На правах рукописи

Пшегусов Рустам Хаталиевич

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

1.5.15 – экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова Российской академии наук

Научный консультант

Темботова Фатимат Асланбиевна

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, заслуженный эколог РФ, директор ФГБУН Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН

Официальные оппоненты:

Петросян Варос Гарегинович

доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующего кабинетом биоинформатики и моделирования биологических процессов ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук»

Хорошев Александр Владимирович

доктор географических наук, профессор кафедры физической географии и ландшафтоведения Географического факультета ФГБОУ ВО «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова»

Черненькова Татьяна Владимировна

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории биогеографии ФГБУН «Институт географии Российской академии наук»

Ведущая организация

ФГБУН «Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук», г. Москва

Защита состоится «19» декабря 2023 года в __ час. __ мин. на заседании диссертационного совета 24.1.109.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33. Тел/факс: +7(495)952-73-24, e-mail: dissovet@sev-in.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук Российской академии наук по адресу 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу www.sev-in.ru и на сайте Высшей аттестационной комиссии при Министерстве науки и высшего образования Российской Федерации по адресу www.vak.minobrnauki.gov.ru.

Автореферат разослан	[« _	_>>	 _2023 г.

Ученый секретарь, к.б.н.

Елена Александровна Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности темы исследования. Горные экосистемы Кавказа, располагаясь между Черным и Каспийским морями, на стыке Азии, характеризуются высоким климатического, уровнем Европы геоморфологического, ландшафтного и биологического разнообразия. Сложная структура и особенности пространственно-временной динамики обеспечивают их устойчивость и сбалансированное развитие. Вместе c тем интенсивное антропогенное освоение горных территорий изменяет природные параметры экосистем, нередко выводя их за границы оптимума. 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 (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 социальноэкономические (ущерб аграрному сектору и туристической отрасли) последствия.

Исследования пространственно-временной динамики компонентов горных закономерности их распределения позволяют выявить воздействием естественных и антропогенных факторов, оценить состояние, разработать меры охраны и рекомендации по рациональному использованию природных ресурсов. Вместе с тем сложные ландшафтно-климатические условия Кавказских гор и труднодоступность многих территорий ограничивают изучение горных экосистем и их компонентов традиционными методами полевых исследований. Решение данной проблемы возможно путем 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. важной является возможность включать Принципиально топографические переменные в модели, учитывая роль параметров рельефа 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 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, 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 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 абиотических переменных, методов и параметров моделирования, индикаторов качества моделей, порогов пригодности местообитаний. Использование коррелированных переменных среды и связанные с ним риски отбора ненадежных предикторов 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 высота над уровнем моря, кумулирующая 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. Кроме того, SDM/ENM моделирование экосистем Кавказа поспособствует решению горных 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 редких проведения для охраны видов И реинтродукционных работ; выявление экологических коридоров 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 задачи исследования. Цель исследования изучить распределения закономерности пространственного модельных компонентов Кавказа экосистем привлечением c 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 биологических объектов, связанных трофическими, топическими и конкурентными взаимоотношениями. Новым для науки является 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 перепада высот.

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 экорегиона. 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 биотические взаимодействия, антропогенную деятельность учитывать биологических доступность территорий SDM/ENM моделях объектов. Теоретическое значение имеет исследования также вклад выявление закономерностей пространственно-временной динамики объектов растительного и животного мира Кавказа различных уровней организации, положения в трофической сети и расселительной способности. 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 построении SDM/ENM моделей при изменении масштаба 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 ядровой плотности КDE в решении теоретических задач: анализ перекрытия ниш совместно произрастающих или 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 прогнозирования локализации оптимальных территорий для сохранения и восстановления редких и уязвимых природных объектов. Созологический 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, постановку цели, задач и основных положений, организацию полевых исследований по сбору наземных данных, получение доступа, сбор и обработку географических записей и экологических слоев данных, осуществление всех этапов SDM/ENM моделирования, результатов. Концептуальной апробацию интерпретацию И основой моделирования послужила интеграция методов пространственного анализа и теории ниш в рамках концепции BAM (Biotic-Abiotic-Movement), учитывающей три набора факторов, характеризующих экологическую нишу видов и определяющих их географическое распределение: биотические, доступность среды. В работе использованы методы полевых исследований (геоботанические И почвенные исследования, инвазибельности сообществ), методы SDM/ENM моделирования (Maxent, методы сбора точек присутствия и коррекции смещения выборки, методы оценки и устранения коллинеарности предикторов, оценки качества моделей, сравнения параметров экологических ниш), статистические методы.

Основные положения, выносимые на защиту:

- 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 Махепt, 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 литературным сведениям соответствием И данным наземных наблюдений, характеризующим эколого-биологические особенности объектов Полученные картографические модели 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 работы подтверждаются возможностью использования выявленных закономерностей и полученных картографических материалов при обосновании и проведении природоохранных мероприятий.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы были доложены на 11 международных конференциях (Сухум, 2012; Нальчик, 2013; Майкоп, 2014; Сочи, 2014; Санкт-Петербург, 2014, 2018; Гудаута, 2016; Воронеж, 2018; Екатеринбург, 2020; Москва, 2021; Борок-Углич, 2021), 9 всероссийских конференциях и конференциях с международным участием (Москва, 2011а,б, 2019; Махачкала, 2012; Санкт-Петербург, 2013, 2015; Нальчик, 2017, 2019, 2021; Санкт-Петербург-Москва, 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.

Личный вклад автора. Диссертационная работа — осуществленное лично соискателем самостоятельное научное исследование. Анализ литературных источников, постановка целей и задач, формулировка положений и выводов, сбор и 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 лугам проводили совместно с сотрудниками лабораторий геоботанических и почвенно-экологических исследований ИЭГТ РАН.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научному консультанту и наставнику, доктору биологических наук, профессору, членкорреспонденту PAH, заслуженному экологу Фатимат РΦ Асланбиевне всестороннюю поддержку на проведения всех этапах исследований. Автор также глубоко признателен за неоценимую помощь в современных методов моделирования экологического 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 консультативную результатов помощь В интерпретации исследований по отдельным группам биологических объектов.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

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

краткий аналитический обзор литературных Приведен отечественной и зарубежной практики в области пространственного анализа биологических объектов (Пузаченко и др., 2010; Барталев, Лупян, 2013; Шитиков и др., 2021; Guisan, Zimmermann, 2000; Soberón, Peterson, 2005; Peterson et al., 2011; Elith, Franklin, 2013; Sillero et al., 2021; и др.). Описаны аспекты применения SDM/ENM моделирования в решении фундаментальных и прикладных задач (Mohamed et al., 2011; Tangud et al., 2019; Akinyemi et al., 2021; Gou et al., 2021; и др.). Рассмотрены основные этапы становления концепции экологической ниши. Обозначены ограничения, проблемы и вопросы, с которыми сталкиваются исследователи: 1. Сбор данных о распространении и смещение выборки точек; 2. Выбор переменных окружающей среды; 3. Коллинеарность переменных; 4. Выбор методов и алгоритмов моделирования; 5. Оценочные критерии качества моделей; 6. Пороги пригодности местообитаний; 7. Выбор масштаба района исследований; 8. Оценка и учет в моделировании антропогенного фактора. Проведен обзор немногочисленных публикаций, посвященных пространственному анализу и, в частности, SDM/ENM моделированию компонентов горных экосистем Кавказа. Среди них можно выделить исследования по ГИС-картированию растительного покрова (Комарова и др., 2016; Шевченко, Гераськина, 2019; Котагоva, 2013; Hansen et al., 2017; Shevchenko, Geraskina, 2019; Buchner et al., 2020), биоклиматическое моделирование распространения березняков (Akobia et al., 2022) исследования закономерностей распространения редких (Mursal, Mekhtieva, 2021) и инвазионных (Файвуш, Таманян, 2011; Егошин, 2014, 2016, 2021; Egoshin, 2015) видов растений, видов животных (Петросян и др., 2020; Осипов и др., 2021).

ГЛАВА 2. Краткая физико-географическая характеристика Кавказа

Рассмотрены особенности рельефа и климата, гидрологии и почвенного покрова кавказского экорегиона (Гвоздецкий, 1963; Ефремов, 1988; Раковская, 2013; и др.) – обширной горной страны от Черного и Азовского морей на северозападе до Каспийского моря на востоке и от Кумо-Манычской впадины на севере до границ Грузии, Армении и Азербайджана с Турцией и Ираном на юге (рис. 1). Представлена схема классификации типов климата Кавказа по Кеппен-Гейгеру, полученная с использованием данных о среднемесячной температуре и осадках из базы данных WorldClim v2.0. на основе алгоритма SagaGis (Conrad et al. (2015)) (рис. 2). При описании природных условий особое внимание уделено высотнопоясной структуре горных ландшафтов Кавказа, разработанной А.К. Темботовым (Соколов, Темботов, 1989; Темботов и др., 2001) (рис. 2). Дополняемая и расширяемая использованием современных учениками его c исследований (Темботова, 1999; Амшокова, 2009; Пшегусов, 2010; Кононенко, 2011; Емкужева, 2013; Пхитиков и др., 2014; и др.), данная концепция позволяет выделить основные закономерности формирования и распределения биоты в зависимости от высотно-секторальной неоднородности ландшафтов Кавказа.

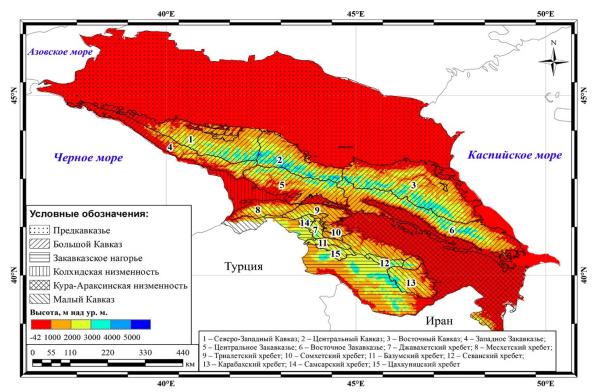


Рисунок 1 – Физико-географическая карта-схема Кавказа.

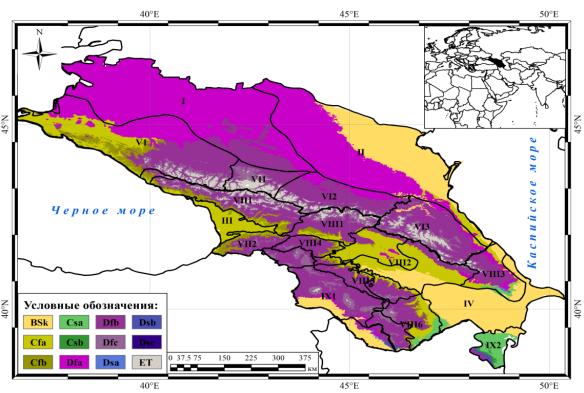


Рисунок 2 — Схема распределения типов климата Кеппен-Гейгера по базовым единицам системы высотно-поясной структуры Кавказа А.К. Темботова.

Классификация климата по Кеппен-Гейгеру: BSk – холодный полузасушливый климат; Cfa – влажный субтропический климат; Cfb – океанический климат; Csa и Csb – средиземноморский климат с жарким и теплым летом; Dfa, Dfb и Dfc – континентальный климат с жарким, теплым и прохладным летом; Dsa, Dsb и Dsc – сухой континентальный климат с жарким, теплым и прохладным летом; ET – альпийский климат. Единицы высотно-поясной структуры: I – Степная зона; II – Полупустынная зона; III – Влажно-субтропическая зона; IV – Сухая субтропическая зона; V1 – Кубанский вариант поясности; VII – 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.

