



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО
ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ЦЕНТР ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ
И ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
(ЦЭПЛ РАН)

117997, Москва, ул. Профсоюзная, 84/32, стр. 14

тел.: (499) 743-00-17, факс: (499) 743-00-16

эл. почта: cepfras@cepl.rssi.ru

08 НОЯ 2023

№

12517-02/144

«УТВЕРЖДАЮ»

Зам. директор ФГБУН ЦЭПЛ РАН,
кандидат биологических наук,

А.В. Горнов

ОТЗЫВ

ведущей организации

на диссертацию Пшегусова Рустама Хаталиевича

на тему «Модели компонентов горных экосистем Кавказа: пространственный анализ
и теория экологической ниши»,

по специальности 1.5.15. Экология (биологические науки)

на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности

Геопространственное моделирование экологических ниш и распространения видов и сообществ имеет в мировой науке уже почти 20-летнюю историю и продолжает постоянно развиваться. В России такие исследования начались в 2011-2012 годах, в том числе было проведено моделирование распространения некоторых позвоночных на Кавказе (Доронин, 2012). К настоящему времени для Кавказа проведено уже более десятка исследований разных таксонов с применением подходов геопространственного моделирования. Но остается актуальным продолжение таких работ, поскольку они совершенствуют инструменты для мониторинга пространственной организации биоразнообразия и научного обоснования решений о хозяйственной и природоохранной деятельности на Кавказе. Диссертационное исследование Р.Х. Пшегусова направлено на получение оценок распространения и выявление его причин для биотических компонентов горных экосистем в экстремальных абиотических условиях и на труднодоступных территориях. Для решения этой задачи автор применяет геопространственные математические модели абиотических компонентов экосистем (рельефа и климата) и на их основе моделирует распространение биотических компонентов, используя информацию о распространении видов

продуцентов и консументов, в том числе данные из международных баз, и дополняя модель информацией об антропогенной инфраструктуре на территории. Характеризуя проблему исследования, автор отмечает, что наиболее реалистичными и, следовательно, практически значимыми являются модели реализованных экологических ниш и их пространственного проявления; в таких моделях необходимо учитывать, что на распространение биологического объекта влияет его участие в биотических отношениях, а также антропогенный фактор и возможность доступа к подходящим местообитаниям. В литературе дискутируются методические подходы к построению моделей, в которых всё это может быть учтено, и пока нет общепризнанных рекомендаций. Автор стремился построить и использовать в анализе исследуемых объектов именно такие модели.

Цель исследования – изучить закономерности пространственного распределения модельных компонентов горных экосистем Кавказа с привлечением современных методов пространственного анализа и теории экологических ниш. В разделе «Научная новизна» указаны различные аспекты методики построения моделей и тот факт, что для ряда биологических объектов Кавказа моделирование проведено впервые. Задачи исследования заключались в том, чтобы провести геопропространственное моделирование потенциальных местообитаний биологических объектов и оценить результаты моделирования.

Материалы диссертации были представлены на 20 международных и российских конференциях. В автореферате указаны 33 публикации автора по теме диссертации, включая 12 статей в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК Министерства науки и высшего образования РФ, 14 статей в рецензируемых изданиях, входящих в международные библиографические и реферативные базы данных Web of Science и Scopus, коллективные монографии и разделы в коллективных монографиях, в том числе очерки к разделу «Птицы» в Красной книге Кабардино-Балкарской республики.

Диссертация изложена на 409 страницах машинописного текста, включает введение, обзор литературы (глава 1), описание территории исследований (глава 2), характеристику материалов исследования (глава 3), описание методов (глава 4), полученные результаты и их обсуждение (главы 5-9), заключение, а также приложение. Работа содержит 85 таблиц и 90 рисунков. Список литературы в диссертации включает 524 источника, из которых 327 — на иностранных языках.

