

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертационную работу

ПШЕГУСОВА РУСТАМА ХАТАЛИЕВИЧА **на тему:**

«МОДЕЛИ КОМПОНЕНТОВ ГОРНЫХ ЭКОСИСТЕМ КAVKAZA: ПРостРАНСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ И ТЕОРИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.15 – экология (биологические науки)

Диссертационное исследование Пшегусова Р.Х. посвящено важной, как с теоретической, так и с практической точек зрения, проблеме выявления закономерностей пространственного распределения модельных компонентов горных экосистем Кавказа с использованием современных методов пространственного анализа и концепции экологических ниш. Для сложных экосистем Кавказа, характеризующихся чрезвычайно высоким и оригинальным биоразнообразием, своеобразной высотно-поясной структурой территории с наличием труднодоступных участков, применение методов моделирования актуально и оправдано. Широкое использование концепции экологических ниш связано с ключевой её ролью для выявления сложных механизмов на стыке различных научных направлений. Например, оценка видовых ниш может помочь выяснить закономерности распределения видов на локальном, региональном и глобальном уровнях, темпы видообразования и исчезновения, механизмы, лежащие в основе симпатрического и аллопатрического видообразования, адаптаций видов к различным условиям окружающей среды и др. Массовое применение методов моделирования пространственного распределения (SDM) и экологических ниш (ENM) видов в теоретических и практических работах стало возможным благодаря появлению систем спутниковой навигации (GPS), накоплению качественных первичных данных локалитетов – точек находок видов, открытых глобальных климатических, ландшафтных, мультиспектральных спутниковых снимков разного разрешения, а также совершенствованию математического аппарата и соответствующего программного обеспечения. Методы и алгоритмы, реализованные в специальных R-пакетах, оказались весьма эффективными в палеоэкологии, филогенетике, управлении биоресурсами и охране дикой природы. В настоящее время анализ пространственного распределения видов основан на двух различных концептуальных подходах – процессно-ориентированных SDM (или иногда называют механистических SDM) и коррелятивных SDM. Первый подход предполагает наличие знания ряда важных параметров – коэффициентов размножения, смертности, расселения и демографической стохастичности, а также их зависимость от выборочных данных. Второй подход – коррелятивный SDM основан на нахождении статистических зависимостей между факторами окружающей среды и данными о встречаемости видов. Имеется набор методов построения SDM, которые различаются как составом исходных данных ("только присутствие" видов в точках находок, "присутствие-

отсутствие" или "присутствие-псевдоотсутствие"), так и различными алгоритмами создания моделей – регрессионными (GLM – общие линейные модели, GAM – общие аддитивные модели), машинно-обучаемыми (GBM – общие бустинг модели, ANN – искусственные нейронные сети, MAXENT – модели максимальной энтропии, RF – случайного леса) и классификационными (FDA – гибкий дискриминантный анализ). Кроме этого, применяются ансамблевые модели, в рамках которых проводится ранжирование совокупности построенных индивидуальных моделей (iSDM) по степени их компетентности и построение ансамблевых моделей (eSDM) на основе взвешивания и усреднения предсказаний нескольких моделей. Коррелятивные SDM относительно чаще используются для предсказания пространственного распределения видов, поскольку они имеют важные преимущества перед механистическим SDM. К преимуществам коррелятивного подхода относятся простота и гибкость требований к данным, относительная легкость использования в рамках свободно распространяемых пакетов программ, а также возможность учета взаимодействия между различными экологическими предикторными переменными. Преимущество использования коррелятивных SDM также связано с тем, что имеются конкретные исследования, которые показывают, что эти два подхода дают согласованные прогнозы, как при текущем, так и при различных сценариях изменения климата [Kearney M.R.; Brendan A.; Wintle B.A.; Porter W.P. Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. *Conserv. Lett.* 2010, 3, 203–213].