ГЛАВА 3. Общая характеристика и объем материалов исследований

Объекты исследований. Исследованы объекты растительного и животного мира на разных уровнях организации живой материи и различного положения в цепи, числе широко распространенные В TOM высокомобильные 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 В. 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 & Раv. и г. мелкоцветковая G. parviflora Cav.); - семиаридные горные луга Центрального Кавказа на разных стадиях деградации; - придорожные луговые ценозы Российского Причерноморья с высоким уровнем адвентивизации.

Использование в SDM/ENM моделировании различных объектов позволяет продемонстрировать широкие возможности применения методов пространственного анализа в исследованиях компонентов горных экосистем и обозначить особенности подходов к их моделированию. Закономерности распределения многих из объектов взаимообусловлены в силу трофических, топических и конкурентных отношений между ними. Это позволило реализовать в исследовании экосистемный подход к моделированию с учетом биотических факторов (рис. 3).

Изучение экологических ниш и пространственного распределения редких и охраняемых видов птиц, млекопитающих, растений и лишайников, а также находящихся под угрозой исчезновения на Кавказе пихтовых и еловых лесов имеет природоохранное значение. Исследования распространения в экорегионе кабана и инвазионных растений способствуют разработке санитарных мероприятий по ограничению ареала данных видов. Семиаридные горные луга и придорожные луговые ценозы изучены в рамках частных прикладных задач — оценки роли экологических факторов в деградации пастбищ Центрального Кавказа и выявления коридоров инвазий на Черноморском побережье. Проблема выбора абиотических предикторов рассмотрена на примере рябчика широколистного и сосновых лесов. Вопрос влияния масштаба территории на результаты SDM/ENM моделирования изучен на примере лобарии легочной и сосновых лесов Кавказа.

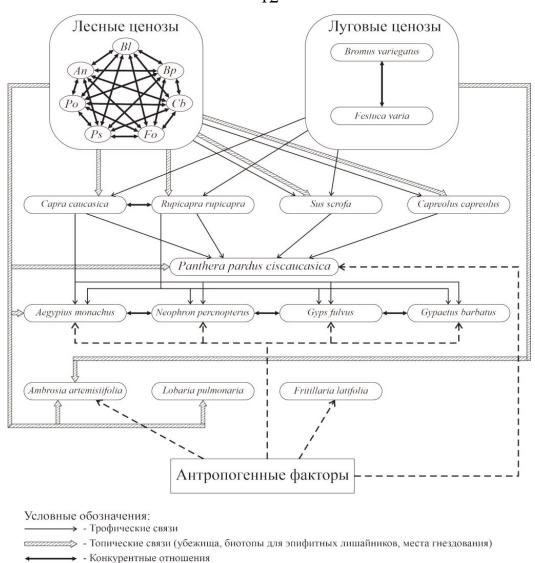


Рисунок 3 — Схема биотических отношений между моделируемыми объектами и антропогенных факторов, учтенных в исследовании. Сокращенные названия лесообразующих видов: An — Abies nordmanniana, Bl — Betula litwinowii, Bp — B. pendula, Cb — Carpinus betulus, Fo — Fagus orientalis, Ps — Pinus sylvestris, Po — Picea orientalis.

- - → - Антропогенное влияние (расстояние до дорог, населенных пунктов, пастбищ, ООПТ)

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

Географические записи и переменные окружающей среды. Данные о встречаемости объектов получены в ходе полевых экспедиций в 2003-2022 гг. на Центральном, Западном и Восточном Кавказе, в Центральном и Западном Закавказье. Использованы также данные Глобального информационного фонда по биоразнообразию GBIF (Табл. 1). При изучении хищных птиц использовали литературные данные, подтвержденные координатами и/или фотографиями (Белик, Насрулаев, 2019, 2021; Перевозов, 2020; Ильюх, Шевцов, 2021; Мнацеканов, 2022; и др.). Материалами для моделирования потенциального распространения *Panthera pardus ciscaucasica* послужили GPS-координаты, полученные со спутниковых ошейников шести животных, рожденных в Центре восстановления леопардов на Кавказе и выпущенных в природу в 2016-2018 гг.

Таблица 1 – Данные о встречаемости объектов исследований

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

Географические записи проверены на наличие дубликатов (функция «clean duplicate» (Osorio-Olvera et al., 2020) из библиотеки ntbox в R) и пространственно разрежены (пакет spThin в R (Aiello-Lammens et al., 2015)) до одной точки на ячейку сетки размером 1 км². Записи по леопарду проанализированы по показателю DOP (Dilution of Precision) с порогом отсеивания DOP<3. 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. При создании SDM/ENM моделей использовали два взаимосвязанных блока дистанционной информации: 1) цифровые модели рельефа; 2) глобальные климатические и почвенные данные. В работе использованы данные трехмерной цифровой модели рельефа SRTM (https://srtm.csi.cgiar.org/), глобальной модели рельефа GMTED2010 (Danielson, Gesch, 2011), климатические данные наборов WorldClim (ver. 1.4, ver. 2) (www.worldclim.org) и ENVIREM (https://envirem.github.io/). Последний, помимо 19 климатических, включает две топографические переменные. Глобальные почвенные данные взяты из информационной системы по почвам SoilGrids (https://soilgrids.org/). Разрешение абиотических слоев составило ~1 км/пиксель для региональных и 30 м/пиксель для локальных (Центральный Кавказ) моделей.

Глава 4. Методы исследований

Методы полевых исследований. При проведении таксационных и геоботанических описаний лесных ценозов площадки закладывали в однородных сообществах, в углах фиксировали GPS-координаты. Растительность изучали поярусно. Среднюю высоту деревьев определяли дендрометром «Маsser», средний диаметр — 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 (%), для живого напочвенного покрова — общее проективное покрытие, видовой состав и проективное покрытие каждого вида (%). Изучение луговых экосистем проводили в границах модельных площадок общепринятыми методами геоботанических, флористических и эколого-почвенных исследований, включая регистрацию высоты (см) и общего проективного покрытия травостоя (%), покрытия отдельных видов, сырой и сухой фитомассы (кг/га), лабораторное определение влажности (%) и плотности (г/см³) почвы, содержания гумуса (%). Оценку степени инвазибельности фитоценозов проводили в соответствии с методикой В.В. Акатова с соавторами (Акатов и др., 2009; Akatov et. al, 2010, 2012).

Основной подход к моделированию. 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 необходимо учитывать при построении моделей распространения организмов (Guisan et al., 2017). Нами при проведении SDM/ENM моделирования в качестве базовой использована концепция BAM (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, 2006; Peterson et al., 2011; Peterson, Soberón, 2012), учитывающая три набора факторов: абиотические (факторы A, Abiotic), взаимодействия между видами (факторы B, Biotic), фактор перемещения (фактор M, Movement) – способность вида к расселению или доступность среды. Графически ВАМ-модель представляет собой три пересекающиеся области – А, В, и М (рис. 4). Область А отображает территории с подходящими абиотическими условиями и ресурсами. Ее можно рассматривать как географическое выражение фундаментальной экологической ниши вида в рамках модели Дж. Хатчинсона (Hutchinson, 1957) или базовый набор обитаемых территорий для вида (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, 2006; Peterson et al., 2011; Peterson, Soberón, 2012; Peterson, Tashitso, 2015). Область В представляет районы, в которых биотические взаимодействия благоприятны для присутствия вида. Зона пересечения $A \cap B$ соответствует географическому выражению реализованной ниши вида. Область M формализует фактор расселительной способности вида и соответствует районам, доступным для расселения из некоторой исходной территории (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012). Учет М-фактора в моделировании способствует разграничению потенциального и фактического ареалов вида на основе его способности к расселению и конфигурации ландшафта. Пересечение областей А \cap В \cap М (область Р) характеризует фактическое или реализованное распределение вида.

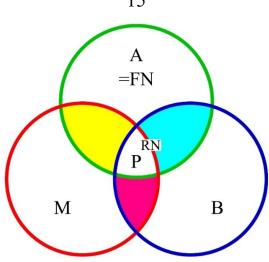


Рисунок 4 — Диаграмма Венна трех факторов ВАМ-модели (по Soberón, Peterson (2005)). Область А — территории с подходящими абиотическими условиями (географическое выражение фундаментальной ниши, FN); область В — территории с подходящими биотическими взаимодействиями; область М — территории, «доступные» для вида без препятствий для передвижения; пересечение А ∩ В — территории с подходящими абиотическими условиями и межвидовыми взаимодействиями (географическое выражение реализованной ниши, RN); пересечение А ∩ В ∩ М — доступные территории с необходимым набором абиотических и биотических факторов (географическое распространение вида, P).

Авторы концепции рассматривают различные теоретические и реальные случаи соотнесения размеров и степени перекрытия трех областей ВАМ-диаграммы, постулируя, что необходимым условием проведения эколого-географических исследований является грамотная интерпретация и контроль биологического смысла получаемых результатов (Soberón, Peterson, 2005; Peterson et al., 2011; Peterson, Soberón, 2012). Концепция доказала свою эффективность в SDM/ENM моделировании (Guisan et al., 2014; Myers et al., 2015; Banerjee et al., 2019; Battini et al., 2019; Flores-Tolentino et al., 2019; и др.).

Концепция ВАМ подразумевает возможность разделения эффектов трех компонентов (A, B и M) (Peterson, 2006), а также иерархическую взаимосвязь между ними (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012). Соответственно, мы провели сравнительный анализ SDM/ENM моделей, построенных на разных наборах данных: абиотические переменные для А-моделей, биотические и абиотические факторы для ВА-моделей, абиотические условия, межвидовые отношения и доступность среды для ВАМ-моделей. На первом этапе собственно моделирования (Step 3) входными данными моделей были географические записи абиотические переменные среды (рис. 5). Чтобы учесть трофические, конкурентов в ВА-моделях повторно топические связи И влияние МЫ пространственное распределение смоделировали объекта, абиотические переменные среды и полученные ранее карты распределения вероятностей других видов/ценозов (согласно рис. 3) в качестве биотических слоев. Доступность территорий отображали через расстояние от оптимальных местообитаний (участки с порогом пригодности ≥ 0.8), на протяжении которого обнаружения объекта сохранялась выше 50% вероятность (0,5)порог Полученный расстояний растр пригодности). использовали качестве дополнительного слоя для построения ВАМ-моделей. в ВА-моделях были формализованы также антропогенные факторы через показатель путевого расстояния Path Distance, учитывающий перепад высот (McCoy et al., 2001).

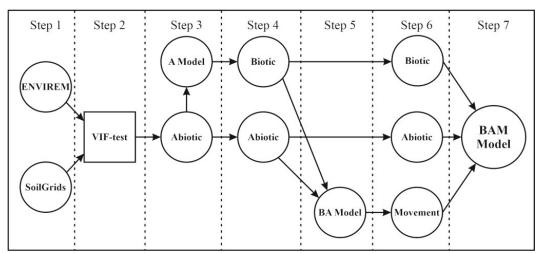


Рисунок 5 — Концептуальная основа исследования. Step 1 — выбор слоев переменных для моделирования; Step 2 — удаление коррелированных переменных с помощью теста VIF; Step 3 — моделирование с использованием абиотических переменных (А-модели); Step 4 — извлечение моделей распространения видов в виде биотических 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 растра расстояний от оптимальных местообитаний; Step 7 — моделирование экологических ниш видов на основе абиотических, биотических факторов и фактора перемещения (ВАМ-модели).

Оценка и устранение коллинеарности экологических предикторов. Основным методом устранения коллинеарности между исходными предикторами в работе является тест VIF (Variance Inflation Factor), проведенный с помощью команды vifstep из библиотеки usdm в R (Naimi et. al, 2014)). Порог VIF ≤ 5 позволил отобрать для анализа слабо и умеренно коррелирующие абиотические предикторы. Слои экологической информации в ВА- и ВАМ-моделях, за редким исключением, также слабо или умеренно коррелировали друг с другом. Также в работе применяли коэффициенты корреляции Пирсона и ранговой корреляции Спирмена (порог ≤0,7) (пакет ENMtools в R (Warren et al., 2010)), анализ главных компонент PCA.

