

Научная статья

УДК 630*181.1:630*181.41

DOI: 10.37482/0536-1036-2025-2-92-111

Пространственное распределение сосновых лесов Кавказа

Р.Х. Пшегусов[✉], *д-р биол. наук, зав. лаб.*; *ResearcherID: [I-8766-2012](https://orcid.org/0000-0002-6204-2690)*,

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6204-2690>

В.А. Чадаева, *д-р биол. наук, зав. лаб.*; *ResearcherID: [AAF-3095-2019](https://orcid.org/0000-0002-0788-1395)*,

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0788-1395>

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, ул. И. Арманд, д. 37а,
г. Нальчик, Россия, 360051; p_rustem@inbox.ru[✉], v_chadayeva@mail.ru

Поступила в редакцию 02.05.23 / Одобрена после рецензирования 07.08.23 / Принята к печати 09.08.23

Аннотация. Эффективным подходом к изучению факторов распространения лесобразующих видов Кавказа в условиях орографической труднодоступности горных территорий является сочетание использования геоинформационных систем и теории экологической ниши в моделях распределения SDM. Дискуссионными остаются многие аспекты данного подхода, в т. ч. выбор экологических предикторов, коллинеарность переменных, эффект масштаба исследуемой территории, формализация в моделях биотических факторов и расселительной способности видов. Цель статьи – выявить закономерности пространственного распределения сосновых лесов Кавказа (*Pinus sylvestris* L.) в зависимости от площади анализируемой территории. Для формализации биотического фактора распространения сосняков предложен метод включения карт распределения вероятностей обнаружения видов-конкурентов (березовые леса из *Betula pendula* Roth и *B. litwinowii* Doluch.) в SDM-модель *P. sylvestris* в качестве биотических факторов. Фактор расселительной способности сосны (доступности территорий) формализован через расстояние от оптимальных местообитаний вида (участков с порогом пригодности 0,8), на которых вероятность его обнаружения сохраняется выше 0,5. Сравнительный анализ разных наборов абиотических предикторов с учетом мультиколлинеарных переменных и без него выявил преимущества модели, полученной на основе набора данных ENVIREM (Environmental Rasters for Ecological Modeling), ограниченного VIF-тестом (Variance Inflation Factor). На локальном уровне (Центральный Кавказ) основным предиктором расположения сосновых лесов выступает доступность территорий – 0–3 км от оптимальных местообитаний (вклад в модель – около 72 %). На региональном уровне (Кавказ в целом) большое значение имеет межвидовая конкуренция (вклад в модель – около 37 %). Наименее значимы в распространении сосновых лесов основные абиотические факторы (орография местности и температурно-водный режим самого сухого квартала), долевое участие которых в итоговых моделях не превышает 16 %. Для вида установлено потенциально широкое распространение на Кавказе в районах с разнообразными климатическими и орографическими условиями (около 21 тыс. км²). Центр кавказского ареала сосны прогнозируется на Центральном Кавказе (96 % площади оптимальных местообитаний).

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, моделирование распространения, концепция ВМ, пространственный масштаб, Maxent, Кавказ

Благодарности: Исследование выполнено в рамках госзадания № 075-00347-19-00 по теме «Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем в условиях горных территорий (российский Западный и Центральный Кавказ)».

Для цитирования: Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А. Пространственное распределение основных лесов Кавказа // Изв. вузов. Лесн. журн. 2025. № 2. С. 92–111. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2025-2-92-111>

Original article

Spatial Distribution of Pine Forests in the Caucasus

Rustam Kh. Pshegusov[✉], Doctor of Biology, Head of Laboratory;

ResearcherID: [I-8766-2012](https://orcid.org/0000-0002-6204-2690), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6204-2690>

Victoria A. Chadayeva, Doctor of Biology, Head of Laboratory;

ResearcherID: [AAF-3095-2019](https://orcid.org/0000-0002-0788-1395), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0788-1395>

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Sciences, ul. I. Armand, 37a, Nalchik, 360051, Russian Federation; p_rustem@inbox.ru[✉], v_chadayeva@mail.ru

Received on May 2, 2023 / Approved after reviewing on August 7, 2023 / Accepted on August 9, 2023

Abstract. An effective approach to studying the factors of distribution of forest-forming species of the Caucasus in conditions of orographic inaccessibility of mountainous areas is a combination of the use of geoinformation systems and the theory of ecological niche in SDM distribution models. Many aspects of this approach remain controversial, including the choice of ecological predictors, the collinearity of variables, the scale effect of the study area, the formalization of biotic factors and the dispersal capacity of species in models. The aim of this study has been to identify patterns of spatial distribution of pine (*Pinus sylvestris* L.) forests of the Caucasus depending on the area of the analyzed territory. To formalize the biotic factor of pine forest distribution, a method has been proposed for including probability distribution maps of the detection of competing species (birch (*Betula pendula* Roth and *B. litwinowii* Doluch.) forests) in the SDM model of *P. sylvestris* as biotic layers. The factor of pine dispersal capacity (accessibility of territories) has been formalized through the distance from the optimal habitats of the species (areas with a sustainability threshold of 0.8), where the probability of its detection remains above 0.5. A comparative analysis of different sets of abiotic predictors with and without multicollinear variables have revealed the advantages of the model based on the ENVIREM (Environmental Rasters for Ecological Modeling) dataset limited by the VIF (Variance Inflation Factor) test. At the local level (Central Caucasus), the main predictor of the location of pine forests is the accessibility of territories of 0–3 km from optimal habitats (the contribution to the model is about 72 %). At the regional level (Caucasus as a whole), interspecific competition is of great importance (the contribution to the model is about 37 %). The least significant factors in the distribution of pine forests are the main abiotic factors (orography of the area and the temperature and water regime of the driest quarter), the equity participation of which in the final models does not exceed 16 %. The species has been found to have a potentially wide distribution in the Caucasus in areas with diverse climatic and orographic conditions (about 21 thousand km²). The centre of the Caucasian pine range is predicted to be in the Central Caucasus (96 % of the optimal habitat area).

Keywords: *Pinus sylvestris*, distribution modelling, BAM concept, spatial scale, Maxent, the Caucasus

Acknowledgements: The study was carried out within the framework of the state assignment no. 075-00347-19-00 on the topic “Patterns of Spatial and Temporal Dynamics of Meadow and Forest Ecosystems in Mountainous Areas (Russian Western and Central Caucasus)”.

For citation: Pshegusov R.Kh., Chadaeva V.A. Spatial Distribution of Pine Forests in the Caucasus. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2025, no. 2, pp. 92–111. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2025-2-92-111>

Введение

Несмотря на относительно небольшую и фрагментированную площадь, леса Кавказа имеют важнейшее значение в обеспечении устойчивости горных территорий: играют средообразующую и средозащитную роли, способствуют поддержанию биоразнообразия, используются как рекреационные объекты, при производстве недревесных и древесных ресурсов и т. п. Между тем значительная часть горных лесных экосистем Кавказа подвержена уничтожению при заготовке лесоматериалов, строительстве дорожной и туристической инфраструктуры, в связи со вспышками численности вредителей, бактериальными заболеваниями и климатическими изменениями [1, 2, 4, 7, 10, 12]. Выявление закономерностей пространственного распределения главных лесообразующих видов Кавказа и основных экологических предикторов их распространения в локальном и региональном масштабах является фундаментальной задачей и способствует разработке стратегий и методов рационального использования и охраны лесных экосистем.

Сложность проведения подобных работ посредством традиционных наземных исследований в условиях горных территорий связана с орографической труднодоступностью ландшафтов и фрагментированностью лесов, определяющими недостаток объективной информации об их пространственно-временной динамике. Решение данной проблемы возможно с привлечением методов пространственного анализа, позволяющего с меньшими трудозатратами и высокой эффективностью выявить закономерности локализации древостоев. Одним из перспективных подходов является сочетание использования технологий, связанных с применением геоинформационных систем (ГИС) и теории экологической ниши в моделях распределения видов SDM (Species distribution models). При осуществлении соотнесения данных о количестве видов в природе (точек присутствия/отсутствия) и характеристик местообитаний (географические слои экологической информации) на основе машинного обучения [24] этот метод стал мощным инструментом анализа факторов пространственной локализации и картографирования потенциального распространения видов.

