

**О Т З Ы В 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)

В основе любого моделирования лежит зависимость между нахождением объекта исследования и существующей комбинацией факторов среды. Учитывая эту зависимость, можно оценить вероятность нахождения изучаемого вида в различных точках и на этой основе построить расчётную карту видового ареала. Исходными предикторами являются данные, характеризующие абиотические факторы окружающей среды (различные параметры температуры, влажности, количества осадков, рельеф местности и пр.). В контексте современной тенденции климатических изменений наиболее часто используются наборы глобальных биоклиматических данных WorldClim, ENVIREM, CHELSA представляющие собой ряд тематических растров с разрешением 1000 м/пиксель.

Задачей следующего уровня сложности выступает изучение вопросов синергического воздействия разнородных факторов, прямых и косвенных эффектов. Содержание диссертации Рустама Хаталиевича Пшегусова посвящено именно этим вопросам эколого-географического анализа закономерностей организации биологических систем видового и надвидового уровня (сообществ, экосистем), выбора наборов абиотических переменных, методов и параметров моделирования, индикаторов качества моделей и порогов пригодности местообитаний. Постановка и решение этих вопросов определяют исключительную актуальность избранной темы.

Выбранные в качестве объекта исследования горные экосистемы Кавказа являются уникальным по своему географическому положению, они характеризуются высоким уровнем климатического, геоморфологического, ландшафтного и биологического разнообразия. Актуальность исследования объясняется не только ограниченным числом исследований в этом регионе и необходимостью отслеживания негативных процессов в результате климатических сдвигов и антропогенного воздействия, но и получением достоверных прогнозов на основе методов моделирования в первую очередь современных процессов динамики и факторов их составляющих.

В основе научных положений, выносимых на защиту, является построение ENM моделей (Ecological niche models), представляющих собой эмпирические или математические приближения к экологической нише и построение SDM моделей (Species distribution models), акцентирующих внимание на пространственном распределении биологических объектов под влиянием факторов среды. В этом плане использование в качестве предикторов в моделях объектов-консортов (конкурентов, добычи, форофитов и т.п.) усиливает экосистемный подход с учетом трофических, топических, конкурентных и иных взаимоотношений.

Другим положением, отражающим степень влияния антропогенного фактора, является расчет путевого расстояния до объектов инфраструктуры с учетом степени расчлененности рельефа. Третье положение заключается в использовании в качестве предиктора фактора доступности среды, формализованного через функцию расстояния для биологического объекта до оптимального местообитания в условиях сильно пересеченной местности. Наконец, четвертое положение касается разработанных моделей лесных и луговых ценозов, соответствующих их фактическому распределению по единицам высотно-поясной структуры Кавказа А.К. Темботова. Научные положения, выводы и рекомендации, сформулированные в диссертации, обоснованы.

Значимость для науки и практики полученных автором результатов. Осуществление комплексного эколого-географического исследования само по себе имеет важное научное значение и может быть использовано при характеристике природы Кавказа. Формализация подходов к действию экологических факторов на основе математически доказуемых методов, обобщений, имеющих оригинальных и литературных данных имеет фундаментальный характер и является вкладом в экологию и географию, а также представляет исключительное значение для выявления закономерностей пространственно-временной динамики объектов растительного и животного мира Кавказа различных уровней организации, положения в трофической сети и способности видов к расселению.

Продемонстрированные подходы к прогнозированию локализации оптимальных местообитаний в качестве приоритетных территорий для сохранения и восстановления редких и уязвимых природных объектов, а также вероятностей расселения агрессивных инвазионных видов растений имеют не только научное, но и практическое значение. Выявление приоритетных районов для реинтродукции на Кавказе переднеазиатского леопарда и выявлении экологических коридоров для передвижения хищника с учетом биотических, антропогенных факторов и доступности территорий представляется значимым результатом с точки зрения природоохранной практики.

Достоверность и новизна исследования, полученных результатов, выводов и рекомендаций, сформулированных в диссертации.