Построение моделей и оценка их прогностической точности. При SDM/ENM моделировании биологических объектов нередко предпочтительными являются методы, использующие данные только о присутствии (Elith et al., 2006; Thakuri et al., 2019; Sillero, Barbosa, 2021). Один из наиболее эффективных методов моделирования по точкам присутствия/фона — Maxent (Maxent software for species habitat modeling), основанный на теории максимальной энтропии (Elith et al., 2006; Dube et al., 2015; Yi et al. 2018; Komori, Eguchi, 2019; и др.). Махент генерирует распределение вероятностей появления объекта по распределениям значений предикторов, аналогичным для местообитаний, в которых обнаружен объект, определяя его потенциальное распространение. Хорошо работает при малых объемах выборки (Elith et al., 2006, 2011; van Proosdij et al., 2016).

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, значения множителя регуляризации от 0,5 до 5 с

шагом 0,5. Оценку качества моделей проводили по критериям: площадь под операционной характеристикой приемника по данным обучения (AUCtrain), информационный критерий Акаике (AICc) и разница с его минимальным значением (deltaAICc), непрерывный индекс Бойса (CBI), статистика TSS (TSStrain). Анализ качества итоговых A, BA- и BAM-моделей показал их достаточно высокую прогностическую точность. Диапазоны значений CBI, AUCtrain и TSStrain составили в основном 0,91-1, 0,8-0,99 и 0,7-0,8, соответственно. Значения deltaAICc в большинстве случаев близки к 0. Большой разброс показали значения AICc — от 120 до 11659. К оптимальным моделям применяли метод пятикратной кросс-валидации (Phillips, Dudík, 2008).

Коррекция смещения выборки точек. Для решения проблемы смещения выборки данных (sampling bias) применяли пространственное разреживание точек присутствия до одной на ячейку сетки размером 1 км² (пакет spThin в R (Aiello-Lammens et al., 2015)), в отдельных случаях использовали слой коррекции (bias file), позволяющий регулировать отбор фоновых точек (Kramer-Schadt et al., 2013).

Анализ сходства экологических ниш. Для оценки ширины и степени перекрытия экологических ниш применяли показатели Levins' В (Levins, 1968) и Schoener's D (Schoener, 1968), метод анализа ядровой плотности КDE (Kernel density estimation) (Blonder et al., 2014). Последний позволяет отобразить ниши в виде скоплений точек в п-мерном пространстве биологически важных независимых экологических переменных (например, осей факторного анализа PCA), где точки представляют приемлемые значения переменных (Blonder et al., 2014).

Оценка климатогенной динамики ареалов. Использовали разработанную для проекта СМІР6 модель системы Земли UKESM1-0-LL (Sellar et al., 2019), вторую по приоритетности в протоколе моделирования ISIMIP3b (Lange, Büchner, 2020). Рассматривали два общих климатических сценария — оптимистический SSP126 и наихудший (worst-case) SSP585. На основе климатических слоев базы Worldclim 2.0 рассчитали слои ENVIREM для климатических сценариев в пакете envirem ver. 2.3. в R (Title, Bemmels, 2018). Значения месячной внеземной солнечной радиации, необходимые для расчета показателей эвапотранспирации, получены с использованием пакета palinsol в R (Laskar et. al., 2004).

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

5.1 Монодоминантные древостои основных лесообразующих пород

Распределение лесообразующих пород Кавказа во многом определяют конкурентные взаимоотношения, нередко маскирующие влияние абиотических факторов (рельеф TRI, температурно-водный режим embergerQ, PETDriestQuarter) (табл. 2). Основным конкурентом Abies nordmanniana является Picea orientalis, конкурент Picea orientalis – Fagus orientalis, конкурент Fagus orientalis – Carpinus betulus, конкурент Betula pendula – B. litwinowii. Pinus sylvestris – конкурент берез. Согласно индексу Schoener's D, также значительно перекрываются ниши ели и пихты, бука и граба, ели и бука (табл. 3).

Таблица 2 – Вклад экологических переменных в модели лесообразующих видов

Таблица 2 — Вклад экологических переменных в модели лесообразующих видов									
Переменные		А-моде			ВА-моде			АМ-мод	
Переменные	PC, %		Значения			Значения	PC, %	PI, %	Значения
	1		bies nordn						Γ
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
Picea orientalis встречаемость	-	-	-	65,3	5,5	0,3-1	35,1	1,1	0,4-1
Подвижность вида, км	-	-		-	-	-	40,7	78,8	0-10
			Picea orien		0.6	00.710	0.0		00.710
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
Fagus orientalis встречаемость	-	-	-	55	32,1	0,6-1	27,8	5,5	0,6-1
Pinus sylvestris встречаемость	-	-	-	16,8	11,3	0,2-1	16,7	10,5	0,4-1
Abies nordmanniana встречаемо		-	-	15,7	8,6	0,2-1	9,1	3,9	0,1-1
Подвижность вида, км	-	-		-	-	-	34,2	48,1	0-6
TD I			Pinus sylve		4.6	250 550	150	22.5	00.600
TRI	66,7	42,4	80-550	19,9	4,6	350-550	15,9	22,7	80-600
PETDriestQuarter, MM/Mec.	12,2	13,1	15-20	0,4	2	15-20	0,1	0,6	15-20
Betula pendula встречаемость	-	-	-	17,2	18,9	0,2-1	3,3	6,4	0,3-1
Carpinus betulus встречаемость	-	-	-	15,5	3,3	0,1-1	14,7	0,8	0,1-1
Betula litwinowii встречаемость	-	-	-	14	13,2	0,2-1	12,9	5,2	0,2-1
Picea orientalis встречаемость	-	-	-	10,8	12,6	0,5-1	6,4	4,9	0,1-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	39,5	27	0-10
	l		Fagus oriei						
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
Carpinus betulus встречаемость	-	-	-	40,6	4,9	0,3-1	42	11,3	0,2-1
Picea orientalis встречаемость	-	-	-	12,1	18	0,1-1	2,5	5,2	0,1-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	33,4	33	0-10
TDI	(0.2		Carpinus be		0.7	25.220	0.2	6.7	20.200
TRI	60,3	52,4	35-200	0,2	0,7	35-220	0,3	6,7	30-200
PETWettestQuarter, MM/Mec.	15,9	21,2	105-130	0,2	2,3	105-130	0	0,3	105-130
Pinus sylvestris встречаемость	-	-	-	30,5	13,6	0,1-1	11,6	2,2	0,1-1
Подвижность вида, км	-	-	- Datula litui	-	-	-	39,9	30,8	0-1
TDI	17.2		Betula litwi		0.2	125 620	2.6	12.2	100 620
TRI embergerQ	47,3 20,2	27,5	120-570 100-170	3,1	0,3	125-620 100-175	2,6 0,1	12,2	100-620 100-175
8 \	20,2	13,4						28	
Betula pendula встречаемость	-	-	-	45,9	22,6	0,4-1	29,6		0,5-1
Pinus sylvestris встречаемость	-	-	-	11,5	4,9	0,1-1	21,6 27,4	15,4 7,7	0-1 0-20
Подвижность вида, км			<u> </u>	- dula	_	-	∠/, ' +	1,1	0-20
TRI	47,4	51,9	90-350	<i>аи</i> на 0	0	85-450	0,1	1,4	85-450
embergerQ	25,3	16,1	90-330	0,1	0	85-210	0,1	1,4	90-200
Pinus sylvestris встречаемость	-	-	-	32,5	0	0,4-1	34,6	14,9	0,5-1
Betula litwinowii встречаемость	_	_	_	20,8	48,2	0,4-1	11,3	19,2	0,3-1
Подвижность вида, км	_	_	_	-	-	-	24,9	4,2	0-20
тодининости вида, ки	1	l					41,7	1,4	0 20

Примечание: здесь и далее PC (percent contribution) — процентный вклад фактора в построение моделей, PI (permutation impotance) — коэффициент пермутации; Значения — диапазоны оптимальных значений переменных (0,8 порог пригодности), полученные из кривых отклика; Встречаемость видов — вероятность обнаружения видов-консортов, при которой анализируемые виды могут быть найдены на том же участке с вероятностью выше 0,5. Переменные ENVIREM приведены по P.O. Title, J.B. Bemmels (2018).

Таблица 3 – Значения индекса перекрытия экологических ниш Schoener's D

Вид	Abies nordman.	Picea orientalis	Pinus sylvestris	Fagus orientalis	Carpinus betulus
Abies nordman.	1	0,78	0,68	0,72	0,55
Picea orientalis	-	1	0,70	0,78	0,63
Pinus sylvestris	-	-	1	0,74	0,64
Fagus orientalis	-	-	-	1	0,79
Carpinus betulus	-	-	-	-	1

Сходство экологических ниш привело к вытеснению ели пихтой с территорий, пригодных для обоих видов, к сокращению площади чистых ельников. *Carpinus betulus* замещает *Fagus orientalis* на вырубках, но в ненарушенных лесах граб вытесняется более теневыносливыми буком. Конкуренция со стороны *Pinus sylvestris* способствует смещению лесов из *Betula pendula* и *B. litwinowii* выше в горы и на более неровные склоны (увеличение значений параметра TRI) (табл. 2). Фактор конкуренции сокращает площадь географического выражения фундаментальной экологической ниши исследуемых видов в 1,2-1,7 раза (табл. 4).

Таблица 4 — Площади приемлемых и оптимальных местообитаний для основных лесообразующих видов Кавказа согласно моделям Maxent

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

Способность к расселению сокращает область географического выражения реализованной ниши *Abies nordmanniana*, *Picea orientalis* и *Pinus sylvestris* в 1,2-1,5 раза, *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus* – в 1,7-1,8 раза, и почти не влияет на распространение наиболее «мобильных» (0-20 км) *Betula litwinowii* и *B. pendula*.

5.2 Горные луга субальпийского и альпийского поясов

Основным абиотическим фактором распределения исследуемых лугов Кавказа является индекс TRI, определяющий локализацию пестрокостровников в диапазоне от средне до умеренно неровных склонов, пестроовсяничников — от средне до сильно неровных склонов (табл. 5). Влияние эвапотранспирации влажного периода PETWettestQuarter, вероятно, обусловливает концентрацию местообитаний *Bromus variegatus* на Западом и Центральном Кавказе с более влажным климатом. Для *Festuca varia*, типичного психрофита, большее значение имеют низкая эвапотранспирация в холодный период PETColdestQuarter, характерная для высокогорий Кавказа. Абиотические условия в местах произрастания двух типов лугов в целом сходны (табл. 5), что подтверждает оценка дифференциации ниш методом KDE (рис. 6).

Таблица 5 – Вклад экологических переменных в модели Maxent горных лугов

Переменные	Вклад	В	romus varieg	ratus		Festuca vai	ria
		А-модель	ВА-модель	ВАМ-модель	А-модель	ВА-модель	ВАМ-модели
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,	PC, %	30,3	1,4	0,1	16,8	0,6	2,2
мм/мес.	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,	PC, %	18,1	0,8	0,1	24,6	4,8	1,3
мм/мес.	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,	PC, %	3,5	4,2	0	3,7	1	2,1
мм/мес.	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
Festuca varia	PC, %	-	88,3	75,3	-	-	-
встречаемость	PI, %	-	48,9	82,9	-	-	-
	Значения	-	0,9-1	0,9-1	ı	-	-
Bromus variegatus	PC, %	-	-	-	ı	79,3	61,1
встречаемость	PI, %	-	-	-	-	51,8	29,9
	Значения	-	-	-	-	0,8-1	0,8-1
Подвижность	PC, %	_	-	-	-	-	24,2
Festuca varia, км	PI, %	_	-	-	ı	-	13,4
	Значения	_	-	-	-	_	0-20
Подвижность	PC, %	_	-	23,9	ı	-	_
Bromus variegatus,	PI, %	_	-	12	-	-	-
КМ	Значения	_	-	0-15	-	_	-

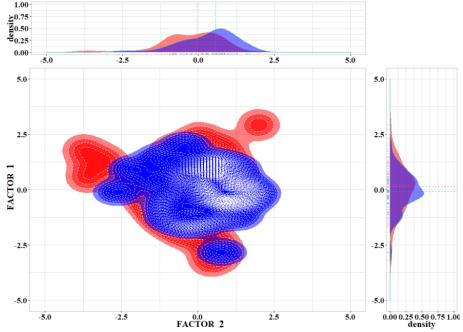


Рисунок 6 — Визуализация «экологических ниш» пестрокостровых (представлены синим цветом) и пестроовсяницевых (представлены красным цветом) лугов в ортогональном пространстве осей PCA. Factor 1 — первый главный фактор со значимыми факторными нагрузками параметров водного режима (embergerQ и PETWettestQuarter); Factor 2 — второй фактор PCA с единственной значимой переменной PETColdestQuarter.