Несмотря на активное развитие SDM-моделирования, остаются дискуссионными многие концептуальные и методические вопросы, среди которых выбор оптимальных наборов экологических предикторов, проблема коллинеарности переменных, зависимость результатов моделирования от масштаба исследуемой территории, оценка и учет в моделях биотических факторов и расселительной способности видов. Принимая во внимание многообразие баз данных по окружающей среде и неравномерность распределения метеостанций, задачу выбора анализируемых экологических переменных правомерно признать нетривиальной. Выделение наиболее подходящих наборов экологических предикторов целесообразно для конкретных объектов и территорий с последующим анализом качества моделей и биологического смысла полученных результатов.

Использование в анализе коррелированных предикторов, по мнению одних авторов [38], может привести к ошибочным результатам, в то время как другие исследователи считают эффект устранения коллинеарных переменных незначительным [23] или даже нежелательным ввиду возможного удаления важных параметров среды [17]. Решающей в данном вопросе, на наш взгляд, является экспертная оценка результатов моделирования, полученных с использованием полного и ограниченного набора переменных.

Закономерности влияния экологических факторов, установленные в ходе крупномасштабных исследований, могут не подтверждаться при изучении пространственного распределения видов в конкретной местности. Согласно отдельным сообщениям [31], значимость абиотических предикторов расположения биологических объектов и их расселительной способности выше в разрезе крупных территориальных единиц (регион, континент), при этом в местных исследованиях более важны межвидовые взаимодействия. Однако в условиях горных территорий с многочисленными орографическими барьерами для расселения видов закономерности влияния масштаба территории на результаты моделирования могут отличаться от известных.

SDM-модели в основном включают только абиотические предикторы в рамках так называемого биоклиматического моделирования (bioclimate envelope modelling). В то же время, учитывая роль биотических взаимодействий в распределении видов, их принятие во внимание при анализе необходимо для получения биологически значимых результатов [33]. Формализация биотических факторов в моделях распространения видов в настоящее время является важной методической задачей. Сложная орографическая конфигурация района исследования также обуславливает возможность ведущей роли в пространственном распределении биологических объектов фактора доступности территорий, характеризующего расселительную способность видов.

Работы по моделированию распределения горных лесов Кавказа методами пространственного анализа крайне немногочисленны. В основном они посвящены ГИС-картированию лесного покрова или отдельных видов в конкретных регионах [7, 13, 16, 29, 37], редко на Кавказе в целом [20]. Отсутствует четкое понимание закономерностей и экологических предикторов распределения основных лесообразующих пород в регионе.

Данное исследование касается моделирования пространственного распределения на Кавказе сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. – одного из основных лесообразующих видов, имеющего большое ресурсное значение и природоохранную ценность. Объект моделирования – монодоминантные сосновые древостои, представляющие собой устойчивые климаксовые сообщества, индикаторы оптимальных местообитаний *P. sylvestris*. Использование присутствия подобных ценозов в качестве моделируемого события в пикселе анализируемой территории увеличивает вероятность обнаружения вида на прогнозируемых участках в ходе полевой верификации.

Цель исследования – выявить закономерности пространственного распределения сосновых лесов Кавказа в зависимости от масштаба анализируемой территории. Задачи: 1) определить абиотические предикторы для моделирования потенциального распространения сосновых лесов Кавказа; 2) выявить характер влияния абиотических, биотических факторов и способности *P. sylvestris* к расселению на локализацию сосняков в местном (Цен-

тральный Кавказ) и региональном (кавказский экорегион) масштабах. Гипотезы: 1) биотические факторы и способность *P. sylvestris* к расселению являются важными предикторами распределения сосновых лесов Кавказа; 2) пространственный масштаб во многом определяет закономерности воздействия экологических факторов на локализацию сосны в условиях горных территорий.

Объекты и методы исследования

Изучена горная территория площадью 390 тыс. км², пролегающая между Азовским, Черным морями на северо-западе и до Каспийского моря на востоке, от Кумо-Манычской впадины на севере и до границ Армении, Грузии и Азербайджана с Ираном и Турцией на юге (рис. 1) и относящаяся к кавказскому экорегиону.

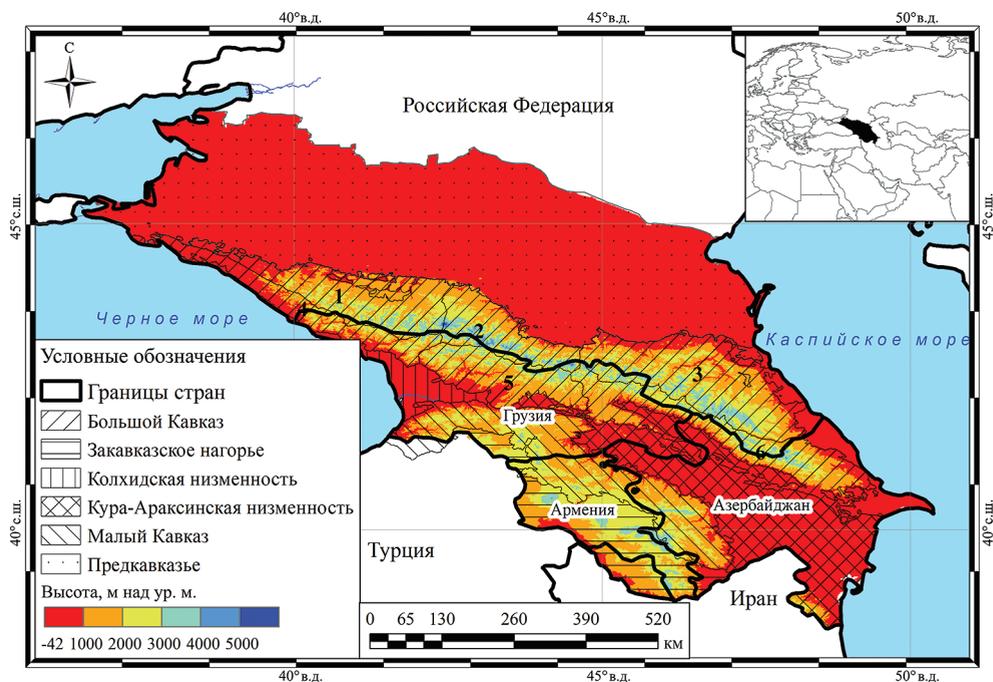


Рис. 1. Расположение и карта-схема района исследования (1, 2, 3 – Западный, Центральный и Восточный Кавказ (части Северного Кавказа) соответственно; 4, 5, 6 – Западное, Центральное и Восточное Закавказье соответственно)

Fig. 1. The location and schematic map of the study area (1, 2, 3 – Western, Central and Eastern Caucasus (parts of the North Caucasus), respectively; 4, 5, 6 – Western, Central and Eastern Transcaucasia, respectively)

Данная территория включает ряд основных климато-орографических областей в границах Российской Федерации, Грузии, Азербайджана и Армении: Предкавказье (Кубано-Приазовская и Терско-Кумская низменности, Ставропольская и Терско-Сунженская возвышенности, горы Минераловодской группы), Большой Кавказ (Западный, Центральный, Восточный), Закавказскую депрессию (Кура-Араксинская и Колхидская низменности), Малый Кавказ и Закавказское (Джавахетско-Армянское) нагорье [8]. Местность отличается разнообразием природно-климатических условий. Климат предгорий-среднегорий

Большого Кавказа – континентальный с теплым летом (Dfb, согласно классификации Кёппена–Гейгера), высокогорий – континентальный с прохладным летом (Dfc) и альпийский (ET) [36]. В отдельных районах Западного Кавказа, Западного Закавказья, а также Колхидской низменности и северо-запада Кура-Араксинской низменности превалирует влажный субтропический (Cfa) и океанический (Cfb) климат. В горах Малого Кавказа и Закавказского нагорья преобладает континентальный климат с теплым летом (Dfb). В связи с нарастанием для Кавказа общей сухости в юго-восточном направлении юго-восток Закавказского нагорья и Кура-Араксинской низменности представляется холодным полуаридным (BSk) [35]. Основные лесообразующие породы кавказского экорегиона – *Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus betulus* L., *P. sylvestris*, *Betula* L. spp. (*B. pendula* Roth, *B. litwinowii* Doluch., *B. pubescens* Ehrh.), *Quercus* L. spp. (*Q. robur* L., *Q. petraea* (Matt.) Liebl., *Q. iberica* Steven ex M. Bieb. и др.), а также *Picea orientalis* (L.) Peterm. и *Abies nordmanniana* (Steven) Spach на западе Большого Кавказа, *Juniperus excelsa* M. Bieb., *J. foetidissima* Willd. и *J. oxycedrus* L. в Закавказском нагорье.