Важно заметить, что модели SDM первого поколения, которые применялись с 1980 до 2000 годов, были в основном разработаны для моделирования ареала только одного вида, в то время как часто возникает необходимость оценить совместное распространение многих видов, образующих сообщества. Для корректного решения совместного распространения видов были предложены новые подходы и концепции. К моделям SDM второго поколения (с 2001-настоящее время) можно отнести – *stacked* SDM – SSDM, *joint* SDM – JSMD. *Stacked* SDM предполагает сложение моделей SDM, где на первом этапе строится совокупность моделей для отдельных видов, а затем их результаты комбинируются. В отличие от него, другой обобщенный способ анализа (*joint* SDM, JSMD) объединяет видовой уровень данных в одну модель, которая одновременно подстраивается под структуру всего сообщества. Однако в этих моделях учет различных абиотических и биотических факторов, оказывающих влияние на пространственное распространение объектов изучения значительно сложнее чем, в рамках концепции BAM (Biotic-Abiotic-Movement), предложенной в Дж. Собероном и Э. Петерсоном в 2005 г. [Soberón, Peterson, 2005]. В диссертационной работе Пшегусова Р. Х. построение моделей компонентов горных экосистем Кавказа выполнено в рамках концепции BAM, которая учитывает три набора факторов: биотические (B), абиотические (A) и фактор перемещения-доступности (M).

Проведенный анализ позволяет утверждать, что диссертационная работа выполнена с использованием адекватной концепции моделирования SDM.

Однако при всем множестве опубликованных работ по применению ВМ-концепции до сих пор отсутствуют конкретные практические рекомендации построения SDM в рамках этой концепции. Это обусловлено как объективно существующим многообразием изучаемых экологических сообществ, ландшафтно-климатических условий, жизненных форм и методов проведения полевых наблюдений, так и большим арсеналом разработанных методов построения и верификации моделей, выбор которых в значительной мере определяется исследователями самостоятельно.

Пшегусов Р. Х. выполнил, подготовил и представил оригинальное, интересное и объемное исследование, имеющее высокое фундаментальное и прикладное значение. По крайней мере, шесть важных позиций, иллюстрирующих научную значимость работы, показывают её обоснованность и многогранность, что положительно обращает на себя внимание при ознакомлении с работой:

1. Исследование базируется на результатах многолетних методически выверенных полевых работах, включающих новые данные о встречаемости объектов исследования (35 069 точек находок), накопленных в ходе полевых экспедиций в 2003-2022 гг. на Центральном, Западном и Восточном Кавказе, в Центральном и Западном Закавказье.

2. Предложен комплексный подход учета и имплантации различных факторов (биоклиматических, биотических взаимодействий, антропогенной трансформации и доступность территорий) в модели биологических объектов пространственного распространения (SDM) и экологических ниш (ENM) в рамках ВМ – концепции.

3. Получены новые данные о характере влияния биотических взаимодействий, антропогенного фактора и доступности территорий на абиотический потенциал распространения видов/сообществ в условиях горных территорий Кавказа.

4. Показана эффективность применения подхода ядровой плотности KDE для анализа перекрытия ниш совместно произрастающих или обитающих видов, выявления дифференциации ниш и оценки консерватизма ниш на фоне климатических изменений.

5. Дан подход выделения оптимальных территорий для сохранения и восстановления редких и уязвимых природных объектов. В частности, выделены приоритетные районы для реинтродукции на Кавказе переднеазиатского леопарда и экологические коридоры передвижения хищника с учетом биотических, антропогенных факторов и доступности территорий.

6. Показана возможность эффективного использования пространственного анализа для выявления факторов деградации горных лугов и картирования пастбищ на разных стадиях

деградации, а также для определения сообществ, уязвимых к биологическим инвазиям территорий.

Диссертация состоит из Оглавления, Введения, девяти Глав, Заключения, списка литературы и двух приложений. Диссертация изложена на 409 страницах, содержит 69 рисунков и 59 таблиц. Список литературы содержит 524 работы, из которых 327 на иностранном языке. Приложения содержат 21 рисунок и 26 таблиц.