Диапазон оптимальных значений TRI в ВА-моделях пестрокостровых лугов под влиянием конкуренции расширился и сместился в область более пологих склонов (табл. 5). Сужение диапазона TRI для пестроовсяничников обусловлено смещением его нижней границы в область умеренно пересеченных территорий.

5.3 Копытные млекопитающие

В локализации тура *Capra caucasica* и серны *Rupicapra rupicapra* ведущую роль играет фактор TRI (табл. 6), обеспечивающий защитные условия среды.

Таблица 6 – Вклад экологических переменных в модели копытных Кавказа

таолица о – Бклад эколо		А-моде	•	1	А-мод		ı	АМ-мо		
Переменные	PC, %		Значения						Значения	
			Capra cai					, , ,		
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, mm/mec.	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	
Festuca varia встречаемость	_	-	-	20	2,7	0,7-1	18,6	4,1	0,7-1	
Betula litwinowii встречаемости	-	-	-	0,9	0,1	0,5-1	0,5	0,1	0,5-1	
Bromus variegatus встречаемос	_	-	-	0,1	2,2	0,9-1	0,5	0,1	0,9-1	
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	54,4	67,8	0-2	
		Ru	picapra ru	picapra	ı					
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	
Festuca varia встречаемость	_	-	-	26,4	11,1	0,7-1	17,3	2	0,7-1	
Betula litwinowii встречаемостн	_	-	1	7,2	8,4	0,9-1	5,2	3,1	0,9-1	
Bromus variegatus встречаемос	_	-	•	1,5	4,7	0,5-1	2,6	2,2	0,5-1	
Подвижность вида, км	-	-	1	-	-	1	51,2	69,4	0-15	
			Sus scro	fa						
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	
Carpinus betulus встречаемости	-	-	-	41,1	23,2	0,8-1	25,4	12,3	0,8-1	
Fagus orientalis встречаемость	-	-	-	22,1	11,1	0,8-1	14	0,7	0,8-1	
Festuca varia встречаемость	-	-	-	12,6	12,5	0,6-1	0,2	14,1	0,6-1	
Betula litwinowii встречаемости	-	-	-	3,5	1,7	0,6-1	2,4	1,1	0,6-1	
Bromus variegatus встречаемос	_	-	-	0	0	0,5-1	0	0	0,5-1	
Подвижность вида, км	-	-	1	-	-	1	50,7	67,3	0-1	
Capreolus capreolus										
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	
Carpinus betulus встречаемостн	-	_	-	20,4	18,4	0,7-1	16,6	13,2	0,7-1	
Fagus orientalis встречаемость	-	-	-	17,2	12,9	0,7-1	12,2	5,5	0,7-1	
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	26	30,5	0-10	

Вторым по значимости является наличие пестроовсяничников — основного кормового ресурса в условиях, когда под влиянием антропогенного фактора копытные вытесняются на альпийские луга. Для распределения серны значение имеет также локализация березовых криволесий, используемых для отдыха и укрытия. Экологические ниши тура и серны пересекаются по фактору кормовых ресурсов, что подтверждает гипотезу о наличии между ними конкуренции за пищевые ресурсы. В меньшей степени экологические ниши перекрываются по орографическому фактору. Обладая менее массивными копытами, серны избегают обширных скальных поверхностей и обычно пасутся ниже туров.

Основное влияние на пространственное распределение кабана *Sus scrofa* оказывает фактор наличия кормовых ресурсов и убежищ, формализованный через локализацию широколиственных лесов, пестроовсяницевых лугов и березового криволесья (табл. 6). Биотические факторы нивелируют вклад абиотических условий среды в построение ВА-моделей, подчеркивая слабую зависимость вида от температурно-водного режима и рельефа. Учет биотических факторов привел к 4-кратному увеличению площади оптимальных местообитаний кабана на Кавказе, позволив получить более реалистичную модель распространения, отражающую исторический ареал *Sus scrofa* на Кавказе (рис. 76).

Пространственная локализация косули *Capreolus capreolus* в настоящее время связана с горными территориями (склоны от средне до сильно крутых) с субгумидным и гумидным климатом, покрытыми лесами из бука и граба (табл. 6).

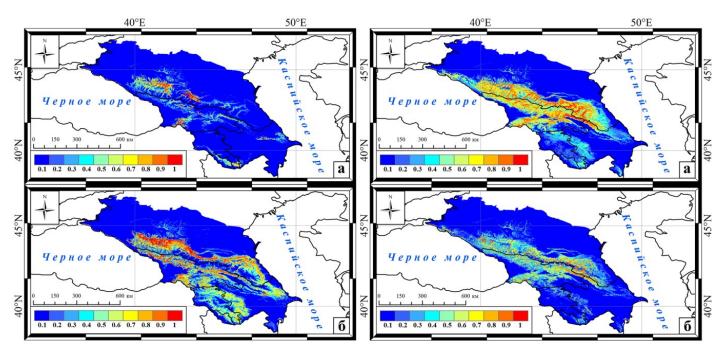


Рисунок 7 – Карты распространения кабана *Sus scrofa* (слева) и косули *Capreolus саpreolus* (справа) на Кавказе: а – А-модель, б – ВА-модель.

ВА-модель наиболее приближена к фрагментированному современному ареалу вида с оптимальными местообитаниями, представленными рефугиумами лесных массивов и высокогорий, долинами крупных рек (рис. 76). Типично лесостепной вид, косуля ранее была вытеснена человеком в лесные и горные районы. Соответственно, без учета фактора лесов (рис. 7а), вид потенциально широко представлен от предгорий до высокогорий всего Кавказа.

5.4 Хищные птицы-некрофаги

Индекс TRI является основным абиотическим фактором локализации гнездовых участков исследуемых видов (табл. 7).

Таблица 7 – Вклад экологических переменных в модели хищных птиц-некрофагов

таолица / – Вклад эколо	1	А-моде			А-мод	-		ВАМ-мо,	
Переменные	PC, %		Значения						Значения
			4egypius m						
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	-	ı	-	10,2	9,2	20-30	0	0	20-30
path_setlment, км	-	ı	-	9	6,3	10-15	0	0	10-15
Pinus sylvestris 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
Capra caucasica встречаемость	-	-	-	13,9	14	0,6-1	6	3,7	0,6-1
Подвижность вида, км	-	-	-	-	-	-	50,5	56,8	0-10
	ı		Gyps ful	l .			ı	1	
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, mm/mec.	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
Capra caucasica встречаемость	-	-	-	20,2	10,1	0,3-1	13,3	13,5	0,3-1
Подвижность вида, км	-	-	-	<u> </u>	-	-	46,6	50,4	0-0,1
TDI	12.5		phron perc			500 (50	10.7	15.2	500 (50
TRI DETWettestOvertor 200/200	43,5	46,9	500-650		24,3	500-650	10,7	15,3	500-650
PETCaldastOvertor var/vea	34,1	27,7	125-135	6,4	4,2	125-135	0,5	5,4	125-135
PETColdestQuarter, MM/Mec. embergerQ	10,8	19,6	17-20	5,3	0,5	17-20 100-140	0	0	17-20 100-140
	5,9		17.20	1,4	2,5				
PETDriestQuarter, mm/mec.	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
Capra caucasica встречаемость		-	-	6	3,4	0-0,1	0,1	50.2	0-0,1
Подвижность вида, км	-	-	unactua ba	ubatus	-	-	56,6	59,3	0-0,1
TRI	52,4	34,2	<i>Sypaetus ba</i> 200-650	10	11,8	200-650	5,1	6,3	200-650
PETWettestQuarter, MM/Mec.	20,5	33,4	120-135	5	13,4	120-135	0,1	0,3	120-135
embergerQ	10,1	2,2	75-140	0,2	0,2	75-140	0,1	1,2	75-140
PETDriestQuarter, mm/mec.	10,1	16,9	20-22	1,4	5,6	20-22	0,3	0	20-22
PETColdestQuarter, mm/mec.	6,7	13,3	15-17	0	0	15-17	0	0,1	15-17
path landuse, KM	-	-	-	11,7	10,4	10-25	1,6	2,7	10-25
path_setIment, KM	_	_	_	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
Capra caucasica встречаемость		_	-	21,3	23	0,6-1	16,5	14,7	0,6-1
Подвижность вида, км	_	_	_	-	-	-	50,5	59,6	0-0,1
Подвижность вида, км			I	1	I	<u> </u>	20,2	27,0	0 0,1

Примечание: path_landuse и path_setlment — расстояние до сельхоз объектов и поселений, рассчитанное с учетом действительного расстояния по поверхности, горизонтального и вертикального факторов.

Оптимальные значения TRI соответствуют умеренно и сильно неровным склонам – гребням скалистых хребтов (черный гриф), скальным отвесам и обрывам (белоголовый сип, стервятник, бородач). биотические предикторы выбора гнездопригодных территорий грифом – наличие сосновых лесов (места гнездования), распространение диких, в меньшей степени домашних, копытных (кормовые ресурсы) (табл. 7). Для бородача большое значение имеет распределение популяций тура и серны, для сипа и стервятника – расстояние до антропогенных источников пищи, в том числе животноводческих ферм и частных хозяйств, свалок вблизи населенных пунктов. В ВАМ-моделях М-фактора 46-57%, процентный вклад достигает нивелируя абиотических факторов, за исключением TRI. Значения М-фактора для сипа, бородача и стервятника не превышают 100 м. Для грифа 50%-ая пригодность мест гнездования сохраняется на расстоянии 0-10 км от оптимальных участков.

Ниши видов дифференцированы в основном по фактору локализации диких копытных и перекрываются по климатическим факторам и удаленности гнездопригодных участков от животноводческих ферм и населенных пунктов. 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.

5.5 Переднеазиатский леопард Panthera pardus ciscaucasica

Как и рожденные в дикой природе стран Азии и Закавказья, реинтродуцированные на Большом Кавказе особи леопарда избегают районы с экстремальным температурно-водным режимом, предпочитая территории с субгумидным и гумидным климатом (табл. 8).

Таблица 8 — Вклад экологических переменных в модели Maxent леопарда

Поположите	A	\- моде	ели	Е	ВА-моде	ели	BA	АМ-мод	цели
Переменные	PC, %	PI, %	Значения	PC, %	PI, %	Значения	PC, %	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
Capra caucasica	-	-	-	18,5	8	0,8-1	18,6	22,6	0,8-1
Rupicapra rupicapra	-	-	-	7,2	2	0,7-1	3,1	0,7	0,7-1
Sus scrofa	-	-	-	1,5	0,7	0,7-1	1,9	2,1	0,8-1
Capreolus capreolus	-	-	-	0,1	0	0,6-1	1,8	1,6	0,6-1
Capra aegagrus	-	-	-	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: path CAs – расстояние до особо охраняемых природных территорий.

