

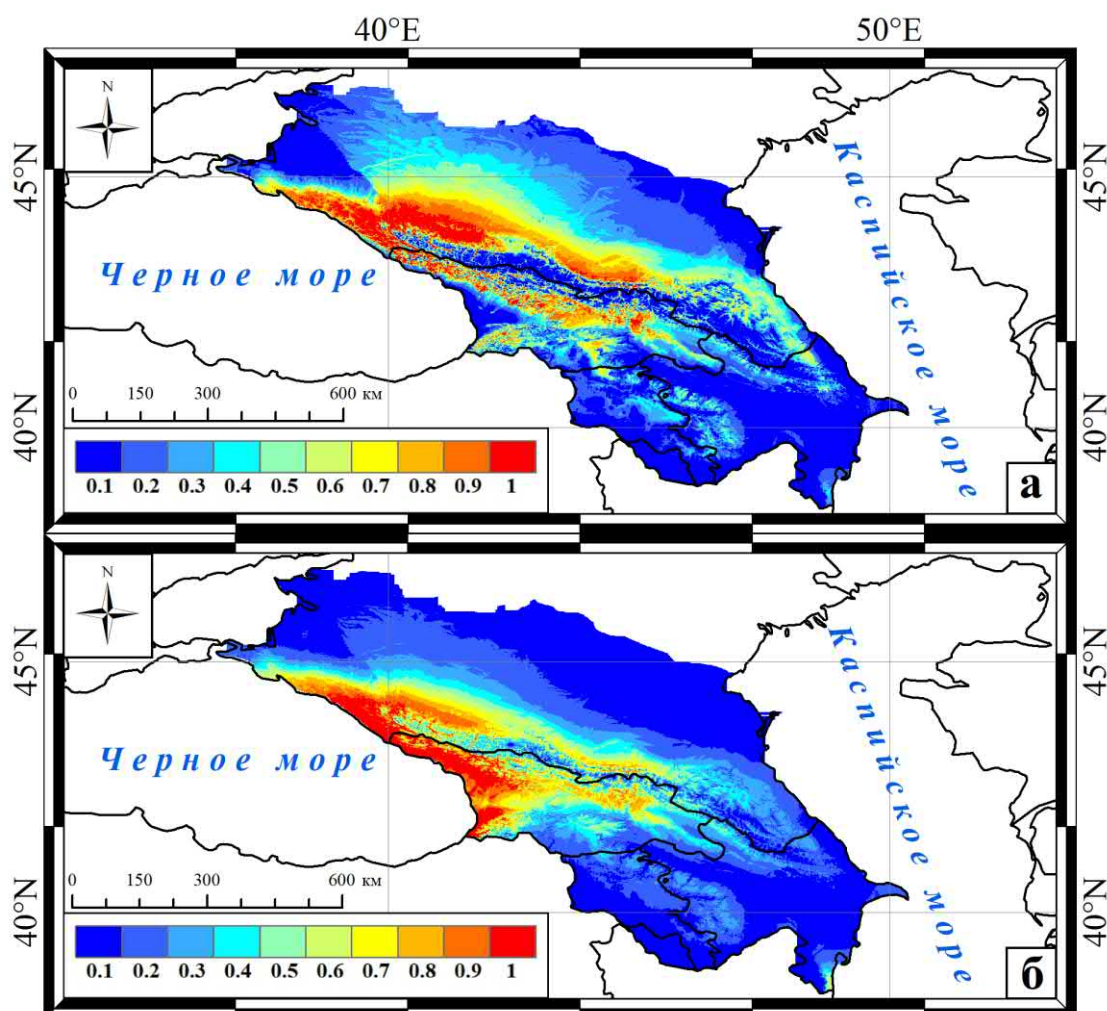


Рис. 69. Картограмма распределения пригодных местообитаний *Galinsoga parviflora* (А) и *G. quadriradiata* (В) на Кавказе. 0,0-1,0 – значения вероятности обнаружения видов.

Оптимальные местообитания *Galinsoga parviflora* широко представлены на северном и южном макросклонах Большого Кавказа, в то время как кавказский ареал *Galinsoga quadriradiata* в основном охватывает территории южного макросклона, включая побережье Черного моря с характерным влажным субтропическим климатом. На северном макросклоне распространение *Galinsoga parviflora* прогнозируется в предгорьях-среднегорьях центральной и западной частей. На Черноморском побережье вероятность обнаружения вида возрастает с юго-востока на северо-запад от районов с влажным субтропическим климатом к районам с более умеренным климатом. Восточная часть Большого Кавказа с относительно засушливым климатом наименее пригодна для произрастания вида. Также долинами крупных рек ограничены оптимальные местообитания *Galinsoga parviflora* в высокогорье.

Центр ареала *Galinsoga quadriradiata* на южном макросклоне охватывает территорию от побережья до среднегорий Центрального и Западного Кавказа. На северном макросклоне оптимальные местообитания вида локализованы в предгорьях-среднегорьях западной, в меньшей степени центральной, частях Большого Кавказа. На востоке обоих макросклонов пригодные местообитания вида ограничены небольшими участками горных территорий с сокращением площади с запада на восток по мере аридизации климата.

По результатам анализа РСА переменных среды территории Кавказа также выделено четыре главных фактора, в целом схожих с выявленными на стадии моделирования экологических ниш видов (табл. 59). Наибольший вклад в построение оптимальных моделей Maxent обоих видов вносит Фактор 2, включающий параметры водного режима (climaticMoistureIndex, aridityIndexThornthwaite, embergerQ). Особенно выражено влияние данного комплексного предиктора на пространственную локализацию на Кавказе *Galinsoga quadriradiata*. Распределение *Galinsoga parviflora* в инвазионной части ареала во многом детерминируют также орографический Фактор 4 и Фактор 1, объединяющий в основном температурные переменные.

Таблица 59 – Вклад факторов PCA в формирование области распространения *Galinsoga parviflora* и *G. quadriradiata* на Кавказе

Результаты PCA			Вклад факторов PCA в построение модели Maxent			
Факторы PCA	Переменные	Факторные нагрузки переменных	<i>Galinsoga quadriradiata</i>		<i>Galinsoga parviflora</i>	
			PC, %	PI, %	PC, %	PI, %
Фактор 2 (19,7%)	aridityIndexThornthwaite	0,81	82,2	87	47,8	38,9
	climaticMoistureIndex	-0,90				
	embergerQ	-0,95				
Фактор 4 (5,2%)	topoWet	0,83	9,8	4,5	26,7	34,3
	TRI	-0,74				
Фактор 1 (61,9%)	growingDegDays0	0,86	7,3	8,5	25,6	26,7
	growingDegDays5	0,87				
	monthCountByTemp10, месяцы	0,73				
	PETColdestQuarter, мм/мес.	0,95				
	thermInd, °C	0,79				
Фактор 3 (5,8%)	PETWettestQuarter, мм/мес.	0,89	0,6	0	0	0

Примечание: в скобках указано значение дисперсии, объясненной фактором; приведены переменные среды с факторными нагрузками $>0,7$; PC (percent contribution) – процентный вклад фактора в построение моделей, PI (permutation importance) – коэффициент пермутации.

Таким образом, в пользу гипотезы дифференциации экологических ниш *Galinsoga parviflora* и *G. quadriradiata* при освоении ими территории Кавказа свидетельствуют: расхождение ниш обоих видов между их нативным и инвазионным ареалами по главному фактору, характеризующему температурный режим и эвапотранспирацию; слабое перекрытие ниш по индексу Schoener's D. В то же время, гипотезу консерватизма экологических ниш *Galinsoga parviflora* и *G. quadriradiata* подтверждают визуальное перекрытие ниш по факторам водного режима, орографии и атмосферной температуры, а также практически одинаковые значения ширины ниш Levins' B.

Свидетельства дифференциации экологических ниш *Galinsoga parviflora* и *G. quadriradiata* могут быть связаны с различием природных условий гор Кавказа и Мексики и адаптивностью видов. Например, при освоении новой

географической зоны для них отмечен более широкий диапазон значений орографических переменных, чем в границах нативной части ареала. Так, верхняя граница распространения галенсог в горах, как отмечено выше, доходит до 2100 м над ур. м., несмотря на известную отрицательную корреляцию между встречаемостью видов и крутизной склонов (Liu et al., 2018), высотой над уровнем моря (Misra et al., 1998). Сходство экологических ниш галенсог между нативными и инвазионными ареалами по параметрам водного и температурного режимов, вероятно, обусловлено их чувствительностью к факторам влаго- (Rai, Tripathi, 2006; Qi et al., 2014; Yang et al., 2018) и теплообеспеченности (Jursik et al., 2002; Ivany, Sweet, 2017). Соответственно, адаптации, выработанные видами в условиях температурно-водного режима тропического климата в границах естественного ареала, в новой географической зоне позволяют заселять в первую очередь территории со сходными природными условиями.

Несмотря на схожесть экологических ниш *Galinsoga parviflora* и *G. quadriradiata* в инвазионной части ареалов (визуальное наложение экологических ниш по всем четырем парам факторов PCA, высокий индекс перекрытия ниш Schoener's D, одинаковая ширина ниш по индексу Levins' B), пространственное распределение потенциальных ареалов галинсог на Кавказе несколько отличается. Для *Galinsoga quadriradiata* характерно распространение в наиболее влажных районах Кавказа (Черноморское побережье), что обусловлено, вероятно, сильной зависимостью вида от влагообеспеченности территории. Для *Galinsoga parviflora* с меньшей зависимостью от данного фактора отмечено более широкое потенциальное распространение по обоим макросклонам Большого Кавказа. Занимая достаточно влагообеспеченные участки предгорий-среднегорий, вид избегает территории с сухим континентальным (равнины, бóльшая часть Восточного Кавказа) и влажным субтропическим (юго-восток побережья Черного моря) климатом. Полученные результаты соответствуют существующим литературным данным. Согласно известным особенностям распространения видов на Кавказе (Гроссгейм, 1949; Понерт, 1971; Акатова и др., 2009), *Galinsoga*

parviflora имеет более давнее и широкое распространение в регионе, тяготея к менее увлажненным территориям, чем *Galinsoga quadriradiata*, которая с 1970-х гг. массово встречается на Юго-Западном Кавказе, но только в 2009 г. была отмечена северном макросклоне. Учитывая зависимость обоих видов от фактора влагообеспеченности, в условиях орошаемого земледелия и цветоводства возможно их более широкое распространение в районах Восточного Кавказа.

Таким образом, адаптации *Galinsoga parviflora* и *G. quadriradiata* к факторам водо- и теплообеспеченности, эволюционно выработанные в тропическом климате горных районов Мексики, во многом определяют масштабы и характер потенциального распространения видов в границах кавказской части их инвазионного ареала. Сходство экологических ниш галенсог между нативными и инвазионными ареалами выражается в их перекрытии по факторам водного режима, температуры и орографии, аналогичных значениях ширины ниш Levins' В. С другой стороны, виды проявляют адаптивность в новой географической зоне, что выражается в дифференциации их экологических ниш по отдельным факторам среды по главному фактору, характеризующему температурный режим и эвапотранспирацию, а также в слабом перекрытии ниш по индексу Schoener's D. Несмотря на схожесть экологических ниш *Galinsoga parviflora* и *G. quadriradiata* при распространении на Кавказе, эколого-биологические особенности видов (бóльшая или меньшая зависимость от факторов среды) определяют различия их потенциального распределения в регионе.

9.4 Потенциал использования SDM/ENM моделей в решении задач прикладных исследований компонентов горных экосистем Кавказа

Помимо результатов исследований, описанных в подглавах 9.1-9.3, ряд данных, полученных в главе 5 по итогам SDM/ENM моделирования компонентов горных экосистем Кавказа, имеют практическое значение.

1. Прогнозирование локализации оптимальных местообитаний в качестве приоритетных территорий для сохранения редких и уязвимых природных объектов. Карты распределения, смоделированные на основе ВАМ-диаграмм пространственной локализации *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* (рис. 15, 16), отражают наиболее пригодные территории для произрастания данных видов, находящихся под угрозой исчезновения из-за массовых вспышек вредителей леса в древостоях, ослабленных вырубкой, бактериальными заболеваниями и современными климатическими изменениями (подглава 5.1). Данные локалитеты с оптимальными абиотическими и биотическими условиями могут быть использованы для разработки стратегий охраны и восстановления еловых и пихтовых лесов Кавказа. Для сохранения и восстановления *Picea orientalis* могут быть рекомендованы высокогорья Западного Кавказа и южные склоны Центрального Кавказа, а также высокогорные районы на западе Малого Кавказа и на границе России и Азербайджана (рис. 16). Территории, оптимальные для произрастания высокопродуктивных пихтовых лесов, сконцентрированы в среднегорьях и высокогорьях Западного Кавказа, в грузинской части Центрального Кавказа и на северо-западе Малого Кавказа (рис. 15).

Аналогично, получены картографические модели потенциального распространения на Кавказе «краснокнижных» видов копытных млекопитающих – серны *Rupicapra rupicapra* и косули *Capreolus capreolus* (подглава 5.3). Серна – достаточно широко распространенный на Кавказе вид, для которого характерно формирование небольших локальных популяций. Браконьерство, носившее к началу XX в. массовый характер на Кавказе, привело к сокращению числа популяций и еще более выраженной фрагментированности ареала серны. Полученные карты пространственного распределения серны (рис. 27) во многом соответствуют историческому ареалу вида в экорегионе с концентрированием оптимальных местообитаний в западной и восточной частях Главного, Бокового и Скалистого хребтов Большого Кавказа, включая территорию Грузии, Абхазии, Осетии, Чечни, Дагестана и Азербайджана. Косуля – некогда широко

распространенный на Кавказе вид, встречавшийся во всех лесопокрытых районах, но значительно сокративший численность и ареал в связи с массовым истреблением в конце XIX – первой половине XX вв. Прогнозируемые локалитеты с наиболее благоприятными для косули условиями фрагментированы и приурочены к участкам облесенных территорий предгорий и среднегорий, долинам рек, по которым вид может проникать в высокогорные районы (рис. 30). При этом прогнозируемый потенциальный ареал *Capreolus capreolus* соответствует широкому историческому распространению вида на начало XX в. – от Ставропольской возвышенности на севере до Черноморского побережья на юге и от Анапы на западе до Гунибского и Сулейман-Стальского районов Дагестана на востоке (рис. 30). Представленные данные могут быть использованы при выборе подходящих территорий для организации заказников, направленных на сохранение популяций косули и серны на Кавказе.

Моделирование потенциального распространения и оптимальных местообитаний имеет природоохранное значение и в отношении редких видов хищных птиц-падальщиков – черного грифа *Aegypius monachus*, стервятника *Neophron percnopterus*, белоголового сипа *Gyps fulvus* и бородача *Gypaetus barbatus* (подглава 5.4). Специфика прогнозирования оптимальных участков обнаружения и охраны таких высококомобильных биологических объектов как птицы состоит в целесообразности моделирования стационарных локалитетов, к которым относятся гнездовые участки и гнездопригодные территории. Поиск подобных локалитетов, послуживших основой для моделирования оптимальных местообитаний птиц, осуществлялся нами при реализации проекта WWF* на Кавказе «Сохраним лес – дом пернатых хищников» (2020-2022 гг.). Показано, что оптимальные для гнездования грифа участки, вокруг которых целесообразно создание «зон покоя», сосредоточены в среднегорных районах и высокогорьях (по долинам крупных рек) северного макросклона Большого Кавказа, в меньшей степени – на южных склонах Главного Кавказского хребта и западных хребтах Малого Кавказа (рис. 34). Оптимальные участки для гнездования бородача

прогнозируются во многих горных системах Кавказа, в том числе на отрогах Главного, Передового, Бокового, Скалистого и Пастбищного хребтов Большого Кавказа, на Лихском хребте и склонах северо-западных хребтов Малого Кавказа (рис. 33). Для стервятника, напротив, спрогнозирован очаговый характер распространения на Кавказе. Оптимальные для охраны вида территории локализованы в предгорьях-среднегорьях западной (Краснодарский край, Карачаево-Черкесия), центральной (Кабардино-Балкария) и восточной (Дагестан) частях северного макросклона Большого Кавказа (рис. 35). Небольшие участки гнездопригодных территорий прогнозируются также на Малом Кавказе и в Закавказье. Для белоголового сипа гнездопригодные участки сконцентрированы в предгорьях-среднегорьях и по долинам крупных рек в высокогорьях центральной и восточной частей Северного Кавказа, а также в узкой полосе гор восточной части южного макросклона Большого Кавказа и на северо-западных хребтах Малого Кавказа (рис. 36). Наиболее пригодные территории для учреждения заказников с целью охраны сипа локализованы в границах Кабардино-Балкарии и Внутригорного Дагестана.

Флагманским видом для охраны лишайников, индикатором протяженных старовозрастных лесов высокой природоохранной ценности является эпифитный лишайник лобария легочная *Lobaria pulmonaria*. Моделирование пространственного распределения вида (подглава 5.6) выявило локализацию приоритетных для охраны лишайника территорий в сосновых древостоях по долинам рек центральной части Северного Кавказа, в широколиственных лесах западной части обоих макросклонов Большого Кавказа, на южном макросклоне Центрального Кавказа и северо-западных хребтах Малого Кавказа (рис. 40). Учитывая выраженную ценотическую приуроченность лобарии (табл. 25), необходимым условием для сохранения вида является охрана сосновых насаждений Центрального Кавказа и грабово-буковых лесов всего экорегиона.

Моделирование пространственно-временной динамики кавказского эндемика рябчика широколистного *Fritillaria latifolia* показало высокое значение

в распределении данного редкого вида сети ООПТ (подглава 5.7). Наиболее благоприятные для охраны популяций рябчика участки в настоящее время сосредоточены в границах особо охраняемых природных территорий западной части Большого Кавказа, на южном макросклоне Центрального Кавказа и на северо-западных хребтах Малого Кавказа (рис. 41). На фоне климатических изменений с 2021 по 2100 гг. прогнозируется сокращение площади оптимальных местообитаний вида от 1,55 (сценарий SSP126) до 122 (сценарий SSP585) раз. При этом сохранение рефугиумов (территории со стабильно пригодными условиями) прогнозируется в высокогорных районах западной и центральной частей Северного Кавказа – на границе Карачаево-Черкесии и Краснодарского края (частично на территории Кавказского биосферного заповедника), у западных границ Тебердинского национального парка, на территории национального парка «Приэльбрусье» (рис. 42). Данные территории целесообразно выделить как приоритетные для проведения мероприятий по сохранению популяций *Fritillaria latifolia* на Кавказе.

2. Определение приоритетных территорий для реинтродукции редких видов животных, выявление экологических коридоров. Переднеазиатский (персидский) леопард *Panthera pardus ciscaucasica* – известный флагманский вид для сохранения биоразнообразия и мест обитания, находящийся под угрозой исчезновения из-за фрагментации местообитаний, истощения кормовой базы и истребления человеком. Является объектом программы по восстановлению популяций посредством разведения в неволе с последующей реинтродукцией особей (Программа..., 2008). На основе данных с ошейников шести переднеазиатских леопардов, рожденных в Центре восстановления леопардов на Кавказе и выпущенных в природу в 2016-2018 гг., проведено моделирование пространственной локализации оптимальных участков для обитания и передвижения животных (подглава 5.5). На распределение таких участков влияют тип климата (субгумидные и гумидные районы), факторы присутствия высокогорных копытных – основных видов добычи (тур и серна), в меньшей

степени наличие широколиственных лесов и лесных видов добычи (кабан, косуля), а также расстояние до ООПТ и населенных пунктов (табл. 23). Оптимальные местообитания реинтродуцированных особей и, соответственно, участки для последующего выпуска животных в природу, концентрируются в основном на северо-западе и юго-востоке Северного Кавказа – в предгорных-высокогорных районах (лесной пояс, субальпийские и альпийские луга) Краснодарского края, Адыгеи, Карачаево-Черкессии и Северной Осетии, Ингушетии, Чеченской Республики (рис. 39). Коридор, соединяющий эти два центра ареала на Северном Кавказе, формирует потенциальную зону перехода леопардов между Западным и Восточным Кавказом через территорию Кабардино-Балкарии и Северной Осетии. Относительно небольшие участки оптимальных для реинтродукции леопардов территорий расположены на южном макросклоне Большого Кавказа (среднегорные и высокогорные районы Грузии и Абхазии) и северо-западных хребтах Малого Кавказа (рис. 39). Спрогнозированный коридор, соединяющий Большой и Малый Кавказ в районе Лихского хребта, исторически использовался леопардами для передвижения на Кавказе.

3. Регуляция численности видов животных. Кабан *Sus scrofa* представляет большой практический интерес как объект моделирования пространственной локализации популяций с позиции контроля численности и распространения этого вида. Являясь природным резервуаром и основным переносчиком африканской чумы свиней, совершая набеги на огороды, сельскохозяйственные поля и сенокосы, дикие кабаны наносят значительный ущерб сельскому хозяйству регионов Кавказа (подглава 5.3). Абиотические факторы слабо ограничивают локализацию *Sus scrofa* (табл. 17). Спрогнозировано повсеместное распространение вида по широколиственным лесам, в меньшей степени высокогорным лугам и березнякам обоих макросклонов Большого Кавказа, на Малом Кавказе, в Закавказье и Талыше (табл. 17, рис. 29б). Приоритетными территориями для проведения карантинных мероприятий по регулированию численности кабана на Кавказе являются предгорные-среднегорные районы под грабово-буковыми формациями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современные методы пространственного анализа предоставляют беспрецедентную возможность для понимания и описания экологической ниши как целостной структуры. Концепция ВМ, использованная в качестве теоретического базиса исследования, предусматривает возможность формализации абиотических, биотических и пространственных (доступность среды) ограничений распространения биологических объектов через фундаментальную и реализованную ниши Дж. Хатчинсона. Предложенные нами способы формализации указанных факторов (компонентов экологической ниши), с учетом всех ограничений и допущений, накладываемых на методы пространственного анализа, показали свою эффективность при SDM/ENM моделировании компонентов горных экосистем Кавказа. Полученные в исследовании результаты соответствуют базовым постулатам экологической науки, логически обоснованы, подкреплены массивом литературных сведений и данных наземных наблюдений. Построенные SDM/ENM модели характеризуются высокой прогностической точностью согласно основным критериям качества AUC, CBI, ΔAIC_c , AIC_c , TSS.

Объектами моделирования послужили компоненты горных экосистем популяционно-видового (виды копытных и хищных млекопитающих, птиц, растений и лишайников), биоценотического (лесные и луговые сообщества) и экосистемного (горные луга на разных стадиях деградации) уровней организации. Возможность широкого применения SDM/ENM методов к различным по сложности биологическим системам методологически и методически обусловлена алгоритмом моделирования, в ходе которого объектом анализа выступает некоторое биологически интерпретируемое «событие» в пикселе (например, присутствие вида, сообщества, экосистемы). Одним из преимуществ такого подхода является возможность SDM/ENM моделирования с учетом не только

разнообразных межвидовых взаимоотношений, но и биотических связей вид-сообщество, сообщество-сообщество и т.п.

Биотические факторы, формализованные через SDM/ENM модели видов-консортов и средообразующих ценозов, вносят значимый вклад (от 12-29% до 61-75%) в построение моделей большинства изученных компонентов горных экосистем Кавказа. В основном биотические взаимодействия ограничивают, в 1,2-3,6 раз, абиотический потенциал распространения видов/сообществ. Исключение составили виды с широкой экологической валентностью (*Pinus sylvestris*, *Sus scrofa*), а также объекты, для которых установлено расширение диапазона орографически пригодных условий под влиянием фактора конкуренции (*Capra caucasica*, пестрокостровые луга из *Bromus variegatus*). В данных случаях площадь географического выражения фундаментальной ниши объектов практически не превышает таковую для реализованной ниши. Антропогенные факторы, формализованные через путевое расстояние до объектов инфраструктуры, позволили значительно конкретизировать потенциальное распространение на Кавказе белоголового сипа и стервятника (доступность пищевых ресурсов антропогенного происхождения), переднеазиатского леопарда и рябчика широколиственного (расстояние до ООПТ), амброзии полыннолистной (распространение по дорожной сети). Вклад фактора доступности среды, формализованного через функцию расстояния от оптимальных участков, составил от 24-34% до 50-57%. М-фактор значительно, в 1,5-3,7 раз, ограничил площадь абиотически и биотически пригодных местообитаний для видов с установленной низкой доступностью среды – от 30-100 м (лобария легочная, сип, бородач) до 1-2 км (кабан, леопард), а также для объектов с изначально обширными потенциальными ареалами (буковые, грабовые, сосновые ценозы). Наименьшее, в 1,02-1,4 раз, сокращение (редко увеличение) площади пригодных местообитаний отмечено для высококомобильных (березовые ценозы, высокогорные луга, косуля) и узко локализованных (еловые и пихтовые ценозы) объектов, а также для видов, распределение которых во многом зависит от широко распространенных лесных и

луговых ценозов (черный гриф, тур, серна, рябчик) и влияния антропогенных факторов (стервятник и амброзия). Для данных компонентов горных экосистем пространственно доступна бóльшая площадь абиотически и биотически пригодных территорий на Кавказе.

При рассмотрении частных методических проблем SDM/ENM моделирования компонентов горных экосистем, в работе были подняты вопросы выбора абиотических предикторов, коррекции смещения точек, влияние масштабов моделирования на его результаты, применения методов оценки дифференциации ниш. Показано, что в условиях горных территорий эффективным набором абиотических предикторов является ENVIREM, включающий интегральные параметры (embergerQ, aridityIndexThornthwaite, TRI, topoWet и др.), что позволяет в некоторой степени решить проблему высокой корреляции переменных, зависящих от высоты над уровнем моря. SDM/ENM модели, полученные на основе предикторов ENVIREM, характеризуются лучшей интерпретируемостью и бóльшим соответствием фактической локализации объектов.

При оценке эффективности способа коррекции смещения выборки путем манипуляций фоновыми точками были установлены: - высокие показатели корреляции (r) и согласованности (AC) смещенных и несмещенных моделей; - незначительная (до 7%) разница между прогнозируемыми площадями пригодных местообитаний; - недостоверные для 12 из 21 объекта различия по всем или большинству предикторов в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках (критерий χ^2 Краскелла-Уолеса, p -уровень). Соответственно, за исключением случаев ограниченного числа данных о присутствии, в качестве основного выбран метод коррекции смещения выборки путем пространственного разреживания точек.

В условиях горных территорий пространственный масштаб исследований значительно влияет на вклад предикторов и их оптимальные значения в SDM/ENM моделях. В исследованных случаях (*Lobaria pulmonaria* и сосновые

ценозы) вклад абиотических и биотических факторов в построение разномасштабных моделей зависел от объекта исследований, в то время как фактор доступности среды имел большее значение в локальном масштабе, что может быть связано с наличием выраженной орографической изоляции на местном уровне.

При изучении спектра применимости метода анализа ядровой плотности KDE в SDM/ENM моделировании компонентов горных экосистем показано их эффективное использование в решении задач оценки конкурентных отношений, пространственного и временного консерватизма экологических ниш, при выявлении ведущих факторов деградации горных лугов.

Для верификации полученных моделей средообразующих луговых (*Bromus variegatus*, *Festuca varia*) и лесных (*Abies nordmanniana*, *Picea orientalis*, *Fagus orientalis*, *Carpinus betulus*) ценозов провели оценку соответствия прогнозируемой локализации сообществ их фактическому распределению по единицам высотнопоясной структуры ландшафтов Кавказа А.К. Темботова. Прогнозируемое распределение субальпийских и альпийских лугов, темнохвойных и широколиственных лесов Кавказа, во многом определяющих локализацию остальных компонентов горных экосистем, соответствует их действительному распространению по зонам и вариантам поясности, установленному по данным наземных наблюдений.

Практическое применение полученных SDM/ENM моделей компонентов горных экосистем Кавказа включает решение достаточно широкого спектра задач, среди которых: - определение локализации ООПТ для сохранения редких и уязвимых природных объектов (*Abies nordmanniana*, *Picea orientalis*, *Rupicapra rupicapra*, *Capreolus capreolus*, *Aegyptius monachus*, *Neophron percnopterus*, *Gyps fulvus*, *Gypaetus barbatus*, *Lobaria pulmonaria*, *Fritillaria latifolia*); - выявление оптимальных территорий для реинтродукции и коридоров для перемещения редких видов животных (*Panthera pardus ciscaucasica*); - картографирование семиаридных горных пастбищ на разных стадиях деградации; - выделение зон для

карантинных мероприятий по регуляции распространения кабана *Sus scrofa* и амброзии *Ambrosia artemisiifolia*; - установление придорожных территорий Черноморского побережья, наиболее уязвимых к биологическим инвазиям.

Представленные исследования не претендуют на полноту и исключительность, являются во многом первой попыткой формализации компонентов экологической ниши в трехмерном пространстве гор. Предложенные методические аспекты формализации компонентов экологической ниши, несомненно, нуждаются в дальнейшем развитии, в частности достаточно не проработаны вопросы валидации и использования нулевой модели, вопросы формализации биотического компонента (на текущий момент не учитывающего структуру и многообразие связей между особями, популяциями, видами и экосистемами). Также довольно сложно на текущий момент рассчитать и учитывать способность вида к расселению или доступность среды – при наличии доступного математического аппарата, отсутствие методически обоснованных данных, делает данную задачу нетривиальной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акатов, В.В. Тенденции изменения высотного ареала пихты нордмана на Западном Кавказе (бассейн р. Белая) / В.В. Акатов, П.В. Акатов, С.В. Майоров // Известия Российской академии наук. Серия географическая. – 2013. – № 2. – С. 104-114.
2. Акатов, В.В. Факторы адвентивизации травяных сообществ Западного Кавказа: анализ на основе нулевой модели / В.В. Акатов, Т.В. Акатова, Т.Г. Ескина // Новые технологии. – 2009. – № 2. – С. 89-93.
3. Акатов, П.В. Изменения верхней границы распространения древесных видов растений на Западном Кавказе (бассейн р. Белой) в связи с современным потеплением климата / П.В. Акатов // Экология. – 2009. – 40 (1). – С. 37-43.
4. Акатова, Т.В. Высотное распространение чужеродных видов растений на Западном Кавказе / Т.В. Акатова, В.В. Акатов // Российский журнал биологических инвазий. – 2019. – Т. 12, № 2. – С. 11-29.
5. Акатова, Т.В. О распространении некоторых инвазивных видов травянистых растений на Западном Кавказе / Т.В. Акатова, В.В. Акатов, Т.Г. Ескина, Ю.С. Загурная // Экологический вестник Северного Кавказа. – 2009. – Т. 5, № 2. – С. 41-50.
6. Акбаев И.М., Ткаченко И.В. О гнездовом паразитизме среди хищных птиц / И.М. Акбаев, И.В. Ткаченко // Матер. межд. конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». – Казань: Изд-во «Матбугат йорты», 2001. – С. 30.
7. Алиев, Х.У. Структура и оценка состояния каштановых лесов (*Castanea sativa* Mill.) Кепшинского участкового лесничества (Сочинский национальный парк) / Х.У. Алиев // Ботанический вестник Северного Кавказа. – 2017. – № 3. – С. 5-19.
8. Амшокова, А.Х. Морфологическое разнообразие малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pall., 1811) в природных и техногенных условиях на Центральном Кавказе: дис... канд. биол. наук: 03.02.08 / Амшокова Альбина Хасмановна. – Екатеринбург, 2009. – 169 с.
9. Арабули, А.Б. О распространении леопарда (*Panthera pardus ciscaucasica*) на Южном Кавказе, в пределах Грузии / А.Б. Арабули // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85, № 7. – С. 910-912.
10. Атаев, З.В. Реакция ландшафтов Северного Кавказа на современные климатические изменения / З.В. Атаев, В.В. Братков // Юг России: экология, развитие. – 2014. – №1. – С. 141-157.
11. Бабаев, Э.А. Особенности структуры популяции кабана (*SUS SCROFA*) в предгорном Дагестане / Э.А. Бабаев, М.-Р.Д. Магомедов, Э.Г. Ахмедов, Ю.А. Яровенко // Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89, № 3. – С. 371-377.
12. Барталев, С.А. Анализ возможностей применения методов сегментации спутни-ковых изображений для выявления изменений в лесах / С.А. Барталев, Т.С. Ховратович // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2011. Т. 8, № 1. – С. 44-62.
13. Барталев, С.А. Спутниковое картографирование растительного покрова России по данным спектрорадиометра MODIS / С.А. Барталев, В.А. Егоров, Д.В. Ершов, А.С. Исаев, Е.А. Лупян, Д.Е. Плотников, И.А. Уваров // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2011а. – Т. 8, № 4. – С. 285-302.
14. Барталев, С.А. Основные возможности и структура информационной системы дистанционного мониторинга лесных пожаров Федерального агентства лесного хозяйства (ИСДМ Рослесхоз) / С.А. Барталев, Д.В. Ершов, Г.Н. Коровин, Р.В. Котельников, Е.А. Лупян, В.Е. Щетинский // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2010. – Т.7. № 2. – С. 97-105.

