

Номер 8

ISSN 1026-3470

Декабрь 2023

ИЗВЕСТИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

# СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ



[www.sciencejournals.ru](http://www.sciencejournals.ru)

Журнал публикует статьи теоретических и экспериментальных исследований по различным аспектам биологии



---

---

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Номер 8, 2023

---

---

## НАУЧНОЕ НАСЛЕДИЕ ЮРИЯ ГЕОРГИЕВИЧА ПУЗАЧЕНКО

Юрий Георгиевич Пузаченко (1940–2018). Биографо-семантический анализ

*А. Ю. Пузаченко, Р. Б. Сандлерский*

S3

---

## ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

От пространственного распределения к экологической нише: вопросы моделирования в рамках корреляционного подхода

*Р. Х. Пшегусов*

S16

Проблема отсутствия “отсутствий”: подход Энглера–Хенгла в моделировании пространственного распределения видов

*С. С. Огурцов*

S25

Моделирование пространственных ниш мелких млекопитающих на примере *Myodes glareolus* в мозаичных южно-таежных лесах

*С. Г. Михалач, А. В. Истомин*

S42

---

## КОМПОНЕНТЫ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Морфологическое разнообразие черепа и нижней челюсти трех видов бурозубок (*Eulipotyphla*, *Sorex*) на стадиях депрессий и пиков встречаемости

*А. Ю. Пузаченко, И. Ф. Курпиянова*

S52

Разнообразие параметров системы красной крови у малой лесной и домовой мышей (*Rodentia*, *Muridae*) в Приэльбрусье: многомерный и информационный анализ

*М. М. Емкушева, А. Ю. Пузаченко, Ф. А. Темботова, З. Х. Боттаева,  
З. А. Берсекова, А. Х. Чапаев*

S69

Генетическая и морфологическая изменчивость малой лесной мыши (*Apodemus (Sylvaemus) uralensis*, *Rodentia*) на Северном Кавказе

*Ф. А. Темботова, А. Ю. Пузаченко, А. Х. Амишкова, Е. П. Кононенко, М. М. Емкушева*

S84

---

## ЛАНДШАФТНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Динамика пространственной организации фитомассы в заповедном степном ландшафте (на примере Буртинской степи, заповедник “Оренбургский”)

*А. В. Хорошев, А. П. Ашихмин*

S103

Термодинамические параметры горных лесов Прихубсугулья (хр. Хорьдол–Сарьдаг, Монголия)

*Р. Б. Сандлерский, Н. М. Петржик, Т. Жаргалсайхан, И. И. Широия*

S115

Отображение свойств лесных почв южной Тайги Центрально-Лесного заповедника в дистанционных гиперспектральных измерениях

*М. Ю. Пузаченко, А. С. Байбар, Ю. Г. Пузаченко*

S129

---

---

# Contents

---

---

No. 8, 2023

---

---

## Scientific Heritage of Yury Georgievich Puzachenko

Yury Georgievich Puzachenko (1940–2018) Biographo-Semantical Analysis

*A. Yu. Puzachenko and R. B. Sandlerkiy* S3

---

## Ecological Modelling

From Spatial Distribution to Ecological Niche: Modeling Issues within the Correlation Approach

*R. Kh. Pshegusov* S16

Absence of the “Absences”: the Engler-Hengl Approach in Species Distribution Modelling

*S. S. Ogurtsov* S25

Modeling Spatial Niches of Small Mammals Using the Example of *Myodes glareolus* in Mosaic Southern Taiga Forests

*S. G. Mikhalap and A. V. Istomin* S42

---

## Biodiversity Aspects

Morphological Diversity of the Skull and Lower Jaw of Three Species of Shrews (Eulipotyphla, *Sorex*) During Depressions and Peaks of Abundance

*A. Yu. Puzachenko and I. F. Kupriyanova* S52

Diversity of the red Blood Parameters System in the Pigmy Field Mouse and the House Mouse (Rodentia, Muridae) in the Elbrus Region: Multivariate and Information Analyses

*M. M. Emkuzheva, A. Yu. Puzachenko, F. A. Tembotova, Z. Kh. Bottaeva, Z. A. Bersekova, and A. Kh. Chapaev* S69

Genetic and Morphological Variability of the Small Wood Mouse (*Apodemus (Sylvaemus) uralensis*, Rodentia) in the North Caucasus

*F. A. Tembotova, A. Yu. Puzachenko, A. Kh. Amshokova, E. P. Kononenko, and M. M. Emkuzheva* S84

---

## Landscape Ecology

Dynamics of Phytomass Spatial Organization in a Reserved Steppe Landscape: Case Study of Burtynskaya Steppe, Orenburg Reserve

*A. V. Khoroshev and A. P. Ashikhmin* S103

Thermodynamical Parametrs of Khubsugul Mountain Forests (Khordol-Sardag, Mongolia)