Абиотически пригодные местообитания животных концентрируются в горных районах Большого Кавказа, на северо-западе Малого Кавказа (рис. 8a).

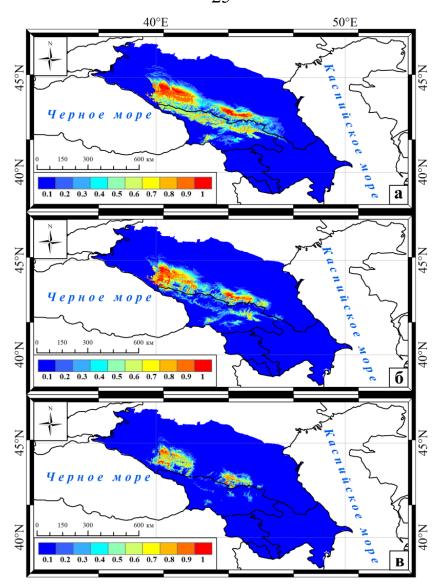


Рисунок 8 — Карты потенциального распространения реинтродуцированных особей *Panthera pardus ciscaucasica*: а — А-модель, б — ВА-модель, в — ВАМ-модель.

Совокупный вклад доступности видов добычи в ВА-модель леопарда составил 29%, из которых основной вес приходится на тура и серну (табл. 8). Меньшее значение имеет локализация лесных видов – кабана и косули, а также широколиственных лесов (убежищ). Незначительный вклад вносит также индекс TRI. Исторически связанный с горными территориями, леопард использует хребты для перемещения, засад и укрытий. В то же время, хищник нередко перемещается по пологим долинам рек и мигрирует в низкогорные районы зимой. Достаточно большой вклад в модель локализации реинтродуцированных особей вносит расстояние до ООПТ (0-10 км), с увеличением которого пригодность местообитаний вида снижается (табл. 8). Соответственно, расстояние оптимальных участков, на протяжении которого вероятность появления хищника выше 50%, составляет всего 0-2 км. Сетью ООПТ охвачены горные территории, образующие два крупных потенциальных центра ареала леопарда на Большом Кавказе с потенциальной зоной перехода между ними на Центральном Кавказе (рис. 8а,б). Еще один прогнозируемый коридор в районе Лихского хребта, соединяющий Большой и Малый Кавказ, исторически использовался леопардами для передвижения в экорегионе.

5.6 Лобария легочная Lobaria pulmonaria

Основным абиотическим фактором локализации лобарии легочной на Кавказе является макроклиматический параметр embergerQ (табл. 9).

Таблица 9 – Вклад основных экологических переменных в модели Maxent лобарии

Пополиония го	А-модели			E	ВА-моде	ели	BA	ВАМ-модели			
Переменные	PC, %	PI, %	Значения	PC, %	PI, %	Значения	PC, %	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		
Fagus orientalis встречаемость	-	-	-	35,1	21,7	0,7-1	28	13,3	0,7-1		
Pinus sylvestris встречаемость	1	-	-	14,5	21	0,8-1	8,6	1,5	0,8-1		
Подвижность вида, км	-	-	_	-	-	_	55,6	46,7	0,03		

В ВА-модель лобарии, вынужденной «следовать за своими форофитами» (Snall et al., 2003), большой вклад вносит локализация буковых лесов. Важным предиктором остается embergerQ, диапазон оптимальных значений которого для букняков Кавказа (80-375 (табл. 2)) включает таковой для лобарии. Вероятность обнаружения лишайника в условиях, оптимальных для буковых ценозов, превышает 70% (табл. 9). Согласно ВАМ-модели, наиболее значимым фактором распределения лобарии является расселительная способность (всего 30 м), уменьшающая площадь потенциальных и оптимальных местообитаний вида в 1,9 и 1,7 раз по сравнению с ВА-моделью (табл. 10)

Таблица 10 – Площади прогнозируемых местообитаний Lobaria pulmonaria

Приго	одные территори	ии, тыс. км ²	Оптимал	іьные территорі	ии, 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

5.7 Рябчик широколистный Fritillaria latifolia

Оптимальные местообитания *Fritillaria latifolia* на Кавказе сконцентрированы на пологих и средне неровных склонах в условиях гумидного и пергумидного климата (табл. 11).

Таблица 11 – Вклад экологических переменных в модели Fritillaria latifolia

Попомочница	-	А-моде.	ЛЬ		ВА-мод	ель	ВАМ-модель			
Переменные	PC, %	PI, %	Значения	PC, %	PI, %	Значения	PC, %	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	14	20	7-14	8,7	10,3	5-14	2,6	19,3	5-14	
PETDriestQuarter	7,4	16,8	19-21	7,8	8,4	18-20	1,7	3	18-20	
PETWettestQuarter	3,1	3	105-110	0,9	0,5	100-110	1,7	1,8	100-110	
path_CAs, км	-	i	-	14,7	3,9	0-1	5,3	4,9	0-1	
path_landuse, км	-	1	-	1,5	0,6	0-40	0,3	0,8	0-20	
Подвижность вида, км	-	ı	_	-	-	ı	44,5	25,7	0-15	

Прогнозируемые и известные локалитеты рябчика расположены в субальпийских и альпийских лугах в окрестностях или границах ООПТ Кавказа (вклад в ВА-модель фактора path_CAs — около 15%). Важным предиктором потенциального распределения вида является М-фактор, выражающийся в способности распространяться на 0-15 км от оптимальных местообитаний (табл. 11). Модели оптимистического SSP126 и пессимистического SSP585 сценариев климатических изменений предсказывают уменьшение площади оптимальных для вида территорий с 2021 по 2100 гг. соответственно в 1,55 и 122 раза (табл. 12).

Таблица 12 — Площади прогнозируемых местообитаний *Fritillaria latifolia* согласно моделям климатогенной динамики Maxent

Монони		Сценари	й SSP126		Сценарий SSP585			
Модели	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

Особенно выраженное сокращение местообитаний рябчика прогнозируется в регионах с наиболее влажным климатом (Западный Кавказ, Западное и Центральное Закавказье, северо-запад Малого Кавказа). Центр ареала вида на Центральном Кавказе менее подвержен климатогенной динамике. Рефугиумы со стабильно высокой вероятностью обнаружения Fritillaria latifolia сохранятся в высокогорьях Западного и Центрального Кавказа, которые целесообразно выделить как приоритетные для сохранения рябчика на Кавказе. Отмечена некоторая дифференциация современной и прогнозируемой в будущем (2081-2100 гг.) экологических ниш по факторам температурно-водного режима в зимневесенний период, что может носить адаптивный характер.

5.8 Амброзия полыннолистная Ambrosia artemisiifolia

На Кавказе распространение амброзии прогнозируется в условиях от семиаридного до пергумидного климата, преимущественно во влагообеспеченных районах и на пологих формах рельефа (табл. 13, рис. 9a).

Таблица 13 – Вклал экологических переменных в молели амброзии на Кавказе

тиолици 15 Вклад экологи теских переменных в модели иморозии на тавказе									
Переменные	А-модель			ВА-модель			ВАМ-модель		
Переменные	PC, %	PI, %	Значения	PC, %	PI, %	Значения	PC, %	PI, %	Значения
embergerQ	28,4	17	50-350	4,2	8,0	50-350	0,6	1,1	50-350
PETWettestQuarter	27,1	23,4	125-145	5,5	4	125-145	0,4	1,4	125-145
PETDriestQuarter	17,5	16,6	60-120	2,9	3,7	60-120	0,3	0,8	60-120
TRI	17,2	17,7	0-50	0,2	0,2	0-50	0,3	1,3	0-50
PETColdestQuarter	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
Bromus variegatus, встре	-	-	-	11,6	29,8	0-0,01	9,24	12,3	0-0,01
Fagus orientalis, встреч.	-	-	-	10,9	15,7	0-0,01	7	4,9	0-0,01
Подвижность вида, м	-	_	-	-	-	. 1	47,16	54	0-5

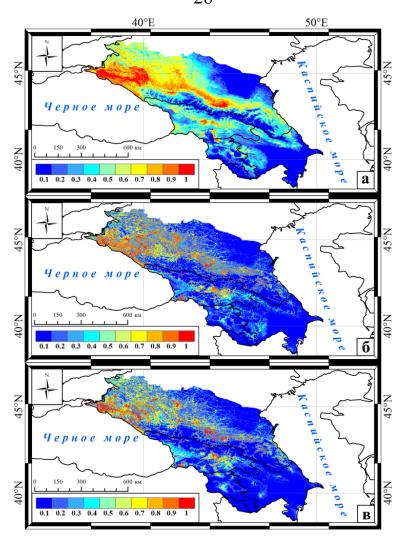


Рисунок 9 — Карты потенциального распространения $Ambrosia\ artemisiifolia$ на Кавказе. a-A-модель, b-BA-модель, c-BAM-модель.

В число последних входят обочины дорог по речным долинам – коридоры для проникновения амброзии в горные районы. Соответственно, наибольший вклад в ВА-модель распространения Ambrosia artemisiifolia на Кавказе вносит ограничивающий оптимальные path roads, местообитания расстоянием 0-5 м до объектов дорожной сети (табл. 13, рис. 96). Расстоянием в 0от оптимальных местообитаний характеризуется также мобильность расселительную амброзии, отражающая способность вероятно, вида придорожным участкам. Локализация широколиственных лесов и луговых ценозов ограничивает распространение вида. Вероятность обнаружения Ambrosia artemisiifolia в границах таких фитоценозов не превышает 0,01%. Учитывая широкую экологическую пластичность вида и хорошо развитую дорожную сеть в экорегионе, для Ambrosia artemisiifolia характерно практически повсеместное потенциальное распространение от равнинных до высокогорных районов Кавказа.

Согласно сценарию SSP585, уменьшение площади оптимальных местообитаний вида к 2100 гг. составит 87% (снижение годового количества осадков по сценарию SSP585 около 40 мм) с сохранением очагов местообитаний в высокогорьях Большого, Малого Кавказа и Закавказского нагорья, на Ейском полуострове. Сохранение в будущем очагов амброзии в высокогорьях Кавказа, вероятно, объясняется в целом менее засушливым климатом гор.

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

С математической точки зрения при построении SDM/ENM моделей объектом анализа выступает не конкретный вид, сообщество или экосистема, а некоторое «событие» в пикселе, интерпретируемое с позиции биологического смысла (данные о присутствии и/или отсутствии вида, плотность популяции, биомасса сообществ, видовое богатство экосистем и т.п.). Это значительно расширяет возможности применения методов моделирования по отношению к объектам разного уровня организации. 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, а также их зональных группировок в одном из парциальных пространств ведущих экологических факторов...» (С. 53).

Биотический фактор. Для повышения точности прогноза, получения достоверных и биологически интерпретируемых результатов при моделировании экологических ниш и локализации биологических объектов необходимо учитывать 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. Преимуществом метода является возможность применения экосистемного подхода к моделированию, при котором учитываются трофические, топические, конкурентные и иные отношения объекта. Обязательным условием является единый подход к построению SDM/ENM моделей исследуемого объекта и его консортов, а также строгий контроль биологического смысла полученных результатов.

Суммарный процентный вклад биотических факторов в ВАМ-моделях компонентов горных экосистем Кавказа 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 – ВАМ-модель стервятника (вклад фактора распространения диких копытных 0,4%), локализация гнезд которого определяется антропогенным фактором. Биотические факторы в основном значительно ограничили площадь абиотически пригодных для изученных объектов территорий. Сокращение площади, 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 ВАМ-диаграммы) практически совпадают для сосны Pinus sylvestris и тура Capra caucasica (изменение площади в 1,04 и 1,1 раз). Также практически не изменилась площадь пригодных территорий для пестрокостровых лугов (увеличение на 10%). В случае с сосной основное значение имеет, вероятно, отсутствие выраженной конкуренции со стороны отдельных лесообразующих пород и способность вида 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 ВАмодель кабана Sus scrofa. Этот крайне экологически пластичный вид в своем распространении, вероятно, в большей степени зависит от доступности кормовых ресурсов и убежищ, в меньшей степени – от абиотических условий среды.