Диссертация начинается с Введения (стр. 4-14), в котором: обосновывается актуальность данного исследования, приводится краткое описание научной разработанности темы, обосновывается ее научная новизна, теоретическая и практическая значимость, в краткой форме приводятся методы исследования, формулируются основные положения, выносимые на защиту, изложена степень достоверности результатов, приводится оценка вклада автора и дается описание апробации работы. Также в этом разделе автор формулирует цель и задачи исследования. Основная цель работы состояла в изучении закономерностей пространственного распределения модельных компонентов горных экосистем Кавказа с привлечением современных методов пространственного анализа и теории экологических ниш.

В **главе 1** (стр. 10-34) приведен краткий обзор отечественной и зарубежной литературы в области пространственного анализа биологических объектов на основе данных наземных и дистанционных измерений с применением геоинформационных систем. Приведен сравнительный анализ механических и коррелятивных подходов моделирования пространственного распространения видов. Для построения коррелятивных SDM выделены основные процедуры, необходимые для построения адекватных моделей: создание набора несмещённых данных точек находок, отбора не коррелированных предикторных переменных, выбор методов и алгоритмов моделирования, выбора пространственного разрешения растровых слоев для моделирования, анализ походов учета в моделировании антропогенного фактора. В отдельном разделе рассмотрено современное состояние пространственного анализа в исследованиях горных экосистем Кавказа. В завершении этого анализа отмечается, что, несмотря на интенсивное развитие в последние десятилетия, SDM/ENM моделирование во многом находится на этапе становления. Моделированию горных экосистем посвящено ограниченное число работ, хотя, несомненно, это актуальный инструмент для познания экосистем Кавказа.

Глава 2 “Краткая физико-географическая характеристика Кавказа” (стр. 35-49) содержит подробное описание особенностей рельефа и климата, гидрологии и почвенного покрова Кавказского экорегиона. В этой главе все материалы представлены в двух разделах. В разделе природно-климатический условий представлены рельеф, климат, почвенный покров экорегиона. Во втором разделе представлен анализ высотно-поясной структуры горных

ландшафтов, разработанной А.К. Темботовым. Без сомнения анализ этой концепции важен, поскольку она позволяет выделить основные закономерности формирования и распределения биоты в зависимости от высотно-секторальной неоднородности ландшафтов Кавказа.

В **Главе 3** (стр. 50-79) представлена общая характеристика и объем выборочных данных, использованных в данном исследовании. Материалы в этой главе также представлены в двух разделах. В первом разделе (**3.1**) охарактеризованы объекты растительного и животного мира с учетом разных уровней организации биосистем и занимающие различное положение в трофических сетях. Список объектов исследования включает широкораспространенные и редкие, высокоподвижные и малоподвижные виды, а также сообщества и биогеоценозы разного природоохранного значения. Объекты исследования включали - **лесные ценозы, образованные основными породами деревьев Кавказа** (пихта Нордмана, ель восточная, сосна обыкновенная, бук восточный, граб обыкновенный, береза Литвиновой и береза повислая), **широкораспространенные луговые ценозы** с доминированием овсяницы пестрой (*Festuca varia* Haenke) и костра пестрого (*Bromus variegatus*), **копытные млекопитающие** - кавказский тур (*Capra caucasica*), серна (*Rupicapra rupicapra*), кабан (*Sus scrofa*), косуля европейская (*Capreolus capreolus*), **хищные млекопитающие** на примере переднеазиатского леопарда (*Panthera pardus ciscaucasica*), **хищные птицы-некрофаги** - черный гриф (*Aegypius monachus*), стервятник (*Neophron percnopterus*), белоголовый сип (*Gyps fulvus*), бородач (*Gypaetus barbatus*); **редкие виды растений** - сосудистое растение рябчик широколистный (*Fritillaria latifolia* Willd.), **лишайник** лобария легочная (*Lobaria pulmonaria*), **инвазионные виды растений** - амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia*), галинсога четырёхлучевая *Galinsoga quadriradiata*, галинсога мелкоцветковая (*G. parviflora*); **семиаридные горные луга** Центрального Кавказа на разных стадиях деградации.

