

ОТЗЫВ  
официального оппонента  
на диссертацию

Пшегусова Рустама Хаталиевича «Модели компонентов горных экосистем Кавказа: пространственный анализ и теория экологической ниши»,  
представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук  
по специальности 1.5.15 – экология (биологические науки)

Актуальность темы докторской диссертации Р.Х. Пшегусова обусловлена отсутствием для горных территорий моделей экологических ниш, подразумевающих сравнительную оценку вкладов абиотических, биотических факторов и фактора способности к расселению и оценку значимости масштаба для результирующего эффекта. Работа важна для развития науки не только в экологическом плане, но и в плане ландшафтно-географической проблематики – объяснения причин пространственной мозаичности через межкомпонентные связи и латеральные процессы. Особенность объекта исследования – Кавказа, с характерным огромным биологическим разнообразием и в то же время существенным антропогенным прессом – диктует необходимость разработки количественных критериев для локализации природоохранных мероприятий.

Диссертационная работа посвящена изучению закономерностей пространственной структуры и динамики компонентов горных экосистем на примере ряда доминантных, редких и инвазивных видов животных и растений. Цель исследования – изучить закономерности пространственного распределения модельных компонентов горных экосистем Кавказа с привлечением современных методов пространственного анализа и теории экологических ниш.

Диссертационная работа опирается на большой фактический материал, полученный лично автором или с его участием, а также привлечен большой массив литературных данных по всем регионам Кавказа. Достоверность результатов не вызывает сомнений. Результаты доложены на 11 международных конференциях и представлены в 112 опубликованных работах, 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, 5 коллективных монографиях. Это позволяет заключить, что научная общественность в достаточной степени ознакомлена с результатами исследования. Автореферат полностью соответствует содержанию 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.

Автором вынесены на защиту четыре положения: 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.

Глава 1 содержит очень подробный и тщательный обзор методов пространственного анализа. Автор опирается на концепцию BAM в моделировании распределения видов и экологических ниш (SDM/ENM) и убедительно представляет ее преимущества по сравнению с другими подходами к моделированию экологических ниш. Исключительно полезен для будущих исследователей анализ методических трудностей при выборе переменных, их коллинеарности. В главе содержатся доводы в пользу того, что новые технологические возможности и базы данных позволяют сделать качественный скачок в точности моделирования ареалов по сравнению с достижениями XX века даже в таком подробно изученном регионе как Кавказ.

Глава 2 представляет физико-географическую характеристику Кавказа с опорой по многим позициям на классические достаточно старые обзорные работы (особенно в отношении геолого-геоморфологического строения, климата и почв). Ниже по тексту автор приводит сценарии климатических изменений, но и в этой обзорной главе был бы уместен обзор современных данных о тенденциях в циркуляционных ситуациях, в частности в соотношении меридиональной и широтной составляющих, которое определяет цикличность климатических параметров. Основное место занимает обзор типов и вариантов высотной поясности со следованием

традиции научной школы Института экологии горных территорий. Частные замечания к главе приводятся ниже.

Глава 3 характеризует материалы исследований. Автор интегрирует данные полевых наблюдений с климатическими данными, морфометрическими показателями рельефа, что позволяет получить результаты экстраполяции результатов моделирования на неисследованные территории Кавказа. Обоснован выбор биологических объектов исследований – группы доминантных (для разных высотных поясов), редких и инвазивных видов животных и растений. На рис. 8 удачно объяснены конкурентные, трофические и топические связи между выбранными объектами. Приведены общие особенности их экологии и ареалов. Обоснован набор показателей, используемых для моделирования экологических ниш. Впоследствии обоснована неодинаковая информативность групп показателей в зависимости от типа модели и масштаба исследования.

Глава 4 представляет огромный интерес и задает вектор для будущих исследований, так как объясняет суть инновационной методики. Важнейшим достижением автора является реализованный способ поэтапного увеличения реалистичности моделируемого ареала вида последовательным добавлением в модель абиотических, биотических (фактора конкуренции или отношений в трофической цепи) факторов и фактора подвижности (способности к расселению от оптимальных условий к менее оптимальным). Моделей прогнозирования ареалов на основе большого числа абиотических факторов накопилось уже достаточно много, тем более что современные общедоступные базы топографических, дистанционных и климатических данных позволяют относительно легко делать расчеты тесноты связей и вероятности встречаемости. Помимо собственно описания методических подходов, автор убедительно оговаривает ограничения моделей, сферу их применения. Целесообразность исключения или включения тех или иных данных обоснована посредством расчетов, подробно проиллюстрированных в приложениях к диссертации. Автор справедливо уделяет большое внимание способам устранения коллинеарности данных, которые позволяют максимально упростить модель при минимальной потере информации. Эта часть работы может быть использована будущими исследователями как методическое пособие. В этом разделе не помешал бы перечень перспективных критериев для повышения детальности моделей и качества предсказания.