В главе 1 обсуждается накопленный в мире опыт применения методов геопропространственного моделирования в эколого-географических исследованиях. Уделено внимание методам дистанционного зондирования Земли и картографирования растительности на основе дешифрирования спутниковой съемки. Рассмотрены концепция экологической ниши и обозначенная в научной литературе проблема формализации этого понятия. Упомянута предложенная в середине 2000-х годов концепция ВАМ (аббревиатура от Biotic–Abiotic–Movement), учитывающая в определении ниши одновременно абиотические и биотические факторы, а также способность вида к расселению. Концепция ВАМ лежит в основе применяемого автором в диссертационном исследовании моделирования. Автор хорошо проработал литературу, в результате чего смог довольно полно и корректно обозначить все известные ограничения и условные допущения современных методов моделирования экологических ниш и распространения биологических объектов, проблемы в применении этих методов и предлагавшиеся способы их преодоления. В заключительной части главы сделан обзор проведенных ранее исследований на территории Кавказа, в которых было выполнено геопропространственное моделирование биологических объектов. Особенно подробно охарактеризованы исследования растительных

сообществ и видов растений; в ряде работ применялся тот же метод моделирования при помощи алгоритма MaxEnt, что и в диссертации Р.Х. Пшегусова.

В главе 2 приведена физико-географическая характеристика территории Кавказа. Описаны абиотические ландшафтные компоненты (рельеф и климат) и почвенный покров. Климат охарактеризован очень подробно, с построенными автором картами территорий с разными типами климата (рисунки 2-6), кратко представлена и характеристика почвенного покрова.

В главе 3 охарактеризованы анализируемые компоненты горных экосистем: 7 видов древесных растений-лесообразователей, 2 вида луговых травянистых растений (анализируя их, автор подразумевает растительные сообщества лугов, где эти виды доминируют), 4 вида млекопитающих-фитофагов, 4 вида хищных птиц, 1 вид хищных млекопитающих, 1 охраняемый вид лишайников — эпифит, 1 охраняемый вид травянистых растений, 3 инвазионных вида травянистых растений, рудеральные травяные сообщества с высоким уровнем адвентивизации и семиаридные луга Центрального Кавказа на четырех стадиях пастбищной деградации. Таким образом, для исследования выбраны виды разных трофических уровней, с разным природоохранным статусом и хозяйственным значением, а также некоторые объекты надвидового уровня. Приведены сведения о биологических свойствах видов растений, животных и лишайников, а для сообществ — краткие сведения о видовом составе, структуре, экотопической приуроченности и динамике. Поясняется, что некоторые из выбранных видов связаны трофическими и топическими отношениями, поэтому построенные для них модели позволяют строить модели экосистем. В разделе 3.2 описаны использованные источники данных о распространении на Кавказе исследуемых видов, включая виды-доминанты лесных и луговых сообществ, и данных об абиотических условиях территории. Источниками данных о распространении видов служили встречи во время полевых экспедиций 2003-2022 гг. (в тексте раздела приведены ссылки на ряд публикаций об этих находках, автор диссертации указан как соавтор публикаций) и наборы записей о встречах, полученные из международной базы GBIF. После первичной проверки данных и исключения находок, указанных ошибочно или избыточно, в анализ было включено для разных видов от одного-нескольких десятков до нескольких сотен точек с геопривязкой; минимальное число – для видов хищных птиц, максимальное – для инвазионных видов растений. Основным источником данных об абиотических факторах служил глобальный набор геоданных ENVIREM, комбинирующий 16 климатических показателей и 2 топографических, а также глобальная база геоданных о почвах SoilGrid (далее, в главах 4 и 5, показано, что из нее был использован один показатель в одной модели). В этом же разделе помещен обзорный текст о глобальных цифровых моделях рельефа SRTM и GMTED2010 и глобальной базе климатических данных WorldClim 2. Указано, что для совместного использования всех наборов данных об абиотических факторах автор привел их к одинаковому пространственному разрешению.