В рамках концепции ВАМ, предложенной J. Soberón, A. Peterson (2005), в работе Р.Х.Пшегусова впервые применен подход включения моделей одних видов/сообществ в качестве биотических слоев в модели других видов/сообществ. Новизна исследований заключается в использовании экосистемного подхода к моделированию, учитывающий трофические, топические и конкурентные взаимоотношения исследуемых объектов. Кроме того, в диссертации выполнены работы по выявлению экологических факторов пространственного распределения монодоминантных древостоев основных лесобразующих пород (*Abies nordmanniana*, *Picea orientalis*, *Pinus sylvestris*, *Fagus orientalis*, *Carpinus betulus*, а также *Betula litwinowii* и *B. pendula*), видов копытных животных, хищных видов птиц и млекопитающих, редких растений и лишайников, инвазионных видов растений, реинтродуцированных животных.

Достоверность результатов подтверждена корректным проведением всех этапов моделирования в Maxent, включая сбор данных о встречаемости объектов и пространственным разреживанием точек присутствия; использования современных методов устранения коллинеарности переменных; оценки качества и отбора итоговых моделей в зависимости от настроек моделирования с применением информационных критериев; и что очень важно - контроля адекватности и биологического смысла получаемых результатов.

Таким образом, полученные в итоге выводы и рекомендации в диссертации Рустама Хаталиевича Пшегусова вполне обоснованы и доказательны.

Конкретные рекомендации по использованию результатов и выводов диссертации.

Полученные современные данные о пространственном распределении ценопопуляций растений и животных в регионе являются вкладом в географию Кавказа. Результаты имеют выраженный практически-ориентированный характер в разных направлениях: 1) прогнозирование локализации оптимальных местообитаний в качестве приоритетных территорий для сохранения редких и уязвимых природных объектов; 2) определение приоритетных территорий для реинтродукции редких видов животных, выявление экологических коридоров; 3) картирование потенциального пространственного распределения стадий деградации горных лугов; 4) регуляция численности видов животных; 5) оценка инвазibility сообществ и определение уязвимых к биологическим инвазиям территорий.

Подходы и методы работы могут рекомендованы к использованию в образовательном процессе подготовки специалистов в области географии, экологии, геоботаники и зоологии географического и биологического факультетов образовательных учреждений высшей школы.

Диссертационную работу Р.Х.Пшегустова отличает ряд особенностей.

Прежде всего – прекрасное знание современной научной литературы по методам пространственного анализа и активное ее использование при выработке собственных подходов к оценке распределения биологических объектов в регионе.

Следующей особенностью можно считать большое внимание автора к корректному использованию средств моделирования на всех этапах реализации исследования. Это позволило реализовать системный подход к понятию экологической ниши биологических объектов с учетом пищевых цепочек, биотопической приуроченности, конкурентных взаимоотношений.

Третьей особенностью является использование математических методов, которые дали возможность получить всестороннее представление об ограничениях и преимуществах используемого метода моделирования в Maxent, при обосновании выбора предикторов, устранении коллинеарности переменных и обосновании порогов пригодности местообитаний.

Четвертой особенностью работы можно считать ее комплексность за счет использования большого объема собственного полевого материала (таксационные и геоботанические описания лесных ценозов, луговых экосистем), привлечение пространственных данных в виде космических снимков, цифровых моделей рельефа, глобальных климатических и почвенных данных. В работе продемонстрировано владение формализованными методами пространственного (ГИС, дистанционное зондирование, GPS) и статистического анализа.

Однако наиболее важно особенностью работы Р.Х.Пшегустова, с нашей точки зрения, является попытка и очевидный успех автора в обобщении громадного эмпирического и расчетного материала в стройную систему с формализованными критериями и подходами.

И, наконец, работа обеспечена схемами, рисунками, фотографиями и картами, содержательно иллюстрирующими подходы автора к решению научной проблемы, а также позволяющими точнее описать объекты, связи между ними и результаты исследования.

По тексту диссертации следует сделать ряд замечаний.