Глава 5 содержит пространственный анализ компонентов горных экосистем Кавказа. Результаты моделирования сопоставлены с литературными данными о встречаемости видов, и показано достаточно хорошее их совпадение. Исключение закономерно составляют территории, где реальное распространение искажается антропогенными факторами. Новым является предложенный метод включения карт распределения вероятностей присутствия одних видов/сообществ в качестве биотических

слоев в модели других видов/сообществ. Результаты последовательного добавления в модель абиотических, биотических факторов и фактора подвижности наглядно отражены на группах карт для каждого биологического объекта. Удачно визуализированы экологические ниши каждого исследуемого вида в ортогональном пространстве осей метода главных компонент. Правда, не совсем понятно, как автор справляется с нарушениями требований к нормальности распределения и линейности связей. Чрезвычайно интересны предложения Р.Х. Пшегусова по включению в модели фактора мобильности и полученные им значения предельных расстояний расселения видов как животных, так и растений. Вероятно, тут можно было бы учитывать большое разнообразие показателей, влияющих на возможность вида преодолевать препятствия (наличие труднопроходимых геоморфологических или водных барьеров, враждебных местообитаний, антропогенные препятствия, направления горно-долинной циркуляции и т.п.), но уже добавление фактора превышений к простым расстояниям можно считать шагом вперед. Конечно, при анализе мобильности видов растений желательно было бы включать в расчеты характеристики ветрового режима и лавинной деятельности как факторов распространения семян, но выбранный масштаб (точнее, картографическое разрешение), видимо, не позволяет проводить столь детальные расчеты.

Глава 6 посвящена формализации факторов пространственного распределения видов. Обосновано влияние биотических факторов на потенциал географического распространения видов и сообществ. Р.Х. Пшегусовым впервые для Кавказа показано, насколько велик может быть вклад биотических взаимодействий в захвате территории одними видами и оттеснении других видов в менее оптимальные местообитания. Это означает, что отсутствие или низкое обилие вида в конкретном месте необязательно означает непригодность местообитания. Соответственно, перспективность природоохранных мероприятий зависит от способности охраняемого вида выдерживать конкуренцию с другими видами или антропогенное воздействие.

В главе 7 рассматриваются методические вопросы и прикладные задачи моделирования. Исследуется информативность примененных критериев для каждого вида. Автор четко обосновал перечень используемых критериев, но, в то же время очевидно, что в число общеизвестных экологических факторов входят и не включенные в примененную модель. Наиболее существенным пробелом видится почти полное отсутствие фактора обеспеченности растений минеральным питанием. У автора диссертации вроде бы учтены показатели гранулометрического состава почв, некоторых физических и химических свойств (табл. 5), но они фактически не работают, а обсуждения причин их «ненужности» не представлено. Представляется, что недостоверность вклада этих переменных в модели абиотических факторов обусловлена несовпадением с масштабом исследования. Очень интересны

прогнозные карты ареалов при разных климатических сценариях. Отдельно диссертант останавливается на критериях оценки корректности используемых массивов данных, в частности смещения выборки данных о встречаемости относительно фактического распространения объекта. Диссертант отдельно исследует вопрос о влиянии масштаба исследования на результаты моделирования, но в основном сосредотачивается на такой характеристике масштаба как территориальный охват, который, разумеется, связан с уровнем ландшафтного разнообразия. Так, в разделе 7.3. сравнивается предсказательная сила моделей для Центрального Кавказа (в основном в пределах Кабардино-Балкарии и Северной Осетии) и для Кавказа в целом. Доказано, что в зависимости от территориального охвата меняется достоверность вклада тех или иных показателей и соответствующих факторов. Очевидно, что дальнейшее развитие темы потребует от автора и его последователей изучения вопроса о значимости другого показателя масштаба – картографического разрешения. Вряд ли это будет возможно для всего Кавказа в силу ограниченности вычислительных возможностей, но для отдельных частей безусловно возможны и необходимы модели, учитывающие урочищные различия (то есть позволяющие включать информацию о мезоформах рельефа, литологической мозаике, экзодинамических процессах) внутри конкретных крупных долин или отдельных хребтов.