Представлена общая схема биотических отношений и связей между моделируемыми объектами с указанием антропогенных факторов, учтенных в исследовании. Во втором разделе главы (**3.2**) представлены набор точек находок (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. Кроме этого, также представлены заимствованные данные (DOI) из Глобального информационного фонда по биоразнообразию GBIF. Этот раздел также включает описание разных наборов переменных среды, которые использовались для создания моделей: SRTM (трехмерная цифровая модель рельефа), GMTED2010 (глобальная модель рельефа), SoilGrids (глобальные почвенные данные), климатические данные WorldClim (ver. 1.4, ver. 2) и ENVIREM. Разрешение абиотических слоев составило

~1 км/пиксель для региональных и 30 м/пиксель для локальных (Центральный Кавказ) моделей.

В **Главе 4** (стр. 80-112) представлены методы исследований, включающие семь разделов. В первом разделе (**4.1**) приведены методы исследований лесных и луговых ценозов, а также популяций инвазионных видов растений. В отдельном разделе (**4.2**) дан основной подход к моделированию в рамках концепции ВАР. Методические вопросы, связанные с разными последовательными этапами подготовки данных точек находок и предикторных переменных, выбора оптимальных параметров моделей, построение и оценка точности SDM моделей с помощью метода максимальной энтропии (MaxEnt) представлены в разделах (**4.3-4.5**). Анализ сходства экологических ниш, динамику ареалов двух видов: рябчика *Fritillaria latifolia* и амброзии *Ambrosia artemisiifolia*, под влиянием глобальных изменений климата представлены в разделе **4.6**. В разделе **4.7** даны основные допущения и ограничения созданных моделей.

В **Главе 5** (стр. 113-222) представлены результаты созданных SDM/ENM моделей компонентов горных экосистем Кавказа в восьми разделах. В разделе **5.1** представлены три группы (А-, ВА-, ВАР-) моделей лесообразующих видов (пихты, ели, сосны, бука, граба, березы Литвиновой и березы повислой). На основе созданных ENM моделей с учетом оценок перекрытия ниш, выделены пары конкурирующих видов. Показано, что основным конкурентом пихты является ель, ели – бук, бука – граб, березы повислой – береза Литвиновой, сосны – береза. Сделан вывод о том, что конкуренция приводила к вытеснению ели пихтой с территорий, пригодных для обоих видов, к сокращению площади чистых ельников. Граб замещает бук на вырубках, но в ненарушенных лесах граб вытесняется более теневыносливыми буком. Утверждается, что конкуренция со стороны сосны способствует смещению березовых лесов выше в горы и на более неровные склоны. В разделе **5.2** представлены три группы (А-, ВА-, ВАР-) моделей пестроовсяницевых и пестрокостровых лугов. Установлено, что оптимальные места локализации пестрокостровых лугов расположены на средне-умеренно неровных склонах в среднегорьях и высокогорьях Кавказа. Оптимальные места произрастания пестроовсяницевых лугов широко представлены в условиях средне-сильно пересеченной местности в полосе среднегорий и высокогорий Кавказа. В разделе **5.3** представлены результаты созданных моделей распространения копытных млекопитающих (тура, серны, кабана и косули) на Кавказе. Установлены оптимальные и пригодные территории для каждого из изученных видов и факторы, определяющие их пространственное распространение. Полученные результаты подтверждают гипотезы о наличии между туром и серной сильной конкуренции за пищевые ресурсы и о более выраженном предпочтении турами скальных массивов в качестве убежищ. В разделе **5.4** представлены результаты созданных ENM и SDM моделей гнездовых участков редких охраняемых видов птиц-некрофагов (черного грифа,