1. Одной из главных задач в работе Рустама Хаталиевича Пшегустова является изучение закономерности пространственного распределения

модельных компонентов горных экосистем Кавказа с привлечением современных методов пространственного анализа. Исходными предикторами, с помощью которых устанавливается зависимости с нахождением объектов исследования, выступают абиотические факторы окружающей среды (различные параметры температуры, влажности, количества осадков, рельеф местности и пр.). Пространственное разрешение этих глобальных тематических характеристик среды составляет 1000 м/пиксель (90 м/пиксель для SRTM). Объектами исследования служат монодоминантные леса основных лесообразующих пород и луговые ценозы с доминированием двух видов злаков, выступающими также в качестве самостоятельных предикторов для моделирования среды обитания редких эндемиков и инвазионных видов растений, копытных и хищных видов млекопитающих и хищных видов птиц.

Учитывая высокую ландшафтную неоднородность горной территории региона, сложную историю формирования лесной и луговой растительности, аллогенную и эндогенную сукцессионную динамику растительного покрова в целом, сложно найти однородные и достаточно обширные участки лесной и луговой растительности с заданными свойствами. По данным литературных источников, преобладают смешанные сообщества в лучшем случае с доминированием указанных видов на ограниченной территории. Почему автор не использовал дистанционные данные (Sentinel-2A, Landsat или радарные снимки), имеющих разрешение 10–30 м и максимально соответствующие пространственному разрешению изучаемых объектов? Полученные картографические модели пространственной структуры растительного покрова с использованием дистанционных данных, цифровых моделей рельефа (ЦМР SRTM) в сочетании с данными наземных исследований могли бы с большей точностью отображать ценотическое разнообразие изучаемой территории и быть положены в основу прогнозируемого распределения созависимых видов растений и животных.

2. При обосновании и описании объектов исследования полезно дать хотя бы ориентировочную площадь распространения основных типов растительных сообществ на Кавказе. Также в плане исторической справки было бы желательно сравнить распространение и занимаемые площади основных типов растительности по карте западной половины северного склона Кавказа Н.А.Буша (1915). Кстати, в первом варианте текста диссертации было указано, что «...еловые леса из *Picea orientalis* в основном покрывают горы Западного Кавказа, при этом занимая не более 5% лесопокрываемой площади данного района (Литвинская, Салина, 2012)».

3. Другим значимым моментом является интерпретация механизмов взаимодействия 3-х составных частей в рамках взятой за основу концепции ВАМ. Это – абиотические (факторы А), взаимодействия между видами (факторы В), фактор перемещения (фактор М) – способность вида к

расселению, доступность территорий. Биотические факторы анализируются с точки зрения исключительно конкурентных отношений между растительными видами, в частности, основным конкурентом пихты Нордмана (*Abies nordmanniana*) является ель восточная (*Picea orientalis*), конкурент ели – бук восточный (*Fagus orientalis*) и т.д. Между тем спектр отношений между ценопопуляциями видов безусловно шире, и конкуренция – далеко не единственный тип (способ) межвидовых (межпопуляционных) взаимодействий (Ипатов, Кирикова, 1997). В контексте пространственно-временной дифференциации монодоминантных лесов нельзя не учитывать сукцессионную динамику сообществ.

Раскроем этот тезис более подробно. Лесные экосистемы Кавказа не являются исключением, – они регулярно подвергались рубкам и пожарам, насекомым-вредителям. Об этом справедливо свидетельствует и сам автор в разделе 8.2, посвященному распределению компонентов горных экосистем по вариантам поясности – «смене темнохвойных лесов грабово-букowymi формациями на южном макросклоне Центрального Кавказа способствовала сплошная вырубка древостоев в прошлом (Гулисашвили и др., 1975).» Также указано (с.54), что ...вспышки типографа *Ips typographus* (Linnaeus, 1758) и елового лубоеда *Dendroctonus micans* (Kugelann, 1794) на фоне климатических изменений вызвали усыхание еловых лесов по всему ареалу, включая Кавказ и Восточное Причерноморье Турции (Tufekcioglu et al., 2008; Akinci, Erşen, 2016; Güney et al., 2019; Пукинская и др., 2019). Далее - «.... пихта быстрее восстанавливается после рубок и пожаров, способна вытеснять ель с территорий, подходящих для обоих видов (Shevchenko, Geraskina, 2019; Gokturk, Tıraş, 2020). В другом месте – «.... граб обыкновенный (*Carpinus betulus*) – быстрорастущий теневыносливый вид с дальним распространением семян (Горнов и др., 2018; Sikkema et al., 2016). Однако в ненарушенных широколиственных и смешанных лесах граб менее конкурентоспособен, чем бук и пихта (Собан, 2020), но часто замещает буквые древостои на вырубках (Темботова и др., 2012; Yakhyayev et al., 2021).»