В главе 4 описаны методы, которые применялись в ходе исследования. Первый раздел включает описание методов полевых исследований – геоботанических и некоторых сопутствующих им почвенных. Следующие 6 разделов включают описание методов геопространственного моделирования. При этом большая часть раздела 4.2 – это обзор литературы о концепции ВАРМ в изучении экологических ниш, в том числе – обсуждение существующих подходов к описанию и пространственному представлению биотических факторов ниши и затруднений в применении этих подходов. В разделе 4.3 описаны критерии выбора предикторов для модели каждого исследуемого вида с учетом необходимости исключить коллинеарные, продемонстрированы результаты отбора предикторов. В разделах 4.4 и 4.5 описаны критерии выбора алгоритма моделирования, методы исключения избыточных данных о встречах видов, коррекции пространственного смещения данных

о встречах, построения моделей и оценки их качества. В разделе 4.6 описаны методы обработки результатов моделирования — сравнения смоделированных ниш и прогнозирования климатогенной динамики ниш. В разделе 4.7 приведены 4 условия для построения моделей экологических ниш и распространения видов, сформулированные разработчиками этого подхода, и пояснения автора диссертации о том, насколько эти условия выполнимы в его исследовании. Также в этом разделе еще раз перечислены в 10 пунктах использованные подходы к моделированию, которые автор назвал «частными ограничениями».

В главе 5 изложена большая часть результатов диссертационного исследования: представлены карты потенциального распространения видов, построенные в результате моделирования на основе трех наборов предикторов; описаны различия трех моделей у каждого вида. Антропогенные факторы были включены в модели для видов-консументов и для охраняемого и инвазионного видов растений. Влияние этих факторов может быть положительным для видов, которые способны синантропизироваться: в таком случае у них, согласно расчетам в моделях, увеличивается площадь пригодных и оптимальных для обитания территорий. Для видов одного трофического уровня проведено сравнение смоделированных ниш по их ширине и сделана оценка степени их дифференциации. Обсуждается согласованность на качественном уровне между результатами моделирования и имеющейся в литературе информацией о распространении и экологии видов. На примере модели переднеазиатского леопарда обсуждается, что для распространения консумента второго порядка большее значение имеет кормовая база, чем возможная роль лесов как убежищ для него, и что такая роль лесов более важна для его пищевых объектов. Также подчеркивается, что построенная для леопарда ВА-модель, включающая абиотические и биотические факторы и не учитывающая доступность территории (или же мобильность вида), показала возможность существования коридора между двумя крупными центрами локализации этого вида, что соответствует некоторым данным полевых наблюдений за перемещением реинтродуцированных особей после их выпуска в природу. При этом модель, в которую мобильность леопарда включена, показала полную изоляцию этих центров локализации. Для двух видов растений — редкого и инвазионного — проведено моделирование распространения не только в условиях современного климата, но и с учетом двух прогнозных сценариев изменения климата. Для редкого вида растений (рябчика широколистного) проведено также сравнение экологических ниш, рассчитанных в моделях с разными сценариями изменения климата; при этом была обнаружена некоторая дифференциация смоделированных ниш, что автор рассматривает как возможность адаптации вида к изменению климата.

В главе 6 обсуждаются результаты, полученные с применением предлагаемых автором подходов к формализации биотических факторов, антропогенного фактора и доступности территории (мобильности видов). Снова подчеркивается, что построенные картографические модели, учитывающие биотические отношения, согласуются с имеющимися в литературе данными о распространении и экологии видов. Отмечено, что у большинства исследуемых видов смоделированная область распространения, пригодная по абиотическим условиям, не меньше или не намного меньше, чем рассчитанная с учетом биотических факторов, а у тех видов, в модели которых включен антропогенный фактор, смоделированная с его учетом пригодная территория больше, чем пригодная по абиотическим условиям.