Глава 8 демонстрирует, что прогнозируемое распределение выбранных биологических объектов обнаружило тесную связь с зонами и вариантам высотно-поясной структуры ландшафтов Кавказа.

В главе 9 убедительно показан потенциал практического применения моделей компонентов горных экосистем к целям природоохранного планирования – прежде всего для определения перспективных приоритетных мест охраны видов растений и животных в оптимальных частях экологических ниш, в том числе потенциальных коридоров миграции. Важно, что предложенные пространственные природоохранные решения согласованы с долговременным прогнозом «надежности» оптимальных местообитаний и коридоров с учетом климатических сценариев.

Анализ текста диссертационного исследования Р.Х Пшегусова показал, что все защищаемые положения четко обоснованы с применением адекватных современных методов моделирования экологических ниш. Основным инструментом реализации разработанной методологии стали геоинформационные системы, что обусловлено возможностью дать непрерывное представление пространственного распределения как факторов, так и результатов модели встречаемости видов. Автором разработан для горных территорий метод моделирования экологических ниш группы видов животных и растений с учетом абиотических, биотических, антропогенных факторов, а также доступности среды для расселения.

К числу замечаний ландшафтно-географического характера относятся следующие.

1) Автор недооценивает или, скорее всего, намеренно оставляет за рамками, геологический фактор ландшафтной дифференциации. Например, распространение древесных пород (в том числе исследованных диссертантом) может быть продиктовано при прочих равных условиях составом горных пород. Например, граниты, подкисляющие почву, известняки и ультраосновные породы, подщелачивающие ее, «поддерживают» оптимумы для разных пород. Автор связывает сосновые леса Центрального Кавказа с палеогеографическими механизмами – межледниковыми рефугиумами – и медленным расселением из-за горно-механической изоляции (термин не вполне ясен – имеются ли в виду обвальнo-осыпные, селевые, лавинные процессы?). Некоторые горные породы (те же граниты) могут создавать условия повышенной крутизны и выпуклости склонов и, соответственно, более высокую активность обвальнo-осыпных процессов. В частности, на Центральном Кавказе, именно обвальнo-осыпной активностью часто объясняется доминирование кустарниковой растительности (можжевельника казацкого) на склонах южной экспозиции. У автора же в разделе 9.1 распространение кустарников более или менее однозначно связывается с антропогенным фактором (пастбищной дигрессией)

2) Известно, что для Кавказа видимое «смещение» границ целых высотных поясов может быть продиктовано активным влиянием лавин, селей, стоковых ледниковых ветров. Возможно, в модели автора такая «мобильность» отражается более низкими значениями вероятности, т.е. удалением от экологического оптимума, и не попадает в ареалы, рассчитанные при заданном пороге встречаемости с вероятностью 0,5. Однако для березы Литвинова, думается, сильное вклинивание сообществ в пределы нижележащего пояса хвойных лесов может охватываться зоной экологического оптимума. Но здесь требуется более детальный масштаб, позволяющий отразить не просто общую расчлененность рельефа, но и распространение конкретных мезоформ рельефа (лавиных лотков, селево-лавиных конусов). В качестве позиционного фактора могли бы тогда быть использованы еще и расстояния от верхней границы лесной растительности и от лавиносборов (по аналогии, как это сделано в диссертации для инвазивных видов относительно антропогенных объектов).

4) При описании Эльбрусского варианта высотной поясности (с. 46 и глава 8) автор настаивает (со ссылками на литературу), что основным фактором выклинивания лесных поясов и ксерофитизации ландшафтов является «влияние сухих северо-восточных воздушных масс, обуславливающих выраженную, вплоть до полупустынных условий в районе северной депрессии». Вызывает недоумение неупоминание барьерной роли Эльбруса и Главного Водораздельного хребта (с высотами более 4500 м) по отношению к циклонам средиземноморского и атлантического происхождения. Значительная литература именно этому фактору, а не

вторжениям с северо-востока, придает решающее значение в резкой смене характера высотной поясности при движении из бассейна Кубани в бассейн Терека. Непонятно, что имеется в виду под северной депрессией (тем более – с маленькой буквы), но если это – Северо-Юрская депрессия между Скалистым и Боковым хребтами, то нельзя согласиться с наличием там полупустынных ландшафтов: естественная растительность и почвы в лучшем случае самой низкой ее части соответствуют сухой степи, а несомкнутый покров с доминированием полыни австрийской и шалфея седоватого формируется вследствие огромных пастбищных нагрузок. Засушливые ландшафты – локальное следствие «дождевой тени» (упоминается на с. 66 применительно к гораздо более высоким поясам) из-за барьерной роли Скалистого хребта по отношению к циклонам, заходящим с севера. Ниже таких степей на склонах многих долин – вполне влаголюбивые широколиственные леса.