15. Барталев, С.А. Исследования и разработки ИКИ РАН по развитию методов спутникового мониторинга растительного покрова / С.А. Барталев, Е.А. Лупян // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2013. – Т. 10, № 1. – С. 197-214.
16. Бебия, С.М. Лесные ресурсы Черноморского побережья Кавказа: проблемы и перспективы их рационального использования / С.М. Бебия // Сибирский лесной журнал. – 2015. – № 1. – С. 9-24.
17. Белик, В.П. Черный гриф на Северном Кавказе / В.П. Белик // Стрепет. – 2004. – Т. 2, Вып. 1. – С. 68-76.
18. Белик, В.П. Распространение и численность черного грифа (*Aegyptius monachus*, Falconiformes) на Северном Кавказе / В.П. Белик // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91, № 3. – С. 347-354.
19. Белик, В.П. Рецентная динамика популяций хищных птиц Северного Кавказа: итоги 150-летних исследований / В.П. Белик // Матер. межд. конф. «Хищные птицы Северного Кавказа и сопредельных регионов: распространение, экология, динамика популяций, охрана». – Ростов-на-Дону: Южный федеральный университет, 2014. – С. 83-126.
20. Белик, В.П. Хищные птицы Дагестана по данным экспедиционных исследований 2009 года / В.П. Белик, В.В. Ветров, Ю.В. Милобог // Int. conf. «The Birds of Prey and Owls of Caucasus». – Tbilisi, Abastumani, 2011. – P. 10-13.
21. Белик, В.П. К орнитофауне аридных котловин Внутреннего Дагестана: котловина Орота на реке Аварское Койсу / В.П. Белик, Н.И. Насрулаев // Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий. – Сочи: Природный орнитологический парк в Имеретинской низменности, 2019. – С. 63-81.
22. Белик, В.П., Насрулаев Н.И. Новые виды в орнитофауне Ботлихской котловины (Внутренний Дагестан) / В.П. Белик, Н.И. Насрулаев // Русский орнитологический журнал. – 2021. – Т. 30, № 2096. – С. 3527-3555.
23. Белик, В.П. Белоголовый сип *Gyps fulvus* на Центральном Кавказе / В.П. Белик, В.А. Тельпов, Ю.Е. Комаров, Р.Х. Пшегусов // Русский орнитологический журнал. – 2019. – Т. 28, № 1777. – С. 2535-2539.
24. Бибина, К.В. Проблемы сохранения кавказской серны (*Rupicapra rupicapra caucasica* Lydekker 1910) на Фишт-Оштенском массиве Кавказского заповедника / К.В. Бибина // Мат. Межд. совещ. «Териофауна России и сопредельных территорий» – М., 2011. – С. 58.
25. Буш, Н.А. Ботанико-географический очерк Кавказа / Н.А. Буш. – М., Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1935. – 107 с.
26. Вейнберг, П.И. Класс млекопитающие, или Звери / П.И. Вейнберг, Ю.Е. Комаров, Н.Н. Курятников, А.Д. Липкович, С.К. Алексеев // Животный мир Республики Северная Осетия-Алания. – Владикавказ: Проект-Пресс, 2000. – С. 199-265.
27. Вейнберг, П.И. Сравнительное поведение выпущенных леопардов – выбор мест обитания, укрывание добычи (оценка адаптивных черт) / П.И. Вейнберг, З.В. Дзуцев, Х.А. Эрнандес-Бланко, М.Д. Чистополова, А.А. Ячменникова, А.В. Пхитиков, С.В. Найденко, Н.А. Дронова, В.В. Рожнов // Мат. II Межд. рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции хищных млекопитающих. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. – С. 52.
28. Верещагин, Н.К. Дагестанский тур в Азербайджане / Н.К. Верещагин // Труды Зоологического ин-та Азерб. филиала АН СССР. – 1938. – Т.9 (45). – С. 1-70.
29. Верещагин, Н.К. Млекопитающие Кавказа / Н.К. Верещагин. – Л.: «Ленинградское отделение Издательства Академии наук СССР», 1959. – 704 с.

30. Владимиров, Л.А. Водный баланс Большого Кавказа (без Азербайджанской и Дагестанской частей) / Л.А. Владимиров. – Тбилиси: «Мецниереба», 1970. – 142 с.
31. Гаджиев, Д.В. Животный мир Азербайджана Т III. Позвоночные / Д.В. Гаджиев, И.К. Рахматулина. – Баку: ЭЛМ, 2000. – 700 с.
32. Галушко, А.И. Основные рефугиумы и реликты в высокогорной флоре западной части Центрального Кавказа / А.И. Галушко // Проблемы ботаники. Растительный мир высокогорий и его освоение. – Л.: Наука, 1974. – С. 19-26.
33. Галушко, А.И. Флорогенетические районы Центрального Кавказа / А.И. Галушко // Флора Северного Кавказа. – 1976. – Т. 2. – С. 7-32.
34. Галушко, А.И. Флора Северного Кавказа. Определитель: в 3 томах. / А.И. Галушко. – Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та. 1978., – Т.1. – 320 с.
35. Галушко, А.И. Флора Северного Кавказа. Определитель: в 3 томах. / А.И. Галушко. – Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та., 1980. Т.2. – 359 с.
36. Галушко, А.И. Флора Северного Кавказа. Определитель: в 3 томах. / А.И. Галушко. – Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та., 1980а. – Т.3. – 328 с.
37. Гвоздецкий, Н.А. Физическая география Кавказа. Курс лекций. Выпуск 1. Общая часть, Большой Кавказ / Н.А. Гвоздецкий. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1954. – 212 с.
38. Гвоздецкий, Н.А. Кавказ. Очерки природы / Н.А. Гвоздецкий. – М.: Географгиз, 1963. – 262 с.
39. Гептнер, В.Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 2. Хищные (гиены и кошки) / В.Г. Гептнер, А.А. Слудский. – М.: Высшая школа, 1972. – 552 с.
40. Голубец, М.А. О некоторых вопросах и особенностях возобновления ели в горных лесах Карпат / М.А. Голубец, Е.Н. Заярнюк // Физиолого-био-химические основы взаимного влияния растений в фитоценозе. – М.: Наука, 1966. – С. 223-230.
41. Горковенко, Л.Г. Использование растительности субальпийских лугов Северо-Западного Кавказа дикими копытными как тест для разработки состава травосмесей культурных пастбищ / Л.Г. Горковенко, С.И. Осецкий, Н.А. Бедило, Ю.Н. Спасовский, Р.Н. Семагина // Сборник научных трудов Северо-кавказского научно-исследовательского института животноводства. – 2014. – Т. 3, № 2. – С. 144-151.
42. Горнов, А.В. Оценка сукцессионного статуса хвойно-широколиственных лесов европейской части России на основе популяционного подхода / А.В. Горнов, М.В. Горнова, Е.В. Тихонова, Н.Е. Шевченко, А.И. Кузнецова, Е.В. Ручинская, Д.Н. Тебенькова // Лесоведение. – 2018. – № 4. – С. 243–257.
43. Грачева, Р.Г. Современное состояние пасторальных экосистем Центрального Кавказа / Р.Г. Грачева, Е.А. Белоновская // Известия Российской академии наук. Серия географическая. – 2010. – № 1. – С. 90-102.
44. Грекусис, Дж. Методы и практика пространственного анализа. Описание, исследование и объяснение с использованием ГИС / Дж. Грекусис. – М.: ДМК Пресс, 2021. – 500 с.
45. Гроссгейм, А.А. Флора Кавказа. Т. 2. / А.А. Гроссгейм. – Баку: Изд-во Азерб. фил. АН СССР, 1939. – 284 с.
46. Гроссгейм, А.А. Растительный покров Кавказа / А.А. Гроссгейм. – М.: ф-ка дет. книги Детгиза, 1948. – 235 с.
47. Гроссгейм, А.А. Определитель растений Кавказа / А.А. Гроссгейм. – М.: Изд-во «Советская наука», 1949. – 747 с.

48. Гулисашвили, В.З. Природные зоны и естественноисторические области Кавказа / В.З. Гулисашвили. – М.: Наука, 1964. – 262 с.
49. Гулисашвили, В.З. Растительность Кавказа / В.З. Гулисашвили, Л.Б. Махатадзе, Л.И. Прилипко. – М.: Наука, 1975. – 262 с.
50. Гурченков, А.А. Метод объектно-ориентированной классификации объектов подстилающей поверхности в задаче аэрокосмического мониторинга состояния импактных районов Арктики / А.А. Гурченков, А.Б. Мурынин, А.Н. Трекин, В.Ю. Игнатъев // Вестник Московского государственного технического университета им. Н. Э. Баумана. Серия «Естественные науки». – 2017. № 3. – С. 135-146.
51. Данилкин, А.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных регионов. Свиные (Suidae) / А.А. Данилкин. – М.: ГЕОС, 2002. – 309 с.
52. Данилкин, А.А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Полорогие (Bovidae) / А.А. Данилкин. – М.: КМК, 2005. – 550 с.
53. Демченко, А.В. Лесопатологическое состояние каштанников на Черноморском побережье Кавказа / А.В. Демченко // Лесной вестник. – 2003. – №2. – С. 86-93.
54. Дзыбов, Д.С. О продуктивности некоторых микроассоциаций высокогорных лугов Карачаево-Черкесской автономной области / Д.С. Дзыбов // Проблемы ботаники. – 1979. – Т. 14, Вып. 1. – С. 147–151.
55. Динник, Н.Я. Звери Кавказа. Китообразные и копытные / Н.Я. Динник // Западно-Кавказское отд. Русского географического об-ва. – 1910. – Т. 27, Вып. 1. – 246 с.
56. Думитрашко, Н.В. Геоморфология СССР. Горные страны Европейской части СССР и Кавказа / Н.В. Думитрашко. – М.: Наука, 1974. – 360 с.
57. Егошин, А.В. Адвентивные виды Северо-Западного Кавказа, их биоклиматические и эколого-географические требования / А.В. Егошин // Вестник Дагестанского научного центра РАН. – 2014. – № 55. – С. 57-61.
58. Егошин, А.В. Иноземные виды юга Российского Причерноморья, их биоклиматические и эколого-географические требования / А.В. Егошин // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. – 2016. – № 1. – С. 7-17.
59. Егошин, А.В. Прогнозирование влияния климатических изменений на пространственное распределение чужеродного компонента флоры юга черноморского побережья Краснодарского края / А.В. Егошин // Экосистемы. – 2021. – № 26. – С. 23-32.
60. Емкужева, М.М. Сравнительный анализ адаптивных реакций системы крови и интерьерных признаков дикоживущих и синантропных грызунов семейства Muridae к условиям гор центральной части Северного Кавказа: дис... канд. биол. наук: 03.02.08 / Емкужева Марита Мухамедовна. – Саратов, 2013. – 226 с.
61. Ермаков, Н.Б. К проблеме синтаксономии сосновых лесов (*Pinus sylvestris* var. *hamata*) с участием бореальных флористических элементов в Дагестане (Северный Кавказ) / Н.Б. Ермаков, З.И. Абдурахманова, И.Л. Потапенко // Turczaninowia. – 2019. – Т. 22, № 4. – С. 154-171.
62. Ефремов, Ю.В. Голубое ожерелье Кавказа / Ю.В. Ефремов. – Л.: Гидрометеиздат, 1988. – 160 с.
63. Жарко, В.О. Оценка распознаваемости древесных пород леса на основе спутниковых данных о сезонных изменениях их спектрально-отражательных характеристик / В.О. Жарко, С.А. Барталев // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2014. – Т. 11, № 3. – С. 159-170.

64. Жашуев, А.Ж. Эколого-географический анализ избранных видов печеночников природных и антропогенных экосистем зоны рекреации на Центральном Кавказе / А.Ж. Жашуев, Р.Х. Пшегусов // Известия Уфимского научного центра РАН. – 2016. – № 4. – С. 56-61.
65. Залиханов, М.Ч. Туры в Кабардино-Балкарии / М.Ч. Залиханов. – Нальчик: Каб.-Балк. кн. изд., 1967. – 101 с.
66. Залиханов, М.Ч. Высокогорная геоэкология в моделях / М.Ч. Залиханов, Э.Г. Коломыйц, Л.С. Шарая, Н.Л. Цепкова, Н.А. Сурова. – М.: Наука, 2010. – 487 с.
67. Захаров, А.И. Космическая радиолокационная интерферометрическая съемка Земли и её перспективы в рамках проекта «Кондор-ФКА» / А.И. Захаров, Е.А. Костюк, П.В. Денисов, Л. Бадак // Журнал радиоэлектроники [электронный журн.]. – 2019. – № 1.
68. Зеньков, И.В. Дистанционное зондирование и горно-экологический мониторинг в открытых горных работах / И.В. Зеньков // Горный информационно-аналитический бюллетень (научно-технический журнал). – 2015. – № S45-1. – 401-417.
69. Зеньков, И.В. Результаты дистанционного мониторинга и полевых исследований экологического состояния, нарушенных земель угольными разрезами в Республике Хакасии / И.В. Зеньков, Б.Н. Нефедов, Ю.П. Юронен, Н.Б. Нефедов // Уголь. – 2017. – № 9 (1098). – 72-75.
70. Зернов, А.С. Флора Северо-Западного Кавказа / А.С. Зернов. – М.: Т-во научн. изд. КМК, 2006. – 664 с.
71. Зернов, А.С. Сосудистые растения Карачаево-Черкесской Республики (Конспект флоры) / А.С. Зернов, В.Г. Онипченко. – М.: МАКС Пресс, 2011. – 240 с.
72. Золотарев, Е.А. Оценка деградации оледенения Эльбруса методами цифрового картографирования / Е.А. Золотарев, Е.Г. Харьковец // Вестник Московского университета. – 2007. – №5 – С. 45-51.
73. Иванова, Н. Состояние популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* в заповеднике «Кологривский лес» (Костромская область) / Н. Иванова, Е. Терентьева // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. – 2017. – Т. 38. – С. 149-166.
74. Ильюх, М.П. Белоголовый сип *Gyps fulvus* и чёрный гриф *Aegypius monachus* на Ставрополье / М.П. Ильюх // Русский орнитологический журнал. – 2017. – Т. 26, № 1388. – С. 3-9.
75. Ильюх, М.П. Белоголовый сип *Gyps fulvus* – новый гнездящийся вид Ставропольского края / М.П. Ильюх, А.С. Шевцов // Русский орнитологический журнал. – 2021. – Т. 30, № 2089. – С. 3113-3118.
76. Казеев, К.Ш. Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследований / К.Ш. Казеев, С.И. Колесников, В.Ф. Вальков. – Ростов-на-Дону: Из-во Ростовского университета, 2003. – 204 с.
77. Караваев, А.А. Птицы Карачаево-Черкесии: бородач *Gypaetus barbatus* / А.А. Караваев, О.А. Витович // Русский орнитологический журнал. – 2021. – Т. 30, № 2093. – С. 3409-3429.
78. Караваев, А.А. Дополнительные сведения по гнездованию чёрного грифа *Aegypius monachus* на Скалистом хребте Северного Кавказа / А.А. Караваев, Ю.Я. Потапенко // Русский орнитологический журнал. – 2018. – Т. 27. – С. 2307-2308.
79. Карпов, В.Г. Основные итоги экспериментальных исследований взаимоотношений между растениями в лесах средней тайги / В.Г. Карпов // Ботанический журнал. – 1960. – Т. 45, № 2. – С. 161-180.
80. Карякин, И.В. Результаты мониторинга гнездовой группировки стервятников на хребте Нарат-Тюбе и прослеживания с помощью GPS/GSM-трекеров несовершеннолетних стервятников из

этой группировки (Республика Дагестан, Россия) / И.В. Карякин, Р.Х. Бекмансуров, Э.Г. Николенко, Г.С. Джамирзоев // Пернатые хищники и их охрана. – 2018. – № 36. – С. 108-135.

81. Козлов, Д.Н. Отображение пространственного варьирования свойств ландшафтного покрова на основе дистанционной информации и цифровой модели рельефа / Д.Н. Козлов, М.Ю. Пузаченко, М.В. Федяева, Ю.Г. Пузаченко // Известия РАН. Серия географическая. – 2008. – Т. 4. – 112-124.

82. Колаковский, А.А. Флора Абхазии. Т. 4. Magnoliophyta, Magnoliatae: Solanaceae – Zygophyllaceae, Liliatae: Alismataceae – Zosteraceae / А.А. Колаковский. – Тбилиси, 1986. – 204 с.

83. Коломыйц, Э.Г. Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем / Э.Г. Коломыйц. – М.: Наука, 2008. – 427 с.

84. Комаров, В.Л. Ель – *Picea Dietrich* / В.Л. Комаров // Флора СССР. Т. 1. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1934. – С. 147-148.

85. Комаров, Ю.Е. О гнездовой биологии бородача *Gyrapetus barbatus* в горах Северной Осетии / Ю.Е. Комаров // Русский орнитологический журнал. – 2017. – Т. 26, № 1444. – 1967-1971.

86. Комарова А.Ф. Картографирование темнохвойных лесов Северо-Западного Кавказа методом нейронных сетей / А.Ф. Комарова, Н.В. Кукулина, А.Г. Зудкин // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2016. – Т. 13, № 5. – С. 157-166.

87. Комжа, А.Л. Флористические находки в Северной Осетии / А.Л. Комжа // Ботанический журнал. – 2004. – Т. 89, № 5. – С. 860-865.

88. Комжа, А.Л. Новые данные об адвентивной флоре Северной Осетии / А.Л. Комжа, К.П. Попов // Ботанический журнал. – 1990. – Т. 75, № 1. – С. 108-110.

89. Кононенко, Е.П. Эколого-морфологические особенности популяций некоторых видов собачьих (*Canidae*, *Carnivora*) Кавказа (на примере осевого скелета): дис... канд. биол. наук: 03.02.08 / Кононенко Екатерина Павловна. – Тольятти, 2011. – 315 с.

90. Коротких, А.А. Использование данных дистанционного зондирования в гляциологических исследованиях на территории Северного Кавказа / А.А. Коротких // Живые и биокосные системы. – 2013. – № 5, статья 16.

91. Котов, В.А. Кубанский тур, его экология и хозяйственное значение. / В.А. Котов // Труды Кавказского гос. заповедника. – 1968. – Вып. 10. – С. 201-293.

92. Красная книга Армении (Растения) / Под ред. К.Г. Таманян, Г.М. Файвуш, Ж.А. Варданян, Т.С. Даниелян. – Ереван: Издательство «Зангак», 2010. – 598 с.

93. Красная книга Кабардино-Балкарской Республики / Отв. ред. М.Ч. Залиханов. Нальчик: ООО «Печатный двор», 2018. – 496 с.

94. Красная книга Карачаево-Черкесской Республики / Под ред В.Г. Онипченко – Черкесск: Нартиздат, 2013. – 360 с.

95. Красная книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира: в 2 ч. – Издание второе. Часть 1 / Под. ред. А.С. Замотайлова. – Майкоп: Качество, 2012. – 340 с.

96. Красная книга Республики Северная Осетия-Алания. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных / Отв. ред. В.С. Вагин. – Владикавказ, 1999. – 248 с.

97. Красная книга Республики Южная Осетия / Отв. ред. А.З. Кабулов – Нальчик: ООО «Полиграфсервис и Т», 2017. – 387 с.

98. Красная книга Российской Федерации / Под ред. Р.В. Камелина и др. – М.: Изд-во КМК, 2008. – 855 с.

99. Красная книга Чеченской Республики (второе издание) / Под ред. М.А. Тайсумова, А.С. Замотайлова. – Ростов-на-Дону: ООО «Южный издательский дом», 2020. – 480 с.
100. Кулиев, С.М. Современное экологическое состояние млекопитающих (парнокопытные – Artiodactyla), предложенных для включения во второе издание Красной книги Азербайджана / С.М. Кулиев, Э.К. Аскеров // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2012. – Вип. 15, №1008. – С. 136-141.
101. Лисовский, А.А. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 2. MaxEnt. / А.А. Лисовский, С.В. Дудов // Журнал общей биологии. – 2020. – Т. 81. – 135-146.
102. Лисовский, А.А. Преимущества и ограничения использования методов экологического моделирования ареалов. 1. Общие подходы. / А.А. Лисовский, С.В. Дудов, Е.В. Оболенская // Журнал общей биологии. – 2020. – 81 (2). – 123-134.
103. Литвинская С.А. Экологический анализ ценофлоры темнохвойных лесов Кавказа / С.А. Литвинская, В.П. Салина // Географические исследования Краснодарского края. – Краснодар: Куб. гос. ун-т физич. культуры, спорта и туризма, 2012. – С. 186-193.
104. Лупян, Е.А. Система «Вега-Science»: особенности построения, основные возможности и опыт использования / Е.А. Лупян, А.А. Прошин, М.А. Бурцев, А.В. Кашницкий, И.В. Балашов, С.А. Барталев, А.А. Бриль, В.А. Егоров, В.О. Жарко, А.М. Константинова, Д.А. Кобец, А.А. Мазуров, В.В. Марченков, А.М. Матвеев, Т.С. Миклашевич, Д.Е. Плотников, М.В. Радченко, Ф.В. Стыщенко, И.Г. Сычугов, В.А. Толпин, И.А. Уваров, С.А. Хвостиков, Т.С. Ховратович // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2021. – Т. 18, №6. – С. 9-31.
105. Лучинский, С.И. Сорняк амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia*) в посевах подсолнечника / С.И. Лучинский, А.В. Маковеев // Научный журнал КубГАУ. – 2011. – №69(05). – С. 179-187.
106. Магомедов, М.-Р.Д. Современное состояние копытных Дагестана / М.-Р.Д. Магомедов, Э.Г. Ахмедов, Ю.А. Яровенко, Н.И. Насрулаев // Матер. межд. конф. «Млекопитающие горных территорий». – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2005. – С. 101-105.
107. Мильков, Ф.Н. Физическая география СССР. Общий обзор. Европейская часть СССР. Кавказ / Ф.Н. Мильков. – М.: Мысль, 1976. – 448 с.
108. Мнацеканов, Р.А. Чёрный гриф *Aegypius monachus* в Северной Осетии / Р.А. Мнацеканов // Русский орнитологический журнал. – 2022. – Т. 31. – С. 2417-2433.
109. Мнацеканов, Р.А. Современное состояние кормовой базы птиц-некрофагов на Западном Кавказе / Р.А. Мнацеканов, П.А. Тильба // III конф. по хищным птицам Восточной Европы и Северной Азии. – Ставрополь: СГУ, 1998. – С. 83-84.
110. Мокаева, А.А. Высотно-поясное распределение прямокрылых насекомых (Orthoptera) северного макросклона Центрального Кавказа: дис... канд. биол. наук: 03.02.08 / Мокаева Аслижан Асланбековна. – Саратов, 2013. – 160 с.
111. Моламусов, Х.Т. Птицы Кабардино-Балкарии: дис... канд. биол. наук: 03.02.04 / Моламусов Хаджи-Мурат Титуевич. – Ленинград, 1961. – 573 с.
112. Морозов, Ю.Л. Материалы к экологии дагестанского тура / Ю.Л. Морозов // Матер. межд. конф. «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России». – Москва: Российский ГАУ - МСХА им. К.А. Тимирязева, 2007. – С. 277-279.
113. Насимович, А.А. К познанию минерального питания диких животных Кавказского заповедника / А.А. Насимович // Труды Кавказского гос. заповедника. – 1938. – Вып. 1. – С. 103-150.
114. Неронов, В.В. Полевая практика по геоботанике в средней полосе европейской России: Методическое пособие / В.В. Неронов. – М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2002. – 139 с.

115. Озерский, П.В. К формализации концепции экологической ниши Элтона-Одума. История вопроса / П.В. Озерский // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. – 2013. – Т. 13, № 1. – С. 4-69.
116. Окунев, И.Ю. Основы пространственного анализа: Монография / И.Ю. Окунев. – М.: Издательство «Аспект Пресс», 2020. – 255 с.
117. Осипов, Ф.А. Генетическая изменчивость и потенциальный ареал *Darevskia rostombekowi* в Закавказье / Ф.А. Осипов, А.А. Вергун, М.С. Аракелян, Р.К. Петросян, Н.Н. Дергунова, Л.А. Неймарк, В.Г. Петросян // Известия РАН. Серия Биологическая. – 2021. – № 6. – С. 602-614.
118. Парфёнов, Е.А. О гнездовании белоголового сипа *Gyps fulvus* в окрестностях Пятигорска / Е.А. Парфёнов // Русский орнитологический журнал. – 2019. – Т. 28, № 1841. – С. 5054-5061.
119. Перевозкин, П.П. Экологическая ниша: Методическая разработка / П.П. Перевозкин, М.И. Гордеев. – Томск: Центр учебно-методической литературы ТГПУ, 2004. – 20 с.
120. Перевозов, А.Г. Гнездование чёрного грифа *Aegypius monachus* в Кавказском заповеднике / А.Г. Перевозов // Русский орнитологический журнал. – 2020. – Т. 29. – С. 4739-4741.
121. Петрова, И.В. Геногеография популяций *Pinus sylvestris* L. Большого Кавказа и Крыма / И.В. Петрова, С.Н. Санников, Ф.А. Темботова, Н.С. Санникова, В.С. Фарзалиев, М.З. Моллаева, Е.В. Егоров // Экология. – 2017. – № 6. – С. 431-439.
122. Петросян, В.Г. Анализ пространственного распределения зон симпатрии однополых и двуполых видов кавказских скальных ящериц рода *Darevskia* / В.Г. Петросян, Ф.А. Осипов, В.В. Бобров, Н.Н. Дергунова, Ф.Д. Даниелян, М.С. Аракелян // Матер. XXII междунард. науч. конф. «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России». – Махачкала: ДГПУ, 2020. – С. 342-347.
123. Понерт, Й. Критические заметки о флоре Колхиды / Й. Понерт // Новости систематики высших растений. – 1971. – Т. 8. – С. 292-293.
124. Пономарев, Е.И. Спутниковый мониторинг горных лесных экосистем Саян / Е.И. Пономарев, Д.М. Исмаилова, Д.И. Назимова // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. – 2011. – Т. 4, № 1. – 75-85
125. Попкова, И.Ф. Серна на южных склонах Главного Кавказского Хребта / И.Ф. Попкова // Труды Тебердинского гос. заповедника. – 1967. Вып. 7. – С. 160-211.
126. Программа по восстановлению (реинтродукции) переднеазиатского леопарда на Кавказе / Под ред. Рожнова В.В., Лукаревского В.С. – Москва: КМК – ИПЭЭ РАН, 2008. – 65 с.
127. Пузаченко, Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях / Ю.Г. Пузаченко. – М.: Изд-во АСАДЕМА, 2004. – 416 с.
128. Пузаченко, Ю.Г. Анализ пространственно-временной динамики экологической ниши на примере популяции лесной куницы (*Martes martes*) / Ю.Г. Пузаченко, А.С. Желтухин, Р.Б. Сандлерский // Журн. общ. биологии. – 2010. – Т. 71, № 6. – С. 467-487
129. Пукинская, М.Ю. Усыхание пихто-ельников Тебердинского заповедника / М.Ю. Пукинская, Д.С. Кессель, К.В. Щукина // Ботанический журнал. – 2019. – Т. 104, № 3. – С. 337-362.
130. Пхитиков, А.Б. Оценка качества местообитания животных ООПТ Кабардино-Балкарии на основании дистанционной информации / А.Б. Пхитиков, Р.Х. Пшегусов // Матер. науч.-практ. конф. «Актуальные проблемы заповедного дела на Северном Кавказе». – Махачкала: ДГПУ, 2012. – С. 146-154.
131. Пхитиков, А.Б. Копытные Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики) / А.Б. Пхитиков, Ф.А. Темботова, Р.Х. Пшегусов. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2014. – 100 с.

132. Пхитиков, А.Б. Питание переднеазиатского леопарда (*Panthera pardus saxicolor*) после реинтродукции на Западном и Центральном Кавказе / А.Б. Пхитиков, С.А. Трепет, В.В. Рожнов, Х.-А. Эрнандес-Бланко, А.А. Ячменникова, М.Д. Чистополова, П.И. Вейнберг, З.В. Дзуцев, Н.А. Дронова // Мат. II Межд. рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции хищных млекопитающих. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. – С. 72.
133. Пшегусов, Р.Х. К состоянию фауны хищных птиц (Falconiformes, Aves) на Центральном Кавказе / Р.Х. Пшегусов // Матер. межд. конф. «Горные экосистемы и их компоненты». – Нальчик: Изд-во КБНЦ РАН, 2005. – С. 85-87.
134. Пшегусов, Р.Х. Хищные птицы северного макросклона Центрального Кавказа: дис... канд. биол. наук: 03.02.04 / Пшегусов Рустам Хаталиевич. – Екатеринбург, 2010. – 153 с.
135. Пшегусов, Р.Х. Технологии мониторинга популяций редких видов: теория и практика применения в условиях горных экосистем / Р.Х. Пшегусов // Матер. межд. конф. «Хищные птицы Северного Кавказа и сопредельных регионов: распространение, экология, динамика популяций, охрана». – Ростов-на-Дону: Южный федеральный университет, 2014. – С. 42-53.
136. Пшегусов, Р.Х. Пространственно-временная изменчивость спектральных и термодинамических индексов хвойных лесов охраняемых территорий Центрального и Западного Кавказа / Р.Х. Пшегусов. // Матер. VII Всерос. конф. «Горные экосистемы и их компоненты». – Махачкала: ИП Овчинников, 2019. – С. 245-246.
137. Пшегусов, Р.Х. Технологии дистанционного мониторинга: перспективы исследования / Р.Х. Пшегусов, А.Б. Пхитиков // Мат. III Науч.-практ. конф. молодых ученых РАН «Фундаментальная и прикладная наука глазами молодых ученых. Успехи, перспективы, проблемы и пути решения». – СПб: Наука, 2013. – С. 37-39.
138. Пшегусов, Р.Х. Оценка потенциально пригодных местообитаний редких видов на примере мест гнездования орла-могильника в Кабардино-Балкарии / Р.Х. Пшегусов, А.Б. Пхитиков, И.П. Котлов // Мат. науч. конф. «Технологии сохранения редких видов животных». – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2011. – С. 50.
139. Пшегусов, Р.Х. Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия хищных птиц Кабардино-Балкарии / Р.Х. Пшегусов, Ф.А. Темботова // Юг России: экология, развитие. – 2007. – Т. 2, № 2. – С. 54-56.
140. Пшегусов, Р.Х. Использование данных дистанционного зондирования земли для изучения биологического разнообразия горных территорий (на примере Центрального Кавказа) / Р.Х. Пшегусов, Ф.А. Темботова // Мат. межд. симп. «Устойчивое развитие: Проблемы, концепции, модели». – Нальчик: КБНЦ РАН, 2013. – С. 90-94.
141. Пшегусов, Р.Х. Основные закономерности пространственной локализации различных типов хвойных и хвойно-широколиственных лесов северного макросклона Западного Кавказа по материалам дистанционного зондирования земли / Р.Х. Пшегусов, Ф.А. Темботова, Ю.М. Саблирова // Вопросы лесной науки. – 2019. – Т. 2, № 3. – С. 1-11.
142. Пшегусов, Р.Х. Технологии дистанционного мониторинга: методы прогнозирования и оценки местообитаний редких видов лишайников на Центральном Кавказе / Р.Х. Пшегусов, З.М. Ханов // III (XI) Международной Ботанической Конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге. – СПб: Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 2015. – С. 39.
143. Пшегусов, Р.Х. Стратегии жизни и долгосрочная климатогенная динамика эндемичного кавказского вида *Fritillaria latifolia* Willd. / Р.Х. Пшегусов, В.А. Чадаева, И.В. Тания, Л.М. Абрамова, А.Н. Мустафина // Ученые записки Казанского ГУ. – 2019. – Т. 161, № 4. – С. 571-589.
144. Радде, Г.И. Коллекции Кавказского музея / Г.И. Радде // Зоология. – 1899. – Т.1. – 520 с.