В главу 7 помещены различные вспомогательные результаты моделирования, иллюстрирующие причины и процедуры выбора автором методических приемов в тех случаях, когда они могут быть разными (разделы 7.1-7.2), и различия моделей, построенных для территорий разного размера и с разными природными условиями на основе одной и той же выборки пунктов

встреч вида (раздел 7.3). В частности, в разделе 7.1 на примере трех видов растений показана процедура выбора абиотических предикторов для моделей. Во всех этих случаях были выбраны предикторы из набора ENVIREM, поскольку рассчитанная на их основе пригодная для обитания вида территория лучше соответствовала сведениям в литературе о его распространении. Из текста можно заключить, что при принятии решения о выборе абиотических предикторов проводилось качественное, а не количественное сравнение результатов моделирования с информацией в литературе. В заключительном разделе (7.4) этой главы кратко резюмированы результаты сравнений смоделированных экологических ниш у разных видов и у одного из видов в разных моделях климатогенной динамики его ареала.

В главе 8 автор сопоставил полученные пространственные модели видов-доминантов лесных и луговых сообществ с высотно-поясной структурой ландшафтов Кавказа, разработанной А.К. Темботовым. Модели распространения пихты и ели согласуются с этой структурой в западной части Большого Кавказа, а в центральной части описывают произрастание темнохвойных лесообразователей на территориях, где в настоящее время, вследствие рубок, почти или совсем отсутствуют темнохвойные леса. Для моделей распространения бука и граба отмечена хорошая согласованность с описанием высотной поясности Большого и Малого Кавказа почти во всех ее географических вариантах, а исключения тоже объясняются антропогенными причинами. Модели распространения ковра пестрого и овсяницы пестрой, в целом, тоже получились согласованными с высотной поясностью Большого и Малого Кавказа.

В главе 9 продемонстрированы возможности применения пространственного моделирования в решении задач, имеющих практическое значение. Автором построена модель распространения семиаридных травяных экосистем, представляющих разные стадии пастбищной деградации (раздел 9.1), на основе геоморфологических и климатических предикторов; по результатам моделирования сделано заключение, что для восстановления этих экосистем недостаточно только управлять пастбищной нагрузкой, а надо также целенаправленно проводить восстановление растительности и улучшение почв с учетом особенностей рельефа и климата территории. Также построена модель распространения рудеральных придорожных травяных сообществ с высоким уровнем адвентизации (раздел 9.2), в эту модель включены климатические и геоморфологические предикторы; одновременно проанализированы показатели видового разнообразия растений в исследованных сообществах без включения этих показателей в модель. В результате анализа сделано заключение, что внедрение инвазионных видов растений наиболее вероятно в районах с умеренно влажным субтропическим климатом (на побережье Черного моря, в низко- и среднегорных), где эти виды более конкурентоспособны по сравнению с аборигенными растениями. Еще одна задача практического значения (раздел 9.3) — моделирование на основе климатических и геоморфологических предикторов экологических ниш двух инвазионных видов растений рода Галинзога в их естественном ареале (Мексика) и на Кавказе. Анализ моделей показал, что у обоих видов ниши в естественном ареале отличаются от ниш в инвазионном ареале по диапазонам показателей температуры и эвапотранспирации, а в инвазионном ареале экологические ниши двух видов значительно перекрываются, но при этом отличаются области наиболее оптимальных для них местообитаний на Кавказе (у одного из видов эта область больше протягивается на восток — в районы с более аридным климатом). В заключительной части главы обсуждается, что выявленные при помощи моделирования области с оптимальными условиями для исследованных видов должны быть приоритетными для биотехнических мероприятий по сохранению промысловых и охраняемых видов или для регуляции численности тех видов, которые наносят ущерб хозяйству.

Раздел «Заключение» содержит краткое изложение проблемы исследования, подхода к моделированию и полученных результатов.