Центральный Кавказ – около 20,5 тыс. км² – занимает наиболее высокогорную часть Большого Кавказа (200–5642 м над ур. м.). Климат горных районов этой территории – континентальный с прохладным летом (Dfc) и альпийский (ET) с возрастающей континентальностью и сухостью на градиенте высоты. Среднегодовое количество осадков здесь около 900 мм, среднесуточная температура – от 12,6 °C в июле до –6,7 °C в декабре (данные метеостанции с. Терскол, 2150 м над ур. м., верховья Баксанского ущелья, Кабардино-Балкарская Республика). На Центральном Кавказе сосредоточены основные сосновые массивы *P. sylvestris* кавказского экорегиона [9, 12], что обусловило выбор данной территории в качестве локального района исследования. Массивы из *B. pendula* и *B. litwinowii* в этой местности в основном образуют верхний лесной пояс, распространяясь также интразонально на лавинных и селевых конусах выноса на градиенте высот 1600–2800 м над ур. м. Древостои *F. orientalis* и *C. betulus* составляют леса предгорий и среднегорий.

Моделирование пространственного распределения *P. sylvestris* проводили в рамках концепции экологических ниш ВАМ [32, 33]. Данная концепция рассматривает 3 группы факторов, определяющих рассредоточение видов: биотические детерминанты (В-фактор, biotic), абиотические предикторы (А-фактор, abiotic) и способность видов к расселению, или фактор доступности территорий, (М-фактор, movement). Концепция ВАМ позволяет изучать влияние перечисленных типов факторов по отдельности (построение А-, ВА- и ВАМ-моделей) и интегрировать модели географического распределения отдельных видов в модели изучаемого объекта [32]. Соответственно, на 1-м этапе исследования мы построили А-модели пространственного распределения *P. sylvestris* на основе только абиотических переменных.

Наш подход к формализации биотического фактора в ВА-моделях заключался в использовании в качестве биотических слоев заранее созданных карт распределения вероятностей обнаружения монодоминантных березняков из *B. pendula* и *B. litwinowii*. Это основные виды-конкуренты *P. sylvestris* в кавказском экорегионе [35]. Основная зона пространственного пересечения 3 пород проходит по верхнему лесному поясу; борьба между ними проявляется также на вырубках, ветровалах, при смене сосновыми лесами березовых древоствоев в

ходе демулационной сукцессии на лавинных и селевых конусах выноса и т. п. Для учета в ВМ-моделях фактора перемещения, географически обозначающего доступные для расселения сосны регионы, рассчитывали расстояние от оптимальных местообитаний сосны (участков с порогом пригодности 0,8), на которых вероятность обнаружения *P. sylvestris* сохранялась выше 0,5 [35]. Полученный растр расстояний использовали в качестве слоя для построения ВМ-моделей.

Основные допущения моделей: расселительная способность вида (фактор перемещения) рассматривается не как биологическая характеристика вида, а с позиции доступности территорий (фрагментированности и изолированности пригодных для заселения участков); не учитывается антропогенный фактор локализации лесов Кавказа.

Точки присутствия *P. sylvestris*, *B. pendula* и *B. litwinowii* на Кавказе получены в ходе экспедиций 2012–2022 гг. и из Глобального информационного фонда по биоразнообразию GBIF [26] (табл. 1). Данные о встречаемости видов отфильтрованы для исключения записей вне естественного ареала и пространственно разрежены после проверки на наличие дубликатов до 1 точки на 1 км² ячейки сетки (функция `clean duplicate` в библиотеке `ntbox` в R). Всего в анализ включено 226 точек присутствия.

Таблица 1

Данные о встречаемости видов, использованные в исследовании
The data on the occurrence of species used in the study

Вид	DOI из GBIF	GBIF-данные	Отфильтрованные GBIF-данные	Экспедиционные данные	Данные в анализе
<i>Pinus sylvestris</i>	10.15468/dl.ymbrx9	147	108	15	123
<i>Betula litwinowii</i>	10.15468/dl.wny9k8	70	52	6	58
<i>B. pendula</i>	10.15468/dl.ezr54q	86	32	13	45
<i>Итого</i>		303	192	34	226

Для сравнительного анализа предикторов (на примере Центрального Кавказа) использовали 2 набора экологических переменных: 1) биоклиматические характеристики BioClim базы WorldClim2 [42] и данные цифровой модели рельефа SRTM [39]; 2) климатические и топографические переменные ENVIREM (ENVIronmental Rasters for Ecological Modeling – набор слоев окружающей среды для экологического моделирования) [25, 40]. При отборе переменных анализировали также результаты моделирования с использованием полных наборов предикторов (модели ENVIREM и BioClim+SRTM) и наборов после устранения высоко коррелирующих переменных (модели ENVIREM_VIF и BioClim+SRTM_VIF). В последнем случае для ограничения переменных применяли тест VIF (Variance Inflation Factor – фактор инфляции дисперсии) в R с порогом $VIF \leq 5$ (параметры не коррелируют или умеренно коррелируют между собой).

Разрешение полученных слоев для региональных SDM-моделей – 1 км/пикс. Слои для построения локальных моделей обрезаны по маске Центрального Кавказа (пакет R `dismo` [27]) и понижены в разрешении до 30 м/пикс. методом бикубической интерполяции сплайнами.

В качестве основного инструмента моделирования использована программа Maxent ver. 3.4.3 [18] в пакете R dismo [28] как один из наиболее эффективных, простых и надежных методов моделирования по точкам присутствия [34]. Применяли настройки программы: 10 000 фоновых точек; 5 репликаций при 20 % точек присутствия в качестве тестовой выборки; типы функций L, H, Q, LQ и LQH; диапазон множителя регуляризации 0,5–2,0 с шагом 0,5; максимум итераций – 500. Оптимальные модели из 20 для каждого набора предикторов (BioClim+SRTM и ENVIREM) определены в пакете ENMeval в R с использованием информационного критерия Акаике AICc [15], разницы между AICc и его минимальным значением deltaAICc, непрерывного индекса Бойса CBI [19], а также площади под операционной кривой приемника по данным обучения AUCtrain. Итоговые модели с наибольшими CBI и AUCtrain (площадь под операционной кривой приемника по данным обучения) и наименьшими AICc и deltaAICc представлены в табл. 2.

Таблица 2

Прогностическая эффективность и настройки оптимальных моделей Maxent для 2 наборов экологических переменных
The predictive performance and settings of optimal Maxent models for 2 sets of environmental variables

Набор переменных	AICc	DeltaAICc	CBI	AUCtrain	Тип функции	RM
BioClim+SRTM	1245,8	0	0,96	0,99	LQ	0,5
ENVIREM	2168,5	0	1,00	0,99	LQH	0,5

Примечание: RM, regularization multiplier – множитель регуляризации.

Важность предикторов оценивали по их процентному вкладу в модели Maxent и коэффициенту пермутации. Диапазоны оптимальных значений переменных получены из кривых отклика. Для лучших местообитаний использовали высокий порог пригодности 0,8, позволяющий снизить вероятность ложноположительных результатов. Для потенциальных местообитаний – 0,5. Прогностические карты распределения *P. sylvestris* создавали с помощью шкалы вероятности встречаемости вида от 0 до 1 в цветовой градации Maxent. Для этого выходные файлы Maxent были преобразованы в файлы netCDF с визуализацией в пакете tMap в R.

Результаты исследования и их обсуждение

Выбор переменных окружающей среды. Согласно значениям AUC, модели BioClim+SRTM и BioClim+SRTM_VIF показали высокую прогностическую надежность (табл. 3). Вклад не менее 10–20 % в построение модели BioClim+SRTM вносят 6 переменных, из которых наиболее весомы bio13 (количество осадков самого влажного месяца) и bio1 (среднегодовая температура). Значения bio13 в оптимальных местообитаниях сосны в целом соответствуют диапазону среднемесячных осадков на Большом Кавказе в наиболее влажный весенне-летний период (90–120 мм с мая по июль). Интерпретация пригодности местообитаний сосны по параметру bio1 с диапазоном –5 ... +3 °C вызывает затруднение.