145. Раковская, Э.М. Физическая география России: в 2 т. Т. 2: учебник для студ. учреждений высш. проф. образования / Э.М. Раковская. – М.: Издательский центр «Академия», 2013. – 256 с.
146. Рахматуллина, И.Р. Моделирование условий произрастания и анализ вклада факторов в формирование высокобонитетных насаждений сосны (*Pinus sylvestris* L.) в программе Maxent (на примере Бугульминско-Белебеевской возвышенности в пределах Республики Башкортостан) / И.Р. Рахматуллина, З.З. Рахматуллин, Е.Р. Латыпов // Природообустройство. – 2017. – №3. – С. 104-111.
147. Резник, С.Я. Факторы, определяющие границы ареалов и плотность популяций *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) и амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) / С.Я. Резник // Вестник защиты растений. – 2009. – № 2. – С. 20-28.
148. Рожнов, В.В. Моделирование распределения потенциальных местообитаний переднеазиатского леопарда (*Panthera pardus ciscaucasica*) на Северном Кавказе методом Maxent на основе данных спутникового мониторинга выпущенных в природу животных / В.В. Рожнов, Р.Х. Пшегусов, Х.А. Эрнандес-Бланко, М.Д. Чистополова, А.Б. Пхитиков, С.А. Трепет, Н.А. Дронова, С.В. Найденко, А.А. Ячменникова // Исследование Земли из космоса. – 2020а. – № 2. – С. 35-55.
149. Рожнов В.В. Восстановление леопарда на Кавказе: новый этап (научный подход) / В.В. Рожнов, А.А. Ячменникова, Н.А. Дронова, А.Б. Пхитиков, М.-Р.Д. Магомедов, И.Е. Честин, Р.А. Мнацеканов, И.П. Воцанова, Е.Ю. Блудченко, М.В. Альшинецкий, А.Б. Алибеков. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2020б. – 219 с.
150. Рожнов В.В. Мониторинг переднеазиатского леопарда и других крупных кошек / В.В. Рожнов, А.А. Ячменникова, С.В. Найденко, Х.А. Эрнандес-Бланко, М.Д. Чистополова, П.А. Сорокин, Д.В. Добрынин, О.В. Сухова, А.Д. Поярков, Н.А. Дронова, С.А. Трепет, А.Б. Пхитиков, Р.Х. Пшегусов, М.Р.Д. Магомедов. – М.: КМК, 2018. – 121 с.
151. Россиков, К.Н. Обзор млекопитающих долины реки Малки / К.Н. Россиков // Записки Академии наук. – 1887. – Т. 54. – С. 1-97.
152. Саблирова, Ю.М. Картографирование сосновых лесов на территории национального парка "Приэльбрусье" с использованием данных космической съемки / Ю.М. Саблирова, Р.Х. Пшегусов, М.З. Моллаева, Е.М. Хакунова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2016. – Т. 18, № 5-2. – С. 356-361.
153. Саблирова Ю.М. Типологическое разнообразие сосновых лесов Баксанского ущелья (Центральный Кавказ) / Ю.М. Саблирова, Р.Х. Пшегусов, Ф.А. Темботова // Известия Самарского научного центра РАН. – 2015. – Т. 17, №4(2). – С. 389-394.
154. Самые опасные инвазионные виды России (Топ-100) / Под ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. – 688 с.
155. Сатунин, К.А. Обзор исследования млекопитающих Кавказского края / К.А. Сатунин // Записки Кавказского отделения Рус. геогр. о-ва. – 1903. – Т. 24(2). – С. 1-63.
156. Семенов, У.А. К характеристике популяции кабана (*Sus scrofa atilla* Thomas, 1912) в условиях горных экосистем Тебердинского заповедника / У.А. Семенов // Вестник охотоведения. – 2011. – Т.8, №1. – С. 14-25.
157. Серегин А.П. (ред.) Цифровой гербарий МГУ. Электронный ресурс. –2022. – Режим доступа: <https://plant.depo.msu.ru>.
158. Соколов, В.Е. Млекопитающие Кавказа: Насекомоядные / В.Е. Соколов, А.К. Темботов. – М.: Наука, 1989. – 548 с.
159. Соколов, В.Е. Позвоночные Кавказа. Млекопитающие. Копытные / В.Е. Соколов, А.К. Темботов. – М.: Наука, 1993. – 527 с.

160. Тания, И.В. Редкие виды высших растений Ричинского реликтового национального парка (Республика Абхазия) / И.В. Тания, Л.М. Абрамова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2013. – Т. 15, №3(5). – С. 1457-1461.
161. Темботов, А.К. География млекопитающих Северного Кавказа / А.К. Темботов. – Нальчик: Эльбрус, 1972. – 245 с.
162. Темботов, А.К. Разработка мероприятий по охране и воспроизводству туров Центрального Кавказа для Госохотинспекции при Совете министров КБАССР (заключительный отчет) / А.К. Темботов, К.Р. Айунц, Р.И. Дзуев, Х.А. Кетенчиев, А.К. Уянаев. – Нальчик, 1980. – 57 с.
163. Темботов, А.К. О состоянии биоресурсов охотничье-промысловых млекопитающих Кабардино-Балкарии при различном режиме их охраны / А.К. Темботов, Ф.А. Темботова, М.И. Аккиев, А.Б. Пхитиков, Р.Х. Пшегусов // Проблемы экологии горных территорий. – Нальчик: КБНЦ РАН, 2003. – С. 117-127.
164. Темботов А.К. Проблемы экологии горных территорий / А.К. Темботов, Э.А. Шебзухова, Ф.А. Темботова, А.А. Темботов, И.Л. Ворокова. – Майкоп: Изд-во АГУ, 2001. – 186 с.
165. Темботова, Ф.А. Закономерности изменчивости и эволюции насекомоядных млекопитающих Кавказа: дис... док. биол. наук: 03.00.08 / Темботова Фатимат Асланбиевна. – Нальчик, 1999. – 314 с.
166. Темботова, Ф.А. Состояние популяции кабана (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758) на Центральном Кавказе (в пределах Кабардино-Балкарской Республики) и его перспективы в связи с мероприятиями по борьбе с распространением африканской чумы свиней / Ф.А. Темботова, А.Б. Пхитиков // Вестник охотоведения. – 2011. – Т.8, №1. – С. 54-59.
167. Темботова, Ф.А. Изучение динамики верхней границы леса на территории Центрального Кавказа / Ф.А. Темботова, Р.Х. Пшегусов, Ю.М. Саблирова // Мат. V Всерос. конф. «Горные экосистемы и их компоненты». – Майкоп: ИЭГТ, 2014. – С. 22-23.
168. Темботова, Ф.А. Состояние лесных экосистем горных территорий Кабардино-Балкарии по данным дистанционного зондирования / Ф.А. Темботова, Р.Х. Пшегусов, Ю.М. Тлупова, Р.Х. Темботов, А.З. Ахомготов // Известия Российской академии наук. Серия географическая. – 2012. – № 6. – С. 89-97.
169. Тильба, П.А. Состояние популяций редких видов хищных птиц юго-восточной части российского Причерноморья / П.А. Тильба // Матер. межд. конф. «Хищные птицы Северного Кавказа и сопредельных регионов: распространение, экология, динамика популяций, охрана». – Ростов-на-Дону: Южный федеральный университет, 2014. – С. 177-192.
170. Тумаджанов, И.И. История лесов Северного Кавказа в голоцене / И.И. Тумаджанов // Вопросы голоцена. – Вильнюс, 1961. – С. 249-266.
171. Туров, С.С. Опыт систематического обзора млекопитающих Северной Осетии / С.С. Туров // Ученые записки Северо-Кавказского института краеведения. – 1926. – Т. I. – С. 311-337.
172. Тхазапlicheва, Л.Х. Стратегии выживания некоторых видов геофитов Кабардино-Балкарской Республики / Л.Х. Тхазапlicheва, В.А. Чадаева // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. – 2012. – Т. 154, Кн. 4. – С. 199-205.
173. Уваров, И.А. Структура и функциональные возможности информационной системы TerraNorte для поддержки спутникового мониторинга бореальных экосистем / И.А. Уваров, С.А. Бартаев, В.А. Егоров, Е.А. Лупян, И.А. Нейштадт, Т.С. Ховратович // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2006. – Т. 3, № 2. – С. 375-379.

174. Урбанавичене, И.Н. К лишенофлоре долины реки Ачипсе (Юго-Западный Кавказ, Краснодарский край) / И.Н. Урбанавичене, Г.П. Урбанавичюс // Новости сист. низш. раст. – 2014. – № 48. – С. 315-326.
175. Файвуш, Г.М. О распространении некоторых инвазивных и экспансивных видов растений в Армении и на Кавказе / Г.М. Файвуш, К.Г. Таманян // Takhtajania. – 2011. – №1. – С. 181-185.
176. Ханов, З.М. Опыт использования пространственного анализа и моделирования распространения избранных видов лишайников Центрального Кавказа (на примере Кабардино-Балкарской Республики) / З.М. Ханов, Р.Х. Пшегусов // Мат. II межд. конф. «Лишенология в России: актуальные проблемы и перспективы исследований». – СПб: СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2014. – С. 221-230.
177. Хлебосолов, Е.И. Теория экологической ниши: история и современное состояние / Е.И. Хлебосолов // Русский орнитологический журнал. – 2002. – Вып. 203. – С. 1019-1037.
178. Цепкова, Н.Л. К синтаксономии пастбищных сообществ высокогорных лугов Центрального Кавказа / Н.Л. Цепкова // Труды ВГИ. – Вып. 68. – 1987. – С. 82-96.
179. Цепкова, Н.Л. К синтаксономии синантропной растительности национального природного парка «Приэльбрусье» / Н.Л. Цепкова, Л.М. Абрамова, И.Т. Таумурзаева // Известия КБНЦ РАН. – 2011. – Вып. 6. – С. 49–57.
180. Цепкова, Н.Л. Оценка распространения травяных сообществ на основе данных дистанционного зондирования в мониторинге состояния горных лугов Центрального Кавказа (Кабардино-Балкария) / Н.Л. Цепкова, Р.Х. Пшегусов, З.М. Ханов, А.Ж. Жашуев // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. Т. 17, № 4-2. – С. 428-432.
181. Цепкова, Н.Л. Горные пастбища Кабардино-Балкарии. Методическое пособие / Н.Л. Цепкова, М.Н. Фисун. – Нальчик: КБГСХА, 2005. – 35с.
182. Чадаева, В.А. Современное и прогнозируемое распространение *Sorghum halepense* (L.) Pers. на Кавказе / В.А. Чадаева, Р.Х. Пшегусов // Доклады Адыгской (Черкесской) Международной академии наук. – 2020. – Т. 20, № 1. – С. 46-52.
183. Чадаева, В.А. Закономерности адвентивизации придорожных сообществ юга Российского Причерноморья / В.А. Чадаева, Р.Х. Пшегусов // Ученые записки Казанского ГУ. – 2021. – Т. 163, Кн. 1. – С. 115-136.
184. Численность населения Российской Федерации по муниципальным образованиям на 1 января 2019 года. Электронный ресурс. – 2022. – Режим доступа: http://www.gks.ru/free_doc/doc_2019/bul_dr/mun_obr2019.rar.
185. Чистополова, М.Д. Новый аналитический подход к изучению пространственной структуры популяции дальневосточного леопарда (*Panthera pardus orientalis*) / М.Д. Чистополова, В.В. Рожнов, Х.А. Эрнандес-Бланко, С.В. Найденко, П.А. Сорокин // Экология. – 2018. – № 6. – С. 448-458.
186. Чистополова, М.Д. Отношение реинтродуцированных кавказских леопардов к объектам инфраструктуры человека / М.Д. Чистополова, Х.А. Эрнандес-Бланко, А.А. Ячменникова, С.В. Найденко, А.В. Пхитиков, С.А. Трепет, З.В. Дзуцев, Н.А. Дронова, В.В. Рожнов // Мат. II Межд. рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции хищных млекопитающих. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. – С. 74.
187. Шамсутдинов, З.Ш. О концепции экологической ниши и ее роли в практике конструирования адаптивных аридных пастбищных агроэкосистем / З.Ш. Шамсутдинов, В.М. Косолапов, Э.З. Шамсутдинова, М.В. Благоразумова, Н.З. Шамсутдинов // Сельскохозяйственная биология. – 2018. – Т. 53, № 2. – С. 270-281.

188. Шевцов, А.С. Гнездование стервятника *Neophron percnopterus* в окрестностях Кисловодска / А.С. Шевцов, М.П. Ильях // Русский орнитологический журнал. – 2022. – Т. 31. – С. 3215-3231.
189. Шевченко, Н.Е. Оценка распространения лесов Северо-Западного Кавказа с помощью ГИС-моделирования и анализа историко-географических данных / Н.Е. Шевченко, А.П. Гераськина // Мат. VII всерос. конф. «Аэрокосмические методы и геоинформационные технологии в лесоведении, лесном хозяйстве и экологии (памяти выдающегося ученого-лесоведа, академика ран А.С. Исаева)». – М.: Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, 2019. – С. 173-175.
190. Шитиков, В.К. Модели совместного распределения видов на примере донных сообществ малых рек Волжского бассейна / В.К. Шитиков, Т.Д. Зинченко, Л.В. Головатюк // Журнал общей биологии. – 2021, Т. – 82, № 2. – С. 143-154.
191. Шифферс, Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья / Е.В. Шифферс. – М.-Л.: Наука, 1953. – 400 с.
192. Шовенгердт, Р.А. Дистанционное зондирование. Модели и методы обработки изображений / Р.А. Шовенгердт. – М.: Техносфера, 2010. – 560 с.
193. Шхагапсоев, С.Х. Леса Кабардино-Балкарии: лесопользование, лесоразведение, состав, охрана / С.Х. Шхагапсоев, Л.Б. Курашева. – Нальчик: Изд-во М. и В. Котляровых, 2022. – 340 с.
194. Шхагапсоев, С.Х. Черная книга флоры Кабардино-Балкарской Республики / С.Х. Шхагапсоев, В.А. Чадаева, К.А. Шхагапсоева. – Нальчик: Издательство М. и В. Котляровых, 2021. – 200 с.
195. Эрнандес-Бланко Х.А. Мониторинг кавказского леопарда (*Panthera pardus saxicolor*) после реинтродукции на Российском Кавказе / Х.А. Эрнандес-Бланко, А.А. Ячменникова, М.Д. Чистополова, А.В. Пхитиков, С.А. Трепет, З.В. Дзуцев, П.И. Вейнберг, С.В. Найденко, П.А. Сорокин, Н.А. Дронова, В.В. Рожнов // Мат. II Международ. рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции хищных млекопитающих. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. – С. 10.
196. Ямалов, С.М. Ординация травяных сообществ с участием *Fritillaria latifolia* Рипинского реликтового национального парка (Абхазия) / С.М. Ямалов, И.В. Тания, Г.Р. Хасанова, В.В. Куропаткин // Известия Уфимского научного центра РАН. – 2014. – №3. – С. 108-112.
197. Ярошенко, П.Д. Смены растительного покрова Закавказья в их связи с почвенно-климатическими изменениями и деятельностью человека / П.Д. Ярошенко. – М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1956. – 242 с.
198. Abuladze, A. The analysis of recorded causes of death of adult birds of prey and owls in Georgia in 1973-2011 / A. Abuladze, A. Kandaurov, A. Bukhnikashvili, I. Natradze, M. Kokhia, D. Bekoshvili, O. Gorgadze, G. Edisherashvili, A. Goderidze, A. Gertsvolf, et al. // Int. conf. «The Birds of Prey and Owls of Caucasus». – Tbilisi, Abastumani, 2011. – P. 5-7.
199. Adhikari, D. Modelling the environmental niche and potential distribution of *Magnolia campbellii* Hook. f. & Thomson for its conservation in the Indian Eastern Himalaya / D. Adhikari, P. Singh, R. Tiwary, S. Barik, K. Barik // Plants of Commercial Values. – New Delhi: New India Publishing Agency, 2019. – P. 277-295.
200. Ahmadi, M. Species and space: A combined gap analysis to guide management planning of conservation areas // M. Ahmadi, M.S. Farhadinia, S.A. Cushman, M.-R. Hemami, B. Nezami Balouchi, Jowkar H., W.D. Macdonald // Landscape Ecology. – 2020. – Vol. 35. – P. 1505-1517.
201. Aghababayan, K. The analysis of recorded causes of death of adult birds of prey and owls in Georgia in 1973-2011 / K. Aghababayan, V. Ananyan // Int. conf. «The Birds of Prey and Owls of Caucasus». – Tbilisi, Abastumani, 2011. – P. 7.

202. Akaike, H. A new look at the statistical model identification. / H. Akaike // IEEE Trans. Automat. Contr. – 1974. – Vol. 19(6). – P. 716-723.
203. Akatov, V.V. Factors of variation in the number of adventive species in herbaceous communities of the Western Caucasus / V.V. Akatov, T.V. Akatova, T.G. Eskina // Russian Journal of Ecology. – 2010. – Vol. 41, № 5. – P. 386-392.
204. Akatova, T.V. Elevational distribution of alien plant species in the Western Caucasus / V.V. Akatov, T.V. Akatova // Russian Journal of Biological Invasions. – 2019. – Vol. 10, Iss. 3. – P. 205-219.
205. Akhalkatsi, M. Facilitation of seedling microsites by *Rhododendron caucasicum* extends the *Betula litwinowii* alpine treeline, Caucasus Mountains, Republic of Georgia. / M. Akhalkatsi, O. Abdaladze, G. Nakhutsrishvili, W. Smith // Arct. Antarct. Alp. Res. – 2006. – Vol. – 38(4). – P. 481-488.
206. Akinci, H. Assessment of Tree Vigor Parameters in Successful Establishment of *Dendroctonus micans* on *Picea orientalis* in Turkey / H. Akinci, B.F. Erşen // J Entomol. Res. Soc. – 2016. – Vol. 18(1). – P. 119-125.
207. Akinyemi, F.O. Land degradation assessment in an African dryland context based on the Composite Land Degradation Index and mapping method. / F.O. Akinyemi, L.T. Tlhalerwa, P.N. Eze // Geocarto Int. – 2021. – Vol. 36(16) – P. 1838-1854.
208. Akobia, I. Modelling the potential distribution of subalpine birches (*Betula* spp.) in the Caucasus. / I. Akobia, Z. Janiashvili, V. Metreveli, N. Zazanashvili, K. Batsatsashvili, K. Ugrekhelidze // Community Ecology. – 2022. – Vol. 23. – P. 209-218.
209. Alexander, J.M. Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: current status and future challenges / J.M. Alexander, J.J. Lembrechts, L.A. Cavieres, C. Daehler, S. Haider, Ch. Kueffer, G. Liu, K. McDougall, A. Milbau, A. Pauchard, et al. // Alpine Botany. – 2016. – Vol. 126. – P. 89-103.
210. Allen, R.G. FAO Irrigation and drainage paper No. 56. Crop Evapotranspiration / R.G. Allen, L.S. Pereira, D. Raes, M. Smith. Rome: FAO, 1998. 300 p.
211. Allouche, O. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (tss) / O. Allouche, A. Tsoar, R. Kadmon // J. Appl. Ecol. – 2006. – Vol. 6. – P. 1223-1232.
212. Aiello-Lammens, M.E. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models / M.E. Aiello-Lammens, R.A. Boria, A. Radosavljevic, B. Vilela, R.P. Anderson // Ecography. – 2015. – Vol. 38. – P. 541-545.
213. Anderson, R.P. Harnessing the world's biodiversity data: promise and peril in ecological niche modeling of species distributions / R.P. Anderson // Ann. N. Y. Acad. Sci. – 2012. – Vol. 1260. – P. 66-80.
214. Araujo, M.B. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling / M.B. Araujo, A.T. Peterson // Ecol. – 2012. – Vol. 93. – P. 1527-1539.
215. Arslan, E.S. Present and future potential distribution of the *Pinus nigra* Arnold. and *Pinus sylvestris* L. using Maxent model / E.S. Arslan, Ö.K. Öricü // IJEES. – 2019. – Vol. 9. – P. 787-798.
216. Ashrafzadeh, M. Modeling the response of an endangered flagship predator to climate change in Iran / M. Ashrafzadeh, A. Naghipour, M. Haidarian, I. Khorozyan // Mammal Research. – 2018. – Vol. 64. – P. 1-13.
217. Askerov, E. South-Eastern Lesser Caucasus: The most important landscape for conserving the Leopard (*Panthera pardus*) in the Caucasus region (Mammalia: Felidae) / E. Askerov, T. Talibov, M. Karen, N. Zazanashvili, A. Malkhasyan, P. Fatullayev, A. Heidelberg // Zoology in the Middle East. – 2015. – Vol. 61. – P. 95-101.
218. Atwater, D.Z. Climatic niche shifts are common in introduced plants / D.Z. Atwater, C. Ervine, J.N. Barney // Nature Ecology & Evolution. – 2018. – Vol. 2. – P. 34-43.

219. Bakos, K. Perspectives of hyperspectral data application for vegetation studies / K. Bakos, P. Gamba // *Hungarian Journal of Landscape Ecology*. – 2009. – Vol.7, Issue 1. – P. 81-89.
220. Baldwin R.A. Use of maximum entropy modeling in wildlife research. / R.A. Baldwin *Entropy*. – 2009. – №11. – P. 854-866.
221. Banag, C. Bioclimatic niches of selected endemic *Ixora* species on the Philippines: predicting habitat suitability due to climate change / C. Banag, T. Thrippleton, G.J. Alejandro, B. Reineking, S. Liederschumann // *Plant Ecology*. – 2015. – Vol. 216, Iss. 9. – P. 1325-1340.
222. Banerjee, A.K. Combining ecological niche modeling with genetic lineage information to predict potential distribution of *Mikania micrantha* Kunth in South and Southeast Asia under predicted climate change / A.K. Banerjee, A. Mukherjee, W. Guo, W.L. Ng, Y. Huang // *Global Ecology and Conservation*. – 2019. – Vol. 20. – e00800.
223. Baret, F. TSAVI: A vegetation index which minimizes soil brightness effects on LAI or APAR estimation / F. Baret, G. Guyot, D. Major // *12th Canadian Symposium on Remote Sensing and IGARSS*. – Vancouver, 1989. – P. 48-63.
224. Barve, N. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling / N. Barve, V. Barve, A. Jimenez-Valverde, A. Lira-Noriega, S.P. Maher, A. Peterson, J. Soberon // *Ecol. Model.* – 2011. – Vol. 222. – P. 1810-1819.
225. Batsatsashvili, K. *Fritillaria collina* Adams, Liliaceae / K. Batsatsashvili, Z. Kikvidze, M. Khutsishvili, I. Maisaia, Sh. Sikharulidze, D. Tchelidze, N. Zambrana, R. Bussmann // *Ethnobotany of the Caucasus*. – Dordrecht: Springer International Publishing, 2017. – P. 1-3.
226. Battini, N. Staying ahead of invaders: Using species distribution modeling to predict alien species' potential niche shifts / N. Battini, N. Farias, C. Giachetti, E. Schwindt, A. Bortolus // *MEPS*. – 2019. – Vol. 612. – P. 127-140.
227. Beck, P. *Betula pendula*, *Betula pubescens* and other birches in Europe: distribution, habitat, usage and threats / P. Beck, G. Caudullo, D. de Rigo, W. Tinner // *European Atlas of Forest Tree Species*. – Luxembourg: Publ. Off. EU, 2016. – e010226+
228. Becker, T. Altitudinal distribution of alien plant species in the Swiss Alps / T. Becker, H. Dietz, R. Billeter, H. Buschmann, P.J. Edwards // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. – 2005. – Vol. 7. – P. 173-183.
229. Benesperi, R. Successful conservation of the endangered forest lichen *Lobaria pulmonaria* requires knowledge of fine-scale population structure / R. Benesperi, J. Nascimbene, L. Lazzaro, S. Longinotti, P. Giordani // *Fungal Ecology*. – 2018. – Vol. 33. – P. 65-71.
230. Bengtsson, J.B. Grasslands – more important for ecosystem services than you might think. / J.B. Bengtsson, J.M.B. Ullock, B.E. Goh, C.E. Verson, T.E. Verson, T. O'Connor, P.J. O'Farrell, H.G. Smith, R. Lindborg // *Ecosphere*. – 2019. – 10:e02582.
231. Benning, T.L. Interactions of climate change with biological invasions and land use in the Hawaiian Modeling the fate of endemic birds using geographic information system / T.L. Benning, D. LaPointe, C.T. Atkinson, P.M. Vitousek // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2002. – Vol. 99(22). – P.14-46.
232. Blaschke, T. Object based image analysis for remote sensing. *ISPRS J. Photogramm* / T. Blaschke // *Remote Sens*. – 2010. – Vol. 65. – P. 2-16.
233. Bleyhl, B. Mapping the distribution and habitat of Persian leopard across its historical range / B. Bleyhl, P. Gemgross, E. Askerov, M. Farhadinia, A. Ghoddousi, A. Heidelberg, I. Khorozyan, M. Karen, D. Mengüllüoğlu, S. Ostrowski, T. Rosen, V. Rozhnov et al. // *Cat News*. – 2022. – Iss. 15. – P. 9-18.

234. Bosch, O.J.H. Degradation of the semi-arid grasslands of southern Africa. / O.J.H. Bosch // *J Arid Environ.* – 1989. – Vol. 16(2). – P. 165-175.
235. Bowen, A.K.M. Temperature, topography, soil characteristics, and NDVI drive habitat preferences of a shade-tolerant invasive grass / A.K.M. Bowen, H.H.M. Stevens // *Ecology and Evolution.* – 2020. – Vol. 10. – P. 10785-10797.
236. Boyce, M.S. 2002. Evaluating resource selection functions. / M.S. Boyce, P.R. Vernier, S.E. Nielsen, F.K.A. Schmiegelow // *Ecol Modell.* – Vol. 157(2-3). – P. 281-300.
237. Breitenmoser, U. Short Communication: Transboundary leopard conservation in the Lesser Caucasus and the Alborz Range / U. Breitenmoser, E. Askerov, M. Soofi, Ch. Breitenmoser-Würsten, A. Heidelberg, M. Karen, N. Zazanashvili // *Cat News.* – 2017. Iss. 65 – P. 65.
238. Brooker, R.W. / R.W. Brooker, R.M. Callaway, L.A. Cavieres, Z. Kikvidze, C.J. Lortie, R. Michalet, F.I. Pugnaire, A. Valiente-Banuet, T.G. Whitham. Don't diss integration: a comment on Ricklefs' disintegrating communities // *The American Naturalist.* 2009. – Vol. 174. – P. 919-927.
239. Brunialti, G. Structural variables drive the distribution of the sensitive lichen *Lobaria pulmonaria* in Mediterranean old-growth forests / G. Brunialti, L. Frati, S. Ravera // *Ecological Indicators.* – 2015. – Vol. 53. – P. 37-42.
240. Buchner, J. Land-cover change in the Caucasus Mountains since 1987 based on the topographic correction of multi-temporal Landsat composites / J. Buchner, H. Yin, D. Frantz, T. Kuemmerle, E. Askerov, T. Bakuradze, B. Bleyhl, N. Elizbarashvili, A. Komarova, K. Lewińska, et al. // *Remote Sensing of Environment.* – 2020. – Vol. 248. – 111967.
241. Buckley, A. Understanding curvature rasters [Electronic resource]. – 2010. – Accessed: <https://blogs.esri.com/esri/arcgis/2010/10/27/understanding-curvature-rasters>.
242. Buhl-Mortensen, L. Vulnerable marine ecosystems (VMEs): Coral and sponge VMEs in Arctic and sub-Arctic waters – Distribution and threats / L. Buhl-Mortensen, J. Burgos, P. Steingrund, P. Buhl-Mortensen, S. Olafsdottir, S. Ragnarsson. – Copenhagen: Nordisk Ministerråd, 2019. – P. 144.
243. Burnham, KP. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. / K.P. Burnham, D.R. Anderson. – New York (NY): Springer-Verlag, 2002. – 341 p.
244. Burquez, A. Mexican grasslands and the changing aridlands of Mexico: An overview and a case study in Northwestern Mexico / A. Burquez, A. Martinez-Yrzar, M. Miller, K. Rojas, Q. Mara, D. Yetman // *Proceedings RMRS-P-3.* – Fort Collins: Rocky Mountain Research Station, 1998. – P. 21-32.
245. Carlsson, R. Status of the Red-Listed Lichen *Lobaria pulmonaria* on the Åland Islands, SW Finland / R. Carlsson, K. Nilsson // *Annales Botanici Fennici.* – 2009. – Vol. 46(6). – P. 549-554.
246. Carvalho, M. Modeling ecological niche of tree species in Brazilian tropical area. / M. Carvalho, L. Gomide, R. Santos, J. Scolforo, L. Carvalho, J. Mello // *CERNE.* – 2017. – Vol. 23. – P. 229-240.
247. Chadaeva V. Stages of grassland degradation in subalpine ecosystems of the Central Caucasus, Russia / V. Chadaeva, O. Gorobtsova, R. Pshegusov, N. Tsepikova, R. Tembotov, Z. Khanov, F. Gedgafova, A. Zhashuev, T. Uligova, E. Khakunova, E. Stepanyan // *Chilean Journal of Agricultural Research.* – 2021a. – Vol. 81, Iss. 04. – P. 630-642.
248. Chadaeva, V. Identification of degradation factors in mountain semiarid rangelands using remote sensing data integrated into spatial distribution modelling and ecological niche theory / V. Chadaeva, R. Pshegusov // *Geocarto International.* – 2022. – DOI:10.1080/10106049.2022.2096701.
249. Chadaeva, V.A. Materials for the Blacklist of the Central Caucasus Flora (Kabardino-Balkar Republic): Part II / V.A. Chadaeva, S.H. Shhagapsoev, N.L. Tsepikova, K.A. Shhagapsoeva // *Russian Journal of Biological Invasions.* – 2019. – Vol. 10, №. 3. – P. 269-281.

250. Chadaeva, V. Invasive species in the grasslands of the Central Caucasus / V. Chadaeva, N. Tsepkova, R. Pshegusov, E. Stepanyan, A. Zhashuev, A. Maremkulova, Z. Khanov // Issue BIO Web of Conferences. – 2021b. – Vol. 35. – Article Number 00007.
251. Christmas, M.J. Constraints to and conservation implications for climate change adaptation in plants. / M.J. Christmas, M.F. Breed, A.J. Lowe // Conservation Genetics. – 2016. – Vol. 17, Iss. 2. – P. 305-320.
252. Cipriotti, P.A. Combined effects of grazing management and climate on semi-arid steppes: Hysteresis dynamics prevent recovery of degraded rangelands. / P.A. Cipriotti, M.R. Aguiar, Th. Wiegand, J.M. Paruelo // J Appl Ecol. – 2019. – Vol. 56(9) – P. 2155-2165.
253. Coban, S. Spatial stand structure analysis of Uludağ fir forests in the Northwest of Turkey / S. Coban // Appl Ecol Env Res. – 2020. – Vol. 18(5) – P. 7353-7367.
254. Çomakli, E. The comparison of botanical composition and the condition and health class of different rangeland sites in forest ecosystem. / E. Çomakli, M.K. Güllap, T. Çomakli, A. Bilgili // Turk J Agric For. – 2021. – Vol. 45. – P. 349-355.
255. Conrad, O. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4. / O. Conrad, B. Bechtel, M. Bock, H. Dietrich, E. Fischer, L. Gerlitz // Geosci Model Dev. – 2015. – Vol. 8. – P. 1991-2007.
256. Crippen, R.E. Calculating the Vegetation Index Faster / R.E. Crippen // Remote Sensing of Environment. – 1990. – Vol. 34. – P. 71-73.
257. Daget, P. Mediterranean bioclimate and its variation in the Palaearctic region / P. Daget, L. Ahdali, P. David Mediterranean-type ecosystems, a data source book. – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988. – P. 139-148
258. Dagtekin, D. Past, present and future distributions of Oriental beech (*Fagus orientalis*) under climate change projections. / D. Dagtekin, E. Şahan, Th. Denk, N. Köse, N. Dalfes // PLoS ONE. – 2020. – Vol. 15(11). – e0242280.
259. Danielson J., Gesch D. Global Multi-resolution Terrain Elevation Data 2010 (GMTED2010): U.S. Geological Survey Open File Report 2011–1073. – 26 p.
260. Davis, M.A. Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity / M.A. Davis, K. Thompson, J.P. Grime // Ecography. – 2005. – Vol. 28, № 5. – P. 696-704.
261. De Marco, P. Evaluating collinearity effects on species distribution models: An approach based on virtual species simulation / P. De Marco, C.C. Nobrega // PLoS ONE. – 2018. – Vol. 13(9). – e0202403.
262. Deng, L. Grassland responses to grazing disturbance: plant diversity changes with grazing intensity in a desert steppe / L. Deng, S. Sweeney, Z.P. Shangguan // Grass Forage Sci. – 2014. – Vol. 69. – P. 524-533.
263. Dgebuadze, Yu.Yu. Invasions of alien species in Holarctic: Some results and perspective of investigations / Yu.Yu. Dgebuadze // Russian Journal of Biological Invasions. – 2014. – Vol. 5., Issue 2. – P. 61-64.
264. Di Nuzzo, L. Microclimatic Alteration after Logging Affects the Growth of the Endangered Lichen *Lobaria pulmonaria* / L. Di Nuzzo, P. Giordani, R. Benesperi, G. Brunialti, Z. Fačková, et al. // Plants. – 2022. – Vol. 11(3). – 295.
265. Dormann, C.F. Components of uncertainty in species distribution analysis: a case study of the Great Grey Shrike / C.F. Dormann, O. Purschke, J.R. Marquez, S. Lautenbach, B. Schroeder, J.R. Garcia Marquez, et al. // Ecology. – 2008. – Vol. 89. – P. 3371-3386.
266. Dormann, C. // Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance / C. Dormann, J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, T. Diekötter, J. García Márquez, B. Gruber, B. Lafourcade, P. Leitão, et al. // Ecography. – 2013. – Vol. 36. – P. 27-46.