Таким образом, речь идет о вторичных демулационных сукцессиях, сопровождающих смену популяций видов разных жизненных стратегий на этапах развитиях после существенных природных или антропогенных нарушений. При этом среда обитания раннесукцессионных видов готовит среду для последующих серийных сообществ. Так, в результате исследований Н.Е. Шевченко и соавторов (2019) послерубочной сукцессионной динамики растительности в хвойно-широколиственных лесах северо-западного Кавказа дана оценка условий местообитаний 3-х стадий восстановительной сукцессии. В работе выявлена приуроченность раннесукцессионных сообществ (осиново-грабовых жимолостно-мелкотравных) к участкам с повышенной освещенностью, низкой кислотностью, высоким увлажнением и богатством

почвы азотом по сравнению с сообществами переходной (буково-пихтово-грабовые мелкотравные) и поздней (пихтово-буковые мертвопокровные) стадиями, где происходит возрастание запасов почвенного углерода в подстилке и его снижение в гумусовом горизонте.

Исходя из вышеизложенного, некоторые утверждения нельзя признать правомерными. В частности, (с.236) – «... Фактор конкуренции между лесообразующими породами привел к 1,2-кратному уменьшению площадей оптимальных местообитаний лесных ценозов относительно спрогнозированных А-моделями (табл. 11).»

4. В отношении пространственного распределения пестрокостровых и пестроовсяницевых лугов. С нашей точки зрения, здесь имеет место противоположный процесс - дигрессионная сукцессия. Подтверждение этому можно найти в иллюстрации автором разных стадий пастбищной дигрессии (с.67). В частности DS1 – наименее нарушенные остепненные луга (выпас до 10 овец на гектар в день) с доминированием 2-х видов костра *Bromus variegatus*, *B. riparius*; DS2 – умеренно нарушенные (15-30 овец на гектар в день) горные луговые степи с доминированием *Festuca valesiaca* и *Carex humilis*; DS3 – сильно нарушенные (30-90 овец на гектар в день) горные луговые степи с доминированием *Festuca valesiaca*, *Carex humilis*. Лучшая способность плотнoderновинных видов, к которым относится овсяница, существовать на вытоптанном и уплотненном грунте по сравнению к рыхлодерновинным злакам (костер) – нельзя отнести к ситуации конкурентных отношений. Об этом сказано на с.309 - *Festuca varia* (овсяница разноцветная) нередко вытесняет *Bromus variegatus* в результате перевыпаса скота (Дзыбов, 1979; Залиханов и др., 2010) и естественной смены плотнoderновинными злаками рыхлокустовых (Шифферс, 1953).

Подтверждением фактора интенсивности антропогенного воздействия и как результата – дигрессионной сукцессии служит перекрытие «экологических ниш» пастбищ на разных стадиях деградации в соответствии с индексом Schoener's D (Таблица 51, с. 325).

С другой стороны, восстановительная первичная сукцессия в процессе зарастания голого субстрата наблюдалась Е.В. Шифферсом (1953). Он выделял три стадии зарастания скально-осыпной растительностью: 1. «Пионерные, открытые группировки на выветренном скальном, крупноглыбистом или грубощебнистом субстрате с зачаточным началом почвообразования; 2. Рыхлодернинные пестрые ковры на хрящеватом, мелкоглыбистом или щебнистом субстрате со слабо развитым почвенным покровом; 3. Плотнoderновинные низкотравные луга, с каменистыми, дресвянистыми или щебнистыми, маломощными или среднемощными большей частью торфянистыми почвами на плотной горной породе или на скоплении

дресвы и щебня».