Таблица 3

**Вклад переменных BioClim и SRTM в модели Maxent пространственного
распределения сосновых лесов на Центральном Кавказе**
**The contribution of BioClim and SRTM variables to the Maxent models of spatial
distribution of pine forests in the Central Caucasus**

BioClim+SRTM				BioClim+SRTM_VIF				
Переменная	PC, %	PI, %	Значение*	Переменная	PC, %	PI, %	Значение*	VIF
Bio13, мм	21,4	2,3	115–120	Bio15, %	50,1	70,5	23–25	2,44
Bio1, °C	19,7	15,4	–5...+3	Bio9, °C	41,3	25,4	–7...–3	2,73
Bio19, мм	12,1	0	180–190	Slope, °	6,7	3,4	3–10	2,55
Bio15, %	11,2	68,7	23–25	Aspect, °	2,3	0,6	0; 350	1,00
Bio14, мм	10,9	1,8	50–55	–	–	–	–	–
Bio18, мм	10,1	0,5	330–340	–	–	–	–	–
Slope, °	2,6	0,1	15–25	–	–	–	–	–
Aspect, °	1,1	0,1	0; 350	–	–	–	–	–
Bio9, °C	0	0	–7...–3	–	–	–	–	–
AUC±SD	0,99±0,002			AUC±SD	0,98±0,007			

Примечание: PC, percent contribution – процентный вклад переменной в построение моделей; PI, permutation impotence – коэффициент пермутации. *Диапазон оптимальных значений параметров (0,8 – порог пригодности) из кривых отклика. Bio14 – количество осадков в наиболее сухой месяц; bio18 и bio19 – количество осадков в наиболее теплый и холодный кварталы соответственно; bio15 – сезонность осадков; bio9 – средняя температура наиболее сухого квартала; Slope – уклон; Aspect – экспозиция склона. Переменные BioClim приведены по [35]. AUC±SD – площадь под операционной кривой приемника±стандартное отклонение.

Интерпретация пригодности местообитаний сосны по параметру bio1 с диапазоном –5 ... +3 °C вызывает затруднение. На Кавказе устойчивые отрицательные значения среднегодовой температуры отмечены выше 2300–2500 м над ур. м. [8], т. е. у верхней высотной границы фактического распространения сосновых лесов. Диапазон оптимальных значений bio18 характеризует *P. sylvestris* как относительно засухоустойчивый вид, что подтверждают литературные данные [41]. Интерпретация влияния предикторов bio14 и bio19, характеризующих количество осадков в наиболее холодный период, учитывая зимний покой *P. sylvestris*, вызывает затруднение.

Тест VIF ограничил число предикторов в модели BioClim+SRTM_VIF до 4. Параметры bio13, bio1 и bio19 были исключены из анализа как мультиколлинеарные (резко увеличивающие дисперсию оценки). Согласно модели BioClim+SRTM_VIF, наибольшее значение для распространения монодоминантных сосняков на Центральном Кавказе имеет сезонность осадков bio15 с узким диапазоном оптимальных значений 23–25 %. Влияние данного фактора, вероятно, было «сглажено» за счет корреляции с удаленными из анализа предикторами. При этом в обеих моделях для bio15 свойствен крайне высокий коэффициент пермутации, отражающий зависимость точности моделей от изменения конкретной переменной в выборке тренировочных точек. Вторым по значимости предиктором модели является параметр bio9, воздействие которого в полной модели также было замаскировано. В обеих моделях топографические переменные крутизны и экспозиции склонов внесли наименьший вклад. При этом модель BioClim+SRTM прогнозирует вероятность обнаружения *P. sylvestris* более 80 % на покатых и средне крутых склонах (по классификации уклона поверхности в горах [6]), модель BioClim+SRTM_VIF – на пологих

склонах. Обе модели предсказывают локализацию оптимальных местообитаний вида в северных частях.

Таким образом, полная модель BioClim+SRTM отличается большим числом предикторов с вкладом 10–20 %, наличием трудно интерпретируемых параметров в ряду случаев несоответствия оптимальных значений переменных фактической локализации сосновых лесов, а также сглаживанием влияния высоко значимого (согласно коэффициенту пермутации) фактора bio15, что свидетельствует не в пользу ее выбора для дальнейшего анализа.

Модели ENVIREM и ENVIREM_VIF, согласно значениям AUC, также показали высокую надежность прогноза (табл. 4).

Таблица 4

Вклад переменных ENVIREM в модели Maxent пространственного распределения сосновых лесов на Центральном Кавказе
The contribution of ENVIREM variables to the Maxent models of spatial distribution of pine forests in the Central Caucasus

ENVIREM				ENVIREM_VIF				
Переменная	PC, %	PI, %	Значение	Переменная	PC, %	PI, %	Значение	VIF
TRI	36,8	18,0	250–280	TRI	45,5	13,8	200–290	4,02
Continentality	24,2	14,8	17–18	PETDriestQuarter	44,8	44,7	21–35	4,90
PETDriestQuarter	21,1	35,0	21–35	EmbergerQ	9,2	37,2	110–115	4,35
AridityIndex-Thornthwaite	12,6	0,1	0–2	PETColdestQuarter	0,5	4,3	0–15	4,91
EmbergerQ	4,6	30,8	110–115	–	–	–	–	–
PETColdestQuarter	0	0,1	14–15	–	–	–	–	–
AUC±SD	0,99±0,003			AUC±SD	0,99±0,003			

Примечание: TRI – индекс неровности рельефа; PETDriestQuarter и PETColdestQuarter – среднемесячная потенциальная эвапотранспирация самых засушливого и холодного кварталов соответственно, мм/мес.; continentality – разница средних температур самых теплого и холодного месяцев, °C; embergerQ – плувиотермический коэффициент Эмбергера; aridityIndexThornthwaite – индекс засушливости Торнтвейта. Переменные ENVIREM приведены по [40].

Обе модели отличаются высоким вкладом топографического предиктора TRI, количественно характеризующего локальную расчлененность (неоднородность) рельефа. Значение TRI возрастает с увеличением крутизны склона [36], коррелируя с параметром Slope из набора данных SRTM. При этом оптимальный диапазон значений TRI в местообитаниях *P. sylvestris* соответствует умеренно крутым склонам (moderately rugged по классификации [36]), что точнее отражает реальную локализацию сосняков Центрального Кавказа. Высокий вклад в построение обеих моделей ENVIREM вносит также PETDriestQuarter с оптимальными значениями в интервале довольно низких величин. Данный параметр зависит от количества осадков и температуры воздуха, коррелируя с переменными bio9 и bio14 из набора BioClim. Индекс засушливости Торнтвейта и континентальность климата со вкладом более 10 % в полную модель ENVIREM удалены из модели ENVIREM_VIF как высоко коллинеарные. При этом оптимальные значения индекса Торнтвейта соответствуют субгумидному типу климата (по классификации [30]), значения параметра continentality – умеренно выраженному континентальному климату, что в целом характерно для горных районов Центрального Кавказа. Отсечение данных переменных в модели

ENVIREM_VIF привело к увеличению вклада параметра embergerQ с высоким коэффициентом пермутации в обеих моделях. Оптимальные значения этого параметра для местообитаний *P. sylvestris* соответствуют субгумидному типу климата (по классификации [22]), аналогичному согласно индексу Торнтвейта.

Таким образом, несмотря на совпадение отдельных предикторов (Slope и TRI, bio9 и PETDriestQuarter), модели BioClim+SRTM отличаются от моделей ENVIREM по набору основных значимых переменных. Для моделей ENVIREM характерно меньшее число предикторов со вкладом выше 10 %, а также относительно несложная интерпретация параметров по существующим шкалам [22, 30, 36]. Выше также степень соответствия оптимальных значений предикторов природно-климатическим условиям в местообитаниях *P. sylvestris*, в т. ч. для топографического параметра TRI. Климатические предикторы ENVIREM, такие как embergerQ и параметры эвапотранспирации, напрямую связаны с физиологическими и экологическими процессами в растительном покрове и эффективны для прогнозирования распределения биологических объектов [14, 40]. Кроме того, некоторые параметры объединяют в значительной степени коррелированные в горных условиях переменные, зависимые от интегрального фактора высоты над уровнем моря: TRI (высота над уровнем моря и крутизна склонов), embergerQ (температура и эвапотранспирация), aridityIndexThorntwaite (осадки и эвапотранспирация). Их использование в SDM-моделях, на наш взгляд, вносит вклад в решение проблемы большой коллинеарности экологических переменных для горных территорий. Перечисленные преимущества во многом определяют целесообразность применения данного набора предикторов в целях построения ВАМ-моделей пространственного распределения сосновых лесов.