5) Требуется отдельной проверки утверждение на с. 49, что «пояс широколиственных лесов... в относительно засушливых условиях эльбрусского варианта замещается поясом остепненных лугов. Такие луга встречаются на южных склонах на высотах 2000-2200 м, что вряд ли благоприятно для широколиственных пород; скорее – это вариант субальпийских лугов или результат сокращения сосновых лесов (пояс которых автором не признается для Эльбрусского варианта из-за прерывистости) под действием антропогенного фактора, местами – лавин.

3) На с. 43 упоминаются устаревшие и малоинформативные названия типов почв, описывающиеся только экологические условия, а не собственные свойства почв: горно-луговые торфянистые почвы, горно-луговые остепненные, горно-луговые субальпийские почвы, горно-степные. Лучше пользоваться современной классификацией почв России: дерново-подбуры, дерновые альфегумусовые, темногомусовые и т.д.

4) Поскольку работа написана в рамках не только экологической, но и географической идеологии следовало бы придерживаться принятой в географии и картографии терминологии относительно обозначения масштабов. Автор относит исследования на уровне континента или региона к крупномасштабным, имея в виду широкий охват территории, в то время как крупным принято считать масштаб, позволяющим отражать детальное строение территории, то есть высокое разрешение (малый размер операционной территориальной единицы), а не охват; именно этому локальному уровню соответствует повышенная значимость межвидовых взаимодействий. Выше уже говорилось, что низкий вклад абиотических взаимодействий может объясняться именно низкой детальностью выбранного масштаба.

5) Местами географическая терминология используется небрежно: например, на с. 35 «разнообразные природные комплексы от пустынь до вечной мерзлоты». Если пустыни – это тип ландшафта (т.е. природного

комплекса), то мерзлота – это всего лишь свойство одного из компонентов ландшафта, то есть понятия несопоставимые. Без оговорок факт наличия мерзлоты на Кавказе сомнителен. Если речь не идет о ледниках, то встречается только длительное сезонное промерзание в альпийском поясе (иногда сохраняется до августа).

В целом, выполненное Пшегусовым Рустамом Хаталиевичем исследование, является законченной научно-квалификационной работой, выполненной на современном научном уровне, обладающей высокой актуальностью и научной новизной. В диссертации на основании выполненных автором исследований разработаны теоретические положения, совокупность которых можно квалифицировать как научное достижение, выражающееся в обосновании методологии интеграция методов пространственного анализа и теории экологических ниш. Диссертация имеет высокое научное и практическое значение, и соответствует уровню диссертационной работы на соискание ученой степени доктора наук. Приведенные в диссертации результаты являются новыми и отражают собственные исследования автора.

На основании изложенного считаю, что диссертация Пшегусова Рустама Хаталиевича «Модели компонентов горных экосистем Кавказа: пространственный анализ и теория экологической ниши» является законченной научно-квалификационной работой. Диссертация соответствует пп. 9-11, 13-14 Постановления Правительства Российской Федерации № 842 от 24 сентября 2013 г. «О порядке присуждения ученых степеней»; соответствует требованиям, предъявляемым ВАК РФ к докторским диссертациям, и паспорту специальности 1.5.15 – экология (биологические науки), а ее автор Р. Х. Пшегусов заслуживает присуждения ему ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.15 – экология (биологические науки).

Официальный оппонент

Доктор географических наук, доцент

(25.00.23 – Физическая география и биогеография, география почв и геохимия ландшафтов)

Профессор кафедры физической географии и ландшафтоведения географического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

 Хорошев Александр Владимирович

23 ноября 2023 г.

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»



Адрес: 119991, Российская Федерация, Москва, Ленинские горы, д.1,  
Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
географический факультет,

Интернет сайт: [www.geogr.msu.ru](http://www.geogr.msu.ru)

[info@geogr.msu.ru](mailto:info@geogr.msu.ru)

E-mail оппонента: [avkh1970@yandex.ru](mailto:avkh1970@yandex.ru)

Телефон: +7 495 939 41 46

Я, Хорошев Александр Владимирович, даю согласие на включение своих персональных данных в документы, связанные с работой диссертационного совета, и их дальнейшую обработку.

А.В. Хорошев

23 ноября 2023 г.

Подпись руки Хорошева А.В. заверяю:

Декан географического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова  
Академик РАН

С.А. Добролюбов