Антропогенный фактор. Формализация антропогенных факторов обязательное условие получения качественных SDM/ENM моделей объектов, сильно зависящих от человеческой деятельности. Эффективным способом формализации 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, фактор расчлененности рельефа TRI, по результатам исследований, является одним абиотических предикторов пространственного распределения большинства изученных объектов. Существенное положительное влияние на распространение исследуемых объектов антропогенные факторы оказали в случаях с белоголовым сипом и стервятником (факторы path_landuse и path_setlment), в рационе 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 черного грифа (path_setlment), строящего гнезда вдали (20-30 км) от населенных пунктов, а (path_roads), распространение амброзии которой также ДЛЯ расстоянием 0-5 м от дорожного полотна. С другой стороны, именно дороги являются основными коридорами проникновения амброзии в горные районы.

Фактор доступности среды является важной характеристикой пространственного распределения компонентов горных экосистем, нередко значительно изменяя картину прогнозируемого распределения как малоподвижных, так и высокомобильных 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 растра расстояний в качестве слоя для построения моделей.

Вклад М-фактора в построение ВАМ-моделей составил от 24-34% (березы Литвинова и повислая, ель, бук, пестрокостровые и пестроовсяницевые 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 доступностью среды и типом объектов исследований. Относительно низкие значения расселительной способности характерны 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 – пихта, бук, сосна, косуля, гриф (0-10 км), пестрокостровые луга, серна, рябчик (0-15 км), пестроовсяницевые луга и два вида берез (0-20 км).

Значимое, в два раза, сокращение площадей пригодных местообитаний в ВАМ-моделях отмечено для лобарии, кабана и леопарда с низкой расселительной способностью. первых двух Для видов значение имеет, фрагментированность широколиственных лесов Кавказа, для леопарда – влияние фактора доступности добычи и десятикилометровый радиус территорий от границ ООПТ. Расстояние до 100 м от оптимальных для ограничило значительно потенциальную гнездования участков 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 территориями. Меньшее изменение ареалов в ВАМмоделях спрогнозировано для 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 экологическими условиями в субальпийском и альпийском поясах Кавказа. Для видов, распространение которых зависит от высокогорных лугов (тур, серна, рябчик), изменение площади пригодных местообитаний также выражено слабо (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, распределение которых в степени зависит от влияния антропогенных факторов. 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 (березовые ценозы, ель, пихта, высокогорные луга, косуля, тур, серна, стервятник, амброзия, рябчик, гриф), доступны практически все биотически пригодные территории.

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 AUCtrain, CBI, deltaAICc, AICc, TSStrain.

ГЛАВА 7. Частные методические вопросы SDM/ENM моделирования компонентов горных экосистем Кавказа

7.1 Выбор наборов абиотических предикторов для построения моделей

Оценка результатов использования разных наборов абиотических предикторов в SDM/ENM моделях проведена на примере трех объектов разного уровня организации и стратегий жизни — сосновых ценозов, эндемика Кавказа *Fritillaria latifolia* и инвазионного вида *Ambrosia artemisiifolia*.

Fritillaria latifolia. Наборы переменных для сравнительного анализа: 1) биоклиматические параметры BioClim и данные модели рельефа GMTED2010; 2) переменные ENVIREM (табл. 14).

Таблица 14 — Вклад абиотических переменных из наборов BioClim+GMTED2010 и ENVIREM в модели пространственного распределения *Fritillaria latifolia*

FNVIRFM

BioClim+GMTFD2010

BIOCHIII GWI LD2010				LIV IIILIVI					
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	_Q +A	PETDriestOuarter	7.4	16.8	19_21		

0-20 Slope, ° 1.4 0.1 PETWettestQuarter 3,1 3 105-110 Aspect, ° 0,7 0 250-300 bio9, °C 0,6 2 **-7** ... **-5** bio15, % 17-19 0,4 0,3

В обеих моделях (BioClim+GMTED2010 и ENVIREM) в тройку наиболее значимых предикторов вошли параметры (максимальная температура воздуха в феврале tmax2, среднее количество осадков в ноябре prec11, высота над уровнем моря Alt и embergerQ, TRI, PETColdestQuarter), вклад и оптимальные значения которых, за исключением prec11, соответствуют эколого-биологическим особенностям рябчика как высокогорного геоэфемероида короткой вегетации и весеннего цикла цветения (Тхазаплижева, Чадаева, 2012). Однако, модель ENVIREM в большей степени соответствует фактическому распространению вида, прогнозируя значительные площади потенциальных местообитаний не только на Западном и Центральном Кавказе, но и в Закавказье (Тания, Абрамова, 2013; Красная книга..., 2010, 2017; Batsatsashvili et al., 2017).

Ambrosia artemisiifolia. Наборы переменных для сравнительного анализа: 1) параметры WorldClim2 и GMTED2010; 2) предикторы ENVIREM. Обе модели включили значимые предикторы, логически интерпретируемые с позиции эколого-биологии амброзии. Значимость предикторов WorldClim+GMTED2010 (скорость ветра в январе wind1 и феврале wind2 до 2,5-2,6 м/с, поток приходящей солнечной энергии в январе srad1 не менее 5400 кДжм⁻²сут⁻¹) для однолетнего растения может быть обусловлена их влиянием на температурный режим местности. Последний во многом определяет возможность перезимовки семянок, уязвимых к заморозкам (Лучинский, Маковеев, 2011). Уклон местности не более 25° соответствует реальной картине распространения амброзии по пологим склонам и речным долинам в горах (Pshegusov et al., 2020a; Chadaeva et al., 2021b). 17-28% в модель ENVIREM вносят embergerQ, PETWettestQuarter, PETDriestQuarter и TRI, характеризующие широкий диапазон климатических условий в местообитаниях амброзии с предпочтением более влагообеспеченных территорий на пологих формах рельефа (табл. 13). При этом, WorldClim+GMTED2010 ограничивает распространение вида Центральным Кавказом с прилегающими районами Карачаево-Черкесии и Ингушетии, а также Каспийским и Черноморским побережьями (рис. 10).

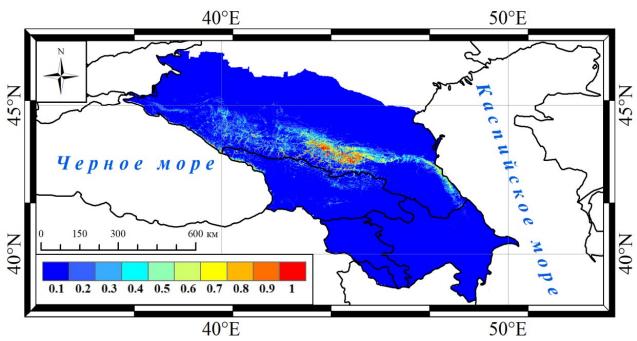


Рисунок 10 — Карта потенциального распространения *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе согласно модели WorldClim+GMTED2010.

В то же время, фактическое распространение вида в экорегионе охватывает территорию всех административных единиц Кавказа (Шхагапсоев и др., 2021; Shhagapsoev et al., 2018; Chadaeva et al., 2019), что соответствует прогнозируемым местообитаниям *Ambrosia artemisiifolia* согласно модели ENVIREM.

Сосновые ценозы Центрального Кавказа. Наборы переменных для 1) параметры BioClim и SRTM; 2) предикторы сравнительного анализа: модели ENVIREM характерны ENVIREM. Для логично высокий топографического параметра TRI (45,5% со значениями 200-290 для умеренно неровных склонов), а также соответствие значений климатических переменных фактическим местам локализации сосновых лесов Центрального Кавказа с субгумидным климатом (embergerQ - 110-115) и низкой эвапотранспирацией (PETDriestQuarter – (зимнего) квартала 21-35 MM/Mec.). сухого BioClim+SRTM отличается низким, около 7%, вкладом орографического фактора (Slope – 3-10°, пологие склоны). Основными предикторами модели (вклад более 40%) являются сезонность осадков bio15 с узким диапазоном оптимальных значений (23-25%) и температура наиболее сухого квартала bio9 (-7...-3°С).

Таким образом, при использовании разных наборов переменных среды результаты SDM/ENM моделирования трех объектов во многом соответствовали их эколого-биологическим особенностям. В то же время, модели ENVIREM интерпретируемостью лучшей характеризовались ведущих экологических предикторов, а построенные на их основе карты – большим соответствием реальному распространению объектов. Кроме того, эффективность переменных ENVIREM в SDM/ENM моделировании подтверждена многими исследователями, ссылающимися на связь предикторов с физиологическими и экологическими процессами в растительном покрове (Title, Bemmels, 2018; Adhikari et al., 2019; Tytar, 2021; и др.). Ряд переменных ENVIREM 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. На наш взгляд, 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 помесячного влияния факторов среды, целесообразно использовать набор переменных WorldClim.

7.2 Фоновые точки и коррекция смещения

Сравнение значений предикторов в точках присутствия, смещенных фоновых точках и несмещенных фоновых точках по критерию χ^2 Краскелла-Уолеса и р-уровню (p<0,05) 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 (г в основном выше 0,8) и согласованности (индекс AC = 0,7-0,9 (Ji, Gallo, 2006; Riemann et al., 2010)). 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, основанный на удалении записей (Kramer-Schadt et al., 2013; Syfert et al., 2013; Aiello-Lammens et al., 2015). Однако в случаях наличия ограниченного числа данных о присутствии черного грифа), (например, SDM/ENM моделях соответствии рекомендациями исследователей (Лисовский, Дудов, 2020; Kramer-Schadt et al., 2013; Merow et al., 2013), был использован растровый слой коррекции (bias file).

7.3 Влияние масштаба района исследований на результаты моделирования

Исследования проведены в локальном (Центральный Кавказ) и региональном (Кавказ в целом) масштабах на примере лишайника лобарии легочной *Lobaria pulmonaria* и сосновых ценозов.

Lobaria pulmonaria. Основными абиотическими факторами локализации лишайника на Центральном Кавказе являются TRI (вклад 49,9%, средне-сильно пересеченная местность), PETDriestQuarter (вклад 24,2%, 20-25 мм/мес.) и embergerQ (вклад 21,6%, гумидный климат), в границах всего Кавказа — макроклиматический параметр embergerQ (вклад 59,4%, гумидный климат). В локальном масштабе оптимальные местообитания вида приурочены к среднесильно неровным склонам речных долин в районах 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 (вклад фактора в ВА-модель 70,7%), в границах всего Кавказа — в буковых формациях (вклад 35,1%) с гумидным климатом (вклад embergerQ 34,7%). Согласно ВАМ-моделям, наиболее значимым фактором пространственного распределения Lobaria pulmonaria является доступность территорий, значительно ограничивающая распространение вида в локальном (вклад 80%, оптимальные значения 0-20 м) и региональном (вклад 55,6%, значения 0-30 м) масштабах. 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 ниш и пространственного распределения вида.

Сосновые ценозы. Основные абиотические предикторы пространственного распределения сосновых лесов на локальном и региональном уровнях — TRI и PETDriestQuarter (табл. 2, 15). При этом оптимальные местообитания сосны на Центральном Кавказе ограничены более узким диапазоном TRI, чем на Кавказе в целом, и более влажным климатом. На региональном уровне межвидовая конкуренция вносит значительно больший вклад в построение ВА-модели, на локальном уровне основное влияние сохраняют абиотические факторы. Вероятно, в оптимальных условиях центральной части своего ареала сосновые леса испытывают меньшее давление конкуренции со стороны березовых ценозов.