Преимуществом ENVIREM_VIF по сравнению с ENVIREM является меньшее число анализируемых предикторов с большим вкладом, а также устранение высоко коррелирующих переменных aridityIndexThorntwaite и continentality, маскирующих влияние предиктора embergerQ. Последний имеет значительный коэффициент пермутации в обеих моделях, а также может логически заменить индекс Торнтвейта при характеристике типа климата в районе исследования.

Закономерности локализации сосновых лесов Кавказа в зависимости от масштаба исследуемой территории. Все модели пространственной локализации монодоминантных сосновых древостоев на Кавказе показали высокую прогностическую точность согласно значениям AUC (табл. 5).

Таблица 5

Вклад основных экологических переменных в модели Maxent локализации *Pinus sylvestris* на Кавказе
The contribution of key environmental variables to the Maxent model of *Pinus sylvestris* localization in the Caucasus

Переменная	А-модель			ВА-модель			ВАМ-модель		
	PC, %	PI, %	Значение	PC, %	PI, %	Значение	PC, %	PI, %	Значение
<i>Центральный Кавказ</i>									
TRI	45,5	13,8	200–300	24,6	19,7	260,0–290	5,7	30,6	260,0–290
PETDriestQuarter, мм/мес.	44,8	44,7	21–35	34,8	52,5	21,0–35	8,8	48,8	22,0–35
EmbergerQ	9,2	37,2	110–115	1,7	6,2	110,0–115	0,2	0,6	110,0–115
<i>Betula litwinowii</i>	–	–	–	31,2	2,2	0,8–1	7,7	3,0	0,8–1

Окончание табл. 5

Переменная	А-модель			ВА-модель			ВАМ-модель		
	PC, %	PI, %	Значение	PC, %	PI, %	Значение	PC, %	PI, %	Значение
<i>B. pendula</i>	–	–	–	4,8	0,1	0,8–1	5,5	0,5	0,8–1
Подвижность вида, км	–	–	–	–	–	–	71,8	12,1	0–3
AUC±SD	0,99±0,003			0,99±0,002			0,99±0,002		
<i>Кавказ</i>									
TRI	66,7	42,4	80–550	19,9	4,6	350–550	15,9	22,7	80–600
PETDriestQuarter, мм/мес.	12,2	13,1	15–20	0,4	2,0	15–20	0,1	0,6	15–20
<i>Betula litwinowii</i>	–	–	–	25,3	17,1	0,2–1	26,9	6,9	0,2–1
<i>B. pendula</i>	–	–	–	32,2	38,9	0,2–1	10,4	10,4	0,3–1
Подвижность вида, км	–	–	–	–	–	–	39,5	27,0	0–10
AUC±SD	0,97±0,003			0,98±0,002			0,98±0,002		

Примечание: Встречаемость *Betula litwinowii* и *B. pendula* – вероятность обнаружения видов берез на участках с порогом пригодности среды обитания 0,8 для *Pinus sylvestris*; подвижность вида – расстояние от оптимальных местообитаний сосны, на которых вероятность обнаружения вида сохранялась выше 0,5.

Согласно локальной А-модели, основными абиотическими предикторами распространения сосновых лесов являются TRI и PETDriestQuarter, в меньшей степени – embergerQ. Значения данных параметров характеризуют оптимальные местообитания *P. sylvestris* на умеренно крутых склонах в условиях субгумидного климата. При этом площадь оптимальных местообитаний сосновых древостоев на Центральном Кавказе составляет 83 % от таковой в границах всего кавказского экорегиона (табл. 6). Концентрирование оптимальных местообитаний *P. sylvestris* на Центральном Кавказе подтверждено данными наземных наблюдений и результатами картографирования лесов [9, 12]. Эта закономерность может быть связана с локализацией в указанном районе сосновых древостоев в межледниковую эпоху и их постепенным расселением из высокогорных рефугиумов, о наличии которых здесь пишут исследователи [3, 13]. Определенное значение при этом может иметь высокий уровень горно-механической изоляции, препятствующий быстрому расселению сосны. В пользу последнего свидетельствуют результаты геногеографического анализа, показавшие обособление популяций *P. sylvestris* из Приэльбрусья и Карачаево-Черкессии на уровне географических рас [9].

Таблица 6

Площади пригодных и оптимальных местообитаний сосновых лесов Кавказа согласно моделям Maxent
The areas of suitable and optimal habitats of pine forests of the Caucasus according to Maxent models

Регион	Территория, тыс. км ²					
	пригодная			оптимальная		
	А-модель	ВА-модель	ВАМ-модель	А-модель	ВА-модель	ВАМ-модель
Центральный Кавказ	19,5	18,8	17,6	7,7	6,9	5,3
Кавказ	41,3	30,9	21,1	9,3	8,9	5,5

На региональном уровне потенциальное распространение сосновых лесов, согласно А-модели, в основном определяется топографическим фактором TRI на фоне относительно низкого вклада климатических предикторов. При этом оптимальные местообитания *P. sylvestris* на Кавказе в целом характеризуются широким диапазоном значений TRI (склоны от почти ровных до сильно крутых по классификации [36]) в районах с невысокой среднемесячной потенциальной эвапотранспирацией сухого квартала. Широкий диапазон экологической толерантности *P. sylvestris* к основным факторам среды и относительная независимость вида от климатических параметров подтверждены также ранее проведенными исследованиями сосняков в Республике Дагестан [5]. Отмечена засухоустойчивость *P. sylvestris* в Турции [41] и толерантность вида к избыточному увлажнению на Южном Урале [11].

Соответственно выявленным значениям ведущих предикторов основные массивы сосновых лесов Центрального Кавказа прогнозируются по горным ущельям в менее влагообеспеченных западных районах на склонах разной экспозиции Главного Кавказского и Бокового хребтов (рис. 2, а). Предсказание распространения сосновых древостоев на южных склонах, интенсивно используемых ранее под горные пастбища, подтверждается наблюдаемым в настоящее время активным заселением этих территорий подростом *P. sylvestris* в условиях резкого снижения поголовья выпасаемого скота.

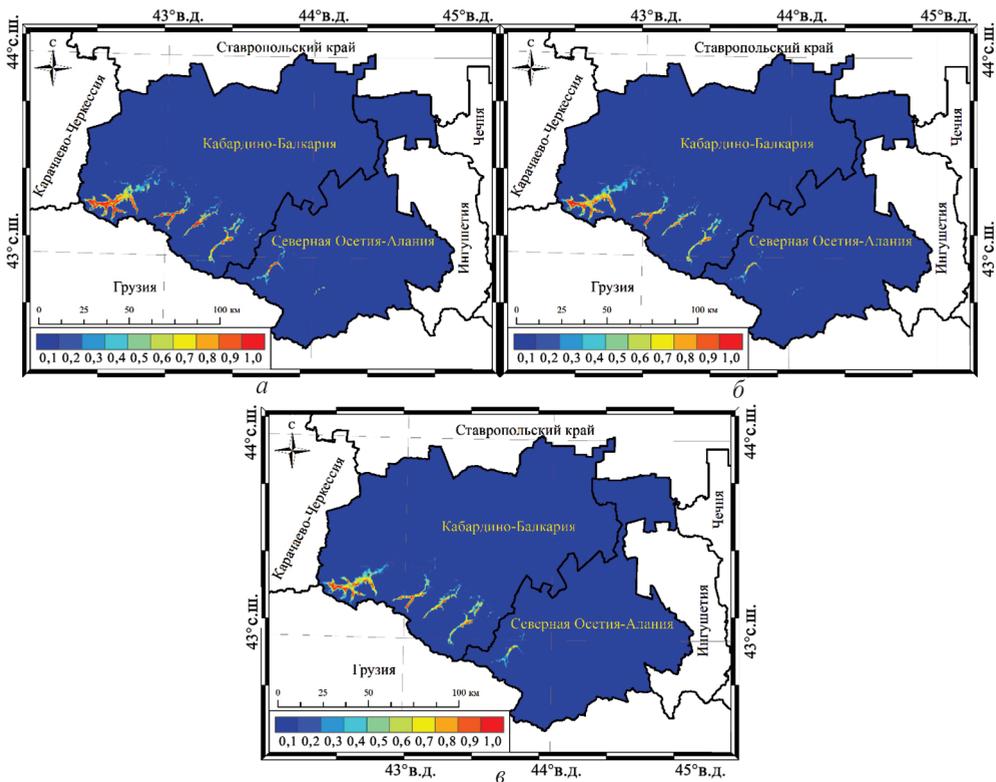


Рис. 2. Карты потенциального распространения *Pinus sylvestris* на Центральном Кавказе согласно А-модели (а), ВА-модели (б) и ВАМ-модели (в). 0,1–1 – вероятность обнаружения вида

Fig. 2. The maps of potential distribution of *Pinus sylvestris* in the Central Caucasus according to the A-model (a), VA-model (b) and BAM-model (c). 0.1–1 is the probability of the species occurrence

Места, оптимальные для *P. sylvestris* на Кавказе, широко представлены в среднегорьях-высокогорьях всего экорегиона с разнообразными климатическими и орографическими условиями (рис. 3, а).