267. Duarte, A. Species Distribution Modeling. / A. Duarte, S.L. Whitlock, J.T. Peterson // Encyclopedia of Ecology (Second Edition). – Oxford: Academic Press, 2019. P. 189-198.
268. Dube, T. Water quality monitoring in sub-Saharan African lakes: a review of remote sensing applications / T. Dube, O. Mutanga, K. Seutloali, S. Adelabu, C. Shoko // African Journal of Aquatic Science. – 2015. – Vol. 40(1). – P. 1-7.
269. Dyke, F.V. Conservation Biology. Foundations, Concepts, Applications / F.V. Dyke. – Dordrecht: Springer, 2008. – 459 p.
270. Eaton, S. Local experimental growth rates respond to macroclimate for the lichen epiphyte *Lobaria pulmonaria* / S. Eaton, C.J. Ellis // Plant Ecol Divers. – 2012. – Vol. 5. – P. 365-372.
271. Ebeling, S. Predicting the spread of an invasive plant: Combining experiments and ecological niche model / S. Ebeling, E. Welk, H. Auge, H. Bruelheide // Ecography. – 2008. – Vol. 31. – P. 709-719.
272. Ebrahimi, A. Habitat suitability of Persian leopard (*Panthera pardus saxicolor*) in Iran in future / A. Ebrahimi, A. Farashi, A. Rashki // Environ. Earth Sci. – 2017. – Vol. 76(20). – P. 697-707.
273. Edisherashvili, G. Birds of prey and owls of the Shida Kartli Region, Georgia / G. Edisherashvili // Int. conf. «The Birds of Prey and Owls of Caucasus». – Tbilisi, Abastumani, 2011. – P. 16-18.
274. Egoshin, A.V. Modeling of spatial distribution of adventive species on the territory of Big Sochi / A.V. Egoshin // European Geographical Studies. – 2015. – Vol. 8, № 4. – P. 175-180.
275. Elith, J. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time / J. Elith, J.R. Leathwick // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. – 2009. – Vol. 40(1). – P. 677-697.
276. Elith, J. Species distribution modeling / J. Elith, J. Franklin // Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition). – Oxford: Academic Press, 2013. – P. 692-705.
277. Elith, J. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data / J. Elith, C.H. Graham, R.P. Anderson, M. Dudik, et al. // Ecography. – 2006. Vol. 29, Iss. 2. – P. 129-151.
278. Elith, J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists / J. Elith, S.J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y.E. Chee, C.J. Yates // Diversity Distrib. – 2011. – Vol. 17, № 1. – P. 43-57.
279. Ellis, Ch. Bioclimatic Models and the Risk to Lichen Diversity / Ch. Ellis // Diversity. – 2019. – Vol. 11. – P. 54.
280. Elvidge, C.D. Influence of rock-soil spectral variation on the assessment of green biomass / C.D. Elvidge, R.J.P. Lyon // Remote Sensing of Environment. – 1985. – Vol. 17. – P. 265-269.
281. Emberger, L. A biogeographic classification of climates / L. Emberger // Researches and developments in Montpellier Botanical Laboratory. – 1955. – Vol. 7. – P. 3-43
282. ENVIREM. Environmental rasters for ecological modeling [Electronic resource]. – 2022. – Accessed: <https://envirem.github.io/>
283. Erfanian, B. A presence-only habitat suitability model for Persian leopard *Panthera pardus saxicolor* in Golestan National Park, Iran / B. Erfanian, S. Hamedmirkarimi, M. Salman, H. Rezaei // Wildlife Biology. – 2013. – Vol. 19. – P. 170-178.
284. Etzold, J. Sub-alpine and alpine grassland communities in the northeastern Greater Caucasus of Azerbaijan / J. Etzold, F. Munzner, M. Manthey // Applied Vegetation Science. – 2016. – Vol. 19. – P. 316-335.
285. Farhadinia, M.S. Anchoring and adjusting amidst humans: Ranging behavior of Persian leopards along the Iran-Turkmenistan borderland / M.S. Farhadinia, P.J. Johnson, D.W. Macdonald, L.T.B. Hunter // PLoS ONE. – 2018a. – Vol. 13, № 5. – e0196602.
286. Farhadinia, M.S. Persian leopard predation patterns and kill rates in the Iran-Turkmenistan borderland / M.S. Farhadinia, P.J. Johnson, L.T.B. Hunter, D.W. Macdonald // Journal of Mammalogy. – 2018b. – Vol. 99. – P. 713-723.

287. Farhadinia, M. A paradox of local abundance amidst regional rarity: the value of montane refugia for Persian leopard conservation / M. Farhadinia, B. Mcclintock, P. Johnson, P. Behnoud, K. Hobeali, P. Moghadas, L. Hunter, D. Macdonald // *Scientific Reports*. – 2019. – Vol. 9. – 14622.
288. Farhadinia, M. Status of Persian leopards in northern Iran and Central Asia / M. Farhadinia, M. Soofi, T. Rosen, P. Moghadas, K. Hobeali, P. Behnoud, A. Amanov, H. Hojamuradov, N. Hudaikuliev et al. // – 2022. – Iss. 15. – P. 29-35.
289. Fick, S. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas / S. Fick, R. Hijmans // *International Journal of Climatology*. – 2017. – Vol. 37. – 10.1002/joc.5086.
290. Fielding, A.H. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models / A.H. Fielding, J.F. Bell // *Environ Conserv.* – 1997. – Vol. 24. – P. 38-49.
291. Flores-Tolentino, M. Ecological niche models as a tool for estimating the distribution of plant communities / M. Flores-Tolentino, E.L. Ortiz, J. Villaseñor // *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2019. – Vol. 90. – e902829.
292. Fos, S. Redescubrimiento del líquen *Lobaria pulmonaria*, aparentemente extinto en la comunidad Valenciana / S. Fos, M. Gómez-Serrano, M. Moreno, M. Carles // *Flora Montiberica*. – 2017. – Vol. 67. – P. 114-119.
293. Franklin, J. Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction (Ecology, Biodiversity and Conservation) / J. Franklin. – New York: Cambridge University Press, 2010. 338 p.
294. Gasparyan, A. The first record of *Lobaria pulmonaria* from Armenia / A. Gasparyan, H. Sipman // *Herzogia*. – 2020. – Vol. 33. – P. 554-558.
295. Gavashelishvili, A. Modelling the habitat requirements of leopard *Panthera pardus* in west and central Asia / A. Gavashelishvili, V. Lukarevskiy // *Journal of Applied Ecology*. – 2008. – Vol. 45. – P. 579-588.
296. Gavashelishvili, A. Geographic information system-based modelling of vulture response to carcass appearance in the Caucasus / A. Gavashelishvili, M. Mcgrady // *Journal of Zoology*. – 2006. – Vol. 269(3). – P. 365-372.
297. GBIF. Global Biodiversity Information Facility [Electronic resource]. – 2022. – Accessed: <https://www.gbif.org/>.
298. Ginszt, T. The first observation of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. on *Malus domestica* Borkh. in the Białowieża Forest / T. Ginszt, A. Laskowska-Ginszt, M. Wołkowycki // *Sylvan*. – 2022. – Vol. 166. – P. 297-308.
299. Glover-Kapfer, P.A. training manual for habitat suitability and connectivity modeling using tigers (*Panthera tigris*) in Bhutan as example. Technical Report / P.A. Glover-Kapfer. Bhutan: WWF, 2015. – 144 p.
300. Ghoddousi, A. Assessing the role of livestock in big cat prey choice using spatiotemporal availability patterns / A. Ghoddousi, M. Soofi, A. Khaleghi Hamidi, T. Lumetsberger, L. Egli, I. Khorozyan, B. Kiabi, M. Waltert // *PLoS ONE*. – 2016. – Vol. 11(4). – 0153439.
301. Ghoddousi, A. Integrating remote sensing and interview data for the identification of a leopard corridor in the Alborz Mountains, Iran / A. Ghoddousi, B. Bleyhl, D. Ashayeri, P. Moghadas, P. Sepahvand, Sh. Shokri, A. Khaleghi Hamidi, M. Soofi, T. Kuemmerle // *Conference «Conservation Asia»*. – Bishkek, 2018. – P. 65.
302. Ghoddousi, A. Distribution and status of the Persian leopard in its western range / A. Ghoddousi, H. Abolghasemi, M. Arianejad, Gh. Mozafari, L. Joolae, M. Mousavi, D. Nayeri, Ch. Raeesi, H. Raza, P. Sepahvand // – 2022a – Iss. 15. – P. 36-41.
303. Ghoddousi, A., B. Bleyhl, Askerov, E., Heidelberg, A., Kabir, M., Lortkipanidze, B., Karen, M., Mengüllüoğlu, D., Moheb, Z., Mousavi, M., Pkhitikov, A., et al. A range-wide monitoring framework for the

Persian leopard and its prey / A. Ghoddousi, B. Bleyhl, E. Askerov, A. Heidelberg, M. Kabir, B. Lortkipanidze, M. Karen, D. Mengüllüoğlu, Z. Moheb, M. Mousavi, A. Pkhitikov, et al. // – 2022b. – Iss. 15. – P. 61-66.

304. Gokturk, A. Stand structure and spatial distribution of trees at different developmental stages and stand layers in mixed stands in Artvin region, Turkey / A. Gokturk, H. Tıraş // Appl Ecol Env Res. – 2020. – Vol. 18(5). – P. 6163-6179.

305. Goolsby, D. Shrub expansion in northern Chihuahuan Desert grasslands: spatial patterns and biophysical constraints / D. Goolsby, B. Bestelmeyer, S. Archer // Proceedings of the 93rd Ecological Society of America Annual Meeting. – WI: Milwaukee, 2008.

306. Gordo, O. Do changes in climate patterns in wintering areas affect the timing of the spring arrival of trans-Saharan migrant birds? / O. Gordo, L. Brotons, X. Ferrer, P. Comas // Global Change Biology. – 2005. – Vol. 11(1). – P. 12.

307. Gou, F., Liang W., Sun Sh., Jin Zh., Zhang W., Yan J. Analysis of the desertification dynamics of sandy lands in Northern China over the period 2000-2017 / F. Gou, W. Liang, Sh. Sun, Zh. Jin, W. Zhang, J. Yan // Geocarto Int. – 2021. – Vol. 36(17). – P. 1938-1959.

308. Grinnell J. An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley with especial reference to the distributional problems presented / J. Grinnell // Univ. Colorado Publication in Zoology. – 1914. – № 12. – P. 51-294.

309. Grinnell J. The niche relationships of the California thrasher / J. Grinnell // The Auk. – 1917. – Vol. 34. – P. 427-433.

310. Gruber, S. Land-surface parameters and objects in hydrology. In book: Geomorphometry: Concepts, Software, Applications / S. Gruber, S. Peckham. – Amsterdam: Elsevier, 2009. – P. 121-140.

311. Gu, W. Spatial pattern in the occurrence of the lichen *Lobaria pulmonaria* in managed and virgin boreal forests / W. Gu, M. Kuusinen, T. Kontinen, I. Hanski // Ecography. – 2001. – Vol. 24. – P. 139-150.

312. Guerrina M. Knowing the past to forecast the future: a case study on a relictual, endemic species of the SW Alps, *Berardia subacaulis* / M. Guerrina, E. Conti, L. Minuto, G. Casazza // Regional Environmental Change. – 2016. – Vol. 16, Iss. 4. – P. 1035-1045.

313. Guisan, A. Unifying niche shift studies: insights from biological invasions / A. Guisan, B. Petitpierre, O. Broennimann, C. Daehler, Ch. Kueffer // TREE. – 2014. – Vol. 29(5). – P. 260-269.

314. Guisan, A. Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R / A. Guisan, W. Thuiller, N. Zimmermann. – Cambridge: University Printing House, 2017. 462 p. 10.1017/9781139028271.

315. Guisan, A. Predictive habitat distribution models in ecology. / A. Guisan, N.E. Zimmermann // Ecological Modelling. – 2000. – Vol. 135. – P. 147-186.

316. Güney, D. Turna I., Atar F., Bayraktar A., Yahyaoglu Z. Genetic diversity of *Picea orientalis* (L.) Link populations in Turkey / D. Güney, I. Turna, F. Atar, A. Bayraktar, Z. Yahyaoglu // Şumarski list. – 2019. – Vol. 143. – P. 547-547.

317. Guo, X. Light grazing significantly reduces soil water storage in alpine grasslands on the Qinghai-Tibet plateau / X. Guo, L. Dai, Q. Li, D. Qian, G. Cao, H. Zhou, Y. Du // Sustainability. – 2020. – Vol. 12. – P. 2523.

318. Habibi, B.G. Soil stabilizing characteristics of rangelands vegetation in Northwest Iran (Misho rangelands protected location of Shabestar) / B.G. Habibi, A. Aghajanzadeh-Golshani, Z.Sh. Sobh, Z. Bazhrang // Asian J Plant Sci. – 2007. – Vol. 6(6). – P. 1020-1023.

319. Haider, S. The role of bioclimatic origin, residence time and habitat context in shaping non-native plant distributions along an altitudinal gradient / S. Haider, J. Alexander, H. Dietz, L. Trepl, P.J. Edwards, C. Kueffer // Biological Invasions. – 2010. – Vol. 12. – P. 4003-4018.

320. Halabuk, A. Modelling of grassland distribution in the Poloniny National Park / A. Halabuk, L. Halada // *Ekológia (Bratislava)*. – 2006. – Vol. 25(3). – P. 322-333.
321. Hammer, O. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis / O. Hammer, D. Harper, P. Ryan // *Palaeontologia Electronica*. – 2001. – Vol. 4. – P. 1-9.
322. Hansen, W. Analyzing *Betula litwinowii* encroachment and reforestation in the Kazbegi region, Greater Caucasus, Georgia / W. Hansen, A. Magiera, T. Theissen, R. Waldhardt, A. Otte // *J. Veg. Sci.* – 2017. – Vol. 29(1). – P. 110-123.
323. Harmse, Ch., Kellner K., Dreber N. Restoring productive rangelands: A comparative assessment of selective and non-selective chemical bush control in a semi-arid Kalahari savanna / Ch. Harmse, K. Kellner, N. Dreber // *J. Arid Environ.* – 2016. – Vol. 135. – P. 39-49.
324. He, Y. Detecting grassland spatial variation by a wavelet approach / Y. He, X. Guo, B. Si // *Int J Remote Sens.* – 2007. – Vol. 28(7). – P. 1527-1545.
325. Hemami, M.-R. Morphological diversity and ecological niche divergence in goitered and sand gazelles / M.-R. Hemami, R. Khosravi, C. Groves, M. Ahmadi // *Ecol Evol.* – 2020. – Vol. 10(20). – P. 11535-11548.
326. Hengl, T. SoilGrids250m: Global gridded soil information based on machine learning / T. Hengl, J. Mendes de Jesus, G.B.M. Heuvelink, M. Ruiperez Gonzalez, M. Kilibarda, A. Blagotić, et al. // *PLoS ONE*. – 2017. – Vol. 12(2). – e0169748.
327. Hijmans, R.J. Cross-validation of species distribution models: removing spatial sorting bias and calibration with a null model / R.J. Hijmans // *Ecology*. – 2012. – Vol. 93. – P. 679-688.
328. Hijmans, R.J. raster: geographic data analysis and modeling. – R package ver. 2.9-5 / R.J. Hijmans. – 2019. – Accessed: <https://cran.r-project.org/package=raster>>.
329. Hijmans, R.J. Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas / R.J. Hijmans, S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones, A. Jarvis // *International Journal of Climatology*. – 2005. – Vol. 25. – P. 1965-1978.
330. Hijmans, R.J. dismo: Species Distribution Modeling. R package version 1.3-3. / R.J. Hijmans, S.J. Phillips, J. Leathwick, J. Elith. – 2017. – Accessed: <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>.
331. Hilmo, O. Establishment success of lichen diaspores in young and old boreal rainforests: A comparison between *Lobaria pulmonaria* and *L. scrobiculata* / O. Hilmo, L. Rocha, H. Holien, Y. Gauslaa // *The Lichenologist*. – 2011. – Vol. 43. – P. 241-255.
332. Holechek, J.L. Range Management: Principles and Practices. / J.L. Holechek, R.D. Pieper, C.H. Herbel. – New York (NY): Prentice Hall, 2011. – 444 p.
333. Holt, E.A. Do lichens show latitudinal patterns of diversity? / E.A. Holt, R. Bradford, I. Garcia // *Fungal Ecol.* – 2015. – Vol. 15. – P. 63-72.
334. Hosseini, M. Landscape connectivity for mammalian megafauna along the Iran-Turkmenistan-Afghanistan borderland / M. Hosseini, A. Farashi, A. Khani, M.S. Farhadinia // *J. Nat. Conserv.* – 2019. – Vol. 52. – 125735.
335. Huete, A.R. A Soil-Adjusted Vegetation Index (SAVI) / A.R. Huete // *Remote Sensing of Environment*. – 1988. – Vol. 25. – P. 295-309.
336. Hunt, R. Remote Sensing of Rangeland Biodiversity / R. Hunt, C. Wang, D. Booth, S. Cox, L. Kumar, M. Reeves // *Remote sensing handbook: Land resources monitoring, modeling, and mapping with remote sensing*. – Boca Raton: CRC Press, 2015. – P. 277-295.
337. Hurvich, C.M. Regression and time series model selection in small samples / C.M. Hurvich, C.L. Tsai // *Biometrika*. – 1989. – Vol. 76. – P. 297-307.

338. Hutchinson, G.E. Concluding Remarks / G.E. Hutchinson // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. – 1957. – Vol. 22. – P. 415-427.
339. Ignatenko, R. The population structure of the lichen *Lobaria pulmonaria* in the middle boreal forests depends on the time-since-disturbance / R. Ignatenko, V. Tarasova // Folia Cryptogamica Estonica. – 2018. – Vol. 54. – P. 83-94.
340. Ignatenko, R. Population characteristics of cephalolichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. at the northern limit of its range (Northwest Russia, Republic of Karelia / R. Ignatenko, V. Tarasova // Czech Polar Reports. – 2020. – Vol. 10(2). – P. 236-251.
341. Irfan-Ullah, M. Mapping the geographic distribution of *Aglaia bourdillonii* Gamble (Meliaceae), an endemic and threatened plant, using ecological niche modeling / M. Irfan-Ullah, G. Amarnath, M.S.R. Murthy, A.T. Peterson // Plant Conservation and Biodiversity. – Dordrecht: Springer, 2006. – P. 343-351.
342. IUCN Red list of threatened species [Electronic resource]. – 2022. – Accessed: <https://www.iucnredlist.org/>
343. Ivanova, N. Factors limiting distribution of the rare lichen species *Lobaria pulmonaria* (in forests of the Kologriv Forest Nature Reserve) / N. Ivanova // Biology Bulletin. – 2015. – Vol. 42. – P. 187-96.
344. Ivany, J. Germination, growth, development, and control of *Galinsoga* / J. Ivany, R. Sweet // Weed Science. – 2017. – Vol. 21, Iss. 1. – P. 41-45.
345. Jablonski, D. Biotic interactions and macroevolution: extensions and mismatches across scales and levels / D. Jablonski // Evolution. – Vol. 2008. 62, – P. 715-739.
346. Jafari, A. Persian leopard and wild sheep distribution modeling using the Maxent model in the Tang-e-Sayad protected area, Iran / A. Jafari, R. Zamani-Ahmadmahmoodi, I. Mirzaei // Mammalia. – 2018. – Vol. 83. – P. 84-96.
347. Jensen, L. Predicting the distribution of *Carpinus betulus* in Denmark with Ellenberg's Climate Quotient / L. Jensen, J. Lawesson, H. Balslev, M. Forchhammer // Nordic J of Botany. – 2008. – Vol. 23. – P. 57-67.
348. Jensen, M. Spatial Modeling of Rangeland Potential Vegetation Environments / M. Jensen, J. Dibenedetto, J. Barber, C. Montagne, P. Bourgeron // Journal of Range Management. – 2001. – Vol. 54(5). – P. 528-536.
349. Jiménez-Valverde. Use of niche models in invasive species risk assessments / A. Jiménez-Valverde, A. Peterson, J. Soberón, M. Overton, P. Aragón, J.M. Lobo // Biol Invasions. – 2011. – Vol. 13. – P. 2785-2797.
350. Jüriado, I. Threatened forest lichen *Lobaria pulmonaria* – its past, present and future in Estonia Forestry Studies / I. Jüriado, J. Liira // Metsanduslikud Uurimused. – 2010. – Vol. 53. – P. 15-24.
351. Jüriado, I. Dispersal ecology of the endangered woodland lichen *Lobaria pulmonaria* in managed hemiboreal forest landscape / I. Jüriado, J. Liira, D. Csencsics, I. Widmer, C. Adolf, Ch. Scheidegger // Biodiversity and Conservation. – 2011. – Vol. 20. – P. 1803-1819.
352. Jursik, M. Germination, emergence and dormancy of *Galinsoga ciliata* Blake / M. Jursik, J. Soukup, J. Holec, V. Kohout // Journal of Plant Diseases and Protection. – 2002. – Vol. 2. – P. 205-211.
353. Kaboodvandpour, Sh. Habitat suitability and connectivity implications for the conservation of the Persian leopard along the Iran–Iraq border / Sh. Kaboodvandpour, K. Almasieh, N. Zamani // Ecology and Evolution. – 2021. – Vol. 11(19). – 13464-13474.
354. Karimov, T. The Status of Vultures *Neophron percnopterus*, *Gypaetus barbatus*, *Gyps fulvus*, *Aegypius monachus* (Accipitriformes) in Azerbaijan / T. Karimov, A. Mammadov // Ukrainian Journal of Ecology. – 2019. – 9(4). – P. 565-570.

355. Kassambara, A. Factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses / A. Kassambara, F. Mundt. – 2019. – Accessed: <https://CRAN.Rproject.org/package>.
356. Kaufman, Y.J. Atmospherically resistant vegetation index (ARVI) for EOS-MODIS / Y.J. Kaufman, D. Tanre // Proc. IEEE Int. Geosci. and Remote Sensing Symp. '92. – New York: IEEE, 1992. – P. 261-270.
357. Kaufmann, R.K. Environmental Science / R.K. Kaufmann, C.J. Cleveland. – Boston: McGraw-Hill Higher Education, 2008. – 552 p.
358. Keane, R.M. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis / R.M. Keane, M.J. Crawley // Trends Ecol Evol. – 2002. – Vol. 17(4). – P. 164-170.
359. Kessel, D.S. Birch forests with *Rhododendron caucasicum* (Ericaceae) in the Central and Eastern part of the North Caucasus / D.S. Kessel, M. Gadzhiataev, Z.I. Abdurakhmanova, K.V. Shchukina, N. Liksakova // Botanical herald of the North Caucasus. – 2020. – Vol. 6. – P. 46-56.
360. Khalaf-Prinz Sakerfalke von Jaffa, N. The Persian or Iranian Leopard (*Panthera pardus saxicolor*, Pocock 1927) / N. Khalaf-Prinz Sakerfalke von Jaffa // Gazelle. – 2008. – Vol. 77. – P. 1-15.
361. Khanov, Z. Modeling of population dynamics of the protected lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in the Caucasus / Z. Khanov, R. Pshegusov // Issue BIO Web of Conferences. – 2021. – Vol. 35. – 00015.
362. Khorozyan, I. The Persian leopard prowls its way to survival. Endangered Species Research / I. Khorozyan, A. Malkhasyan, Sh. Asmaryan // – 2005. – Vol. 22. – P. 51-60.
363. Khorozyan, I. Abramov Using geographical mapping and occupancy modeling to study the distribution of the critically endangered leopard (*Panthera pardus*) population in Armenia / I. Khorozyan, A. Malkhasyan, Sh. Asmaryan, A. Abramov // Spatial complexity, informatics, and wildlife conservation. – Tokyo: Springer Japan, 2010. – P. 331-347
364. Khorozyan, I. Cattle selectivity by leopards suggests ways to mitigate human-leopard conflict / I. Khorozyan, A. Ghoddousi, M. Soufi, M. Soofi, M. Waltert. // Ecology and Evolution. – 2018. – Vol. 8(16). – 8011-8018.
365. Khorozyan, I. Distribution and status of the Persian leopard in the Caucasus Ecoregion. / I. Khorozyan, E. Askerov, G. Beruchashvili, A. Kütükcu, B. Lortkipanidze, A. Malkhasyan, E. Moqanaki, M. Mousavi, A. Pkhitikov, S. Trepet, et al. // Cat News. – Iss. 15. – 2022. – P. 19-28.
366. Khosravi, R. Multispecies assessment of core areas and connectivity of desert carnivores in central Iran / R. Khosravi, M.R. Hemami, S.A. Cushman // Diversity and Distributions. – 2018. – Vol. 24(2). – P. 193-207.
367. Khosravi, R. Cushman Prey availability modulates predicted range contraction of two large felids in response to changing climate / R. Khosravi, M.-R. Hemami, S. Malakoutikhah, M.R. Ashrafzadeh, S.A. Cushman // Biological Conservation. – 2021. – Vol. 255. – 109018.
368. Klein, J.A. Unexpected climate impacts on the Tibetan Plateau: Local and scientific knowledge in findings of delayed summer / J.A. Klein, K.A. Hopping, E.T. Yeh, Y. Nyima, R.B. Boone, K.A. Galvin // Global Environmental Change. – 2014. – Vol. 28. – P. 141-152.
369. Klein, J.A. An Integrated community and ecosystem-based approach to disaster risk reduction in mountain systems / J.A. Klein, C.M. Tucker, C.E. Steger, A. Nolin, R. Reid, K.A. Hopping, et al. // Environmental Science & Policy. – 2019. – Vol. 94. – P. 143-152.
370. Koç, A. Changes in some vegetation properties of the rangelands of the Palandöken Mountains, Erzurum, over two decades / Koç, A., Güllap M.K., Sürmen M., Erkovan H.I. // Turk J Agric For. – 2020. – Vol. 44. – P. 589-598.

371. Koç, D. Modelling potential distribution of *Carpinus betulus* in Anatolia and its surroundings from the Last Glacial Maximum to the future / D. Koç, D. Biltekin, B. Ustaoglu // Arab J Geosci. – 2021. – Vol. 14(12). – P. 1186.
372. Komarova, A. Mapping of Caucasian fir forests (*Abies nordmanniana* (Stev.) Spach) / A. Komarova // 12 International SCGIS Conference. – Monterey: CA, 2013.
373. Komori, O. β -Maxent / O. Komori, Sh. Eguchi // Statistical Methods for Imbalanced Data in Ecological and Biological Studies. – New York: Springer, 2019. – 100 p.
374. Kramer-Schadt, S. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models / S. Kramer-Schadt, J. Niedballa, J.D. Pilgrim, B. Schröder, J. Lindenborn, V. Reinfelder, M. Stillfried, I. Heckmann, A.K. Scharf, D.M. Augeri, et al. // Diversity Distrib. – 2013. – Vol. 19. – P. 1366-1379.
375. Laliberte, A. UAS remote sensing missions for rangeland applications / A. Laliberte, C. Winters, A. Rango // Geocarto Int. – 2011. – Vol. 26(2). – P. 141-156.
376. Lamsal, P. Invasive alien plant species dynamics in the Himalayan region under climate change / P. Lamsal, L. Kumar, A. Aryal, et al. // Ambio. – 2018. – Vol. 47, Issue 6. – P. 697-710.
377. Landsat. The NASA/USGS Landsat Program [Electronic resource]. – 2022. – Accessed: <https://landsat.gsfc.nasa.gov/>.
378. Lange, S. ISIMIP3b bias-adjusted atmospheric climate input data (v1.1) / S. Lange, M. Büchner // ISIMIP Repository. – 2020. – doi.org/10.48364/ISIMIP.842396.1
379. Laskar, J. A Long-term Numerical Solution for the Insolation Quantities of the Earth / J. Laskar, P. Robutel, F. Joutel, M. Gastineau, A. Correia, B.A. Lestrade // Astronomy & Astrophysics. – 2004. Vol. 428(1). – P. 261-285.
380. Le, S. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis / S. Le, J. Josse, F. Husson // Journal of Statistical Software. – 2008. – Vol. 25(1). – P. 1-18.
381. Leprieur, C. NOAA/AVHRR Vegetation Indices: Suitability for Monitoring Fractional Vegetation Cover of the Terrestrial Biosphere / C. Leprieur, M.M. Verstraete, B. Pinty, A. Chehbouni // Proc. of Physical Measurements and Signatures in Remote Sensing. – Val d'Isère, 1994. – P. 1103-1110.
382. Leroy, B. Without quality presence-absence data, discrimination metrics such as TSS can be misleading measures of model performance / B. Leroy, R. Delsol, B. Hugueny, Ch. Meynard, Ch. Barhoumi, M. Barbet-Massin, C. Bellard // Journal of Biogeography. – 2018. – Vol. – P. 1-9.
383. Levins, R. Evolution in changing environments. Monographs in population biology / R. Levins. – New Jersey: Princeton University Press, 1968. – 120 p.
384. Li, L. Identifying priority areas for monitoring the invasion of *Solidago canadensis* based on Maxent and Zonation / L. Li, L. Huiyu, Z. Lin, J. Jia, X. Liu // Acta Ecologica Sinica. – 2017. – Vol. 37(9). – P. 3124-3132.
385. Liu, C. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions / C. Liu, P.M. Berry, T.P. Dawson, R.G. Pearson // Ecography. – 2005. – Vol. 28. – P. 385-393.
386. Liu, C. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data / C. Liu, M. White, G. Newell // J. Biogeogr. – 2013. – Vol. 40. – P. 778-789.
387. Liu, G. The population growth dynamic of *Galinsoga quadriradiata* Ruiz & Pav. on Qinling-Bashan Mountain / G. Liu, L.L. Zhang, B.B. Kong, X.H. Wei, Z.H. Zhu // Acta Ecologica Sinica. – 2016. – Vol. 36. – P. 3350-3361.
388. Liu, H. Dynamic of aboveground biomass and soil moisture as affected by short-term grazing exclusion on eastern alpine meadow of Qinghai-Tibet plateau, China / H. Liu, J. Wu, X. Tian, W. Du // Chil J Agric Res. – 2016. – Vol. 76. – P. 321-329.

389. MacArthur, R. Geographical ecology: Patterns in the distribution of species / R. MacArthur. – Princeton: Princeton University Press, 1972. – 269 p.
390. MacArthur, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species / R. MacArthur, R. Levins // *American Naturalist*. – 1967. – Vol. 101. – P. 377-385.
391. MacKinnon, W.C. BLM core terrestrial indicators and methods / MacKinnon, W.C., J.W. Karl, G.R. Toevs, J.J. Taylor, M. Karl, C.S. Spurrier, J.E. Herrick. – Denver: Department of the Interior, Bureau of Land Management, 2011. – 320 p.
392. Matwiejuk, A. Nowe stanowisko *Lobaria pulmonaria* (Stictaceae) z apotecjami w Polsce / A. Matwiejuk, A. Zbyryt // *Fragm Florist Geobot Pol.* – 2013. – Vol. 20(1). – P. 154-158.
393. Mazangi A. Effects of climate change on the distribution of endemic *Ferula xylorhachis* Rech. f. (Apiaceae: Scandiceae) in Iran: Predictions from ecological niche models / A. Mazangi, H. Ejtehadi, O. Mirshamsi, F. Ghassemzadeh, S.S. Hosseinianousefkhani // *Russian Journal of Ecology*. – 2016. – Vol. 47, Iss. 4. – P. 349-354.
394. McCoy, J. Using ArcGIS spatial analyst / J. McCoy, K. Johnston, S. Kopp, B. Borup, J. Willison, B. Payne. – Redlands: ESRI Press, 2001. – 232 p.
395. McNally, A. A land data assimilation system for sub-Saharan Africa food and water security applications / A. McNally, K. Arsenault, S. Kumar, S. Shukla, P. Peterson, S. Wang, C. Funk, C.D. Peters-Lidard, J.P. Verdin // *Sci. Data*. – 2017. – № 4. – P. 170012.
396. Merow, C. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter / C. Merow, M.J. Smith, J.A. Silander // *Ecography*. – 2013. – Vol. 36. No 10. – P. 1058-1069.
397. Mikryukov, V. Reproductive parameters of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in the Urals / V. Mikryukov, I. Mikhailova, Ch. Scheidegger // *Russian Journal of Ecology*. – 2010. – Vol. 41(6). – P. 475-479.
398. Miller, J. Species distribution modeling / J. Miller // *Geography Compass*. – 2010. – Vol. 4(6). – P. 490-509.
399. Misra, J. Population dynamics and growth of *Galinsoga ciliata* in relation to method of cultivation, crop type and altitude / J. Misra, H. Pandey, R. Tripathi // *Indian Journal of Agricultural Sciences*. – 1998. – Vol. 68. – P. 611-615.
400. Mohammadi, A. Comparison of habitat suitability and connectivity modelling for three carnivores of conservation concern in an Iranian montane landscape / A. Mohammadi, K. Almasieh, D. Nayeri, M.A. Adibi, H.Y. Wan // *Landscape Ecology*. – 2022. – Vol. 37. – P. 1-20.
401. Mohamed, A. Mesquite encroachment impact on southern New Mexico rangelands: Remote sensing and geographic information systems approach / A. Mohamed, J. Holechek, D. Bailey, C. Campbell, M. Demers // *J Appl Remote Sens*. 2011. – Vol. 5. – P. 3514.
402. Moore, I.D. Digital terrain modelling: a review of hydrological, geomorphological, and biological applications / I.D. Moore, R.B. Grayson, A.R. Ladson // *Hydrological processes. Special Issue: Digital Terrain Modelling in Hydrology*. – 1991. – Vol. 5, I. 1. – P. 3-3
403. Moradi, S. Modeling the Habitat Suitability of Persian Leopard (*Panthera Pardus Saxicolor*) in the Conservation Areas of Kohgiluyeh and Boyer-Ahmad Province, Iran / S. Moradi, A. Ahmadi, H. Toranjzar, B. Shams-Esfandabad // *Article Type Original Research*. – 2022. – Vol. 10. – P. 109-119.
404. Muir, P.S. Seasonal growth dynamics in the lichen *Lobaria pulmonaria* / P.S. Muir, A.M. Shirazi, J. Patrie // *Bryologist*. – 1998. – Vol. 100. – P. 458-464.
405. Mursal, N. Maxent modeling for predicting the potential habitat and future distribution of a rare species *Ophrys apifera* Huds. in the Greater Caucasus (Azerbaijan) / N. Mursal, N. Mekhtieva // *Труды*

Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. – 2021. – №. 27. – С. 3-14

406. Muscarella, R. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MaxEnt ecological niche models / R. Muscarella, P.J. Galante, M. Soley-Guardia, R.A. Boria, J.M. Kass, M. Uriarte, R.P. Anderson // *Methods Ecol. Evol.* – 2014. – Vol. 5(11) – P. 1198-1205.