В Приложение к диссертации помещены 26 таблиц и 21 рисунок, иллюстрирующие результаты вспомогательных вычислений на этапе подготовки исходных данных к их включению в модели.

К содержанию диссертации есть ряд замечаний.

а) Автор использовал результаты моделирования одних биологических объектов в качестве независимых переменных для моделей других биологических объектов. В целом, в практике математического моделирования не принято строить модель на основе другой модели (если возможен еще какой-либо способ), по вполне объективным причинам, главная из которых — накопление ошибок: результаты моделирования всегда содержат обобщения и ошибки, а использование их в качестве предикторов переносит эти ошибки и в новую модель.

б) Автор отметил использование показателя путевого расстояния Path Distance для формализации антропогенного фактора как элемент научной новизны в диссертации. Однако алгоритмы расчета путевого расстояния с учетом различных факторов среды (включая высотный профиль, естественные барьеры, дорожное покрытие и т.п.) — так называемого cost distance analysis — входят в стандартный набор инструментов для решения транспортных и логистических задач большинства современных ГИС. Расчет расстояний с учетом вертикального фактора для горных районов (и не только) является, по сути, естественной необходимостью и, соответственно, подразумевается по умолчанию. Выражение интенсивности влияния антропогенного фактора в форме расстояния до объектов хозяйственной инфраструктуры — известный прием в природоохранном пространственном анализе.

в) Как указано в разделе 4.6 и понятно из текста раздела 5.1 (с. 138), оценку перекрытия экологических ниш модельных видов-лесообразователей автор проводил на основе анализа только тех факторов, которые были выбраны для построения моделей, и совершенно не учитывал другие сведения об экологии и биологии этих видов: стратегию, фенологию, отношение к свету, архитектуру крон и корней, интенсивность корневого питания, химическое воздействие на среду и т.д. Путем анализа диапазонов только лишь климатических и геоморфологических условий невозможно установить степень перекрывания истинных экологических ниш (и тем более — наличие конкуренции между видами), можно только оценить ареалы видов и условия экотопов, в которых эти виды произрастают. Нельзя согласиться и со следующим утверждением Р. Х. Пшегусова: «В частности, использование метода KDE позволило подтвердить наличие межвидовой конкуренции между *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus*, *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis* (перекрытие экологических ниш по фактору влагообеспеченности местообитаний), между *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis*, *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus*, *Fagus orientalis* и *Abies nordmanniana* (перекрытие ниш по топографическому фактору)» (с. 281). Перекрытие «экологических ниш» (диапазонов) по факторам влагообеспеченности и топографическому фактору лишь свидетельствует о сходстве условий местообитаний этих видов, но никак не доказывает наличие межвидовой конкуренции. На Северо-Западном Кавказе смешанные леса из бука *Fagus orientalis*, ели *Picea orientalis* и пихты *Abies nordmanniana* относятся к представителям самых высокопродуктивных лесных сообществ, что свидетельствует о дифференциации ниш лесообразователей.

г) Автор утверждает, что «монодоминантные древостои представляют собой устойчивые климаксовые ценозы и являются индикаторами оптимальных местообитаний лесообразующих пород» (с. 55). Это противоречит современным представлениям лесной экологии. Монодоминантные древостои формируются, как правило, в результате каких-либо катастрофических нарушений лесов (пожары, рубки, ветровалы и т.д.), часто их доминанты — это раннесукцессионные светолюбивые виды деревьев, с непродолжительными сроками жизни и низкой конкурентоспособностью. Такие древостои больше повреждаются при вспышках численности насекомых-фитофагов или распространении патогенных организмов. Наоборот, лесные сообщества с полидоминантными древостоями наиболее устойчивы к негативному воздействию биотических факторов, чему посвящено много исследований.