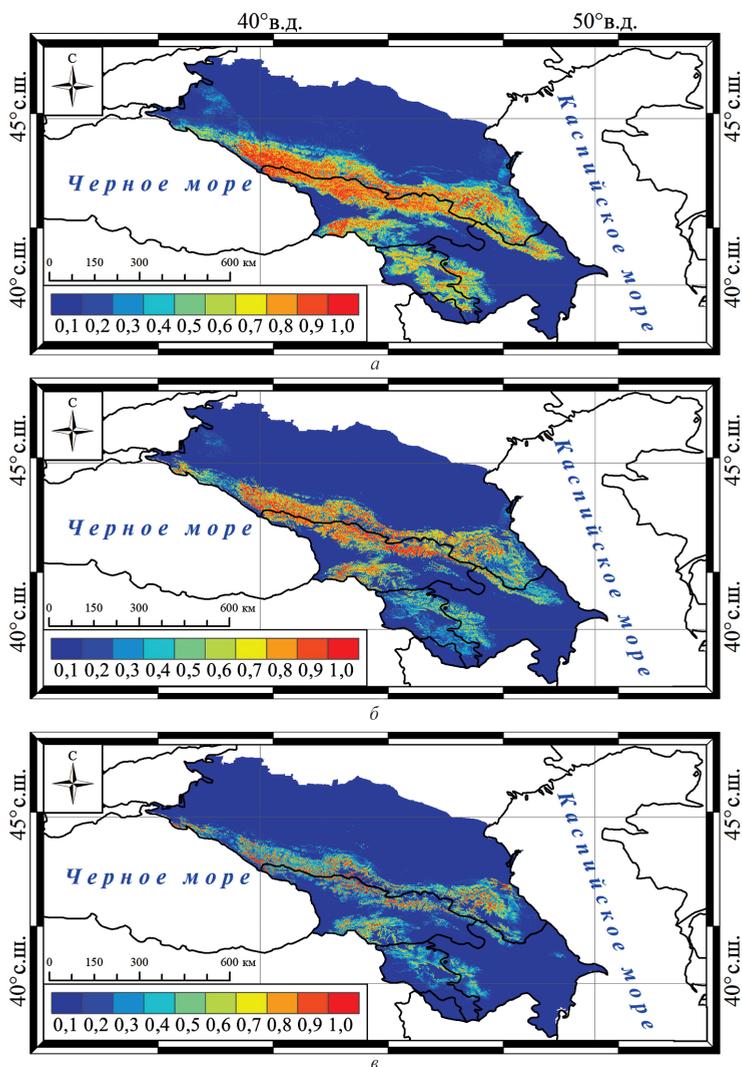


Рис. 3. Карты потенциального распространения *Pinus sylvestris* на Кавказе согласно А-модели (а), ВА-модели (б) и ВАМ-модели (в)

Fig. 3. The maps of potential distribution of *Pinus sylvestris* in the Caucasus according to the A-model (а), VA-model (б) and BAM-model (в)

Согласно локальной ВА-модели, большое значение в пространственном распределении сосновых лесов имеет конкуренция со стороны *B. litwinowii* со вкладом около 31 %. Территории, оптимальные для произрастания сосновых лесов на Центральном Кавказе, также с высокой вероятностью (0,8–1,0) могут быть заняты горными березняками.

B. litwinowii и *B. pendula* часто образуют смешанные древостои верхнего лесного пояса гор Кавказа, ниже которого расположен пояс моноклимадных сосновых или березово-сосновых насаждений. В то же время биотические предикторы локальной ВА-модели характеризуются низким коэффициентом

пермутации, а значимость абиотических факторов (TRI и PETDriestQuarter) в распространении сосны в локальной ВА-модели остается достаточно высокой. Как светолюбивый вид *P. sylvestris* избегает конкуренции благодаря расположению взрослых деревьев в верхнем ярусе леса, исключая подавление со стороны других видов [21, 27]. Пионерный характер сосны позволяет ей закрепиться на ранней стадии сукцессии с последующим занятием верхнего яруса древостоев [21]. Так, в пихтово-буковых лесах на северо-западе Турции сосна демонстрирует случайное распределение и пространственную ассоциацию с другими видами, что свидетельствует об отсутствии выраженного угнетающего эффекта со стороны сопутствующих видов [21]. В снижении конкуренции *P. sylvestris* с другими видами, вероятно, имеет значение также ее экологическая пластичность и способность занимать относительно мало пригодные местообитания.

Оптимальные значения абиотических переменных в локальной ВА-модели в целом сохраняются, за исключением диапазона значений TRI, нижняя граница которого под влиянием фактора конкуренции сместилась в область умеренно крутых склонов (по [36]). Соответственно, прогнозируемая локальной ВА-моделью площадь оптимальных местообитаний *P. sylvestris* сократилась на 10,4 % – достаточно равномерно в прежних местах локализации вида (рис. 2, б).

С увеличением анализируемой территории до регионального уровня влияние климатических и орографических факторов уступает суммарному воздействию межвидовой конкуренции. С другой стороны, вероятность обнаружения *B. pendula* и *B. litwinowii* в местообитаниях, оптимальных для сосны, варьирует в широких пределах – от 0,2 до 1,0. Значимое воздействие на распределение *P. sylvestris*, согласно региональной ВА-модели, сохраняет параметр TRI, нижние значения которого перешли в область умеренно крутых склонов на больших высотах. Площадь оптимальных местообитаний сосны на Кавказе под влиянием фактора межвидовой конкуренции уменьшилась на 4 %, площадь потенциально пригодных местообитаний – на 25 % (рис. 3, б).

Способность *P. sylvestris* к расселению, или фактор доступности территорий, играет большую роль в распространении вида согласно обеим ВА-моделям, однако в локальном масштабе влияние данного предиктора значительно выше (вклад около 72 %). TRI и межвидовая конкуренция сохраняют значимое влияние на распределение сосновых лесов в региональном масштабе. Подвижность сосны на локальном уровне ограничена 0–3 км от оптимальных местообитаний, в региональном масштабе данный показатель достигает 0–10 км. Данные результаты соответствуют приведенным сведениям о низкой скорости расселения *P. sylvestris* [9]. Относительно ВА-модели площадь оптимальных для вида территорий на Центральном Кавказе уменьшилась на 23 %, составив 5,3 тыс. км², что немногим меньше размера лучших местообитаний сосны на Кавказе.

Выявленные закономерности противоречат теории о преобладании роли биоклиматических переменных и фактора мобильности в крупномасштабных моделях распространения видов и большему значению межвидовых взаимодействий на локальном уровне [31]. На наш взгляд, эти несоответствия связаны со спецификой исследований в горах, где расселению видов в первую очередь препятствует локальная горно-механическая изоляция.

Заключение

Модели ENVIREM пространственного распределения сосновых лесов Центрального Кавказа выгодно отличаются от моделей BioClim+SRTM меньшим числом значимых предикторов со вкладом более 10 %, несложной интерпретацией переменных по существующим шкалам, соответствием оптимальных значений предикторов природно-климатическим условиям района исследования и фактическому распределению сосняков, а также высоким вкладом топографического параметра, что соответствует логике исследования в горах. Устранение мультиколлинеарных переменных с помощью теста VIF привело к выделению меньшего числа значимых предикторов без усложнения интерпретируемости результатов. Соответственно, набор переменных ENVIREM, отобранных с использованием теста VIF, был назван наиболее подходящим для моделирования распространения сосняков Кавказа.