5. **4.1. Методы.** Описания лесных ценозов проводили на пробных площадках площадью 900 м² (30×30 м). Не указано число пробных площадей. То же самое касается числа описания луговых экосистем. Указана площадь модельных площадок – 900 м² – для луговых сообществ обычно используются площадки 1 м².

6. Обозначения составных частей модели зачастую указаны разными терминами. Базово считается, что модели SDM оценивают *фундаментальную* нишу, а модели ENM – *реализованную* нишу вида (Franklin, 2010; Barve et al., 2011; Peterson, Soberón, 2012). Далее (с.118 – Таблица 11) – «... Площади *пригодных* и *оптимальных* местообитаний монодоминантных древостоев лесообразующих пород Кавказа по моделям Maxent. *Потенциальные* ареалы этих видов в значительной степени перекрываются и охватывают горные районы Большого и Малого Кавказа. В то же время, 7,5 тыс.км² *оптимальных* для грабовых лесов площадей сосредоточены....».

7. С.241 Антропогенный фактор учитывали при построении ВА-моделей в качестве биотического слоя/слоев (рис. 8) – нам кажется, что это не вполне корректно. Как показало исследование, значимость антропогенной инфраструктуры может оказывать как положительное, так и отрицательное влияние, часто нивелируя значения природных факторов, особенно в случае хищных животных. Во всяком случае правильнее говорить об опосредованном воздействии антропогенного фактора через перераспределение пищевых ресурсов для животных посредством выпаса и содержания домашнего скота, вырубки лесов, прокладки дорог, наличия ООПТ, реинтродукции видов и т.д. Этот вопрос, безусловно, требует дальнейшего осмысления, поскольку влияние хозяйственной деятельности затрагивает все составные части модели.

8. Утверждение (с. 55), что «... монодоминантные древостои в основном представляют собой устойчивые климаксовые ценозы – индикаторы оптимальных местообитаний лесообразующих пород» не верно. Признак монодоминантности не является критерием устойчивости, скорее, наоборот. Если речь идет об устойчивости климаксовых зрелых сообществах, то целесообразно говорить о наличии разновозрастности древостоев.

9. Нам понятно желание автора обобщить методические подходы и результаты, однако, нам не кажется целесообразным выделение соответствующего раздела в качестве отдельной **Главы 6**, посвященный анализу концептуальных подходов к формализации факторов в SDM/ENM моделях компонентов горных экосистем. Можно заметить повторы основных позиций концепции с текстом **раздела 4.2** - Основной подход к моделированию (**Глава 4. Методы исследований**) и повторы результатов,

которые прекрасно описаны в соответствующих разделах.

10. С.266 *раздел 7.3*. Обсуждается влияние масштаба района исследований на результаты моделирования на примере лишайника *Lobaria pulmonaria* и сосновых лесов. Согласно с важностью этого вопроса с методической точки зрения. Здесь следует уточнить, что автор подразумевает под масштабом? Как мы видим из таблицы 39, оценивается распределение вида для всей территории Кавказа и в пределах Центрального Кавказа, при этом переменные в А-модели остаются все те же (индекс неровности местности TRI, а также температурно-водные параметры PETDriestQuarter и embergerQ), имеющие одинаковое пространственное разрешение. Видимо, более корректно было бы использовать термин не «масштаб», а «площадь» района исследований. Интерпретация результатов была бы логичнее, поскольку очевидно, что на большей площади включается большее разнообразие местообитаний и факторов. Об этом свидетельствует и сам автор «...С изменением масштаба анализируемой территории могут варьировать наборы основных предикторов, их оптимальные значения и вклад в построение моделей.»

В целом заключение, что в условиях горных территорий эффективным набором предикторов является набор данных базы ENVIREM, включающий интегральные параметры (embergerQ, aridityIndexThornthwaite, TRI, topoWet и др.), справедливо и позволяет более успешно решить проблему высокой корреляции переменных, зависящих от высоты над уровнем моря. Так, зависимость от плювиотермического коэффициента Эмбергера (объединяет амплитуду экстремальных годовых температур и годовую потенциальную эвапотранспирацию) в случае рябчика дает вклад 55%, сосны - 9%, что соответствует высокой экологической пластичности последней.