407. Myers, C.E. PaleoENM: Applying ecological niche modeling to the fossil record. / C.E. Myers, A.L. Stigall, B.S. Lieberman // *Paleobiology.* – 2015. – Vol. 41(2). – P. 226-244.

408. Naderi, M. Persian leopard's (*Panthera pardus saxicolor*) unnatural mortality factors analysis in Iran / M. Naderi, A. Farashi, M.A. Erdi // *PLoS One.* – 2018. – Vol. 13. – e0195387.

409. Nadyeina, O. Distribution and dispersal ecology of *Lobaria pulmonaria* in the largest primeval beech forest of Europe / O. Nadyeina, L. Dymytra, A. Naumovych, S. Postoyalkin, C. Scheidegger // *Biodivers Conserv.* – 2014. – Vol. 23 – P. 3241-3262.

410. Naimi, B. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? / B. Naimi, N.A.S. Hamm, T.A. Groen, A.K. Skidmore, A.G. Toxopeus // *Ecography.* – 2014. – Vol. 37 (2). – P. 191-203.

411. Nakano, T. Responses of palatable plants to climate and grazing in semiarid grasslands of Mongolia / T. Nakano, T. Bat-Oyun, M. Shinoda // *Glob Ecol Conserv.* – 2020. – Vol. 24. – e0121.

412. Nakhutsrishvili, G. The Vegetation of Georgia (South Caucasus) / G. Nakhutsrishvili. – Berlin: Springer-Verlag, 2013. – 245 p.

413. Neffar, S. Planting prickly pears as a sustainable alternative and restoration tool for rehabilitating degraded soils in dry steppe rangelands / S. Neffar, A. Beddiar, T. Menasria, H. Chenchouni // *Asian J Plant Sci.* – 2022. – Vol. 15(3). – P. 287.

414. NextGis. Vector layers and ready-to-go GIS projects based on OSM in ESRI Shape, Geodatabase [Electronic resource]. – 2022. – Accessed: <https://data.nextgis.com>.

415. Nishimura, T.B. Successional replacement mediated by frequency and severity of wind and snow disturbances in a *Picea-Abies* forest / T.B. Nishimura // *J. Veg. Sci.* – 2006. – Vol. 17 – P. 57-64.

416. Novenko, E. Climatic moisture conditions in the north-west of the Mid-Russian Upland during the Holocene / E. Novenko, A. Tsyganov, K. Babeshko, R. Payne, J. Li, Y. Mazei, A. Olchev // *Geography Environment Sustainability.* – 2019. – Vol. 12(4). – P. 188-202.

417. Öckinger, E. Is local distribution of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* limited by dispersal capacity or habitat quality? / E. Öckinger, M. Niklasson, S. Nilsson // *Biodiversity and Conservation.* – 2005. – Vol. 14. – P. 759-773.

418. Odden, M. Spacing and activity patterns of leopards *Panthera pardus* in the Royal Bardia National Park, Nepal / M. Odden, P. Wegge // *Wildlife Biology.* – 2005. – Vol. 11(2). – P. 145-152.

419. Omid, M. Modelling of the Persian leopard (*Panthera pardus saxicolor*) habitat suitability in Kolah-Ghazi National Park using ENFA / M. Omid, M. Kaboli, M. Karami, M.A. Salman, Z. Hasan, B. Kiabi // *Science and Environmental Technology.* – 2010. – Vol. 12. – P. 137-148.

420. Ortega-Huerta, M. Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: A test of six presence-only methods / M. Ortega-Huerta, A. Peterson // *Rev Mex Biodivers.* – 2008. – Vol. 79 – P. 205-216.

421. Osorio-Olvera, L. ntbox: An R package with graphical user interface for modelling and evaluating multidimensional ecological niches / L. Osorio-Olvera, A. Lira-Noriega, J. Soberón, A. Peterson M., Falconi, R.G. Contreras-Díaz, E. Martínez-Meyer, V. Barve, N. Barve // *Methods Ecol Evol.* – 2020. – Vol. 11(10). – P. 1199-1206.

422. Packham, J. Biological Flora of the British Isles: *Fagus sylvatica* / J. Packham, P. Thomas, M. Atkinson, Th. Degen // *J. Ecol.* – 2012. – Vol. 100. – P. 1557-1608.
423. Palmer, A. Remote Sensing and change detection in rangelands / A. Palmer, A. Fortescue // *African Journal of Range and Forage Science.* – 2004. – Vol. 21(2). – P. 123-128.
424. Păltineanu, Cr. Aridity, drought, evapotranspiration and water requirements of agricultural crops in Romania / Cr. Păltineanu, I.F. Mihălescu, I. Seceleanu, C.S. Dragotă, F. Vasenciuc. – Constanța: Editura Ovidius University Press, 2007. – 325 p.
425. Panda, R.M. Assessing harmony in distribution patterns of plant invasions: a case study of two invasive alien species in India / R.M. Panda, M.D. Behera // *Biodiversity and Conservation.* – 2018. – Vol. 27, Issue 11. – P. 1-14.
426. Pauchard, A. Non-native and native organisms moving into high elevation and high latitude ecosystems in an era of climate change: new challenges for ecology and conservation / A. Pauchard, A. Milbau, A. Albiñ, J. Alexander, T. Burgess, C. Daehler, G. Englund, F. Essl, et al. // *Biological Invasions.* – 2016. – Vol. 18, Issue 2. – P. 345-353.
427. Pauli, H. Assessing the Long-Term Dynamics of Endemic Plants at Summit Habitats / H. Pauli, M. Gottfried, T. Dirnböck, S. Dullinger, G. Grabherr // *Alpine Biodiversity in Europe. Ecological Studies (Analysis and Synthesis).* – Berlin, Heidelberg: Springer, 2003. – P. 195-207.
428. Pearson, K. Habitat associations and distribution model for *Fuscopannaria leucosticta* in Nova Scotia, Canada / R. Cameron, R. McMullin // *Lichenologist.* – 2018. – Vol. 50(4) – P. 487-497.
429. Pearson, R.G. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar / R.G. Pearson, Ch.J. Raxworthy, M. Nakamura, A.T. Peterson // *Journal of Biogeography.* – 2007. – Vol. 34 – P. 102–117.
430. Peel, M. Updated World Map of the Koppen-Geiger Climate Classification / M. Peel, B. Finlayson, Th. McMahon // *HESSD.* – 2007. – Vol. 11(5) – P. 1633-1644.
431. Peterson, A. Predicting the Geography of Species' Invasions via Ecological Niche Modeling // *The Quarterly review of biology.* – 2004. – Vol. 78. – P. 419–33.
432. Peterson, A. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models / A. Peterson // *Biodivers Inform.* – 2006. – Vol. 3. – P. 59-72.
433. Peterson, A. Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right / A. Peterson, J. Soberón // *Natureza e Conservação.* – 2012. – Vol. 10(2) – P. 1-6.
434. Peterson, A. Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49) / A. Peterson, J. Soberón, R.G. Pearson, R.P. Anderson, E. Martínez-Meyer, et al. – Princeton: Princeton Univ. Press., 2011. – 329 p.
435. Peterson, A. Ecological niches and present and historical geographic distributions of species: A 15-year review of frameworks, results, pitfalls, and promises / A. Peterson, T. Anamza // *Folia Zoologica.* – 2015. – Vol. 64(3) – P. 207–217.
436. Petitpierre, B. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders / B. Petitpierre, C. Kueffer, O. Broennimann, C. Randin, C. Daehler, A. Guisan // *Science.* – 2012. – Vol. 335. – 1344e1348.
437. Phillips, S.J. Maximum entropy modeling of species geographic distributions / S.J. Phillips, R.P. Anderson, R.E. Schapire // *Ecol. Model.* – 2006. – Vol. 190(3-4). – P. 231-259.
438. Phillips, S. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudoabsence data / S. Phillips, M. Dudík, J. Elith, C. Graham, A. Lehmann, J. Leathwick, S. Ferrier // *Ecological Applications.* – 2009. – Vol. 19. – P. 181–197.
439. Phillips, S.J. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation / S.J. Phillips, M. Dudík // *Ecography.* – 2008. – Vol. 31(2) – P. 161-175.

440. Phillips, S.J. Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1) / S.J. Phillips, M. Dudík, R.E. Schapire. – 2019. – Accessed: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent.
441. Pickering, C.M. Estimating human-mediated dispersal of seeds within an Australian protected area / C.M. Pickering, A. Mount, M.C. Wichmann, J.M. Bullock // *Biological Invasions*. – 2011. – Vol. 13. – P. 1869-1880.
442. Pirayesh, M.Sh. Divergence in the ecological niches of the white wagtail (*Motacilla alba* Linnaeus, 1758) complex using the ecological niche modeling approach / M.Sh. Pirayesh, M. Aliabadian, O. Mirshamsi // *IJAB*. – 2017. – Vol. 13(1). – P. 53-66.
443. Pollnac, F. Plant invasion at landscape and local scales along roadways in the mountainous region of the Greater Yellowstone Ecosystem / F. Pollnac, T. Seipel, Ch. Repath, L.J. Rew // *Biological Invasions*. – 2012. – Vol. 14. – P. 1753-1763.
444. Poursalem, S. Modeling the Distribution and Habitat Suitability of Persian Leopard *Panthera pardus saxicolor* in Southwestern Iran / S. Poursalem, S. Amininasab, N. Zamani, K. Almasieh, M. Mardani // *Biology Bulletin*. – 2021. – Vol. 48. – P. 319-330.
445. Provinces of Iran [Electronic resource]. – 2022. – Accessed: https://en.wikipedia.org/wiki/Provinces_of_Iran.
446. Pshegusov, R.H. Proliferation of Alien Plant Species in Forest Communities of the Khosta Yew–Boxwood Grove of the Caucasus Nature Reserve after the Destruction of *Buxus colchica* Pojark. / R.H. Pshegusov, V.A. Chadaeva // *Russian Journal of Biological Invasions*. – 2021. – Vol. 12, № 1. – P. 124-140.
447. Pshegusov, R.H. Ecological niche modeling of *Galinsoga* Ruiz et Pav. species in the native and Caucasian part of the invasive ranges / R.H. Pshegusov, V.A. Chadaeva // *Russian Journal of Biological Invasions*. – 2022. – Vol. 13, № 2. – P. 107-122.
448. Pshegusov, R.H. Spatial modeling of the range and long-term climatogenic dynamics of *Ambrosia* L. species in the Caucasus / R.H. Pshegusov, V.A. Chadaeva, A.L. Komzha // *Russian Journal of Biological Invasions*. – 2020a. – Vol., № 1. – P. 74–84.
449. Pshegusov, R.H. *Erigeron annuus* (L.) Pers. invasion in hay and pasture meadows of the Greater Caucasus: modeling of current and foreseeable spatial distribution / R.H. Pshegusov, Kh. Nazranov, V.A. Chadaeva, B. Nazranov // *DAIC. Issue E3S Web of Conferences*. – 2020b. – Vol. 222. – 04001.
450. Pshegusov, R. Ecological niche modeling of the main forest-forming species in the Caucasus / R.H. Pshegusov, F. Tembotova, V.A. Chadaeva, Y. Sablirova, M. Mollaeva, A. Akhomgotov // *Forest ecosystems*. – 2022. – Issue 9. – 100019.
451. Pshegusov, R., Tembotova F., Sablirova Yu., Mollaeva M., Akhomgotov A. Differentiation of ecological niches of the forest-forming species in the Caucasus / R.H. Pshegusov, F. Tembotova, Y. Sablirova, M. Mollaeva, A. Akhomgotov // *Issue BIO Web of Conferences*. – 2021. – Vol. 35. – 00019.
452. Qi, S.-Y. Seed germination of invasive species *Galinsoga parviflora* under drought stress simulated by PEG / S.-Y. Qi, J.-P. Duan, T.-T. Guo, J.-J. Dong // *Chinese Journal of Ecology*. – 2014. – Vol. 33. – P. 1190-1194.
453. Qi, J. Modified Soil Adjusted Vegetation Index (MSAVI) / J. Qi, A. Chehbouni, A.R. Huete, Y.H. Kerr // *Remote Sensing of Environment*. – Vol. 48. – P. 119-126.
454. Rai, J.P.N. Effects of density and soil nitrogen levels on growth of *Galinsoga quadriradiata* and *G. parviflora* in pure and mixed stands / J.P.N. Rai, R.S. Tripathi // *Canadian Journal of Botany*. – 2011. – Vol. 64. – P. 2708-2715.

455. Rana, S.K. Predicting the impact of climate change on the distribution of two threatened Himalayan medicinal plants of Liliaceae in Nepal / S.K. Rana, H.K. Rana, S.K. Ghimire, K.K. Shrestha, S. Ranjitkar // *J. Mt. Sci.* – 2017. – Vol. 14, № 3. – P. 558-570.
456. Reinermann, S. Remote Sensing of Grassland Production and Management – A Review / S. Reinermann, S. Asam, C. Kuenzer // *Remote Sens.* – 2020. – Vol. 12(12). – P. 1949.
457. Riley, Sh.J. A Terrain Ruggedness Index that quantifies topographic heterogeneity / Sh.J. Riley, S.D. Degloria, S.D. Elliot // *IJS.* – 1999. – Vol. 5(1-4). – P. 23-27.
458. Rocchini, D. Remote sensing at the interface between ecology and climate sciences / D. Rocchini, J. Lenoir // *Meteorological Applications.* – 2021. – Vol. 28(5). – e2022.
459. Rödder, D. Quantitative metrics of overlaps in Grinnellian niches: advances and possible drawbacks / D. Rödder, J.O. Engler // *Global Ecology and Biogeography.* – 2011. – Vol. 20(6). – P. 915-927.
460. Rouse, J.W. Monitoring vegetation systems in the great plains with ERTS / J.W. Rouse, R.H. Haas, J.A. Schell, D.W. Deering // *Third ERTS Symposium. NASA SP-351.* – 1973. – Vol. 1. – P. 309-317.
461. Rouhi, H. Modeling potential corridors for the Persian Leopard (*Panthera pardus saxicolor*) between the two habitats of Khoshyeilagh wildlife refuge and Golestan National Park based on least-cost path analysis / H. Rouhi, M.A. Salman, H. Rezaei // – 2019. – Vol. 21. – Iss. 3(83). P. 181-193.
462. Rowley, R. Remote Sensing and the Rancher: Linking Rancher Perception and Remote Sensing / R. Rowley, K. Price, J. Kastens // *Rangeland Ecology & Management.* – 2007. – Vol. 60. – P. 359-368.
463. Rozhnov, V.V. Study and Monitoring of Big Cats in Russia / V.V. Rozhnov, A.A. Yachmennikova, J.A. Hernandez-Blanco, S.V. Naidenko, M.D. Chistopolova, P.A. Sorokin, D.V. Dobrynin, O.V. Sukhova, A.D. Poyarkov, N.A. Dronova, S.A. Trepets, A.B. Pkhitikov, R.H. Pshegusov, M.-R.D. Magomedov. – Moscow: IEE RAS, KMK, 2019. – 120 p.
464. Rozhnov, V.V. Maxent modeling for predicting suitable habitats in the North Caucasus (Russian part) for *Persian leopard* (p. p. *ciscaucasica*) based on GPS data from collared and released animals / V.V. Rozhnov, J.A. Hernandez-Blanco, M.D. Chistopolova, S.V. Naidenko, A.A. Yachmennikova, R.H. Pshegusov, A.B. Pkhitikov, S.A. Trepets, N.A. Dronova // *Izvestiya. Atmospheric and Oceanic Physics.* – 2020a. – Vol. 56, № 9. – P. 1090-1106.
465. Rubio-Salcedo, M. Tree species and microhabitat influence the population structure of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* / M. Rubio-Salcedo, S. Merinero, I. Martínez // *Fungal Ecology.* – 2015. – Vol. 18. – P. 1-9.
466. Ryś, A. Granicznik płucnik *Lobaria pulmonaria* w Lasach Państwowych i jego ochrona / Ryś, A. – Olsztyn: Wyd. Studio AVALON, 2005. 135 p.
467. Sanei, A. Survival of the Persian leopard (*Panthera pardus saxicolor*) in Iran: primary threats and human-leopard conflicts / A. Sanei, M. Zakaria // *Asia Life Sciences Supplement.* – 2011. – Vol. 7. – P. 31-39.
468. Sanei, A. Status assessment of the Persian leopard in Iran / A. Sanei, M. Mousavi, B.H. Kiabi, M.R. Masoud, E. Gord Mardi, H. Mohamadi, M. Shakiba, A. Baran Zehi, M. Teimouri, T. Raeesi // *Cat News Special Issue.* – 2016. – Vol. 10. – P. 43-50.
469. Sanei, A. Countrywide Distribution Modelling of the Persian Leopard Potential Habitats on a Regional Basis in Iran / A. Sanei // *Research and Management Practices for Conservation of the Persian Leopard in Iran.* – Cham: Springer Nature Switzerland, 2020. – 228 p.
470. Savabi, M.R. Modeling Evapotranspiration in a Sub-Tropical Climate / M.R. Savabi, Th. Cochrane, E. German, C. Ikiz, N. Cockshutt // *Journal of Environmental Hydrology.* – 2007. – Vol. 15, Paper 2.
471. Schiefelbein, U. *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in the southwestern Baltic – Kattegat area / U. Schiefelbein, T. Arnfred, Ch. Dolnik, P. Neumann, et. al. // *Folia Cryptogamica Estonica.* – 2021. – Vol. 58. – P. 183-197.

472. Schoener, T.W. Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna / T.W. Schoener // *Ecology*. – 1968. – Vol. 49. – P. 704-726.
473. Schoener, T.W. The ecological niche / T.W. Schoener // *Ecological concepts: The contribution of ecology to an understanding of the natural world, symposium British ecological society*. – Cambridge: Blackwell Scientific Publication, 1989. – P. 79-113.
474. Sellar, A.A. UKESM1: Description and evaluation of the U.K. Earth System Model / A.A. Sellar, C.G. Jones, J.P. Mulcahy, Y. Tang, A. Yool, A. Wiltshire, et al. // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. – 2019. – Vol. 11. – P. 4513-4558.
475. Sha, Z. Detecting grassland cover changes through spatiotemporal outlier analysis using remotely sensed time-series data: a case study from Xilingol, China / Z. Sha, Y. Wang // *Geocarto Int.* – 2021. – Vol. 36(11). – P. 1236-1252.
476. Shabani, F. Invasive weed species' threats to global biodiversity: Future scenarios of changes in the number of invasive species in a changing climate / F. Shabani, M. Ahmadi, L. Kumar, F.S. Solhjoui, M. Tehrani, F. Shabani, B. Kalantar, A. Esmaeili // *Ecological Indicators*. – 2020. – Vol. 116. – P. 106436.
477. Sharbafi, E. Prey of the Persian leopard *Panthera pardus saxicolor* in a mixed forest steppe landscape in north eastern Iran Mammalia Felidae / E. Sharbafi, M. Farhadinia, H. Rezaei, A. Braczkowski // *Zoology in the Middle East*. – 2016. – Vol. 62(1). – P. 1-8.
478. Shelyakin, M. Photosynthetic and respiratory capacity of foliose lichen *Lobaria pulmonaria* throughout the annual cycle / M. Shelyakin, I. Zakhozhiy, I. Dalke, O. Dymova, R. Malyshev, T. Golovko // *Russian Journal of Plant Physiology*. – 2021. – Vol. 68. – P. 1048-1058.
479. Shevchenko, N.E. Northwest Caucasus forest spreading evaluation by GIS modeling and historical and geographic data analysis / N.E. Shevchenko, A.P. Geraskina // *Ecological Questions*. – 2019. – Vol. 30(2). – P. 47-55.
480. Shhagapsoev, S.H. Materials to the black list of flora of the Central Caucasus (within Kabardino-Balkarian Republic) / S.H. Shhagapsoev, V.A. Chadaeva, N.L. Tsepkova, K.A. Shhagapsoeva // *Russian Journal of Biological Invasions*. – 2018. – Vol., № 4. – P. 384-391.
481. Syfert, M.M. The effects of sampling bias and model complexity on the predictive performance of maxent species distribution models / M.M. Syfert, M.J. Smith, D.A. Coomes // *PLoS ONE*. – 2013. – Vol. 8(2). – e55158. Sikkema, R. *Carpinus betulus* in Europe: distribution, habitat, usage and threats / R. Sikkema, G. Caudullo, D. de Rigo // *European Atlas of Forest Tree Species*. – Luxembourg: Publ. Off. EU, 2016. – e01d8cf+
482. Sillero, N. Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling / N. Sillero, S. Arenas-Castro, U Enriquez-Urzela, C.G. Vale, D. Sousa-Guedes, F. Martínez-Freiria, R. Real, A.M. Barbosa // *Ecological Modelling*. – 2021. – Vol. 456 – P. 109671.
483. Sillero, N. Common mistakes in ecological niche models / N. Sillero, A.M. Barbosa // *International Journal of Geographical Information Science*. – 2021. – Vol. 35, Iss. 2. – P. 213-226.
484. Simões, M.V.P. Importance of biotic predictors in estimation of potential invasive areas: the example of the tortoise beetle *Eurypedus nigrosignatus* / M.V.P. Simões, A. Peterson // *Hispaniola. PeerJ*. – 2018. – Vol. 6 – e6052.
485. Snall, T. Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations: Local conditions versus dispersal / T. Snall, P.J. Riberiro, H. Rydin // *Oikos*. – 2003. – Vol. 103(3) – P. 566-578.
486. Soberón, J. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas / J. Soberón, A. Peterson // *Biodivers Inform.* – 2005. – Vol. 2. – P. 1-10.
487. Somodi, I. Prevalence dependence in model goodness measures with special emphasis on true skill statistics / I. Somodi, N. Lepesi, Z. Botta-Dukát // *Ecology and Evolution*. – 2017. Vol. 7. P. 863-872.

488. SRTM. Shuttle Radar Topography Mission [Electronic resource]. – 2022. – Accessed: <https://srtm.csi.cgiar.org/>.
489. Stoykov, D. *Lobaria pulmonaria* (Ascomycota, Lobariaceae) in Bulgaria / D. Stoykov // Trakya University journal of natural sciences. – 2015. – Vol. 13(2). – P. 109-114.
490. Studley, H. Comparison of image resampling techniques for satellite imagery / H. Studley, K.T. Weber // Final Report: Assessing Post-Fire Recovery of Sagebrush-Steppe Rangelands in Southeastern Idaho. – 2011. – P. 185-196.
491. Su, L. Intended and unintended environmental consequences of grassland rental in pastoral China / L. Su, J. Tang, H. Qiu // J. Environ. Manage. – 2021. – Vol. 285. – P. 112-126.
492. Svoray, T. Ecological sustainability in rangelands: The contribution of remote sensing / T. Svoray A., Perevolotsky, P. Atkinson // International Journal of Remote Sensing. – 2013. – Vol. 34. – P. 6216-6242.
493. Syfert, M.M. The effects of sampling bias and model complexity on the predictive performance of maxent species distribution models / M.M. Syfert, M.J. Smith, D.A. Coomes // PLoS ONE. – 2013. – Vol. 8(2). – e55158.
494. Szczepańska, K. Modeling the potential distribution of three lichens of the *Xanthoparmelia pulla* group (Parmeliaceae, Ascomycota) in Central Europe / K. Szczepańska, D. Pruchniewicz, M. Kossowska // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. – 2015. – Vol. 84 (4). – P. 431-438.
495. Tangud, T. Land-cover change in the Wulagai grassland, Inner Mongolia of China between 1986 and 2014 analysed using multi-temporal Landsat images / T. Tangud, K. Nasahara, H. Borjigin, H. Bagan // Geocarto Int. – 2019. – Vol. 34(11). – P. 1237-1251.
496. Tennekes, M. tmap: Thematic Maps in R. Journal of Statistical Software. 84. 2018. 10.18637/jss.v084.i06.
497. Thakuri, S.S. Potential habitat modeling of water hyacinth in lakes of Nepal using maxent algorithm / S.S. Thakuri, P. Shrestha, M. Deuba, P. Shah, O.P. Bhandari, S. Shrestha // ISPRS Annals of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences. – 2019. – IV-5/W2. – P. 103-110.
498. The IUCN Red List of Threatened Species [Electronic resource]. – 2017. – Accessed: <http://www.iucnredlist.org/details/22695180/0>.
499. Thornthwaite, C.W. An approach toward a rational classification of climate / C.W. Thornthwaite // Geographical Review. – 1948. – Vol. 38 (1). – P. 55-94.
500. Title, P.O. ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling / P.O. Title, J.B. Bemmels // Ecography. – 2018. – Vol. 41(2) – P. 291-307.
501. Tufekcioglu, A. Climate change and oriental spruce (*Picea orientalis*) ecosystems in Eastern Blacksea Region of Turkey / A. Tufekcioglu, S. Güner, F. Tilki // Artvin Çoruh Üniversitesi, Orman Fakültesi Dergisi. – 2008. – Vol. 9(1-2). – P. 101-106.
502. Tytar, V. Associations between habitat quality and body size in the Carpathian-Podolian land snail *Vestia turgida* (Gastropoda, Clausiliidae): species distribution model selection and assessment of performance / V. Tytar // Zoodiversity. 2021. – Vol. 55. – P. 25-40.
503. van Proosdij, A.S.J. Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models / A.S.J. van Proosdij, M.S.M. Sosef, J.J. Wieringa, N. Raes // Ecograph. – 2016. – Vol. 39. – P. 542-552.
504. Ucarci, H. Giresun-İkisu doğu ladini (*Picea orientalis* (L.) link.) gençleştirme sahalarının silvikültürel değerlendirilmesi / H. Ucarci, N. Bilir // Mehmet Akif Ersoy Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Dergisi. – 2018. – Vol. 1. – P. 45-50.

505. Usta, A. Relationships between environmental variables and the distributions of tree species on the Karadağ Mass in transition zone of sites, NE Turkey / A. Usta, M. Yılmaz // *EJFS*. – 2020. – Vol. 8. – P. 11-24.
506. Walser, J.-C. Recombination and clonal propagation in different populations of the lichen *Lobaria pulmonaria* / J.-C. Walser, F. Gugerli, R. Holderegger, D. Kuonen, Ch. Scheidegger // *Heredity*. – 2004. – Vol. 93. – 322-9.
507. Wang Y.-S. Application of ecologic niche models in explanation of niche shift of invasive alien species / Y.-S. Wang, B.-Y. Xie, F.-H. Wan, Q.-M. Xiao, L.-Y. Dai // *Acta Ecologica Sinica*. – 2008. – Vol. 28. – P. 4974-4981.
508. Warren, D. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria / D. Warren, S. Seifert // *Ecol Appl*. – 2011. – Vol. 21. – P. 335-42.
509. Warren, D. ENMTools: A Toolbox for Comparative Studies of Environmental Niche Models / D. Warren, R. Glor, M. Turelli // *Ecography*. – 2010. – Vol. 33 – P. 607-611.
510. Werth, S. Landscape-level gene flow in *Lobaria pulmonaria*, an epiphytic lichen / S. Werth, F. Gugerli, R. Holderegger, H. Wagner, D. Csencsics, Ch. Scheidegger // *Molecular ecology*. – 2007. – Vol. 16. – 2807-15.
511. Wickham, H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis* / H. Wickham. – New York (NY): Springer-Verlag, 2009.
512. Wiens, J.J. The niche, biogeography and species interactions / J.J. Wiens // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series*. 2011. – Vol. 366. – P. 2336-2350.
513. Wilcox, B. Contour ripping is more beneficial than composted manure for restoring degraded rangelands in Central Texas / B. Wilcox, W. Fox, L. Prein, J. McAlister, J. Wolfe, D. Thomas, R. Knight, D. Hoffman, F. Smeins // *J. Environ. Manage*. – 2012. – Vol. 111. – P. 87-95.
514. Wisz, M. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling / M. Wisz, J. Pottier, W. Kissling, L. Pellissier, J. Lenoir, Ch. Damgaard, C. Dormann, M. Forchhammer, J. Grytnes, A. Guisan, R. Heikkinen, T. Høye, I. Kühn, M. Luoto, L. Maiorano, M.-Ch. Nilsson, S. Normand, E. Öckinger, N. Schmidt, J.-Ch. Svenning // *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2013. – Vol. 88. – P. 15-30.
515. WorldClim. WorldClim climate data base [Electronic resource]. – 2022. – Accessed: <https://worldclim.com/version2>
516. Yakhyayev, A. The regeneration of Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) share in the secondary hornbeam stands using / A. Yakhyayev, E. Gurbanov, F. Vahid, F. Seyfullayev // *Journal of Forest Science*. – 2021. – Vol. 67(1). – P. 12-20.
517. Yan, H. Prediction of the spatial distribution of *Alternanthera philoxeroides* in China based on ArcGIS and MaxEnt / H. Yan, L. Feng, Y. Zhao, L. Feng, D. Wu, Ch. Zhu // *Global Ecology and Conservation*. – 2019. – Vol. 21. – e00856.
518. Yang, Y.B. Where will Invasive Plants Colonize in Response to Climate Change: Predicting the Invasion of *Galinsoga quadriradiata* in China / Y.B. Yang, G. Liu, X. Shi, W. Zhang, X. Cai, Zh. Ren, N. Yao, Zh. Zhu, H. Nieet // *International Journal of Environmental Research*. – 2018. – Vol. 12(6). – P. 929-938.
519. Yi, Y.J. The influence of climate change on an endangered riparian plant species: the root of riparian Homonoia / Y.J. Yi, Y. Zhou, Y.P. Cai, W. Yang, Z.W. Li, X. Zhao // *Ecol. Indic*. 2018. – Vol. 92. – P. 40-50.
520. Zazanashvili, N. Leopard in the South Caucasus / N. Zazanashvili, M. Karen, E. Askerov, A. Heidelberg. – Tbilisi: TM Group, 2020. – 20 p.

521. Zevenbergen, L.W. Quantitative analysis of land surface topography / L.W. Zevenbergen, C.R. Thorne // *Earth surf. proc. and landforms*. 1987. – Vol. 12. № 1. – P. 12-56.
522. Zhang, G. Effect of different grazing intensities on bacterial community composition and diversity in rhizosphere and non-rhizosphere soils in desert steppe of China / G. Zhang, H. Jing, M. Jia, W. Huang, X. Sui, Zh. Wang, G. Han // *Chil J Agric Res.* – 2019. – Vol. 79. – P. 531-546.
523. Zurell, D. Ecological niche modelling / D. Zurell, J. Engler // *Effects of Climate Change on Birds*. – Oxford: Oxford University Press, 2019. – P. 60-73.
524. Zurqani, H. Environmental Applications of Remote Sensing and GIS in Libya / H. Zurqani, A. Albukhari, M. Shanta, T. Brewer, S. Hallett, K. Elfadli, M. Aburas, A. Alferjani, M. Yousuf, M. Ellafi, et al. – New York (NY): Springer, 2022.

Приложение А

Оценка коллинеарности предикторов с помощью коэффициентов корреляции Пирсона и Спирмена

Таблица А1 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и ранговой корреляции Спирмена между абиотическими переменными ENVIREM и SoilGrids А-моделей

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	1,0	-0.07	0.12	0.16	0.36	-0.11	-0.30	-0.34	0.31	-0.12	0.32	0.42
2	0.30	1,0	-0.18	-0.01	0.04	0.27	0.30	0.04	-0.52	0.22	-0.10	-0.3
3	0.04	-0.11	1,0	0.20	0.06	-0.05	-0.18	-0.44	0.32	-0.35	0.26	0.58
4	0.32	0.20	0.28	1,0	0.61	-0.36	-0.07	-0.02	0.12	0.12	0.62	0.00
5	0.42	0.26	0.08	0.59	1,0	-0.28	-0.08	-0.16	0.11	0.12	0.63	0.01
6	-0.20	0.19	0.03	-0.30	-0.09	1,0	0.60	-0.27	-0.28	0.14	-0.28	-0.09
7	-0.12	0.15	-0.07	-0.12	0.16	0.62	1,0	-0.14	-0.47	0.37	-0.18	-0.48
8	-0.14	-0.01	-0.39	-0.07	-0.21	-0.21	-0.41	1,0	-0.06	0.23	-0.13	-0.37
9	0.47	0.04	0.22	0.27	0.15	-0.30	-0.35	0.08	1,0	-0.53	0.32	0.54
10	0.34	0.64	-0.15	0.34	0.38	0.09	0.14	0.13	0.16	1,0	-0.06	-0.40
11	0.35	0.06	0.27	0.63	0.57	-0.26	-0.13	-0.10	0.33	0.13	1,0	0.15
12	0.46	-0.22	0.46	0.25	0.20	-0.28	-0.25	-0.20	0.47	-0.18	0.31	1,0

Примечание: Здесь и далее сверху справа коэффициенты Спирмена, снизу слева коэффициенты Пирсона. Здесь и далее полужирным выделены коэффициенты корреляции $r \geq 0,7$.