Основными абиотическими предикторами локализации сосновых лесов Центрального Кавказа являются индекс неровности рельефа TRI и среднемесячная потенциальная эвапотранспирация самого сухого квартала PETDriestQuarter, оптимальные значения которых соответствуют достаточно засушливым участкам умеренно крутых склонов. Вклад данных факторов остается высоким в ВА-модели (около 59 %) с учетом фактора конкуренции со стороны горных березняков (примерно 36 %). В локальной ВАМ-модели наиболее выражено влияние фактора доступности территорий (72 %), однако для абиотических предикторов сохраняется высокий коэффициент пермутации (31–49 %). В региональном масштабе доля основных абиотических факторов (TRI и PETDriestQuarter) в ВА-модели не превышает 20 %. Большее значение для распространения сосновых лесов на Кавказе в целом имеет межвидовая конкуренция (57,5 %). Вклад фактора доступности территорий в построение региональной ВАМ-модели (39 %) в 2 раза меньше по сравнению с локальной моделью. Таким образом, с увеличением анализируемой территории значение абиотических переменных и фактора подвижности в распространении *P. sylvestris* на Кавказе снижается, возрастает роль межвидовых взаимодействий. На локальном уровне, напротив, местоположение сосновых лесов в большей степени определяется биоклиматическими параметрами и доступностью территорий, что в целом логично, учитывая высокий уровень локальной горно-механической изоляции.

Распространение основных массивов сосняков Центрального Кавказа спрогнозировано по горным склонам ущелий в наиболее засушливых западных районах. На Кавказе в целом потенциальные местообитания *P. sylvestris* широко представлены в горных районах с разнообразными климатическими и орографическими условиями. При этом, согласно ВАМ-моделям, площадь оптимальных местообитаний вида на Центральном Кавказе составляет около 96 % от таковой для всего экорегиона. Расположение здесь основы кавказского ареала сосны может быть обусловлено локализацией на данной территории межледниковых рефугиумов вида и медленным расселением сосны из-за горно-механической изоляции (подвижность вида – 0–3 км от оптимальных участков).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Акатов В.В., Акатов П.В., Майоров С.В. Тенденции изменения высотного ареала пихты нордмана на Западном Кавказе (бассейн р. Белая) // Изв. Рос. акад. наук. Сер.: Географич. 2013. № 2. С. 104–114.
- Akatov V.V., Akatov P.V., Majorov S.V. Trends in Altitude Area of Nordmann Fir in the Western Caucasus (Basin of Belaya River) in the Relation with the Global Warming Issue. *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya: Geograficheskaya*, 2013, no. 2, pp. 104–114. (In Russ.).
2. Бебия С.М. Лесные ресурсы Черноморского побережья Кавказа: проблемы и перспективы их рационального использования // Сиб. лесн. журн. 2015. № 1. С. 9–24.
- Bebia S.M. Forest Resources of the Caucasian Black Sea Coast: Problems and Prospects of Rational Use. *Sibirskij lesnoj zhurnal* = Siberian Journal of Forest Science, 2015, no. 1, pp. 9–24. (In Russ.).
3. Галушко А.И. Основные рефугиумы и реликты в высокогорной флоре западной части Центрального Кавказа // Проблемы ботаники. Растительный мир высокогорий и его освоение. Л.: Наука, 1974. Т. 12. С. 19–26.
- Galushko A.I. Main Refugia and Relics in the Highland Flora of the Western Part of the Central Caucasus. *Problems of Botany. Highland Flora and Its Development*. Leningrad, Nauka Publ., 1974, vol. 12, pp. 19–26. (In Russ.).
4. Горнов А.В., Горнова М.В., Тихонова Е.В., Шевченко Н.Е., Кузнецова А.И., Ручинская Е.В., Тебенкова Д.Н. Оценка сукцессионного статуса хвойно-широколиственных лесов европейской части России на основе популяционного подхода // Лесоведение. 2018. № 4. С. 243–257.
- Gornov A.V., Gornova M.V., Tikhonova E.V., Shevchenko N.E., Kuznetsova A.I., Ruchinskaya E.V., Tebenkova D.N. Population-Based Assessment of Succession Stage of Mixed Forests in European Part of Russia. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2018, no. 4, pp. 243–257. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0024114818040083>
5. Ермаков Н.Б., Абдурахманова З.И., Потепенко И.Л. К проблеме синтаксономии сосновых лесов (*Pinus sylvestris* var. *hamata*) с участием бореальных флористических элементов в Дагестане (Северный Кавказ) // Turczaninowia. 2019. Т. 22, № 4. С. 154–171.
- Ermakov N.B., Abdurakhmanova Z.I., Potapenko I.L. To the Problem of Syntaxonomy of Pine Forests (*Pinus sylvestris* var. *hamata*) with the Participation of Boreal Floristic Elements in Dagestan (North Caucasus). *Turczaninowia*, 2019, vol. 22, no. 4, pp. 154–171. (In Russ.). <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.4.16>
6. Жучкова В.К., Раковская Э.М. Методы комплексных физико-географических исследований. М.: Академия, 2004. 368 с.
- Zhuchkova V.K., Rakovskaya E.M. *Methods of Complex Physical and Geographical Research*. Moscow, Akademiya Publ., 2004. 368 p. (In Russ.).
7. Комарова А.Ф., Куксина Н.В., Зудкин А.Г. Картографирование темнохвойных лесов Северо-Западного Кавказа методом нейронных сетей // Современ. проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2016. Т. 13, № 5. С. 157–166.
- Komarova A.F., Kuksina N.V., Zudkin A.G. Mapping of the North-West Caucasus Dark-Coniferous Forests with Neural Network Approach. *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*, 2016, vol. 13, no. 5, pp. 157–166. (In Russ.). <https://doi.org/10.21046/2070-7401-2016-13-5-157-166>
8. Мильков Ф.Н. Физическая география СССР. Общий обзор. Европейская часть СССР. Кавказ. М.: Мысль, 1976. 448 с.
- Milkov F.N. *Physical Geography of the USSR. General Overview. European Part of the USSR. The Caucasus*. Moscow, Mysl' Publ., 1976. 448 p. (In Russ.).
9. Петрова И.В., Санников С.Н., Темботова Ф.А., Санникова Н.С., Фарзалиев В.С., Моллаева М.З., Егоров Е.В. Геноеография популяций *Pinus sylvestris* L. Большого Кавказа и Крыма // Экология. 2017. № 6. С. 431–439.

Petrova I.V., Sannikov S.N., Tembotova F.A., Sannikova N.S., Farzaliev V.S., Molaeva M.Z., Egorov E.V. Genogeography of Populations of *Pinus sylvestris* L. of the Greater Caucasus and Crimea. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*, 2017, no. 6, pp. 431–439. (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S036705971706004X>

10. Пукинская М.Ю., Кессель Д.С., Щукина К.В. Усыхание пихто-ельников Тебердинского заповедника // Ботан. журн. 2019. Т. 104, № 3. С. 337–362.

Pukinskaya M.Yu., Kessel D.S., Shchukina K.V. Drying of Fir-Spruce Forests of the Teberda Nature Reserve. *Botanicheskij zhurnal*, 2019, vol. 104, no. 3, pp. 337–362. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619030062>

11. Рахматуллина И.Р., Рахматуллин З.З., Латыпов Е.Р. Моделирование условий произрастания и анализ вклада факторов в формирование высокобонитетных насаждений сосны (*Pinus sylvestris* L.) в программе Maxent (на примере Бугульминско-Белебеевской возвышенности в пределах Республики Башкортостан) // Природообустройство. 2017. № 3. С. 104–111.

Rakhmatullina I.R., Rakhmatullin Z.Z., Latypov E.R. Simulation of Growing Conditions and Analysis of Factors Contribution in Formation of High Bonitet Plantings of Pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Program Maxent (by the Example of the Bugulminsko-Belebeevsky Upland within the Republic of Bashkortostan). *Prirodoobustrojstvo*, 2017, no. 3, pp. 104–111. (In Russ.).