Таблица 15 – Вклад предикторов в модели Pinus sylvestris на Центральном Кавказе

Поположими	А-модели			ВА-модели			ВАМ-модели		
Переменные	PC, %	PI, %	Значения	PC, %	PI, %	Значения	PC, %	PI, %	Значения
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
Betula litwinowii встречаемост	ь -	-	-	31,2	2,2	0,8-1	7,7	3	0,8-1
Betula pendula встречаемость	-	-	-	4,8	0,1	0,8-1	5,5	0,5	0,8-1
Подвижность вида, км	ı	-	-	-	I	-	71,8	12,1	0-3

Согласно обеим ВАМ-моделям, важнейшим предиктором распределения сосны является доступность территорий. Вклад этого фактора в локальную модель сосны практически вдвое выше, а расстояние от оптимальных участков, на котором сохраняется пригодность местообитаний вида, втрое меньше (всего 0-3 км), чем в масштабах Кавказа. Основные массивы сосняков спрогнозированы в центральной части Кавказа, где, согласно ВАМ-моделям, площадь оптимальных местообитаний *Pinus sylvestris* составляет 96,4% от таковой для всего экорегиона.

Таким образом, на примере двух объектов показано, что в условиях горных территорий пространственный масштаб исследований в значительной степени влияет на результаты SDM/ENM моделирования. С изменением масштаба анализируемой территории могут варьировать наборы основных предикторов, их оптимальные значения и вклад в построение моделей. Для Lobaria pulmonaria межвидовые взаимодействия в большей степени определяют распределение на локальном уровне, для сосновых ценозов — на региональном. Климатические

параметры среды ограничивают распространение лишайника в границах Кавказа, но более значимы для локализации сосновых ценозов в локальном масштабе. 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, препятствует горно-механическая изоляция.

7.4 Оценка консерватизма и дифференциации экологических ниш

На примере исследований компонентов горных экосистем Кавказа показано, что метод анализа ядровой плотности KDE (Kernel density estimation) является эффективным способом визуализации и оценки схожести экологических ниш, различные научные позволяющим решать задачи. их В видами/сообществами отношений между конкурентных (лесные пестрокостровые и пестроовсяницевые луговые ценозы, тур и серна, хищные пространственного оценка временного И консерватизма экологических ниш, формируемых видами на территориях разных масштабов (Lobaria pulmonaria), при освоении новой географической среды (Galinsoga quadriradiata и G. parviflora) и в разные периоды времени (Fritillaria latifolia); схожести абиотических условий формирования разных нарушенности горных пастбищ и выявление ведущих факторов их деградации.

ГЛАВА 8. Пространственное распределение компонентов горных экосистем по элементам высотно-поясной структуры ландшафтов Кавказа А.К. Темботова

Климатические характеристики единиц высотно-поясной структуры. Основу типизации поясных спектров высотно-поясной структуры Кавказа А.К. Темботова (Соколов, Темботов, 1989; Темботов и др., 2001) составляют природно-климатические условия, зависящие от факторов: климатический пояс, широтная зона, расположение относительно морей и горных массивов, региональные орографические особенности. Климатические особенности базовых единиц иерархии высотно-поясной структуры, описанные с использованием схемы классификации климата по Кеппен-Гейгеру (рис. 2), соответствуют природно-климатическим характеристикам вариантов поясности и широтных зон, установленным автором по данным наземных наблюдений и метеостанций.

Распределение компонентов горных экосистем по вариантам поясности. Картографическая модель распространения *темнохвойных лесов* Кавказа во многом совпадает с фактическим распределением еловых и пихтовых древостоев по единицам высотно-поясной структуры и в границах отдельных вариантов (рис. 11). Отсутствие пихты на юго-востоке Кавказа обусловлено засушливыми климатическими условиями к востоку от 45° в.д. Отсутствие в данном районе более засухоустойчивой ели, вероятно, объясняется конкуренцией со стороны бука, занимающего потенциальные для ельников местообитания. Меньшая конкурентоспособность ели и пихты относительно бука и сосны в условиях континентального климата, также, вероятно, является причиной слабой представленности темнохвойных лесов в гумидных районах эльбрусского (высокогорья) и терского (среднегорья-высокогорья) вариантов поясности.

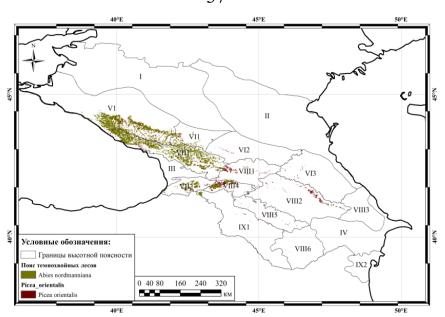


Рисунок 11 — Карта потенциального распространения темнохвойных лесов по единицам высотно-поясной структуры Кавказа А.К. Темботова. Обозначения вариантов согласно рис. 2.

Модель распространения буковых и грабовых древостоев также во многом совпадает с их фактическим распределением по единицам высотно-поясной структуры экорегиона (рис. 12).

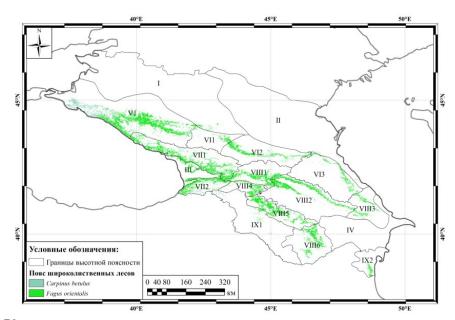


Рисунок 12 — Карта потенциального распространения широколиственных лесов по единицам высотно-поясной структуры Кавказа А.К. Темботова.

Распределение Fagus orientalis и Carpinus betulus во многом определяется водным режимом и рельефом территорий, конкуренцией со стороны других лесообразующих пород и антропогенным освоением отдельных территорий. Грабинники в большей степени представлены на относительно пологих, низкогорных и/или засушливых территориях, в нарушенных рубкой 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 также в предгорных и низкогорных районах, фактически занятых каштановыми

(колхидский, кубанский, аджарский варианты) и дубовыми (триалетский, талышский варианты) лесами, или освоенных под сельское хозяйство (кубанский, эльбрусский варианты). О возможности произрастания букняков в предгорных районах с достаточным увлажнением свидетельствуют замещение ими усыхающих каштанников в колхидском и кубанском вариантах, распространение бука в предгорной зоне Алазанской равнины (алазано-агричайский вариант).

Прогнозируемое распределение пестрокостровых и пестроовсяницевых лугов во многом соответствует их фактическому распространению в экорегионе, а также локализации соответственно субальпийского и альпийского поясов согласно высотно-поясной структуре Кавказа А.К. Темботова (рис. 13).

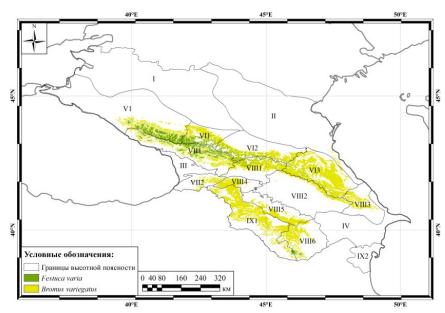


Рисунок 13 — Карта потенциального распространения *Bromus variegatus* и *Festuca varia* по единицам высотно-поясной структуры Кавказа А.К. Темботова.

Будучи ксеромезофитом, Bromus variegatus широко распространен в субальпийском поясе (при наличии такового) всех вариантов, формируя мезофитные луга в условиях влажного климата (кубанский, южноосетинский варианты) и остепненные формации в условиях более сухого 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 субальпийского высокотравья, злаково-разнотравных и пестроовсяницевых мезофитных формаций, характерных для влажных горных районов Кавказа. Более обширны пестрокостровые луга также в границах поясности с наличием пологих форм рельефа (эльбрусский, дагестанский, карабах-зангезурский, джавахето-армянский), что соответствует экологическим требованиям Bromus variegatus. Festuca varia – типичный психрофит, предпочитающий влажные холодные местообитания, в связи с чем фактическое распространение наибольшее потенциальное и влагообеспеченных поясе наиболее вариантов колхидский, южноосетинский). В то же время, будучи экологически пластичным конкурентоспособным видом, овсяница нередко формирует остепненные

луговые формации на крутых южных склонах гор, а также пологих формах рельефа в относительно засушливых вариантах поясности (эльбрусский, терский). Основным условием массового распространения пестроовсяницевых лугов 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

9.1 Пространственный анализ в изучении факторов деградации пастбищ

Сочетание методов пространственного анализа и теории экологических ниш является эффективным подходом к анализу факторов деградации горных пастбищ. Распределение наименее нарушенных остепненных лугов (DS1) и горных луговых степей (DS2) определяется климатическими факторами, в целом характеризующими область распространения лугостепных экосистем в горах Центрального Кавказа (табл. 16).

Таблица 16 – Вклад экологических переменных в модели горных пастбищ

=		D.C.1	D.C.0	D.C.O.	D.C.4
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
aridityIndexThornthwaite	PC, %	31,5	34,4	6,5	14,5
	PI, %	46,3	29,2	0,4	1,6
	Значения	3-5	4-10	6-12	6-12
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
PETWettestQuarter, мм/мес.	PC, %	7,8	7	0	0
	PI, %	3,2	6,3	0,1	0
	Значения	95-170	115-120	110-120	110-120

Примечание: DS1-4 – первая-четвертая стадии деградации пастбищ.

В пространственном распределении деградированных луговых степей (DS3) и засушливых кустарниковых ландшафтов (DS4) большую роль играет рельеф. 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 пастбищ. Наиболее схожи по отдельным факторам среды (табл. 16) и индексу перекрытия ниш (Schoener's D = 0.93) DS1-DS2 и DS3-DS4 стадии. Экологические условия DS1 и DS4 стадий деградации в наибольшей степени различаются (Schoener's D = 0,74). Умеренно нарушенные горные луговые степи, вероятно, могут быть восстановлены до эталонных счет снижения остепненных ЛУГОВ за поголовья выпасаемого скота. Восстановление же засушливых кустарниковых экосистем до остепненных лугов, скорее всего, потребует дополнительных сельскохозяйственных приемов.

9.2 Оценка факторов адвентивизации придорожных луговых сообществ

Основными биотическими факторами, определяющими уровень адвентивизации фитоценозов, являются общее число чужеродных видов в регионе и инвазибельность сообществ (положительная линейная связь). Абиотическими условиями, способствующими формированию сообществ, которых преимущество в освоении ресурсов получают чужеродные виды, являются факторы влагообеспеченности И рельеф: 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. Оптимальные условия соответствуют «умеренно неровным» территориям с умеренно влажным субтропическим климатом, что определяет концентрирование изученных сообществ по побережью и пологим речным долинам в низко- и среднегорьях междуречья Мзымты и Шахе (рис. 14).

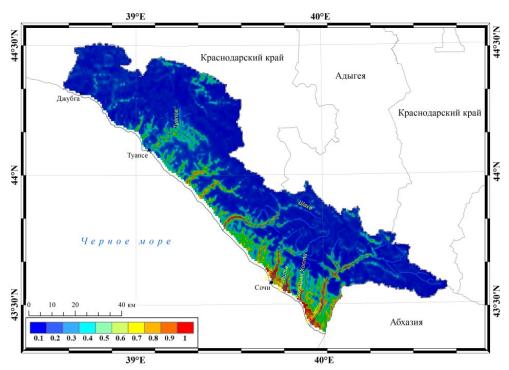


Рисунок 14 — Картосхема распределения придорожных фитоценозов Российского Причерноморья с высокой конкурентоспособностью чужеродных видов растений. 0-1 — вероятность обнаружения исследуемых сообществ.