Переменные: 1 – cfvo_0.5 (объемная доля крупных фрагментов), 2 – clay_100.200 (доля глинистых частиц), 3 – embergerQ (Плювиотермический коэффициент Эмбергера), 4 – nitro_100.200 (общий азот), 5 – ocd_100.200 (плотность органического углерода), 6 – PETColdestQuarter (среднемесячная потенциальная эвапотранспирация PET самого холодного квартала), 7 – PETDriestQuarter (среднемесячная PET самого сухого квартала), 8 – PETWettestQuarter (среднемесячная PET самого влажного квартала), 9 – sand_0.5 (доля частиц песка), 10 – silt_100.200 (доля частиц ила), 11 – soc_100.200 (содержание органического углерода в почве в мелкоземельной фракции), 12 – TRI (Индекс неровности местности).

Таблица А2 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и ранговой корреляции Спирмена между абиотическими переменными BioClim и GMTED2010 А-моделей

Переменные	bio8	bio9	bio15	prec11	tmax2	Alt	Slope	Aspect
bio8	1,0	0.04	0.06	-0.48	0.16	-0.50	-0.51	-0.12
bio9	-0.10	1,0	-0.31	0.09	0.66	-0.64	-0.45	-0.01
bio15	0.17	-0.16	1,0	-0.60	-0.15	0.39	0.27	-0.08
prec11	-0.52	0.13	-0.56	1,0	-0.03	0.15	0.25	0.19
tmax2	0.34	0.62	-0.09	-0.01	1,0	-0.61	-0.44	-0.04
Alt	-0.55	-0.50	0.29	0.11	-0.58	1,0	0.66	0.10
Slope	-0.48	-0.32	0.12	0.28	-0.55	0.63	1,0	0.10
Aspect	-0.11	-0.02	-0.08	0.15	-0.06	0.09	0.09	1,0

Примечание: bio8 – средняя температура наиболее влажного квартала, bio9 – средняя температура наиболее сухого квартала, bio15 – сезонность осадков, prec11 – количество осадков в ноябре, tmax2 – максимальные значения среднемесячной температуры февраля, Alt – высота, Slope – уклон, Aspect – экспозиция.

Таблица А3 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и ранговой корреляции Спирмена между абиотическими переменными ENVIREM локальных А-моделей

Переменные	TRI	PETDriestQuarter	embergerQ	PETColdestQuarter
TRI	1,0	-0.69	0.69	-0.64
PETDriestQuarter	-0.63	1,0	-0.70	0.71
embergerQ	0.64	-0.68	1,0	-0.80
PETColdestQuarter	-0.68	0.77	-0.65	1,0

Таблица А4 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и ранговой корреляции Спирмена между абиотическими переменными BioClim и SRTM локальных А-моделей

Переменные	bio15	bio9	Slope	Aspect
bio15	1,0	0.49	-0.41	-0.02
bio9	0.69	1,0	-0.60	0.01
Slope	-0.53	-0.61	1,0	0.02
Aspect	-0.02	0.00	0.04	1,0

Таблица А5 – Коэффициенты корреляции предикторов ВМ-модели *Abies nordmanniana*

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	1.00	0.82	0.62	0.30	-0.41	0.69	0.69	0.09	0.08	0.08	-0.25	-0.67	-0.30	0.83	0.73	0.55	-0.55	0.26	0.67
2	0.77	1.00	0.64	0.28	-0.38	0.62	0.69	0.02	0.07	0.06	-0.30	-0.54	-0.32	0.76	0.73	0.54	-0.58	0.22	0.70
3	0.35	0.45	1.00	0.36	-0.24	0.63	0.79	0.22	-0.16	-0.11	0.25	-0.21	-0.61	0.68	0.78	0.36	-0.38	0.01	0.71
4	0.19	0.18	0.18	1.00	-0.07	0.12	0.24	0.36	0.16	0.36	-0.11	-0.30	-0.34	0.26	0.49	0.31	-0.12	0.32	0.42
5	-0.32	-0.30	-0.17	0.30	1.00	-0.18	-0.26	0.00	-0.01	0.04	0.27	0.30	0.04	-0.40	-0.38	-0.52	0.22	-0.10	-0.30
6	0.46	0.50	0.43	0.04	-0.11	1.00	0.69	-0.28	0.20	0.06	-0.05	-0.18	-0.44	0.72	0.64	0.32	-0.35	0.26	0.58
7	0.62	0.64	0.78	0.15	-0.19	0.58	1.00	0.17	-0.09	-0.11	0.14	-0.34	-0.39	0.82	0.81	0.48	-0.45	0.08	0.76
8	0.10	0.06	0.12	0.41	-0.06	-0.20	0.01	1.00	-0.32	-0.10	0.09	-0.38	-0.14	-0.03	0.18	0.11	-0.15	-0.11	0.32
9	0.29	0.21	-0.10	0.32	0.20	0.28	0.06	-0.21	1.00	0.61	-0.36	-0.07	-0.02	0.01	0.00	0.12	0.12	0.62	0.00
10	0.27	0.17	-0.12	0.42	0.26	0.08	0.02	-0.03	0.59	1.00	-0.28	-0.08	-0.16	-0.04	0.06	0.11	0.12	0.63	0.01
11	-0.31	-0.29	0.13	-0.20	0.19	0.03	0.04	-0.07	-0.30	-0.09	1.00	0.60	-0.27	-0.09	-0.08	-0.28	0.14	-0.28	-0.09
12	-0.31	-0.27	-0.09	-0.12	0.15	-0.07	-0.20	-0.03	-0.12	0.16	0.62	1.00	-0.14	-0.49	-0.44	-0.47	0.37	-0.18	-0.48
13	-0.10	-0.15	-0.30	-0.14	-0.01	-0.39	-0.18	-0.05	-0.07	-0.21	-0.21	-0.41	1.00	-0.38	-0.56	-0.06	0.23	-0.13	-0.37
14	0.61	0.62	0.56	0.08	-0.29	0.43	0.68	-0.15	0.12	0.10	-0.06	-0.17	-0.12	1.00	0.74	0.51	-0.50	0.15	0.61
15	0.68	0.69	0.61	0.30	-0.26	0.43	0.67	0.19	0.16	0.14	-0.23	-0.28	-0.19	0.66	1.00	0.46	-0.36	0.14	0.73
16	0.38	0.41	0.36	0.47	0.04	0.22	0.42	0.22	0.27	0.15	-0.30	-0.35	0.08	0.38	0.47	1.00	-0.53	0.32	0.54
17	-0.23	-0.25	-0.16	0.34	0.64	-0.15	-0.18	-0.14	0.34	0.38	0.09	0.14	0.13	-0.13	-0.14	0.16	1.00	-0.06	-0.40
18	0.33	0.24	-0.04	0.35	0.06	0.27	0.13	-0.02	0.63	0.57	-0.26	-0.13	-0.10	0.12	0.22	0.33	0.13	1.00	0.15
19	0.61	0.64	0.46	0.46	-0.22	0.46	0.55	0.38	0.25	0.20	-0.28	-0.25	-0.20	0.46	0.70	0.47	-0.18	0.31	1.00

Примечание: Здесь и далее представлены матрицы коэффициентов корреляций для ВМ-моделей, отличающиеся от аналогичных матриц ВА-моделей только наличием М-фактора.

1 – *Betula litwinowii*, 2 – *Betula pendula*, 3 – *Carpinus betulus*, 4 – cfvo_0.5, 5 – clay_100.200, 6 – embergerQ, 7 – *Fagus orientalis*, 8 – М-фактор, 9 – nitro_100.200, 10 – ocd_100.200, 11 – PETColdestQuarter, 12 – PETDriestQuarter, 13 – PETWettestQuarter, 14 – *Picea orientalis*, 15 – *Pinus sylvestris*, 16 – sand_0.5, 17 – silt_100.200, 18 – soc_100.200, 19 – TRI. Названия переменных ENVIREM и SoilGrids расшифрованы в подписи к табл. А1.

Таблица А6 – Коэффициенты корреляции предикторов ВAM-модели *Picea orientalis* на Кавказе

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	1.00	0.65	0.64	0.77	0.45	-0.28	0.67	0.74	-0.23	0.06	0.12	0.12	-0.24	-0.66	0.77	0.55	-0.40	0.27	0.67
2	0.56	1.00	0.82	0.62	0.30	-0.41	0.69	0.69	-0.07	0.08	0.08	-0.25	-0.67	-0.30	0.73	0.55	-0.55	0.26	0.67
3	0.58	0.77	1.00	0.64	0.28	-0.38	0.62	0.69	-0.05	0.07	0.06	-0.30	-0.54	-0.32	0.73	0.54	-0.58	0.22	0.70
4	0.51	0.35	0.45	1.00	0.36	-0.24	0.63	0.79	-0.17	-0.16	-0.11	0.25	-0.21	-0.61	0.78	0.36	-0.38	0.01	0.61
5	0.09	0.19	0.18	0.18	1.00	-0.07	0.12	0.24	0.23	0.16	0.36	-0.11	-0.30	-0.34	0.49	0.31	-0.12	0.32	0.42
6	-0.28	-0.32	-0.30	-0.17	0.30	1.00	-0.18	-0.26	-0.08	-0.01	0.04	0.27	0.30	0.04	-0.38	-0.52	0.22	-0.10	-0.30
7	0.52	0.46	0.50	0.43	0.04	-0.11	1.00	0.69	-0.38	0.20	0.06	-0.05	-0.18	-0.44	0.64	0.32	-0.35	0.26	0.58
8	0.63	0.62	0.64	0.68	0.15	-0.19	0.58	1.00	-0.16	-0.09	-0.11	0.14	-0.34	-0.39	0.71	0.48	-0.45	0.08	0.76
9	-0.24	0.00	0.02	-0.09	0.35	-0.05	-0.23	-0.18	1.00	-0.01	0.13	-0.30	-0.31	0.19	0.08	0.13	-0.01	0.06	0.12
10	0.24	0.29	0.21	-0.10	0.32	0.20	0.28	0.06	0.00	1.00	0.61	-0.36	-0.07	0.02	0.00	0.12	0.12	0.62	0.00
11	0.18	0.27	0.17	-0.12	0.42	0.26	0.08	0.02	0.07	0.59	1.00	-0.28	-0.08	-0.16	0.06	0.11	0.12	0.63	0.01
12	-0.05	-0.31	-0.29	0.13	-0.20	0.19	0.03	0.04	-0.32	-0.30	-0.09	1.00	0.60	0.27	-0.08	-0.28	0.14	-0.28	-0.09
13	-0.10	-0.31	-0.27	-0.09	-0.12	0.15	-0.07	-0.20	-0.10	-0.12	0.16	0.62	1.00	-0.14	-0.44	-0.47	0.37	-0.18	-0.48
14	-0.20	-0.10	-0.15	-0.30	-0.14	-0.01	-0.39	-0.18	0.10	-0.07	-0.21	-0.21	-0.41	1.00	-0.56	-0.06	0.23	-0.13	-0.37
15	0.59	0.68	0.69	0.61	0.30	-0.26	0.43	0.67	0.03	0.16	0.14	-0.23	-0.28	-0.19	1.00	0.46	-0.36	0.14	0.83
16	0.41	0.38	0.41	0.36	0.47	0.04	0.22	0.42	0.20	0.27	0.15	-0.30	-0.35	0.08	0.47	1.00	-0.53	0.32	0.54
17	-0.07	-0.23	-0.25	-0.16	0.34	0.64	-0.15	-0.18	-0.02	0.34	0.38	0.09	0.14	0.13	-0.14	0.16	1.00	-0.06	-0.40
18	0.22	0.33	0.24	-0.04	0.35	0.06	0.27	0.13	0.11	0.63	0.57	-0.26	-0.13	-0.10	0.22	0.33	0.13	1.00	0.15
19	0.46	0.61	0.64	0.46	0.46	-0.22	0.46	0.55	0.27	0.25	0.20	-0.28	-0.25	-0.20	0.60	0.47	-0.18	0.31	1.00

Примечание: 1 – *Abies nordmanniana* 2 – *Betula litwinowii*, 3 – *Betula pendula*, 4 – *Carpinus betulus*, 5 – cfvo_0.5, 6 – clay_100.200, 7 – embergerQ, 8 – *Fagus orientalis*, 9 – М-фактор, 10 – nitro_100.200, 11 – ocd_100.200, 12 – PETColdestQuarter, 13 – PETDriestQuarter, 14 – PETWettestQuarter, 15 – *Pinus sylvestris*, 16 – sand_0.5, 17 – silt_100.200, 18 – soc_100.200, 19 – TRI.

Таблица А7 – Коэффициенты корреляции предикторов ВAM-модели *Pinus sylvestris*

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	1.00	0.65	0.64	0.77	0.45	-0.28	0.67	0.74	-0.02	0.06	0.12	0.12	-0.24	-0.66	0.73	0.55	-0.40	0.27	0.67
2	0.56	1.00	0.82	0.62	0.30	-0.41	0.69	0.69	-0.15	0.08	0.08	-0.25	-0.67	-0.30	0.83	0.55	-0.55	0.26	0.67
3	0.58	0.77	1.00	0.64	0.28	-0.38	0.62	0.69	-0.16	0.07	0.06	-0.30	-0.54	-0.32	0.76	0.54	-0.58	0.22	0.70
4	0.51	0.35	0.45	1.00	0.36	-0.24	0.63	0.79	0.10	-0.16	-0.11	0.25	-0.21	-0.61	0.68	0.36	-0.38	0.01	0.71
5	0.09	0.19	0.18	0.18	1.00	-0.07	0.12	0.24	0.06	0.16	0.36	-0.11	-0.30	-0.34	0.26	0.31	-0.12	0.32	0.42
6	-0.28	-0.32	-0.30	-0.17	0.30	1.00	-0.18	-0.26	0.16	-0.01	0.04	0.27	0.30	0.04	-0.40	-0.52	0.22	-0.10	-0.30
7	0.52	0.46	0.50	0.43	0.04	-0.11	1.00	0.69	-0.20	0.20	0.06	-0.05	-0.18	-0.44	0.72	0.32	-0.35	0.26	0.58
8	0.63	0.62	0.64	0.68	0.15	-0.19	0.58	1.00	0.11	-0.09	-0.11	0.14	-0.34	-0.39	0.72	0.48	-0.45	0.08	0.76
9	-0.16	-0.13	-0.17	0.04	0.25	0.03	-0.13	-0.05	1,0	-0.04	-0.09	-0.06	0.16	-0.19	0.03	0.09	-0.02	-0.01	-0.07
10	0.24	0.29	0.21	-0.10	0.32	0.20	0.28	0.06	-0.15	1,0	0.61	-0.36	-0.07	-0.02	0.01	0.12	0.12	0.62	0.00
11	0.18	0.27	0.17	-0.12	0.42	0.26	0.08	0.02	-0.07	0.59	1,0	-0.28	-0.08	-0.16	-0.04	0.11	0.12	0.63	0.01
12	-0.05	-0.31	-0.29	0.13	-0.20	0.19	0.03	0.04	0.19	-0.30	-0.09	1,0	0.60	-0.27	-0.09	-0.28	0.14	-0.28	-0.09
13	-0.10	-0.31	-0.27	-0.09	-0.12	0.15	-0.07	-0.20	0.27	-0.12	0.16	0.62	1,0	-0.14	-0.49	-0.47	0.37	-0.18	-0.48
14	-0.20	-0.10	-0.15	-0.30	-0.14	-0.01	-0.39	-0.18	-0.09	-0.07	-0.21	-0.21	-0.41	1,0	-0.38	-0.06	0.23	-0.13	-0.37
15	0.75	0.61	0.62	0.56	0.08	-0.29	0.43	0.68	-0.18	0.12	0.10	-0.06	-0.17	-0.12	1,0	0.51	-0.50	0.15	0.71
16	0.41	0.38	0.41	0.36	0.47	0.04	0.22	0.42	0.09	0.27	0.15	-0.30	-0.35	0.08	0.38	1,0	-0.53	0.32	0.54
17	-0.07	-0.23	-0.25	-0.16	0.34	0.64	-0.15	-0.18	-0.04	0.34	0.38	0.09	0.14	0.13	-0.13	0.16	1,0	-0.06	-0.40
18	0.22	0.33	0.24	-0.04	0.35	0.06	0.27	0.13	-0.11	0.63	0.57	-0.26	-0.13	-0.10	0.12	0.33	0.13	1,0	0.15
19	0.46	0.61	0.64	0.46	0.46	-0.22	0.46	0.55	0.19	0.25	0.20	-0.28	-0.25	-0.20	0.46	0.47	-0.18	0.31	1,0

Примечание: 1 – *Abies nordmanniana* 2 – *Betula litwinowii*, 3 – *Betula pendula*, 4 – *Carpinus betulus*, 5 – cfvo_0.5, 6 – clay_100.200, 7 – embergerQ, 8 – *Fagus orientalis*, 9 – М-фактор, 10 – nitro_100.200, 11 – ocd_100.200, 12 – PETColdestQuarter, 13 – PETDriestQuarter, 14 – PETWettestQuarter, 15 – *Pinus sylvestris*, 16 – sand_0.5, 17 – silt_100.200, 18 – soc_100.200, 19 – TRI.

Таблица А8 – Коэффициенты корреляции предикторов ВАМ-модели *Fagus orientalis*

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	1.00	0.65	0.64	0.77	0.45	-0.28	0.67	-0.20	0.06	0.12	0.12	-0.24	-0.66	0.73	0.77	0.55	-0.40	0.27	0.67
2	0.56	1.00	0.82	0.62	0.30	-0.41	0.69	-0.10	0.08	0.08	-0.25	-0.67	-0.30	0.83	0.73	0.55	-0.55	0.26	0.67
3	0.58	0.77	1.00	0.64	0.28	-0.38	0.62	-0.10	0.07	0.06	-0.30	-0.54	-0.32	0.76	0.73	0.54	-0.58	0.22	0.70
4	0.51	0.35	0.45	1.00	0.36	-0.24	0.63	-0.11	-0.16	-0.11	0.25	-0.21	-0.61	0.78	0.68	0.36	-0.38	0.01	0.71
5	0.09	0.19	0.18	0.18	1.00	-0.07	0.12	0.28	0.16	0.36	-0.11	-0.30	-0.34	0.26	0.49	0.31	-0.12	0.32	0.42
6	-0.28	-0.32	-0.30	-0.17	0.30	1.00	-0.18	-0.11	-0.01	0.04	0.27	0.30	0.04	-0.40	-0.38	-0.52	0.22	-0.10	-0.30
7	0.52	0.46	0.50	0.43	0.04	-0.11	1.00	-0.49	0.20	0.06	-0.05	-0.18	-0.44	0.72	0.64	0.32	-0.35	0.26	0.58
8	-0.17	0.02	0.05	0.00	0.37	-0.09	-0.23	1.00	-0.11	0.05	-0.23	-0.31	0.11	-0.29	-0.04	0.13	-0.01	-0.02	0.13
9	0.18	0.27	0.17	-0.12	0.42	0.26	0.08	-0.10	1.00	0.61	-0.36	-0.07	-0.02	0.01	0.00	0.12	0.12	0.62	0.00
10	-0.05	-0.31	-0.29	0.13	-0.20	0.19	0.03	0.00	0.59	1.00	-0.28	-0.08	-0.16	-0.04	0.06	0.11	0.12	0.63	0.01
11	-0.10	-0.31	-0.27	-0.09	-0.12	0.15	-0.07	-0.24	-0.30	-0.09	1.00	0.60	-0.27	-0.09	-0.08	-0.28	0.14	-0.28	-0.09
12	-0.20	-0.10	-0.15	-0.30	-0.14	-0.01	-0.39	-0.05	-0.12	0.16	0.62	1.00	-0.14	-0.49	-0.44	-0.47	0.37	-0.18	-0.48
13	0.75	0.61	0.62	0.56	0.08	-0.29	0.43	0.03	-0.07	-0.21	-0.21	-0.41	1.00	-0.38	-0.56	-0.06	0.23	-0.13	-0.37
14	0.59	0.68	0.69	0.61	0.30	-0.26	0.43	-0.14	0.12	0.10	-0.06	-0.17	-0.12	1.00	0.74	0.51	-0.50	0.15	0.61
15	0.41	0.38	0.41	0.36	0.47	0.04	0.22	0.14	0.16	0.14	-0.23	-0.28	-0.19	0.66	1.00	0.46	-0.36	0.14	0.73
16	-0.07	-0.23	-0.25	-0.16	0.34	0.64	-0.15	0.23	0.27	0.15	-0.30	-0.35	0.08	0.38	0.47	1.00	-0.53	0.32	0.54
17	0.22	0.33	0.24	-0.04	0.35	0.06	0.27	-0.06	0.34	0.38	0.09	0.14	0.13	-0.13	-0.14	0.16	1.00	-0.06	-0.40
18	0.46	0.61	0.64	0.46	0.46	-0.22	0.46	0.04	0.63	0.57	-0.26	-0.13	-0.10	0.12	0.22	0.33	0.13	1.00	0.15
19	0.18	0.27	0.17	-0.12	0.42	0.26	0.08	0.29	0.25	0.20	-0.28	-0.25	-0.20	0.46	0.60	0.47	-0.18	0.31	1.00

Примечание: 1 – *Abies nordmanniana*, 2 – *Betula litwinowii*, 3 – *Betula pendula*, 4 – *Carpinus betulus*, 5 – cfvo_0.5, 6 – clay_100.200, 7 – embergerQ, 8 – М-фактор, 9 – nitro_100.200, 10 – ocd_100.200, 11 – PETColdestQuarter, 12 – PETDriestQuarter, 13 – PETWettestQuarter, 14 – *Picea orientalis*, 15 – *Pinus sylvestris*, 16 – sand_0.5, 17 – silt_100.200, 18 – soc_100.200, 19 – TRI.

Таблица А9 – Коэффициенты корреляции предикторов ВАМ-модели *Carpinus betulus*

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	1.00	0.65	0.64	0.45	-0.28	0.67	0.74	0.31	0.06	0.12	0.12	-0.24	-0.66	0.73	0.77	0.55	-0.40	0.27	0.67
2	0.56	1.00	0.82	0.30	-0.41	0.69	0.69	0.50	0.08	0.08	-0.25	-0.67	-0.30	0.83	0.63	0.55	-0.55	0.26	0.67
3	0.58	0.77	1.00	0.28	-0.38	0.62	0.69	0.50	0.07	0.06	-0.30	-0.54	-0.32	0.76	0.73	0.54	-0.58	0.22	0.70
4	0.09	0.19	0.18	1.00	-0.07	0.12	0.24	0.27	0.16	0.36	-0.11	-0.30	-0.34	0.26	0.49	0.31	-0.12	0.32	0.42
5	-0.28	-0.32	-0.30	0.30	1.00	-0.18	-0.26	-0.23	-0.01	0.04	0.27	0.30	0.04	-0.40	-0.38	-0.52	0.22	-0.10	-0.30
6	0.52	0.46	0.50	0.04	-0.11	1.00	0.69	0.25	0.20	0.06	-0.05	-0.18	-0.44	0.72	0.64	0.32	-0.35	0.26	0.58
7	0.63	0.62	0.64	0.15	-0.19	0.58	1.00	0.45	-0.09	-0.11	0.14	-0.34	-0.39	0.72	0.71	0.48	-0.45	0.08	0.76
8	0.07	0.45	0.41	0.44	-0.14	0.21	0.14	1.00	0.06	0.04	-0.35	-0.57	0.04	0.35	0.40	0.41	-0.26	0.15	0.66
9	0.24	0.29	0.21	0.32	0.20	0.28	0.06	0.18	1.00	0.61	-0.36	-0.07	-0.02	0.01	0.00	0.12	0.12	0.62	0.00
10	0.18	0.27	0.17	0.42	0.26	0.08	0.02	0.16	0.59	1.00	-0.28	-0.08	-0.16	-0.04	0.06	0.11	0.12	0.63	0.01
11	-0.05	-0.31	-0.29	-0.20	0.19	0.03	0.04	-0.44	-0.30	-0.09	1.00	0.60	-0.27	-0.09	-0.08	-0.28	0.14	-0.28	-0.09
12	-0.10	-0.31	-0.27	-0.12	0.15	-0.07	-0.20	-0.24	-0.12	0.16	0.62	1.00	-0.14	-0.49	-0.44	-0.47	0.37	-0.18	-0.48
13	-0.20	-0.10	-0.15	-0.14	-0.01	-0.39	-0.18	-0.03	-0.07	-0.21	-0.21	-0.41	1.00	-0.38	-0.56	-0.06	0.23	-0.13	-0.37
14	0.75	0.61	0.62	0.08	-0.29	0.43	0.68	0.09	0.12	0.10	-0.06	-0.17	-0.12	1.00	0.74	0.51	-0.50	0.15	0.61
15	0.59	0.68	0.69	0.30	-0.26	0.43	0.67	0.35	0.16	0.14	-0.23	-0.28	-0.19	0.66	1.00	0.46	-0.36	0.14	0.73
16	0.41	0.38	0.41	0.47	0.04	0.22	0.42	0.33	0.27	0.15	-0.30	-0.35	0.08	0.38	0.47	1.00	-0.53	0.32	0.54
17	-0.07	-0.23	-0.25	0.34	0.64	-0.15	-0.18	-0.13	0.34	0.38	0.09	0.14	0.13	-0.13	-0.14	0.16	1.00	-0.06	-0.40
18	0.22	0.33	0.24	0.35	0.06	0.27	0.13	0.28	0.63	0.57	-0.26	-0.13	-0.10	0.12	0.22	0.33	0.13	1.00	0.15
19	0.46	0.71	0.64	0.46	-0.22	0.46	0.55	0.66	0.25	0.20	-0.28	-0.25	-0.20	0.46	0.60	0.47	-0.18	0.31	1.00

Примечание: 1 – *Abies nordmanniana*, 2 – *Betula litwinowii*, 3 – *Betula pendula*, 4 – cfvo_0.5, 5 – clay_100.200, 6 – embergerQ, 7 – *Fagus orientalis*, 8 – М-фактор, 9 – nitro_100.200, 10 – ocd_100.200, 11 – PETColdestQuarter, 12 – PETDriestQuarter, 13 – PETWettestQuarter, 14 – *Picea orientalis*, 15 – *Pinus sylvestris*, 16 – sand_0.5, 17 – silt_100.200, 18 – soc_100.200, 19 – TRI.

Таблица А10 – Коэффициенты корреляции предикторов ВМ-модели *Betula litwinowii*

Переменная	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	1.00	0.64	0.77	0.45	-0.28	0.67	0.74	0.08	0.06	0.12	0.12	-0.24	-0.66	0.73	0.77	0.55	-0.40	0.27	0.67
2	0.58	1.00	0.64	0.28	-0.38	0.62	0.69	0.13	0.07	0.06	-0.30	-0.54	-0.32	0.76	0.73	0.54	-0.58	0.22	0.70
3	0.51	0.45	1.00	0.36	-0.24	0.63	0.79	0.14	-0.16	-0.11	0.25	-0.21	-0.61	0.68	0.78	0.36	-0.38	0.01	0.71
4	0.09	0.18	0.18	1.00	-0.07	0.12	0.24	0.11	0.16	0.36	-0.11	-0.30	-0.34	0.26	0.49	0.31	-0.12	0.32	0.42
5	-0.28	-0.30	-0.17	0.30	1.00	-0.18	-0.26	0.06	-0.01	0.04	0.27	0.30	0.04	-0.40	-0.38	-0.52	0.22	-0.10	-0.30
6	0.52	0.50	0.43	0.04	-0.11	1.00	0.69	0.15	0.20	0.06	-0.05	-0.18	-0.44	0.72	0.64	0.32	-0.35	0.26	0.58
7	0.63	0.64	0.68	0.15	-0.19	0.58	1.00	0.02	-0.09	-0.11	0.14	-0.34	-0.39	0.72	0.71	0.48	-0.45	0.08	0.76
8	-0.09	0.00	0.08	0.25	0.03	-0.01	-0.07	1.0	-0.04	-0.09	-0.06	0.16	-0.19	0.03	0.09	-0.02	-0.01	-0.07	0.13
9	0.24	0.21	-0.10	0.32	0.20	0.28	0.24	-0.05	1.00	0.61	-0.36	-0.07	-0.02	0.01	0.00	0.12	0.12	0.62	0.00
10	0.18	0.17	-0.12	0.42	0.26	0.08	0.18	-0.07	0.59	1.00	-0.28	-0.08	-0.16	-0.04	0.06	0.11	0.12	0.63	0.01
11	-0.05	-0.29	0.13	-0.20	0.19	0.03	-0.05	-0.14	-0.30	-0.09	1.00	0.60	-0.27	-0.09	-0.08	-0.28	0.14	-0.28	-0.09
12	-0.10	-0.27	-0.09	-0.12	0.15	-0.07	-0.10	0.12	-0.12	0.16	0.62	1.00	-0.14	-0.49	-0.44	-0.47	0.37	-0.18	-0.48
13	-0.20	-0.15	-0.30	-0.14	-0.01	-0.39	-0.20	-0.21	-0.07	-0.21	-0.21	-0.41	1.00	-0.38	-0.56	-0.06	0.23	-0.13	-0.37
14	0.75	0.62	0.56	0.08	-0.29	0.43	0.75	-0.09	0.12	0.10	-0.06	-0.17	-0.12	1.00	0.74	0.51	-0.50	0.15	0.61
15	0.59	0.69	0.61	0.30	-0.26	0.43	0.59	0.01	0.16	0.14	-0.23	-0.28	-0.19	0.66	1.00	0.46	-0.36	0.14	0.73
16	0.41	0.41	0.36	0.47	0.04	0.22	0.41	0.08	0.27	0.15	-0.30	-0.35	0.08	0.38	0.47	1.00	-0.53	0.32	0.54
17	-0.07	-0.25	-0.16	0.34	0.64	-0.15	-0.07	-0.03	0.34	0.38	0.09	0.14	0.13	-0.13	-0.14	0.16	1.00	-0.06	-0.40
18	0.22	0.24	-0.04	0.35	0.06	0.27	0.22	-0.04	0.63	0.57	-0.26	-0.13	-0.10	0.12	0.22	0.33	0.13	1.00	0.15
19	0.46	0.64	0.46	0.46	-0.22	0.46	0.46	0.20	0.25	0.20	-0.28	-0.25	-0.20	0.46	0.60	0.47	-0.18	0.31	1.00

Примечание: 1 – *Abies nordmanniana*, 2 – *Betula pendula*, 3 – *Carpinus betulus*, 4 – cfvo_0.5, 5 – clay_100.200, 6 – embergerQ, 7 – *Fagus orientalis*, 8 – М-фактор, 9 – nitro_100.200, 10 – ocd_100.200, 11 – PETColdestQuarter, 12 – PETDriestQuarter, 13 – PETWettestQuarter, 14 – *Picea orientalis*, 15 – *Pinus sylvestris*, 16 – sand_0.5, 17 – silt_100.200, 18 – soc_100.200, 19 – TRI.