стервятника, белоголового сипа и бородача) Кавказа. Для каждого вида птиц установлены важные абиотические и биотические факторы, определяющие территории для гнездования и границы пространственного распространения. Например, установлено, что оптимальные места обитания бородача прогнозируются в средне- и высокогорных районах Северного Кавказа, в высокогорьях Закавказья и на Малом Кавказе, грифа – в средне- и высокогорных районах Северного и Малого Кавказа, стервятника – в полосе предгорий-среднегорий Северного Кавказа, сипа – в предгорьях-среднегорьях, по долинам крупных рек в высокогорьях Северного Кавказа, а также в высокогорьях Восточного Закавказья. В разделе 5.5 приведены результаты созданных моделей SDM потенциальных пригодных территорий для обитания реинтродуцированных особей переднеазиатского леопарда по данным мечения ошейниками шести животных, выпущенных в 2016-2018 гг. Показано, что существуют два основных центра ареала хищника на Большом Кавказе, крупный расположен в северо-западной части, а меньший по размерам в юго-восточной части Большого Кавказа. Оба центра охватывают средне- и высокогорные районы и соединяются потенциальной зоной перехода леопардов в пояс широколиственных лесов. В разделе 5.6 представлены результаты созданных ENM и SDM моделей пространственной локализации на Кавказе редкого охраняемого вида эпифитных лишайников – лобарии легочной. Установлено влияние абиотических, биотических факторов и доступности среды на распределение вида в экорегионе. Показано, что пригодные для лобарии территории расположены в относительно влажных средне- и высокогорных районах Западного Кавказа и Западного и Центрального Закавказья, и на западных хребтах Малого Кавказа. В разделе 5.7 представлены модели ENM и SDM редкого эндемичного вида рябчика широколистного в условиях текущего и будущего изменения климата. Показано, что основные потенциальные местообитания вида в условиях текущего климата сконцентрированы в Западном Кавказе, в Западном и Центральном Закавказье, на северо-западных хребтах Малого Кавказа. Модельными оценки показали, что при изменении климата по модели ISIMIP3b и сценария SSP1-2.6, территории-рефугиумы вида к 2080-2100 гг. сохранятся в высокогорных районах Западного и Центрального Кавказа, в границах ООПТ Карачаево-Черкесии, Краснодарского края и Кабардино-Балкарии. Данные территории целесообразно выделить как приоритетные для сохранения популяций рябчика на Кавказе. В разделе 5.8 представлены модели ENM и SDM инвазионного вида амброзии полыннолистной в условиях текущего и будущего изменения климата. Показано, что в условиях текущего климата вид имеет широкое распространение во влагообеспеченных предгорных и низкогорных районах Западного и Центрального Кавказа, на северо-западе Малого Кавказа и побережье Каспийского моря. Оценки в рамках модели изменения климата ISIMIP3b и сценария SSP1-2.6 показывают, что прогнозируется сохранение обширных участков пригодных для вида местообитаний от равнин

до низкогорий Кавказского экорегиона при постепенном проникновении амброзии в высокогорные районы.

В последующих двух главах 6 и 7 по сути обсуждаются методические вопросы, касающиеся созданных автором моделей SDM/ENM, которые описаны в главе 5, хотя эти главы в явном виде представлены другими названиями. В **Главе 6** (стр. 223-252) представлены материалы обсуждения важности модификации абиотических моделей A-SDM с включением дополнительных растровых слоев, связанных с биотическими (раздел **6.1**), антропогенными факторами (**6.2**) и факторами доступности среды (**6.3**). В частности, показано, что суммарный процентный вклад биотических факторов в итоговых SDM моделях составил от 12-29% (граб, тур, серна, косуля, сип, леопард, амброзия) до 35-54% (пихта, ель, сосна, бук, березы, лобария, бородач, гриф) и 61-75% (пестрокостровые и пестроовсянищевые луга). Биотические факторы в основном значительно ограничивают площадь абиотически пригодных для изученных объектов территорий. Ограничивающее влияние антропогенных факторов отмечено для распространения белоголового сипа, стервятника, переднеазиатского леопарда, рябчика широколиственного, черного грифа, амброзии полыннолистной, распространение которой в основном ограничено расстоянием 0-5 м от дорожного полотна. Вклад фактора доступности среды в итоговых SDM моделях составляет от 24-34% до 50-57%, учет, которого ограничивает площади абиотически и биотически пригодных местообитаний для видов с установленной низкой доступностью среды.