12. Темботова Ф.А., Пшегузов Р.Х., Тлупова Ю.М., Темботов Р.Х., Ахомготов А.З. Состояние лесных экосистем горных территорий Кабардино-Балкарии по данным дистанционного зондирования // Изв. Рос. акад. наук. Сер.: Географич. 2012. № 6. С. 89–97.

Tembotova F.A., Pshegusov R.Kh., Tlupova Yu.M., Tembotov R.Kh., Akhomgotov A.Z. The Data on Remote Sensing and Possibility of Their Use to Evaluate the Performance of Forest Ecosystems in Mountain Territories (a Case Study of the Kabardino-Balkar Republic). *Izvestiya Rossijskoj Akademii Nauk. Seriya: Geograficheskaya*, 2012, no. 6, pp. 89–97. (In Russ.).

13. Тумаджанов И.И. История лесов Северного Кавказа в голоцене // Вопросы голоцена. Вильнюс, 1961. С. 249–266.

Tumadzhyanov I.I. History of the North Caucasus Forests in the Holocene. *Voprosy golotsena*. Vilnius, 1961, pp. 249–266. (In Russ.).

14. Adhikari D., Singh P.P., Tiwary R., Barik S., Barik S.K. Modelling the Environmental Niche and Potential Distribution of *Magnolia campbellii* Hook. f. & Thomson for its Conservation in the Indian Eastern Himalaya. *Plants of Commercial Values*. India, New Delhi, New India Publ. Agency, 2019, pp. 79–88.

15. Akaike H. A New Look at the Statistical Model Identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 1974, vol. 19, iss. 6, pp. 716–723. <https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>

16. Akobia I., Janiashvili Z., Metreveli V., Zazanashvili N., Batsatsashvili K., Ugrekheidze K. Modelling the Potential Distribution of Subalpine Birches (*Betula* spp.) in the Caucasus. *Community Ecology*, 2022, vol. 23, pp. 209–218. <https://doi.org/10.1007/s42974-022-00097-4>

17. Araújo M.B., Peterson A.T. Uses and Misuses of Bioclimatic Envelope Modeling. *Ecology*, 2012, vol. 93, iss. 7, pp. 1527–1539. <https://doi.org/10.1890/11-1930.1>

18. Baldwin R.A. Use of Maximum Entropy Modeling in Wildlife Research. *Entropy*, 2009, vol. 11, no. 4, pp. 854–866. <https://doi.org/10.3390/e11040854>

19. Boyce M.S., Vernier P.R., Nielsen S.E., Schmiegelow F.K.A. Evaluating Resource Selection Functions. *Ecological Modelling*, 2002, vol. 157, iss. 2–3, pp. 281–300. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00200-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00200-4)

20. Buchner J., Yin H., Frantz D., Kuemmerle T., Askerov E., Bakuradze T., Bleyhl B., Elizbarashvili N., Komarova A., Lewińska K.E., Rizayeva A., Sayadyan H., Tan B., Tepanosyan G., Zazanashvili N., Radeloff V.C. Land-Cover Change in the Caucasus Mountains Since 1987

Based on the Topographic Correction of Multi-Temporal Landsat Composites. *Remote Sensing of Environment*, 2020, vol. 248, art. no. 111967. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.111967>

21. Çoban S. Spatial Stand Structure Analysis of Uludağ Fir Forests in the Northwest of Turkey. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2020, vol. 18(5), pp. 7353–7367. https://doi.org/10.15666/aeer/1805_73537367

22. Daget Ph., Ahdali L., David P. Mediterranean Bioclimate and its Variation in the Palaearctic Region. *Mediterranean-Type Ecosystems. Tasks for Vegetation Science*. Dordrecht, Springer, 1988, vol. 19, pp. 139–148. https://doi.org/10.1007/978-94-009-3099-5_6

23. De Marco P.J., Nóbrega C.C. Evaluating Collinearity Effects on Species Distribution Models: An Approach Based on Virtual Species Simulation. *PLoS ONE*, 2018, vol. 13(9), art. no. e0202403. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202403>

24. Elith J., Franklin J. Species Distribution Modeling. *Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition)*. Oxford, Academic Press, 2013, pp. 692–705. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00318-X>

25. ENVIREM. *Environmental Rasters for Ecological Modeling*, 2023. Available at: <https://envirem.github.io/> (accessed 15.03.23).

26. GBIF. *Global Biodiversity Information Facility*, 2023. Available at: <https://www.gbif.org/> (accessed 5.04.23).

27. Gokturk A., Tıraş H. Stand Structure and Spatial Distribution of Trees at Different Developmental Stages and Stand Layers in Mixed Stands in Artvin Region, Turkey. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2020, vol. 18(5), pp. 6163–6179. https://doi.org/10.15666/aeer/1805_61636179

28. Hijmans R.J., Phillips S.J., Leathwick J., Elith J. *Dismo: Species Distribution Modeling*: R Package Version 1.3-3, 2017. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=dismo> (accessed 5.04.23).

29. Komarova A. Mapping of Caucasian Fir Forests (*Abies nordmanniana* (Stev.) Spach). *Proceedings of the 12 International SCGIS Conference*. USA, California, Monterey, 2013. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1761.8004>

30. Păltineanu Cr., Mihălescu I.F., Seceleanu I., Dragotă C.S., Vasenciuc F. *Ariditatea, Seceta, Evapotranspirația și Cerințele de Apă Ale Culturilor Agricole în România*. Constanța, Editura Ovidius University Press, 2007. 319 p. (In Rom.).

31. Pearson R.G., Dawson T.P., Liu C. Modelling Species Distributions in Britain: a Hierarchical Integration of Climate and Land-Cover Data. *Ecography*, 2004, vol. 27(3), pp. 285–298. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03740.x>

32. Peterson A.T. Uses and Requirements of Ecological Niche Models and Related Distributional Models. *Biodiversity Informatics*, 2006, vol. 3, pp. 59–72. <https://doi.org/10.17161/bi.v3i0.29>

33. Peterson A.T., Soberón J. Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza & Conservação*, 2012, vol. 10(2), pp. 102–107. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>

34. Phillips S.J., Dudík M. Modeling of Species Distributions with Maxent: New Extensions and a Comprehensive Evaluation. *Ecography*, 2008, vol. 31, iss. 2, pp. 161–175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>

35. Pshegusov R., Tembotova F., Chadaeva V., Sablirova Y., Mollaeva M., Akhomgotov A. Ecological Niche Modeling of the Main Forest-Forming Species in the Caucasus. *Forest Ecosystems*, 2022, vol. 9, art. no. 100019. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100019>

36. Riley Sh.J., DeGloria S.D., Elliot R. A Terrain Ruggedness Index That Quantifies Topographic Heterogeneity. *International Journal of Sciences*, 1999, vol. 5, no. 1–4, pp. 23–27.

37. Shevchenko N.E., Geraskina A.P. Northwest Caucasus Forest Spreading Evaluation by GIS Modeling and Historical and Geographic Data Analysis. *Ecological Questions*, 2019, vol. 30, no. 2, pp. 47–55. <https://doi.org/10.12775/EQ.2019.011>

38. Sillero N., Barbosa A.M. Common Mistakes in Ecological Niche Models. *International Journal of Geographical Information Science*, 2021, vol. 35, iss. 2, pp. 213–226. <https://doi.org/10.1080/13658816.2020.1798968>

39. *SRTM 90m DEM Digital Elevation Database*, 2022. Available at: <https://srtm.csi.cgiar.org/> (accessed 10.04.23).

40. Title P.O., Bemmels J.B. ENVIREM: An Expanded Set of Bioclimatic and Topographic Variables Increases Flexibility and Improves Performance of Ecological Niche Modeling. *Ecography*, 2018, vol. 41, iss. 2, pp. 291–307. <https://doi.org/10.1101/075200>

41. Usta A., Yılmaz M. Relationships Between Environmental Variables and the Distributions of Tree Species on the Karadağ Mass in Transition Zone of Sites, NE Turkey. *Eurasian Journal of Forest Science*, 2020, vol. 8, pp. 11–24.

<https://doi.org/10.31195/ejejfs.583261>

42. *WorldClim2. WorldClim Climate Database*, 2023. Available at: <https://worldclim.com/version2> (accessed 10.04.23).

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The authors declare no conflict of interest