д) В первом защищаемом положении приведена следующая формулировка: «использование моделей объектов-консортов (конкурентов, добычи, форофитов и т.п.)». Это показывает, что автор рассматривает конкуренцию между видами как разновидность консортивных отношений. Это представление автора ошибочно: консорция объединяет вид-автотроф и те виды гетеротрофов или автотрофов, которые используют его как ресурс для своей жизнедеятельности или местообитание, а не виды, конкурирующие за один и тот же ресурс.

е) Недостатком диссертации является отсутствие в разделе 3.2 или в приложении картосхем, иллюстрирующих пространственное распределение пунктов встреч видов, которые были проанализированы при обучении моделей.

ж) Автор поместил пояснения об учете в своих исследованиях антропогенного фактора и методе формализации этого фактора в конец раздела 4.2 (с. 88), но не указал какие цифровые картографические продукты с информацией о расположении населенных пунктов, дорог, пастбищ и ферм, охраняемых природных территорий были использованы, чтобы рассчитать расстояния от антропогенной инфраструктуры до пунктов, в которых были встречены исследуемые виды.

з) В разделе 4.1 охарактеризованы методы геоботанических и почвенных полевых исследований, но нет информации о зоологических методах. В характеристике геоботанических методов не сказано, сколько было выполнено геоботанических описаний лесных и травяных сообществ, в какой повторности для каждого типа сообществ. Также остается неясным: для чего упомянуты полевые почвенные исследования, данные которых автор не использовал в своих моделях?

и) В главе 2 (описание территории исследования) на рисунке 1 приведены климадиаграммы для 6 орографических подразделений Кавказа, с подписями «Большой Кавказ», «Малый Кавказ» и т. п. Такое оформление не соответствует общепринятому: для климадиаграммы обычно указывают конкретный пункт (по данным метеостанции которого построены графики), а не такие большие территории (на которых размещено множество метеостанций).

Заключение

Автореферат диссертации соответствует ее содержанию.

Текст диссертации не очень внимательно отредактирован. Следует отметить пример не выверенного написания термина: в тексте многократно встречается слово «адвентивизация». Поиск в базе публикаций eLibrary по ключевому слову «адвентивизация» выявил 2 публикации, в которых оно употребляется, а поиск по ключевому слову «адвентизация» выявил 38 публикаций, включая

статьи ведущего российского специалиста по синантропной флоре и растительности д.б.н. Л.М. Абрамовой (Институт биологии Уфимского научного центра РАН) в рецензируемых журналах; из этого ясно, что написание «адвентизация» является более общепринятым в научной литературе.

Сделанные замечания носят дискуссионный характер. Диссертационная работа «Модели компонентов горных экосистем Кавказа: пространственный анализ и теория экологической ниши» отвечает требованиям пп. 9-14 «Положения о присуждении ученых степеней» № 842, утвержденного постановлением Правительства РФ от 24.09.2013 г. (с внесенными изменениями постановлением Правительства РФ от 21.04.2016 г. № 335 «О внесении изменений в Положение о присуждении ученых степеней»), предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора биологических наук. Автор диссертации, Пшегусов Рустам Хаталиевич, заслуживает присвоения степени доктора биологических наук по специальности 1.5.15 — Экология (биологические науки).

Отзыв рассмотрен и одобрен на расширенном заседании лаборатории структурно-функциональной организации и устойчивости лесных экосистем ФГБУН ЦЭПЛ РАН (протокол № 5 от 8 ноября 2023 г.). На заседании присутствовали и приняли участие в обсуждении 3 доктора наук и 8 кандидатов наук по специальности, заявленной в диссертации.

Главный научный сотрудник ФГБУН ЦЭПЛ РАН,

доктор биологических наук, профессор _____

Смирнова Ольга Всеволодовна

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук (ЦЭПЛ РАН)

Адрес: 117997, г. Москва, Профсоюзная ул.,

д. 84/32, стр. 14.

Тел.: (499)743-00-16

дата	8.11	подпись	2023	г.
------	------	---------	------	----