В **Главе 7** (стр. 253 - 283) обсуждаются вопросы, касающиеся ряда важных аспектов создания SDM/ENM: выбора абиотических предикторов для построения моделей, генерации фоновых точек и коррекция смещения, влияния пространственного разрешения слоев на результаты моделирования, оценки консерватизма и дифференциации экологических ниш. Обсуждение результатов использования разных наборов абиотических предикторов (раздел **7.1**) в SDM/ENM моделях проведено на примере трех объектов разного уровня организации и стратегий жизни – сосновых ценозов, эндемика Кавказа – рябчика широколистного и инвазионного вида – амброзии полыннолистной. Сделан вывод о том, что при использовании разных наборов переменных созданные модели трех объектов во многом соответствовали их эколого-биологическим особенностям. В разделе **7.2** сделано заключение, которое показывает, что A-SDM модели, построенные с использованием смещенных и несмещенных фоновых точек в терминах двух метрик (r -корреляции, AC-согласованности) достоверно не различаются. В другом разделе (**7.3**) показано влияние выбора пространственного разрешения слоев на созданные модели, т.е. показано, что с изменением разрешения слоев могут изменяться набор основных предикторов, их оптимальные значения и вклад в построение моделей. В разделе **7.4** обсуждаются вопросы эффективности применения метода анализа ядровой плотности KDE для визуализации и оценки сходства экологических ниш.

В **Главе 8** (стр. 284-322) приведены климатические характеристики единиц высотнопоясной структуры и дано пространственное распределение компонентов горных экосистем по вариантам поясности. В разделе **8.1** приведены, определенные автором климатические особенности базовых единиц иерархии высотнопоясной структуры ландшафтов Кавказа, предложенной А.К. Темботовым, включающих 4 зоны и 14 вариантов поясности, с использованием схемы классификации климата по Кеппен-Гейгеру и данных наземных наблюдений и стационарных метеостанций. В разделе 8.2 показано, что созданные модельные карты распространения темнохвойных и широколиственных лесов, субальпийских и альпийских лугов во многом достаточно хорошо соответствуют их установленному по данным наземных наблюдений фактическому распространению по высотным поясам с учетом варианта поясности.

В **главе 9** представлены конкретные рекомендации по применению результатов и методов пространственного анализа компонентов горных экосистем экорегиона в природоохранной и хозяйственной деятельности. Практическое применение созданных моделей компонентов горных экосистем Кавказа включает решение достаточно широкого спектра высокоприоритетных задач, в частности – определение расположения ООПТ для сохранения редких и уязвимых природных объектов; выявление оптимальных территорий для реинтродукции и коридоров для перемещения редких видов животных (например, леопарда); картографирование пастбищ на разных стадиях деградации; выделение зон для карантинных мероприятий по регуляции распространения кабана и амброзии; выделение придорожных территорий Черноморского побережья, наиболее уязвимых к инвазиям.

Завершается диссертация разделами «Заключения» (стр. 351-353), Списком литературы (стр. 351-355), Приложением А (стр. 389-398) и Приложением Б (стр. 399-409).

«**Заключение**» необычно краткое, однако в нем отражено четкое понимание автора о степени его вклада в разработку методов моделирования биотических компонентов Кавказского экорегиона и областей применения полученных результатов в природоохранной и хозяйственной деятельности. Он здесь излишне скромно. На самом деле проделана большая работа, которая позволила впервые получить новые модели пространственного распространения компонентов горных экосистем Кавказа. В заключении приведены десять сформулированных позиций, которые целиком и полностью отражают содержание результатов, изложенных в тексте диссертационной работы.