9.3 Инвазионный потенциал растений при освоении территории Кавказа

Адаптации *Galinsoga parviflora* и *G. quadriradiata* к факторам водо- и теплообеспеченности, выработанные в тропическом климате горных районов Мексики, во многом определяют масштабы и характер распространения видов в границах кавказской части их ареала. Сходство экологических ниш видов между нативными и инвазионными ареалами выражается в их перекрытии по факторам водного режима, температуры и орографии, аналогичных значениях ширины ниш (Levins' B = 0.88-0.92). Адаптивность видов в новой географической зоне выражается в дифференциации их ниш по отдельным факторам (continentality, PETseasonality) и в слабом перекрытии ниш (Schoener's D = 0.02-0.04).

9.4 Потенциал использования SDM/ENM моделей в решении задач прикладных исследований компонентов горных экосистем Кавказа

Практическое значение имеют также ряд данных, полученных в главе 5 по итогам SDM/ENM моделирования компонентов горных экосистем Кавказа:

- 1. Прогнозирование локализации оптимальных местообитаний в качестве приоритетных территорий для сохранения редких и уязвимых природных объектов (лесные ценозы из Abies nordmanniana и Picea orientalis, «краснокнижные» виды копытных млекопитающих Rupicapra rupicapra и Capreolus capreolus, редкие виды хищных птиц-падальщиков Aegypius monachus, Neophron percnopterus, Gyps fulvus и Gypaetus barbatus, лишайник Lobaria pulmonaria, редкий вид сосудистых растений Fritillaria latifolia).
- 2. Определение приоритетных территорий для реинтродукции *Panthera* pardus ciscaucasica (в основном северо-запад и юго-восток Северного Кавказа), выявление экологических коридоров для перемещения животных на Северном Кавказе и между Большим и Малым Кавказом.
- 3. Регуляция численности видов животных. Выделены приоритетные территории (предгорные-среднегорные районы под грабово-буковыми формациями Большого и Малого Кавказа, Закавказья и Талыша) для проведения карантинных мероприятий по регулированию численности кабана *Sus scrofa* как природного резервуара и основного переносчика африканской чумы свиней.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современные пространственного методы предоставляют анализа беспрецедентную возможность для понимания и описания экологической ниши как целостной структуры. Концепция ВАМ, использованная в качестве теоретического базиса исследования, предусматривает возможность формализации абиотических, биотических и пространственных ограничений распространения биологических объектов через фундаментальную и реализованную ниши Дж. Хатчинсона. Предложенные нами способы формализации компонентов экологической ниши, с учетом всех ограничений и допущений SDM/ENM моделирования, показали свою эффективность при изучении компонентов горных экосистем Кавказа. Полученные результаты соответствуют базовым постулатам экологической науки, логически обоснованы, подкреплены массивом литературных сведений и данных наземных наблюдений. Построенные модели характеризуются высокой прогностической точностью согласно критериям качества AUCtrain, CBI, deltaAICc, AICc, TSStrain.

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. Одним из преимуществ такого подхода является возможность моделирования с учетом межвидовых отношений и биотических связей вид-сообщество, сообщество-сообщество и т.п.

Биотические факторы, формализованные через SDM/ENM модели видовконсортов и средообразующих ценозов, вносят значимый вклад (от 12-29% до 61-75%) в построение моделей большинства изученных объектов. 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). 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 антропогенных пищевых ресурсов), переднеазиатского леопарда и рябчика широколиственного (расстояние до ООПТ), амброзии полыннолистной (дорожная сеть). 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 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, изменение площади пригодных местообитаний отмечено для высокомобильных (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 большая часть площади абиотически и биотически пригодных территорий на Кавказе.

При рассмотрении частных методических проблем SDM/ENM моделирования, в работе подняты вопросы выбора абиотических предикторов, коррекции смещения точек, влияние масштабов моделирования на его результаты, применения методов оценки дифференциации ниш. В условиях горных территорий эффективным набором 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 большим соответствием фактической локализации объектов.

При оценке эффективности 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, р-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 моделях. В исследованных случаях 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 высотно-поясной структуры 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 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, Aegypius 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 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 инвазиям.

претендуют Представленные исследования не исключительность, являются во многом первой попыткой формализации компонентов экологической ниши в трехмерном пространстве гор. Предложенные формализации аспекты компонентов экологической методические несомненно, нуждаются в дальнейшем развитии, в частности достаточно непроработаны 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 ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ АВТОРОМ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монографии

- 1. Пхитиков, А.Б. Копытные Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики) / А.Б. Пхитиков, Ф.А. Темботова, **Р.Х. Пшегусов**. М.: ООО «Товарищество научных изданий КМК» (Москва), 2014. 100 с.
- 2. Джамирзоев, Г.С. Птицы заповедников и национальных парков Северного Кавказа. Т. 1 / Г.С. Джамирзоев, А.Г. Перевозов, Ю.Е. Комаров, П.А. Тильба, Р.А. Мнацеканов, А.А. Караваев, С.А. Букреев, **Р.Х. Пшегусов**, и др. Махачкала: «GeoPhoto», 2014.-428 с.
- 3. Джамирзоев, Г.С. Птицы заповедников и национальных парков Северного Кавказа. Т. 2 / Г.С. Джамирзоев, А.Г. Перевозов, Ю.Е. Комаров, П.А. Тильба, Р.А. Мнацеканов, А.А. Караваев, С.А. Букреев, **Р.Х. Пшегусов**, и др. Махачкала: «GeoPhoto», 2017.-140 с.
- 4. 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, Н.А. Дронова, С.А. Трепет, А.Б. Пхитиков, **Р.Х. Пшегусов**, и др. Москва: Товарищество научных изданий КМК (Москва), 2018. 121 с.
- 5. Рожнов, В.В. Study and monitoring of big cats in Russia / В.В. Рожнов, А.А. Ячменникова, Х.А. Эрнандес-Бланко, С.В. Найденко, М.Д. Чистополова, Сорокин, Д.В. Добрынин, О.В. Сухова, А.Д. Поярков, Н.А. Дронова, С.А. Трепет, А.Б. Пхитиков, **Р.Х. Пшегусов**, и др. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2019. 138 с.

Разделы в коллективной монографии

- 1. Темботова, Ф.А. Леса Северного макросклона Центрального Кавказа (эльбрусский и терский варианты поясности) / Ф.А. Темботова, **Р.Х. Пшегусов**, Ю.М. Тлупова // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. Кн. 1. М.: Товарищество научных изданий КМК (Москва), 2012. С. 227-251.
- 2. **Пшегусов, Р.Х.** Очерки к разделу «Птицы» / Р.Х. Пшегусов, Г.С. Джамирзоев // Красная книга Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик: Печатный двор, 2018. —С. 372-423.

Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК Министерства науки и высшего образования РФ

- 1. **Пшегусов, Р.Х.** К экологии могильника *Aquila heliaca* (Falconiformes, Aves) на Центральном Кавказе / Р.Х. Пшегусов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. -2010. − Т. 12. -№ 1. С. 142-146.
- 2. Ханов, З.М. О лихенометрических исследованиях в высокогорьях Центрального Кавказа / З.М. Ханов, **Р.Х. Пшегусов** // Вестник Адыгейского государственного университета. Серия 4: Естественно-математические и технические науки. -2014. -№ 4 (147). C. 116-120.
- 3. 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.

- 4. Саблирова, Ю.М. Типологическое разнообразие, состояние и распространение сосновых лесов Баксанского ущелья (Центральный Кавказ) / Ю.М. Саблирова, Ф.А. Темботова, **Р.Х. Пшегусов**, А.З. Ахомготов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. -2015. -T. 17. -№ 4-2. С. 389-394.
- 5. Бербекова, З.Т. Лесопатологическое исследование сосновых лесов Баксанского ущелья (Центральный Кавказ) / З.Т. Бербекова, **Р.Х. Пшегусов**, Ю.М. Саблирова, А.З. Ахомготов // Известия Уфимского научного центра РАН. 2016. № 3. С. 64-69.
- 6. 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.
- 7. 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.
- 8. **Пшегусов, Р.Х.** Пространственное моделирование распространения и долгосрочная климатогенная динамика видов рода *Ambrosia* L. на Кавказе / Р.Х. Пшегусов, В.А. Чадаева, А.Л. Комжа // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12. № 4. С. 94-106.
- 9. Темботова, Ф.А. Исследования лесов Северного Кавказа в ИЭГТ РАН: история вопроса и перспективы исследований / Ф.А. Темботова, **Р.Х. Пшегусов**, Ю.М. Саблирова, М.З. Моллаева, А.З. Ахомготов, З.Т. Бербекова // История науки и техники. -2019. № 8. С. 69-78.
- 10. **Пшегусов, Р.Х.** Распространение чужеродных видов растений в лесных сообществах Тисо-самшитовой рощи Кавказского государственного природного биосферного заповедника после гибели *Buxus colchica* Pojark. / Р.Х. Пшегусов, В.А. Чадаева // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13, №4. С. 124-140.
- 11. 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, А.А. Ячменникова // Исследование Земли из космоса. −2020. −№ 2. − С. 35-55.
- 12. **Пшегусов, Р.Х.** Моделирование экологических ниш видов рода *Galinsoga* Ruiz et Pav. в границах нативного и кавказской части инвазионного ареалов / Р.Х. Пшегусов, В.А. Чадаева // Российский журнал биологических инвазий. 2022. №1. С. 107-122.

Статьи в рецензируемых изданиях, входящих в международные библиографические и реферативные базы данных Web of Science и Scopus

- 1. 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.
- 2. Чадаева, В.А. Динамика растительности урочища Джилы-Су (Центральный Кавказ) на фоне изменений характера антропогенной нагрузки на луговые экосистемы

- за последние 35 лет / В.А. Чадаева, Н.Л. Цепкова, **Р.Х. Пшегусов** // Turczaninowia. 2019. Т. 22. № 2. С. 169-180.
- 3. Пшегусов, Р.Х. Стратегия 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 университета. Серия: Естественные науки. 2019. Т. 161, № 4. С. 571-589.
- 4. **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. 2020. T. 11, № 1. C. 74-84.
- 5. Чадаева, В.А. Семенное возобновление самшита колхидского (*Buxus colchica* Pojark.) в условиях эпифитотии самшитников российской части Кавказа / В.А. Чадаева, **Р.Х. Пшегусов** // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. − 2020. − № 6. − C.55-73.
- 6. 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. Trepet, N.A. Dronova // Izvestiya. Atmospheric and Oceanic Physics. − 2020. − V. 56, № 9. − P. 1090-1106.
- 7. **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.
- 8. 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.
- 9. Chadaeva, V. Stages of grassland degradation in subalpine ecosystems of the Central Caucasus, Russia / V. Chadaeva, O. Gorobtsova, **R. Pshegusov**, N. Tsepkova, R. Tembotov, Z. Khanov, F. Gedgafova, A. Zhashuev, T. Uligova, E. Khakunova // Chilean Journal of Agricultural Research. 2021. Vol. 81, Iss. 04. P. 630-642.
- 10. **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. No. 2. P. 107-122.
- 11. **Pshegusov, R**. Ecological niche modeling of the main forest-forming species in the Caucasus / R. Pshegusov, F. Tembotova, V. Chadaeva, Y. Sablirova, M. Mollaeva, A. Akhomgotov // Forest ecosystems. -2022. Issue 9. -100019.
- 12. 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. Vol. 37. Iss. 27. P. 15235-15251.
- 13. Gorobtsova, O. The current state of forest ecosystems in the Khosta Yew-Boxwood Grove / O. Gorobtsova, V. Chadaeva, **R. Pshegusov**, F. Gedgafova, T. Uligova, R. Tembotov // Environmental Monitoring and Assessment. 2023. Vol. 195, Iss. 1. Article number: 183.
- 14. **Pshegusov, R.** Modelling the nesting-habitat of threatened vulture species in the Caucasus: an ecosystem approach to formalising environmental factors in species distribution models / R. Pshegusov, V. Chadaeva // Avian Research. 2023. Vol. 14. 100131.