Таблица А11 – Коэффициенты корреляции предикторов ВМ-модели *Betula pendula* на Кавказе

Переменная	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	1.00	0.65	0.77	0.45	-0.28	0.67	0.74	-0.25	0.06	0.12	0.12	-0.24	-0.66	0.73	0.77	0.55	-0.40	0.27	0.67
2	0.56	1.00	0.62	0.30	-0.41	0.69	0.69	-0.19	0.08	0.08	-0.25	-0.67	-0.30	0.83	0.73	0.55	-0.55	0.26	0.67
3	0.51	0.35	1.00	0.36	-0.24	0.63	0.79	-0.12	-0.16	-0.11	0.25	-0.21	-0.61	0.68	0.78	0.36	-0.38	0.01	0.71
4	0.09	0.19	0.18	1.00	-0.07	0.12	0.24	0.12	0.16	0.36	-0.11	-0.30	-0.34	0.26	0.49	0.31	-0.12	0.32	0.42
5	-0.28	-0.32	-0.17	0.30	1.00	-0.18	-0.26	0.06	-0.01	0.04	0.27	0.30	0.04	-0.40	-0.38	-0.52	0.22	-0.10	-0.30
6	0.52	0.46	0.43	0.04	-0.11	1.00	0.69	-0.45	0.20	0.06	-0.05	-0.18	-0.44	0.72	0.64	0.32	-0.35	0.26	0.58
7	0.63	0.62	0.68	0.15	-0.19	0.58	1.00	-0.10	-0.09	-0.11	0.14	-0.34	-0.39	0.72	0.71	0.48	-0.45	0.08	0.76
8	-0.20	-0.19	0.00	0.30	0.04	-0.29	-0.10	1.0	1.00	0.61	-0.36	-0.07	-0.02	0.01	0.00	0.12	0.12	0.62	0.00
9	0.24	0.29	-0.10	0.32	0.20	0.28	0.06	-0.14	1.00	0.61	-0.36	-0.07	-0.02	0.01	0.00	0.12	0.12	0.62	0.00
10	0.18	0.27	-0.12	0.42	0.26	0.08	0.02	-0.06	0.59	1.00	-0.28	-0.08	-0.16	-0.04	0.06	0.11	0.12	0.63	0.01
11	-0.05	-0.31	0.13	-0.20	0.19	0.03	0.04	-0.02	-0.30	-0.09	1.00	0.60	-0.27	-0.09	-0.08	-0.28	0.14	-0.28	-0.09
12	-0.10	-0.31	-0.09	-0.12	0.15	-0.07	-0.20	0.06	-0.12	0.16	0.62	1.00	-0.14	-0.49	-0.44	-0.47	0.37	-0.18	-0.48
13	-0.20	-0.10	-0.30	-0.14	-0.01	-0.39	-0.18	0.08	-0.07	-0.21	-0.21	-0.41	1.00	-0.38	-0.56	-0.06	0.23	-0.13	-0.37
14	0.75	0.61	0.56	0.08	-0.29	0.43	0.68	-0.19	0.12	0.10	-0.06	-0.17	-0.12	1.00	0.74	0.51	-0.50	0.15	0.61
15	0.59	0.68	0.61	0.30	-0.26	0.43	0.67	-0.11	0.16	0.14	-0.23	-0.28	-0.19	0.66	1.00	0.46	-0.36	0.14	0.73
16	0.41	0.38	0.36	0.47	0.04	0.22	0.42	0.13	0.27	0.15	-0.30	-0.35	0.08	0.38	0.47	1.00	-0.53	0.32	0.54
17	-0.07	-0.23	-0.16	0.34	0.64	-0.15	-0.18	-0.01	0.34	0.38	0.09	0.14	0.13	-0.13	-0.14	0.16	1.00	-0.06	-0.40
18	0.22	0.33	-0.04	0.35	0.06	0.27	0.13	-0.07	0.63	0.57	-0.26	-0.13	-0.10	0.12	0.22	0.33	0.13	1.00	0.15
19	0.46	0.61	0.46	0.46	-0.22	0.46	0.55	0.17	0.25	0.20	-0.28	-0.25	-0.20	0.46	0.60	0.47	-0.18	0.31	1.00

Примечание: 1 – *Abies nordmanniana*, 2 – *Betula litwinowii*, 3 – *Carpinus betulus*, 4 – cfvo_0.5, 5 – clay_100.200, 6 – embergerQ, 7 – *Fagus orientalis*, 8 – М-фактор, 9 – nitro_100.200, 10 – ocd_100.200, 11 – PETColdestQuarter, 12 – PETDriestQuarter, 13 – PETWettestQuarter, 14 – *Picea orientalis*, 15 – *Pinus sylvestris*, 16 – sand_0.5, 17 – silt_100.200, 18 – soc_100.200, 19 – TRI.

Таблица А12 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена между предикторами ВАМ-модели локализации пестрокостровых лугов (*Bromus variegatus*) на Кавказе

Переменные	embergerQ	<i>Festuca varia</i>	М-фактор	PETColdestQuarter	PETDriestQuarter	PETWettestQuarter	TRI
embergerQ	1.00	0.67	-0.34	-0.05	-0.18	-0.44	0.58
<i>Festuca varia</i>	0.33	1.00	-0.51	-0.21	-0.43	-0.51	0.65
М-фактор	-0.22	-0.63	1.00	0.18	0.24	0.28	-0.35
PETColdestQuarter	0.03	-0.44	0.32	1.00	0.60	-0.27	-0.09
PETDriestQuarter	-0.07	-0.27	0.17	0.62	1.00	-0.14	-0.48
PETWettestQuarter	-0.39	-0.15	0.10	-0.21	-0.41	1.00	-0.37
TRI	0.46	0.74	-0.51	-0.28	-0.25	-0.37	1.00

Таблица А13 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена между предикторами ВАМ-модели локализации пестроовсяницевых лугов (*Festuca varia*) на Кавказе

Переменные	<i>Bromus variegatus</i>	embergerQ	М-фактор	PETColdestQuarter	PETDriestQuarter	PETWettestQuarter	TRI
<i>Bromus variegatus</i>	1.00	0.46	0.09	-0.19	-0.43	-0.58	0.69
embergerQ	0.30	1.00	-0.44	-0.05	-0.18	-0.44	0.58
М-фактор	0.10	-0.34	1.00	0.31	0.00	-0.13	0.04
PETColdestQuarter	-0.37	0.03	0.21	1.00	0.60	-0.27	-0.09
PETDriestQuarter	-0.28	-0.07	0.18	0.62	1.00	-0.14	-0.48
PETWettestQuarter	-0.17	-0.39	-0.07	-0.21	-0.41	1.00	-0.37
TRI	0.72	0.46	-0.10	-0.28	-0.25	0.20	1.00

Таблица А14 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена между предикторами ВАМ-модели локализации *Capra caucasica* на Кавказе

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8
1	1.00	0.46	0.80	-0.26	-0.19	-0.43	-0.58	0.69
2	0.30	1.00	0.67	-0.15	-0.05	-0.18	-0.44	0.58
3	0.77	0.33	1.00	-0.24	-0.21	-0.43	-0.51	0.75
4	-0.47	-0.14	-0.59	1.00	0.44	0.62	-0.12	-0.24
5	-0.37	0.03	-0.44	0.51	1.00	0.60	-0.27	-0.09
6	-0.28	-0.07	-0.27	0.41	0.62	1.00	-0.14	-0.48
7	-0.17	-0.39	-0.15	-0.11	-0.21	-0.41	1.00	-0.37
8	0.72	0.46	0.74	-0.43	-0.28	-0.25	0.20	1.00

Примечание: 1 – *Bromus variegatus*, 2 – embergerQ, 3 – *Festuca varia*, 4 – М-фактор, 5 – PETColdestQuarter, 6 – PETDriestQuarter, 7 – PETWettestQuarter, 8 – TRI.

Таблица А15 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена между предикторами ВАМ-модели локализации *Rupicapra rupicapra* на Кавказе

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8
1	1.00	0.46	0.80	0.16	-0.19	-0.43	-0.58	0.79
2	0.30	1.00	0.67	0.08	-0.05	-0.18	-0.44	0.58
3	0.77	0.33	1.00	0.15	-0.21	-0.43	-0.51	0.85
4	-0.47	-0.14	-0.09	1.00	0.41	0.35	-0.33	0.10
5	-0.37	0.03	-0.44	0.29	1.00	0.60	-0.27	-0.09
6	-0.28	-0.07	-0.27	0.22	0.62	1.00	-0.14	-0.48
7	-0.17	-0.39	-0.15	-0.23	-0.21	-0.41	1.00	-0.37
8	0.62	0.46	0.64	-0.02	-0.28	-0.25	-0.20	1.00

Примечание: 1 – *Bromus variegatus*, 2 – embergerQ, 3 – *Festuca varia*, 4 – М-фактор, 5 – PETColdestQuarter, 6 – PETDriestQuarter, 7 – PETWettestQuarter, 8 – TRI.

Таблица А16 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена между предикторами ВАМ-модели локализации *Sus scrofa* на Кавказе

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	1.00	0.77	0.46	0.62	0.80	0.28	-0.19	-0.43	-0.58	0.69
2	0.32	1.00	0.61	0.81	0.66	0.07	0.17	-0.26	-0.54	0.70
3	0.30	0.35	1.00	0.62	0.67	-0.12	-0.05	-0.18	-0.44	0.58
4	0.39	0.68	0.50	1.00	0.69	0.07	0.13	-0.32	-0.43	0.72
5	0.77	0.14	0.33	0.27	1.00	0.25	-0.21	-0.43	-0.51	0.75
6	0.42	0.03	-0.01	0.00	0.40	1.00	-0.02	-0.20	-0.32	0.32
7	-0.37	0.10	0.03	0.07	-0.44	-0.10	1.00	0.60	-0.27	-0.09
8	-0.28	-0.09	-0.07	-0.14	-0.27	0.11	0.62	1.00	-0.14	-0.48
9	-0.17	-0.25	-0.39	-0.16	-0.15	-0.23	-0.21	-0.41	1.00	-0.37
10	0.62	0.38	0.46	0.42	0.64	0.38	-0.28	-0.25	-0.20	1.00

Примечание: 1 – *Bromus variegatus*, 2 – *Carpinus betulus*, 3 – embergerQ, 4 – *Fagus orientalis*, 5 – *Festuca varia*, 6 – М-фактор, 7 – PETColdestQuarter, 8 – PETDriestQuarter, 9 – PETWettestQuarter, 10 – TRI.

Таблица А17 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена между предикторами ВАМ-модели локализации *Capreolus capreolus* на Кавказе

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	1.00	0.58	0.53	0.62	0.12	-0.45	-0.63	-0.12	0.73	0.66
2	0.26	1.00	0.61	0.81	-0.08	0.17	-0.26	-0.54	0.70	0.60
3	0.39	0.35	1.00	0.62	-0.33	-0.05	-0.18	-0.44	0.67	0.58
4	0.47	0.68	0.50	1.00	-0.09	0.13	-0.32	-0.43	0.76	0.62
5	-0.09	-0.04	-0.21	-0.11	1.00	-0.26	-0.29	0.18	-0.06	0.10
6	-0.28	0.10	0.03	0.07	-0.17	1.00	0.60	-0.27	-0.10	-0.09
7	-0.24	-0.09	-0.07	-0.14	-0.03	0.62	1.00	-0.14	-0.44	-0.48
8	-0.08	-0.25	-0.39	-0.16	0.06	-0.21	-0.41	1.00	-0.54	-0.37
9	0.67	0.51	0.39	0.50	-0.10	-0.22	-0.25	-0.18	1.00	0.73
10	0.59	0.38	0.46	0.42	0.09	-0.28	-0.25	-0.20	0.61	1.00

Примечание: 1 – *Betula litwinowii*, 2 – *Carpinus betulus*, 3 – embergerQ, 4 – *Fagus orientalis*, 5 – М-фактор, 6 – PETColdestQuarter, 7 – PETDriestQuarter, 8 – PETWettestQuarter, 9 – *Pinus sylvestris*, 10 – TRI.

Таблица А18 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена между предикторами ВАМ-модели локализации *Aegypius monachus* на Кавказе

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	1.00	0.61	0.00	0.66	0.65	-0.44	-0.67	-0.29	0.70	0.86	0.63
2	0.31	1.00	0.00	0.48	0.42	-0.05	-0.18	-0.44	0.67	0.67	0.58
3	0.09	-0.04	1.00	0.17	0.22	0.28	0.07	-0.50	0.18	-0.11	0.28
4	0.71	0.39	0.09	1.00	0.67	-0.20	-0.53	-0.31	0.63	0.61	0.73
5	0.67	0.31	0.26	0.61	1.00	-0.22	-0.54	-0.23	0.66	0.59	0.73
6	-0.52	0.03	0.12	-0.42	-0.40	1.00	0.60	-0.27	-0.10	-0.55	-0.09
7	-0.29	-0.07	0.16	-0.27	-0.26	0.62	1.00	-0.14	-0.44	-0.65	-0.48
8	-0.15	-0.39	-0.26	-0.16	-0.16	-0.21	-0.41	1.00	-0.54	-0.21	-0.37
9	0.43	0.39	0.00	0.52	0.38	-0.22	-0.25	-0.18	1.00	0.72	0.73
10	0.74	0.34	-0.06	0.68	0.65	-0.43	-0.27	-0.10	0.52	1.00	0.65
11	0.75	0.46	0.23	0.67	0.74	-0.28	-0.25	-0.20	0.61	0.67	1.00

Примечание: 1 – *Capra caucasica*, 2 – embergerQ, 3 – М-фактор, 4 – path_landuse, 5 – path_setlment, 6 – PETColdestQuarter, 7 – PETDriestQuarter, 8 – PETWettestQuarter, 9 – *Pinus sylvestris*, 10 – *Rupicapra rupicapra*, 11 – TRI.

Таблица А19 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена между предикторами ВМ-модели локализации *Gyps fulvus* на Кавказе

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	1.00	0.61	0.01	0.66	0.65	-0.44	-0.67	-0.29	0.86	0.63
2	0.31	1.00	0.01	0.48	0.42	-0.05	-0.18	-0.44	0.67	0.58
3	0.08	0.03	1.00	0.27	0.31	0.24	-0.01	-0.47	-0.08	0.36
4	0.71	0.39	0.15	1.00	0.67	-0.20	-0.53	-0.31	0.61	0.73
5	0.67	0.31	0.28	0.61	1.00	-0.22	-0.54	-0.23	0.59	0.73
6	-0.52	0.03	0.13	-0.42	-0.40	1.00	0.60	-0.27	-0.55	-0.09
7	-0.29	-0.07	0.16	-0.27	-0.26	0.62	1.00	-0.14	-0.65	-0.48
8	-0.15	-0.39	-0.26	-0.16	-0.16	-0.21	-0.41	1.00	-0.21	-0.37
9	0.84	0.34	-0.05	0.78	0.65	-0.43	-0.27	-0.10	1.00	0.65
10	0.75	0.46	0.28	0.77	0.74	-0.28	-0.25	-0.20	0.67	1.00

Примечание: 1 – *Capra caucasica*, 2 – embergerQ, 3 – М-фактор, 4 – path_landuse, 5 – path_setlment, 6 – PETColdestQuarter, 7 – PETDriestQuarter, 8 – PETWettestQuarter, 9 – *Rupicapra rupicapra*, 10 – TRI.

Таблица А20 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена между предикторами ВМ-модели локализации *Gypaetus barbatus* на Кавказе

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	1.00	0.61	0.08	0.66	0.65	-0.44	-0.67	-0.29	0.86	0.63
2	0.31	1.00	0.00	0.48	0.42	-0.05	-0.18	-0.44	0.67	0.58
3	0.34	0.04	1.00	0.32	0.33	0.04	-0.11	-0.46	0.01	0.36
4	0.71	0.39	0.39	1.00	0.67	-0.20	-0.53	-0.31	0.61	0.73
5	0.67	0.31	0.42	0.61	1.00	-0.22	-0.54	-0.23	0.59	0.73
6	-0.52	0.03	-0.08	-0.42	-0.40	1.00	0.60	-0.27	-0.55	-0.09
7	-0.29	-0.07	0.04	-0.27	-0.26	0.62	1.00	-0.14	-0.65	-0.48
8	-0.15	-0.39	-0.26	-0.16	-0.16	-0.21	-0.41	1.00	-0.21	-0.37
9	0.74	0.34	0.18	0.78	0.65	-0.43	-0.27	-0.10	1.00	0.65
10	0.75	0.46	0.40	0.77	0.74	-0.28	-0.25	-0.20	0.67	1.00

Примечание: 1 – *Capra caucasica*, 2 – embergerQ, 3 – М-фактор, 4 – path_landuse, 5 – path_setlment, 6 – PETColdestQuarter, 7 – PETDriestQuarter, 8 – PETWettestQuarter, 9 – *Rupicapra rupicapra*, 10 – TRI.

Таблица А21 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена между предикторами ВМ-модели локализации *Neophron percnopterus* на Кавказе

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	1.00	0.61	0.37	0.66	0.65	-0.44	-0.67	-0.29	0.86	0.63
2	0.31	1.00	0.32	0.48	0.42	-0.05	-0.18	-0.44	0.67	0.58
3	0.59	0.22	1.00	0.50	0.56	0.13	-0.25	-0.50	0.26	0.63
4	0.71	0.39	0.64	1.00	0.77	-0.20	-0.53	-0.31	0.61	0.73
5	0.67	0.31	0.61	0.61	1.00	-0.22	-0.54	-0.23	0.59	0.73
6	-0.52	0.03	-0.04	-0.42	-0.40	1.00	0.60	-0.27	-0.55	-0.09
7	-0.29	-0.07	-0.04	-0.27	-0.26	0.62	1.00	-0.14	-0.65	-0.48
8	-0.15	-0.39	-0.26	-0.16	-0.16	-0.21	-0.41	1.00	-0.21	-0.37
9	0.74	0.34	0.46	0.78	0.65	-0.43	-0.27	-0.10	1.00	0.65
10	0.65	0.46	0.65	0.77	0.74	-0.28	-0.25	-0.20	0.67	1.00

Примечание: 1 – *Capra caucasica*, 2 – embergerQ, 3 – М-фактор, 4 – path_landuse, 5 – path_setlment, 6 – PETColdestQuarter, 7 – PETDriestQuarter, 8 – PETWettestQuarter, 9 – *Rupicapra rupicapra*, 10 – TRI.

Таблица A22 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена между предикторами ВМ-модели локализации *Panthera pardus ciscaucasica* на Кавказе

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	1,0	0.54	0.65	0.19	0.64	0.62	0.63	0.63	0.01	-0.51	-0.18	0.44	0.61	0.74
2	0.40	1,0	0.61	0.61	0.68	0.16	0.47	0.65	-0.44	-0.67	-0.29	0.96	0.47	0.73
3	0.47	0.41	1,0	0.70	0.63	0.23	0.58	0.61	-0.17	-0.49	-0.23	0.65	0.63	0.72
4	0.04	0.31	0.42	1,0	0.70	-0.04	0.33	0.42	-0.05	-0.18	-0.44	0.67	0.19	0.58
5	0.41	0.09	0.53	0.47	1,0	0.35	0.53	0.61	0.16	-0.28	-0.52	0.57	0.51	0.71
6	0.62	0.41	0.15	-0.01	0.15	1,0	0.40	0.48	0.10	-0.33	-0.42	0.05	0.16	0.51
7	0.56	0.49	0.41	0.25	0.28	0.49	1,0	0.58	0.00	-0.36	-0.16	0.42	0.49	0.66
8	0.47	0.67	0.40	0.31	0.18	0.44	0.53	1,0	-0.22	-0.54	-0.23	0.59	0.48	0.63
9	0.00	-0.52	-0.16	0.03	0.09	-0.02	-0.21	-0.40	1,0	0.60	-0.27	-0.55	-0.13	-0.09
10	-0.19	-0.29	-0.22	-0.07	-0.13	0.06	-0.22	-0.26	0.62	1,0	-0.14	-0.65	-0.45	-0.48
11	0.02	-0.15	-0.07	-0.39	-0.22	-0.20	-0.08	-0.16	-0.21	-0.41	1,0	-0.21	0.26	-0.37
12	0.41	0.64	0.56	0.34	0.13	0.30	0.44	0.65	-0.43	-0.27	-0.10	1,0	0.44	0.65
13	0.57	0.04	0.50	0.21	0.46	0.16	0.38	0.19	-0.01	-0.27	0.15	0.18	1,0	0.54
14	0.69	0.71	0.70	0.46	0.44	0.46	0.60	0.64	-0.28	-0.25	-0.20	0.67	0.41	1,0

Примечание: 1 – *Capra aegagrus*, 2 – *Capra caucasica*, 3 – *Capreolus capreolus*, 4 – embergerQ, 5 – forest, 6 – М-фактор, 7 – path_CAs, 8 – path_setlment, 9 – PETColdestQuarter, 10 – PETDriestQuarter, 11 – PETWettestQuarter, 12 – *Rupicapra rupicapra*, 13 – *Sus scrofa*, 14 – TRI.

Таблица A23 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена между предикторами региональной ВМ-модели локализации *Lobaria pulmonaria*

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8
1	1.00	0.72	-0.27	-0.05	-0.18	-0.44	0.67	0.58
2	0.50	1.00	0.12	0.13	-0.32	-0.43	0.86	0.82
3	-0.19	-0.01	1.00	0.06	-0.41	-0.17	0.18	0.35
4	0.03	0.07	-0.06	1.00	0.60	-0.27	-0.10	-0.09
5	-0.07	-0.14	-0.01	0.62	1.00	-0.14	-0.44	-0.48
6	-0.39	-0.16	-0.07	-0.21	-0.41	1.00	-0.54	-0.37
7	0.39	0.50	0.16	-0.22	-0.25	-0.18	1.00	0.73
8	0.46	0.42	0.40	-0.28	-0.25	-0.20	0.61	1.00

Примечание: 1 – embergerQ, 2 – *Fagus orientalis*, 3 – М-фактор, 4 – PETColdestQuarter, 5 – PETDriestQuarter, 6 – PETWettestQuarter, 7 – *Pinus sylvestris*, 8 – TRI.

Таблица A24 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена между предикторами локальной ВМ-модели локализации *Lobaria pulmonaria*

Переменные	1	2	3	4	5	6	7
1	1.00	0.07	0.26	-0.80	-0.69	0.64	0.69
2	-0.01	1.00	-0.20	0.27	0.40	0.41	0.04
3	0.34	-0.25	1.00	-0.59	-0.51	0.20	0.37
4	-0.65	0.35	-0.55	1.00	0.71	-0.65	-0.64
5	-0.68	0.49	-0.50	0.77	1.00	-0.49	-0.69
6	0.15	-0.09	-0.09	-0.03	0.03	1.00	0.65
7	0.64	-0.18	0.36	-0.68	-0.63	0.22	1.00

Примечание: 1 – embergerQ, 2 – *Fagus orientalis*, 3 – М-фактор, 4 – PETColdestQuarter, 5 – PETDriestQuarter, 6 – *Pinus sylvestris*, 7 – TRI.

Таблица А25 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена между предикторами ВАМ-модели локализации *Fritillaria latifolia* на Кавказе

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8
1	1.00	-0.24	0.49	0.33	-0.08	-0.18	-0.53	0.59
2	-0.20	1.00	0.31	0.41	0.22	-0.23	-0.07	0.33
3	0.45	0.44	1.00	0.55	-0.16	-0.47	-0.35	0.73
4	0.28	0.57	0.56	1.00	0.00	-0.34	-0.17	0.66
5	-0.07	0.05	-0.37	-0.17	1.00	0.57	-0.27	-0.07
6	-0.01	-0.07	-0.25	-0.21	0.58	1.00	-0.17	-0.42
7	-0.55	-0.01	-0.29	-0.19	-0.16	-0.41	1.00	-0.41
8	0.52	0.38	0.77	0.60	-0.26	-0.22	-0.34	1.00

Примечание: 1 – embergerQ, 2 – М-фактор, 3 – path_landuse, 4 – path_CAs, 5 – PETColdestQuarter, 6 – PETDriestQuarter, 7 – PETWettestQuarter, 8 – TRI.

Таблица А26 – Парные коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена между предикторами ВАМ-модели локализации *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	1.00	0.47	0.48	0.42	0.62	0.60	0.29	0.68	-0.13	-0.37	-0.56	0.69
2	0.32	1.00	0.60	0.81	0.48	0.65	0.14	0.59	0.21	-0.19	-0.54	0.70
3	0.36	0.35	1.00	0.62	0.19	0.49	0.13	0.44	-0.08	-0.18	-0.53	0.59
4	0.39	0.68	0.51	1.00	0.46	0.65	0.15	0.63	0.13	-0.27	-0.47	0.62
5	0.62	0.20	0.17	0.19	1.00	0.56	0.36	0.65	0.12	-0.24	-0.37	0.65
6	0.63	0.17	0.45	0.23	0.42	1.00	0.44	0.70	-0.16	-0.47	-0.35	0.63
7	0.40	0.02	0.28	0.08	0.45	0.65	1.00	0.50	-0.23	-0.30	-0.05	0.76
8	0.61	0.13	0.39	0.20	0.63	0.71	0.72	1.00	-0.19	-0.48	-0.26	0.73
9	-0.36	0.12	-0.07	0.06	-0.02	-0.37	-0.29	-0.36	1.00	0.57	-0.27	-0.07
10	-0.28	-0.02	-0.01	-0.10	-0.01	-0.25	-0.19	-0.25	0.58	1.00	-0.17	-0.42
11	-0.29	-0.28	-0.55	-0.27	-0.26	-0.29	-0.20	-0.27	-0.16	-0.41	1.00	-0.41
12	0.62	0.38	0.52	0.42	0.59	0.68	0.78	0.74	-0.26	-0.22	-0.34	1.00

Примечание: 1 – *Bromus variegatus*, 2 – *Carpinus betulus*, 3 – embergerQ, 4 – *Fagus orientalis*, 5 – М-фактор, 6 – path_landuse, 7 – path_roads, 8 – path_setlment, 9 – PETColdestQuarter, 10 – PETDriestQuarter, 11 – PETWettestQuarter, 12 – TRI.

Приложение В

Сравнение смещенных и несмещенных моделей методами непараметрической статистики и по значимости парных различий (p-уровень)

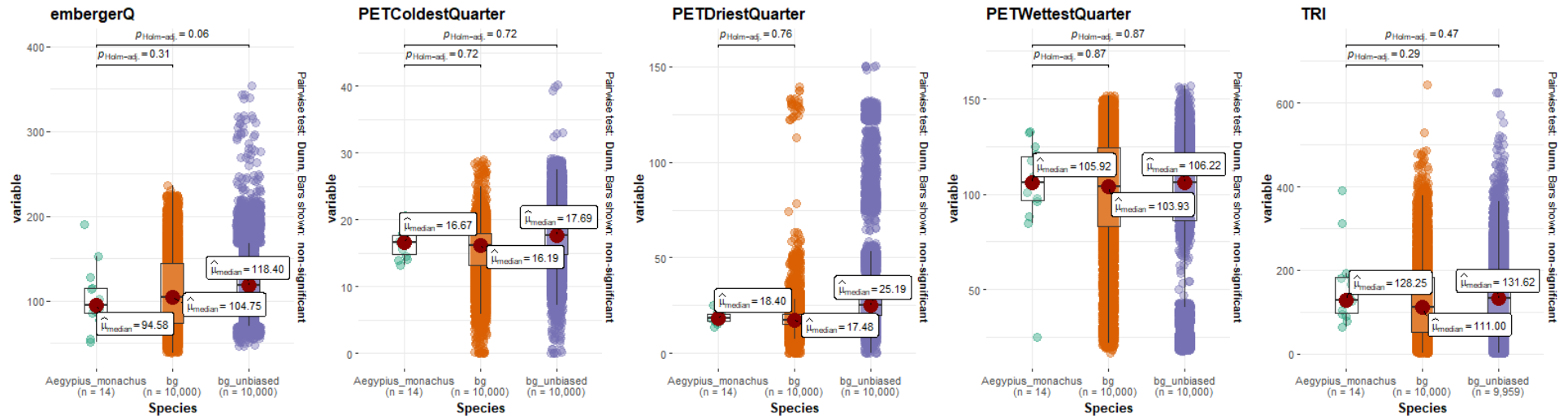


Рис. В.1. Сравнение значений предикторов А-моделей *Aegypius monachus* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (p-уровень).

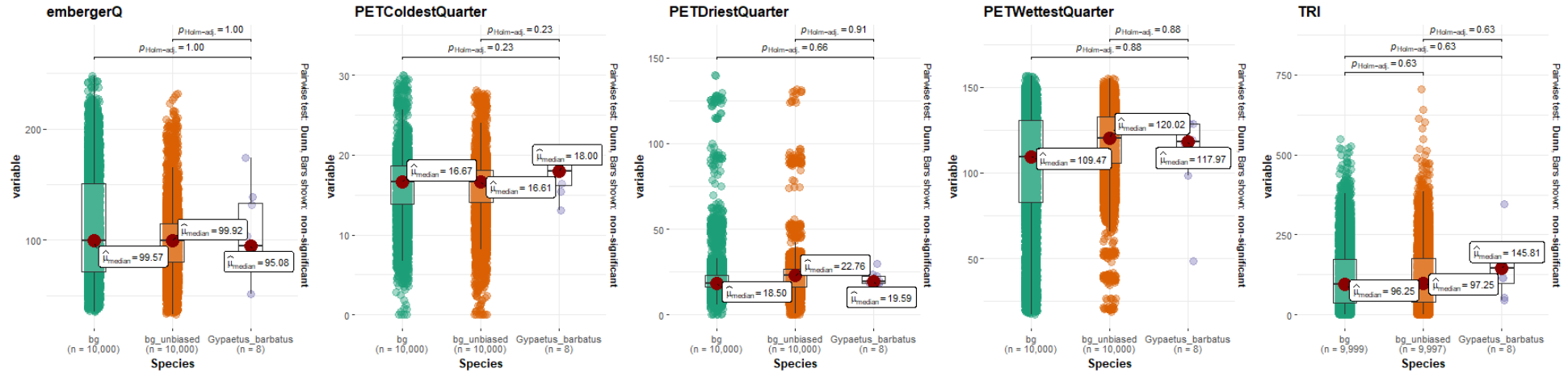


Рис. В.2. Сравнение значений предикторов А-моделей *Gypaetus barbatus* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).

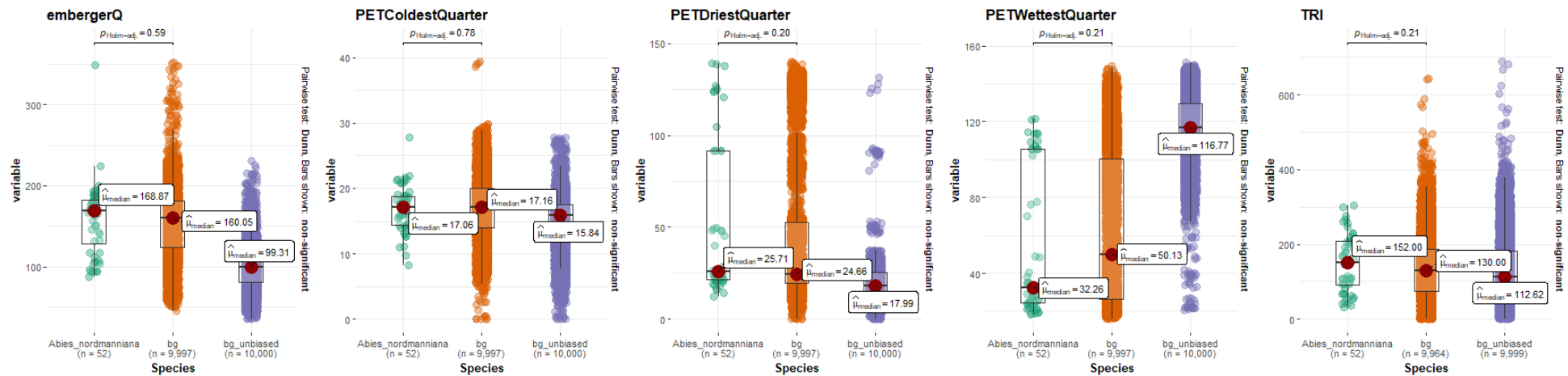


Рис. В.3. Сравнение значений предикторов А-моделей *Abies nordmanniana* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).

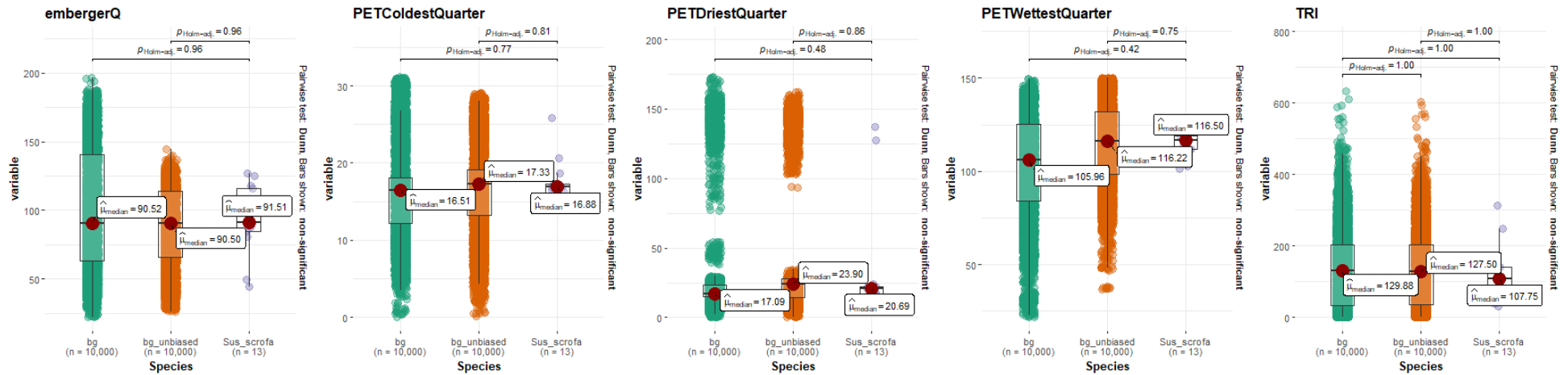


Рис. В.4. Сравнение значений предикторов А-моделей *Sus scrofa* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).