Список литературы. Проанализированный список публикация полный и не избыточен.

Приложение. Приложения содержат справочные данные (таблицы, рисунки), необходимые для понимания выбора переменных и различия смещенных и несмещенных построенных моделей.

Мелкие погрешности, не влияющие на общую оценку диссертационной работы, оставляю без комментариев. Однако несмотря на общую проработанность исследования и логичность умозаключений соискателя, имеется ряд замечаний разного характера к данной работе.

1. Имеется неудачное название трех групп SDM моделей А-, ВА- и ВАМ. В соответствии с концептуальной схемой построения SDM (Рис. 11, стр. 87) предполагается, что на шаге 3 (Step 3) вначале создается А-модели SDM, далее на шаге 4 – создаются модели распространения видов в виде биотических слоев (В-слой). Далее на шаге 5 создается модель SDM, которая называется ВА- модель. Однако это не совсем корректно, поскольку эту модель лучше назвать АВ- модель, поскольку последовательность в данном случае очень важна. В-слой, который используется наряду с другими предикторами слоями тоже является А-моделью. Эти модели более корректно называть А, АВ, АВМ – моделями.

2. К схеме, представленной на рис. 11, имеется другой вопрос и предложение относительно шага 2. Не рекомендуется сразу использовать процедуру удаления коррелированных переменных с помощью теста VIF. В начале, лучше удалять переменные из исходного набора, между которыми коэффициент ранговой корреляции Спирмена (R_{sp}) по абсолютной величине, скажем, больше, 0.70. В данном случае лучше использовать именно R_{sp} , поскольку точность определения предикторных переменных априори неизвестна. После того, когда уже отобран набор переменных, можно использовать VIF-тест для окончательного выбора набора переменных. Этот вопрос возник из-за неудачной формулировки текста на стр. 94 («Также в качестве способа оценки коррелированности переменных применяли коэффициент корреляции Пирсона и коэффициент ранговой корреляции Спирмена»). Из этого текста не понятно, каким образом был использован R_{sp} ?

3. К сожалению, при построении моделей SDM не понятно, почему не приведены области обучения моделей MaxEnt? По этому вопросу в литературе имеются конкретные рекомендации для выбора области обучения моделей (например, Rodda GH, Jarnevich CS, Reed RN (2011) Challenges in identifying sites climatically matched to the native ranges of animal invaders. PLoS ONE 6(2): e14670. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014670>, см. Fig. 4).

4. Имеется вопрос относительно выбора пороговых значений для определения оптимальных (thresh1) и доступных территорий (thresh2). На странице 88 указано, что «Доступность территорий (фактор перемещения) отображали через расстояние от оптимальных местообитаний (участки с порогом пригодности $\geq 0,8$), на протяжении которого вероятность обнаружения объекта сохранялась выше 50% (0,5 порог пригодности местообитаний)». Не

понятно, почему в работе оптимальные местообитания (участки с порогом пригодности $\geq 0,8$), определяются как постоянная величина для всех объектов исследования, равной 0,8, т.е. $\text{thresh1}=0,8$, а доступные пригодные территории определяются для $\text{thresh2}=0,5$? Для определения этих пороговых значений рекомендуется использовать метод, предложенный в работе (Hirzel AH, Lay GL, Helfer V, Randin C, Guisan A. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling*, 2006, 199, 2: 142–152. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.05.017>, см. Fig. 6). В этой работе предлагается более строгий метод определения пороговых значений для выбора – оптимальных, пригодных, маргинальных и непригодных местообитаний для каждого вида в отдельности.