Что касается изучения особенностей распределения эпифитного лишайника в локальных условиях, то более глубокие знания о способности расселения лобарии, способах размножения, дальности переноса и приживаемости стерильных и фертильных популяций, а также колонизации разных видов и возрастов деревьев требует включение в ВАМ-модель по этому виду дополнительных предикторов. Ключевым здесь является знание о лимитирующих факторах, ограничивающих или препятствующих развитию популяции.

11. С. 278 - Суммарный процентный вклад фактора конкуренции для сосняков со стороны горных березняков в построение локальной ВА-модели составляет 36% (табл. 42). Данный факт жесткой конкуренции горных березняков и сосняков сложно представить. В условиях относительного высокогорья, где сомкнутость крон составляет менее 5%, конкурировать виды не могут, тем более с величиной вклада этого фактора – 36%.

Соответственно утверждение (с.280) – «Фактор межвидовой конкуренции имеет большее значение для распространения сосновых лесов в региональном масштабе, в то время как фактор доступности территорий играет бóльшую роль на локальном уровне» нельзя признать верным. Это именно тот случай биологического осмысления результата. Вероятным может иметь место эрозионный смыв почвы со склонов, доступность семязачатков и прочее.

12. Заключение по *разделу 7.3.* нам не кажется убедительным, несмотря на высокие значения вклада предикторов абиотической, биотической и ВAM моделей. «Для *Lobaria pulmonaria* межвидовые взаимодействия в большей степени определяют распределение популяций на локальном уровне, для сосновых ценозов – на региональном.» Не понятно, о каких межвидовых взаимодействиях в отношении лобарии говорит автор?

Мелкие замечания

13. Во введении - о необходимости учитывать «роль параметров рельефа и высоты над уровнем моря в распределении влаги и солнечной радиации...». Показатель высоты над уровнем моря входит в пакет морфометрических показателей рельефа.

14. *Раздел 3.1.* Исследованы объекты растительного и животного мира на разных уровнях организации живой материи и различного положения в трофической сети. Мысль понятна, использование словосочетания «... на разных уровнях организации живой материи» - излишне пафосно.

15. В отдельных случаях впервые упомянутая аббревиатура не раскрывается. Например - концепция ВAM (с.82), «...ядровой плотности KDE ...» (с.9); «согласно основным оценочным критериям – AUC, AICc, CBI, deltaAICc, TSS» (с. 12).

16. Термин «расселительная способность видов» - возможно лучше использовать – «способность видов к расселению».

Сделанные замечания не меняют в целом хорошего впечатления от работы. Диссертация Р.Х.Пшегустова представляет собой законченное научное исследование, а полученные данные вносят существенный вклад как в фундаментальный, так и в прикладной аспекты географических и экологических наук. Работа является детальным и значимым исследованием, решает целый ряд актуальных задач по оценке факторов пространственной локализации ценопопуляций видов и экосистем, по развитию природоохранной практики, которые помогут обеспечить неистощительное природопользование, а также будут способствовать поддержанию высокого биоразнообразия экосистем на Кавказе.

Все основные выводы диссертации обоснованы и оригинальны, а результаты опубликованы в научной печати и доложены на всесоюзных и

международных конференциях. Автореферат соответствует содержанию диссертации.

Диссертация Пшегусова Рустама Хаталиевича «МОДЕЛИ КОМПОНЕНТОВ ГОРНЫХ ЭКОСИСТЕМ КАВКАЗА: ПРОСТРАНСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ И ТЕОРИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ», полностью соответствует пп. 9-11, 13-14 Постановления Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. № 842 «О порядке присуждения ученых степеней», предъявляемых докторским диссертациям.

Автор диссертации, Пшегусов Рустам Хаталиевич, заслуживает присуждения ему ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.15 – Экология (биологические науки).

Ведущий научный сотрудник
Лаборатории биогеографии
Федерального Государственного
Бюджетного учреждения
Института географии РАН,
д.б.н. Татьяна Владимировна Черненкова
117017, Москва, Старомонетный пер., 29
тел.: +7(495)959-00-22,
эл. почта: chernenkova@igras.ru; chernenkova50@mail.ru

Подпись Т.В. Черненковой верна