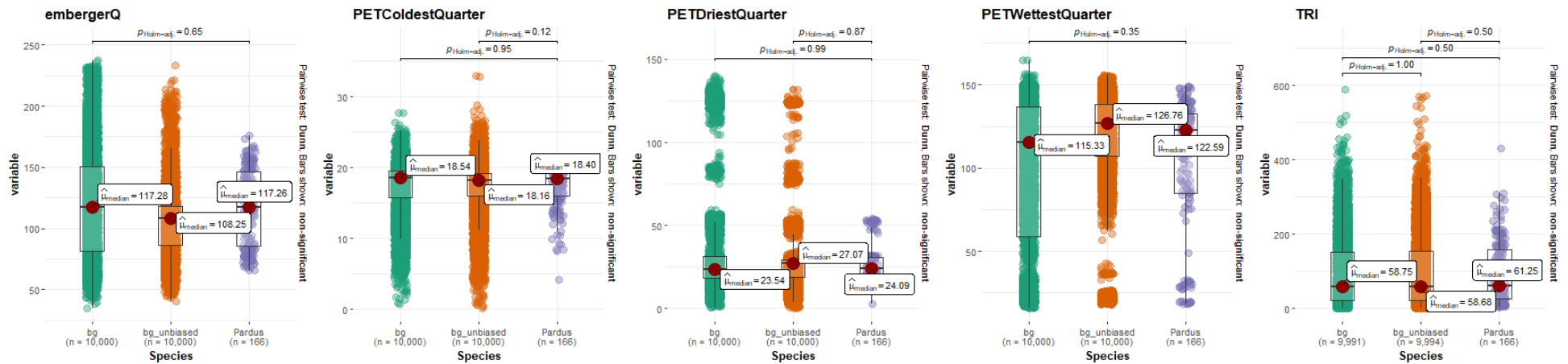


Рис. В.5. Сравнение значений предикторов А-моделей *Panthera pardus* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).

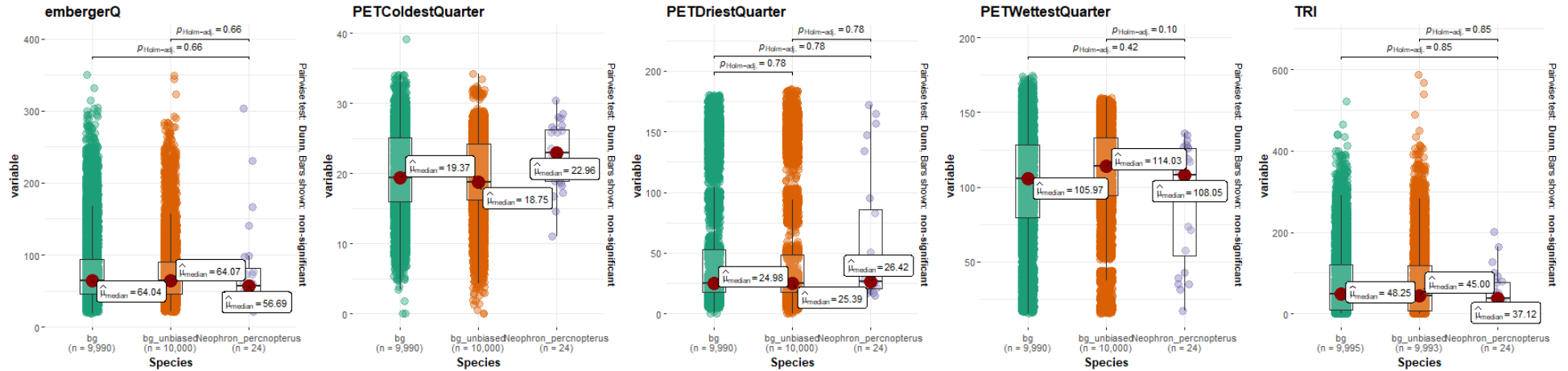


Рис. В.6. Сравнение значений предикторов А-моделей *Neophron percnopterus* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).

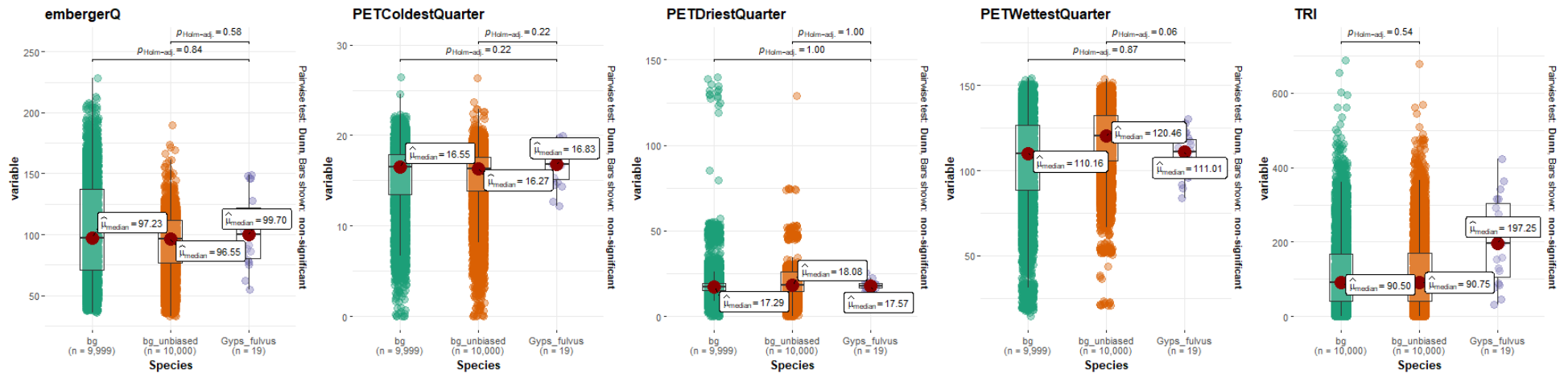


Рис. В.7. Сравнение значений предикторов А-моделей *Gyps fulvus* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).

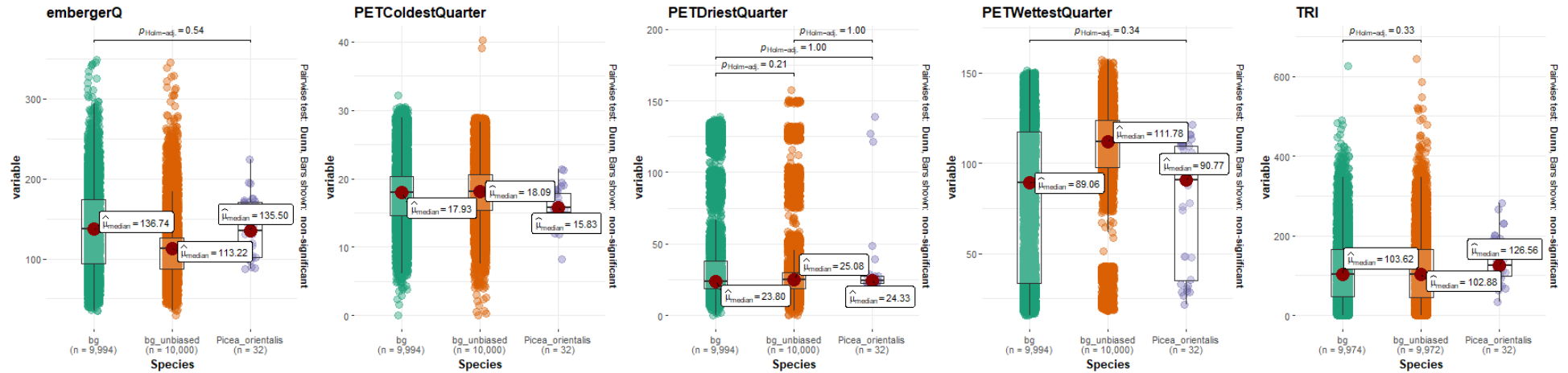


Рис. В.8. Сравнение значений предикторов А-моделей *Picea orientalis* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).

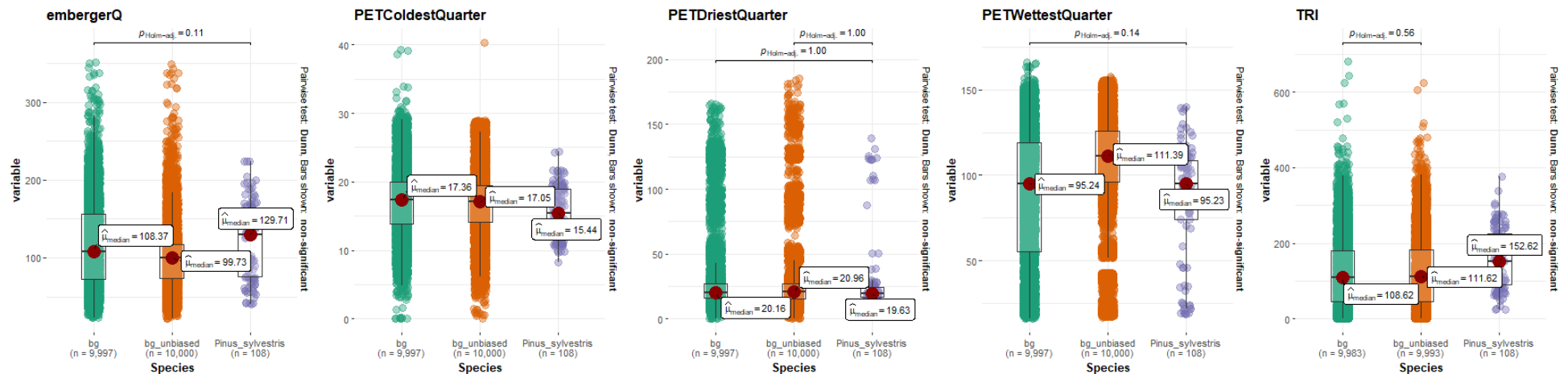


Рис. В.9. Сравнение значений предикторов А-моделей *Pinus sylvestris* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).

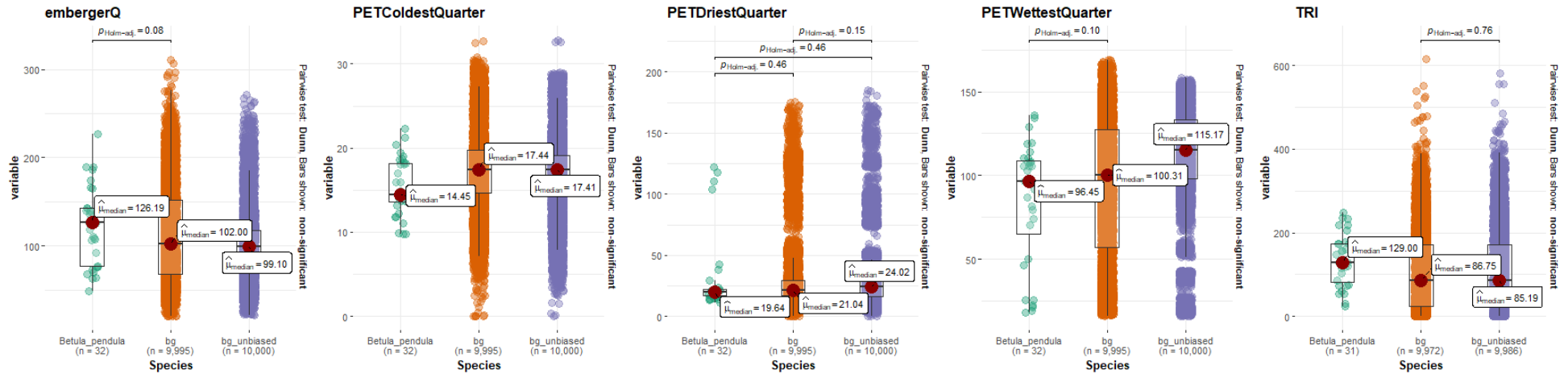


Рис. В.10. Сравнение значений предикторов А-моделей *Betula pendula* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).

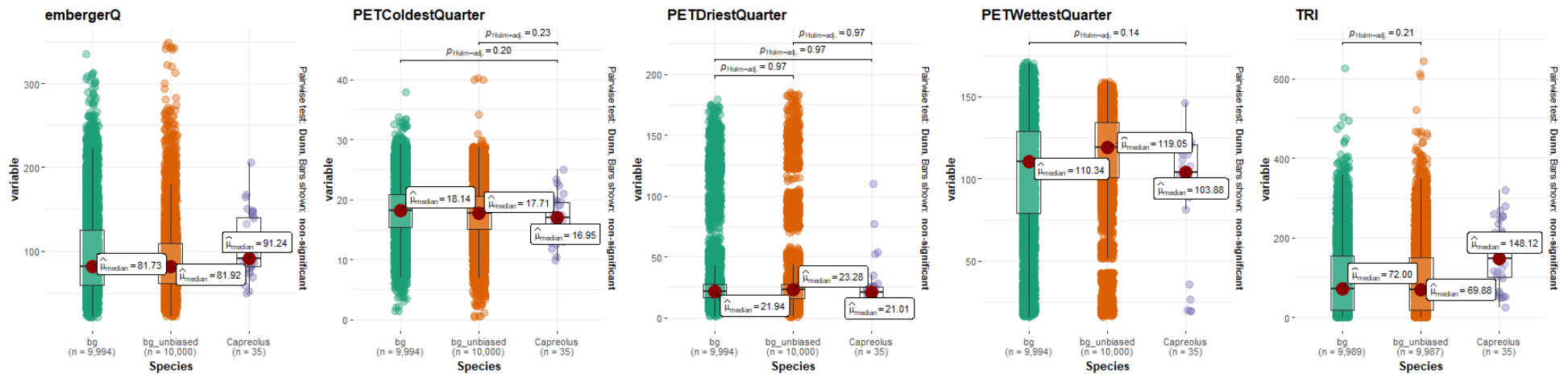


Рис. В.11. Сравнение значений предикторов А-моделей *Capreolus capreolus* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).

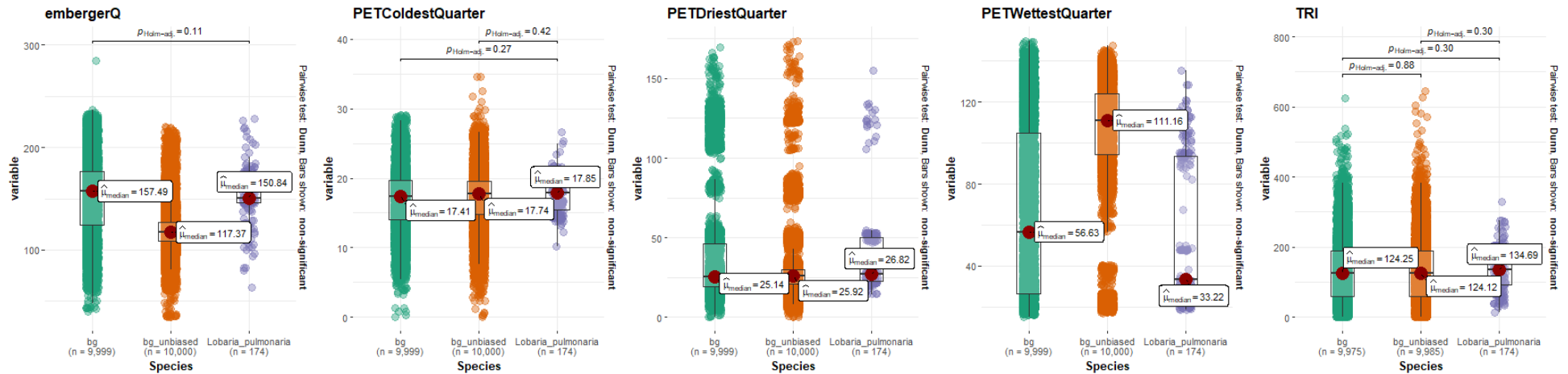


Рис. В.12. Сравнение значений предикторов А-моделей *Lobaria pulmonaria* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).

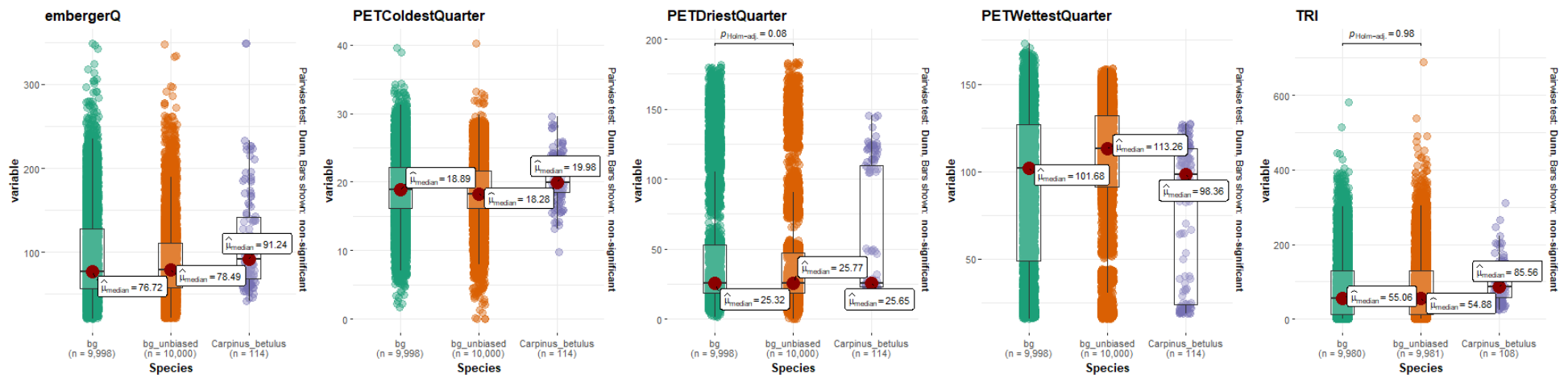


Рис. В.13. Сравнение значений предикторов А-моделей *Carpinus betulus* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).

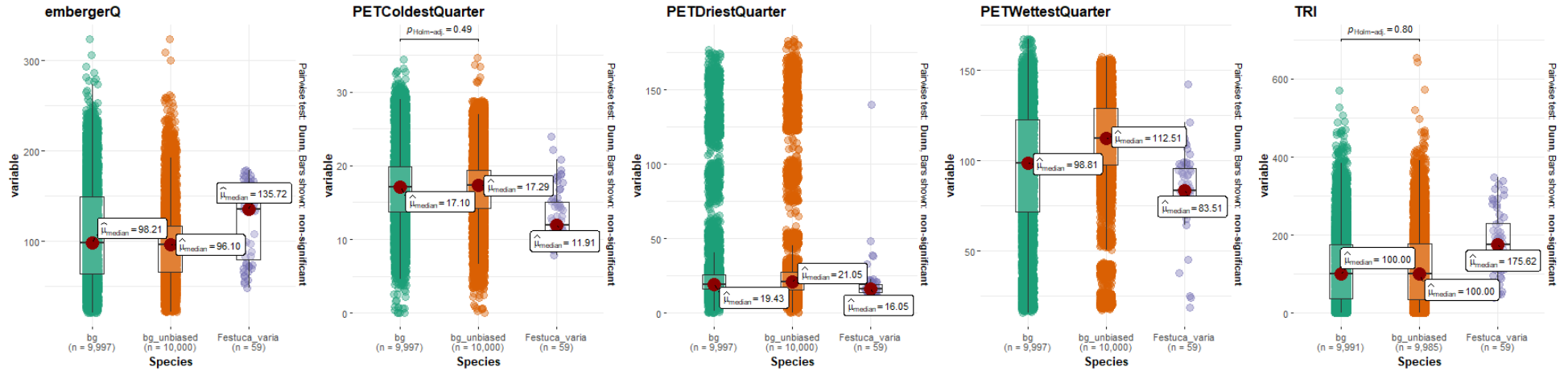


Рис. В.14. Сравнение значений предикторов А-моделей *Festuca varia* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).

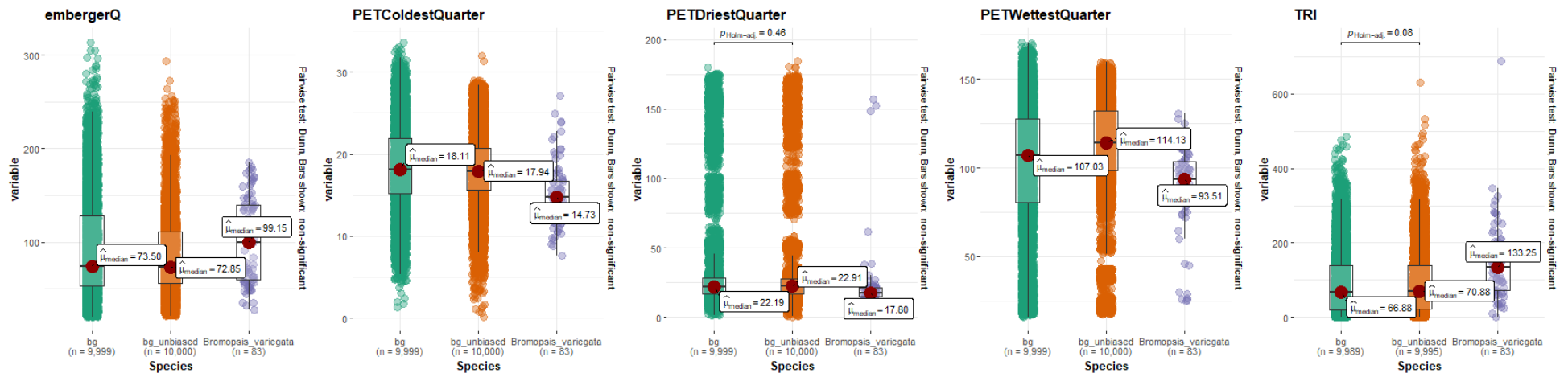


Рис. В.15. Сравнение значений предикторов А-моделей *Bromus variegatus* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).

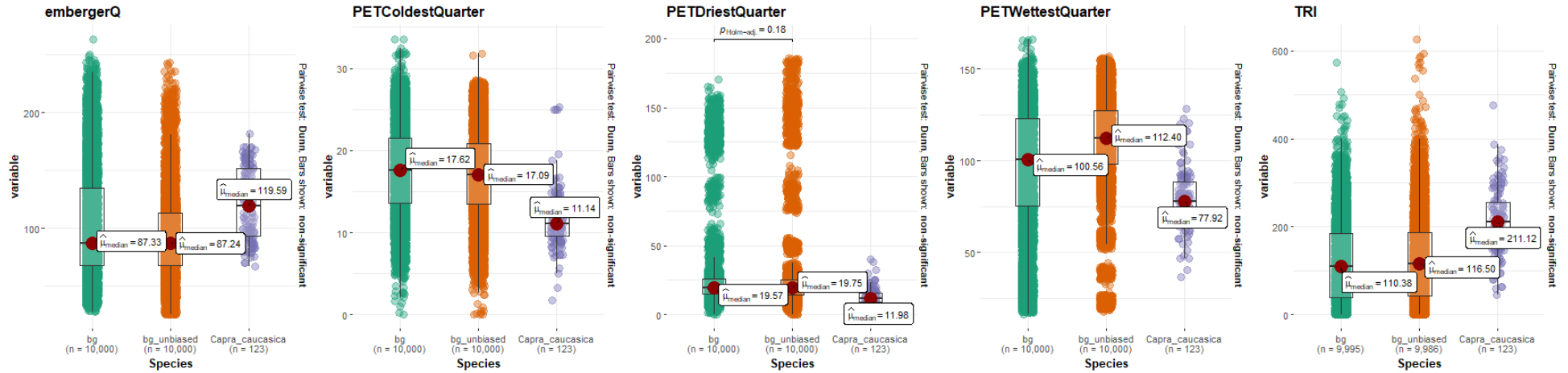


Рис. В.16. Сравнение значений предикторов А-моделей *Capra caucasica* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (p-уровень).

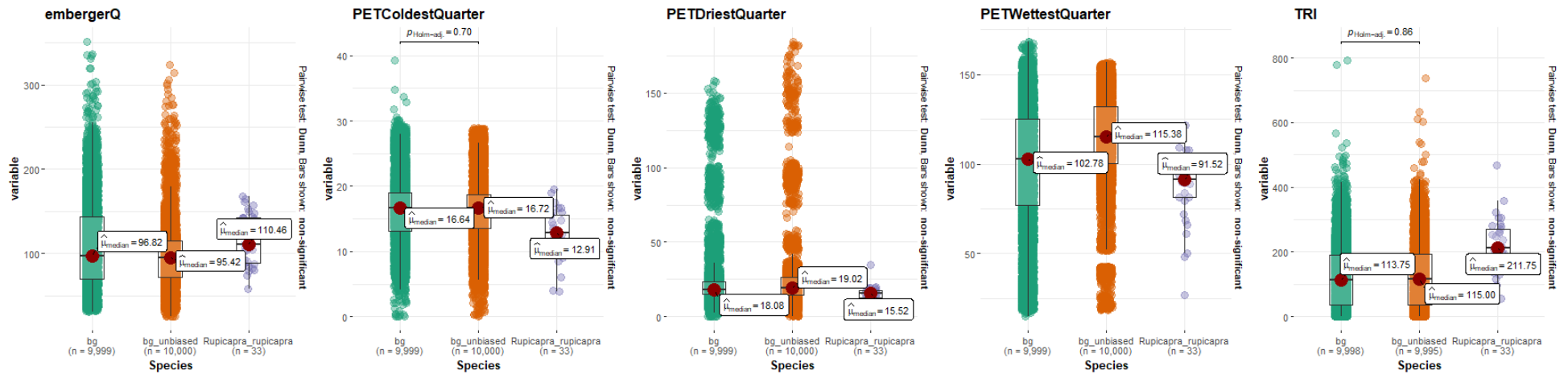


Рис. В.17. Сравнение значений предикторов А-моделей *Capra caucasica* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (p-уровень).

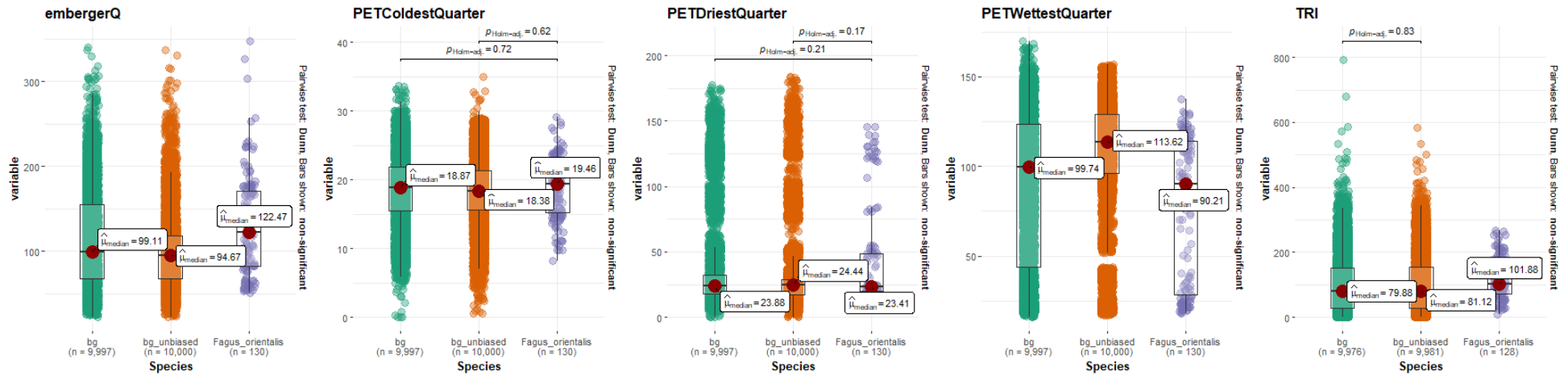


Рис. В.18. Сравнение значений предикторов А-моделей *Fagus orientalis* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).

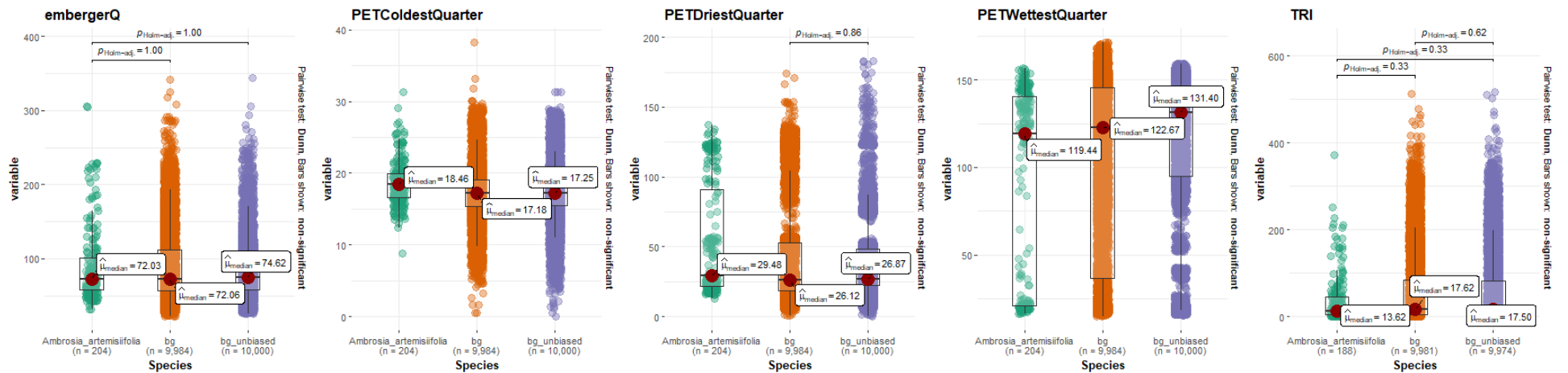


Рис. В.19. Сравнение значений предикторов А-моделей *Ambrosia artemisiifolia* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 и значимости парных различий (р-уровень).

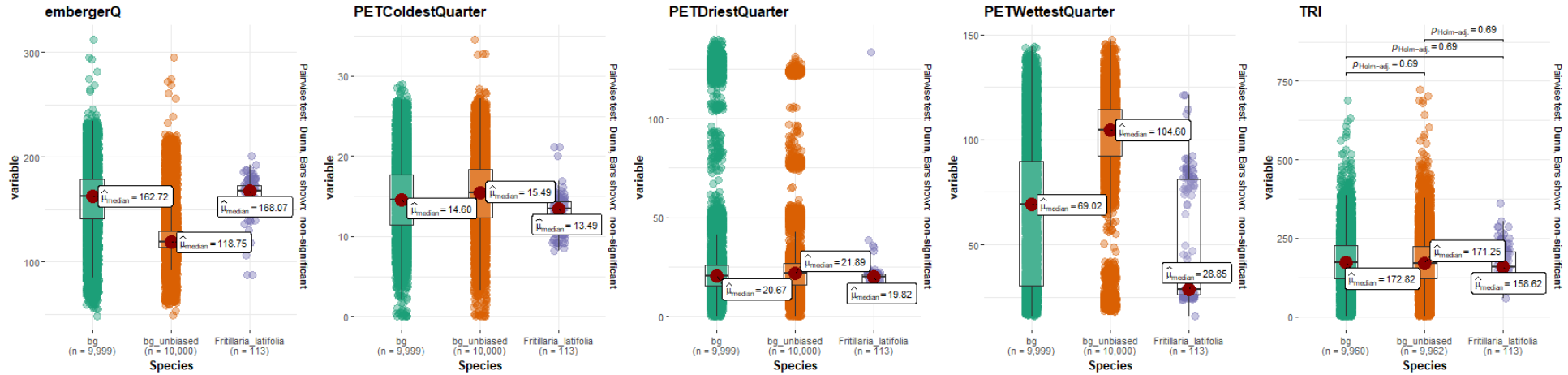


Рис. В.20. Сравнение значений предикторов А-моделей *Fritillaria latifolia* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).

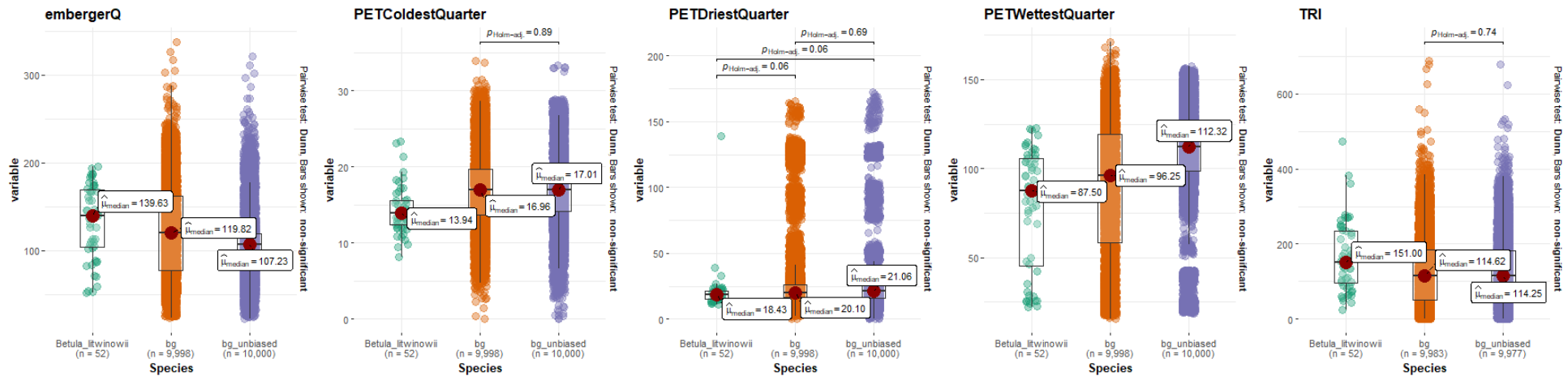


Рис. В.21. Сравнение значений предикторов А-моделей *Betula litwinowii* в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и значимости парных различий (р-уровень).