5. В диссертационной работе для оценки степени перекрытия и сходства экологических ниш видов использовался метод анализа ядровой плотности KDE (Kernel density estimation), предложенный для визуализации ниш (гиперобъемов Хатчинсона) в виде скоплений точек в n -мерном пространстве экологических переменных. Хотя этот метод в целом выбран корректно, однако более наглядные результаты можно было бы получить при использовании другого метода в рамках концепции COUE (унифицированная терминология, принятая для обозначения анализа сдвига центроида, перекрывания, неиспользования и расширения ниш, т.е. первые буквы: Centroid shift, Overlap, Unfilling и Expansion niche), представленной в работах (Broennimann et al., 2012; Petitpierre et al., 2012). Эта концепция, по мнению ряда ученых, стала «золотым стандартом» для оценки метрик экологических ниш (Pili et al., 2020; Liu et al., 2020).

6. Почему для оценки климатогенной динамики ареалов двух видов растений: рябчика (*Fritillaria latifolia*) и амброзии (*Ambrosia artemisiifolia*), - выбрана глобальная модель UKESM1-0-LL изменения климата из протокола CMIP6 (стр. 109)? Известно, что параметр равновесной чувствительности (ECS) этой модели UKESM1-0-LL составляет 5,4, и она относится к группе высокочувствительных моделей изменения климата. Для получения более реалистичных моделей изменения ареалов этих видов под влиянием глобального изменения климата рекомендуется использовать модели низкой чувствительности, т.е. у которых $\text{ECS}<3$, например, MIROC-ES2L, MIROC6, CANS-CSM1-0, INM-CM4-8. Подробный анализ более перспективных моделей изменения климата представлен в работе, опубликованной в 2023 г. (Petrosyan, V.; Dinets, V.; Osipov, F.; Dergunova, N.; Khlyap, L. (2023) Range Dynamics of Striped Field Mouse (*Apodemus agrarius*) in Northern Eurasia under Global Climate Change Based on Ensemble Species Distribution Models. *Biology*, 12, 1034. <https://doi.org/10.3390/biology12071034>).

Сделанные замечания и пожелания, ни в коей мере не снижают достоинств работы Р. Х. Пшегусова, и не портят общего положительного впечатления от самого исследования и его результатов. Автор проделал огромную работу, создал растрово-векторные наборы данных

точек находок и переменных среды, разработал три группы моделей SDM/ENM пространственного распространения и экологических ниш широко распространенных видов-эпификаторов, редких, охраняемых и инвазионных видов. При этом автор применил свой комплексный подход учета и имплантации различных факторов (биоклиматических, биотических взаимодействий, антропогенной трансформации и доступность территорий) в модели биологических объектов пространственного распространения (SDM) и экологических ниш (ENM) в рамках ВAM – концепции. Многие модели были созданы впервые для территорий Кавказа.

По материалам диссертации автор опубликовал 112 работ, в том числе 12 – в журналах, включенных в перечень периодических научных изданий ВАК Министерства науки и высшего образования РФ. Апробация результатов работы проведена на 11 международных и всероссийских конференциях и отражена в соответствующих тезисах и материалах.

Автореферат отражает содержание диссертации и полностью отвечает требованиям ВАК.

Представленная работа по актуальности, новизне, методическому уровню проведенных исследований, научному и практическому значению, достоверности исследований соответствует требованиям пп. 9-14 Постановления Правительства РФ от 24 сентября 2013 г. № 842 «О порядке присуждения ученых степеней», предъявляемых к докторским диссертациям, в связи с чем ее автор Пшегусов Рустам Хаталиевич заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.15 – экология (биологические науки).

Официальный оппонент,
доктор биологических наук (03.00.16 – экология),
главный научный сотрудник, заведующий
кабинетом биоинформатики и моделирования
биологических процессов, ФГБУН Институт проблем
эволюции и экологии им. А. Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН),
119071, г. Москва, Ленинский проспект д. 33
Телефон: +7 (495) 952-72-22; Факс: +7 (495) 954-55-34
E-mail: petrosyan@sevin.ru
Адрес официального сайта в сети "Интернет":
<https://sev-in.ru/>
30 ноября 2023 г.

Петросян Варос Гарегинович

Подпись Петросяна Вароса Гарегиновича
Заверяю: Ученый секретарь ИПЭЭ РАН
30 ноября 2023 г.

Феоктистова Наталья Юрьевна