*R. B. Sandlerkiy, N. M. Petrzhik, T. Jargalsaikhan, and I. I. Shironiya* S115

Representation the Properties of the Central-Forest Reserve Southern Taiga Forest Soils in Remote Hyperspectral Measurements

*M. Yu. Puzachenko, A. S. Baibar, and Yu. G. Puzachenko* S129

---

---

УДК 502.05:502.6:528.88:574.4:574.3:911.52

## ЮРИЙ ГЕОРГИЕВИЧ ПУЗАЧЕНКО (1940–2018). БИОГРАФО-СЕМАНТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

© 2023 г. А. Ю. Пузаченко\*, @, Р. Б. Сандлерский\*\*

\* *Институт географии РАН, Старомонетный переулок, д. 29, стр. 4, Москва, 119017 Россия*

\*\* *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
Ленинский проспект, д. 33, Москва, 119071 Россия*

@ *E-mail: puzak@igras.ru*

Поступила в редакцию 17.10.2023 г.

После доработки 17.10.2023 г.

Принята к публикации 17.10.2023 г.

Настоящий номер журнала “Известия РАН. Серия биологическая” посвящен Юрию Георгиевичу Пузаченко, выдающемуся экологу и географу. В представленном сообщении мы попытались проследить этапы научного пути Юрия Георгиевича и выделить ключевые области его научного интереса: организацию и функционирование сложных самоорганизующихся неравновесных систем – биогеоценозов и ландшафтов, различные аспекты биоразнообразия, отношения вида и среды. Представленные в статьях настоящего выпуска исследования посвящены трем данным направлениям.

DOI: 10.31857/S1026347023600899, EDN: XQKOOI

Юрий Георгиевич Пузаченко (1940–2018) родился 2 февраля 1940 г. в г. Москва (Москворецкий р-н). В этот момент его отец Георгий Геннадьевич находился на действительной военной службе в РКК (Рабоче-Крестьянской Красной армии), а мать Алла Вениаминовна Попова была студенткой первого курса горно-механического факультета Московского горного института им. И.В. Сталина. Георгий Геннадьевич только однажды видел сына во время краткосрочного отпуска в том же году. Вероятно, уже в июле-августе 1941 г. он погиб на Карельском перешейке во время отступления 23-ей армии (23А) в результате ее разгрома частями финской армии, но официально числился пропавшим без вести только с октября 1941 г. Ю.Г. Пузаченко вспоминал (Пузаченко, 2008): “Значительная часть моих сверстников, как и я, не знали, что такое “отец”. Вернее, он существовал в виде фотографии, совсем юный рядом со столь же юной матерью.” Всю жизнь он остро переживал отсутствие отца и пытался отыскать какие-нибудь сведения о нем, но так и не узнал наиболее вероятной версии событий того времени, которая стала известна уже после его смерти.

По мнению коллег и друзей Ю.Г. Пузаченко обладал даром естествоиспытателя – “в нем органично сочетаются способности натуралиста, понимающего тонкости структуры, функционирования и динамики ландшафта и, одновременно, ученого, имеющего дар строгого формального

анализа природных явлений” (Котляков, Тишков, 2009), Интерес к Природе и Географии у Ю.Г. Пузаченко проявился довольно рано. С 3 по 10 класс Юрий Георгиевич учился в некогда очень известной московской школе № 7, которая была знаменита тем, что “в ней не было почти никогда золотых медалистов” (Пузаченко, 2008), где имелся хорошо оборудованный кабинет биологии и живой уголок. Позже он напишет: “Факт остается фактом, что самые лучшие мои воспоминания в 12 лет были связаны с ежами, ужами и прочими объектами фауны, с которыми ... мне пришлось контактировать. Пришвин, Бианки, Арсеньев, Сетон-Томпсон, Берг с его книгой о великих путешественниках, были, безусловно моими любимыми авторами” (Пузаченко, 2000а) (рис. 1). К этому списку можно добавить и такие книги, как “Мирские захребетники. Очерки из быта животных, селящихся около человека” (Богданов, 1884) и “Земля и ее народы. Всеобщая география” (Реклю, 1896). Ключевым событием, определившим во многом весь дальнейший жизненный путь Ю.Г. Пузаченко, стал его приход весной 1952 г. в Биологический кружок Дарвиновского музея (ВООП). Огромное влияние на него оказала личность руководителя кружка Петра Петровича Смолина (1987–1975), который, по мнению Ю.Г. Пузаченко, “был биологом-энциклопедистом и натуралистом”. О методе его работы с детьми Ю.Г. Пузаченко вспоминал: “Строго говоря, я не помню, чтобы он как-то специально



Рис. 1. Ю.Г. Пузаченко в 14 лет (г. Москва, 1954 г.). Фотография из семейного архива.

чему-то учил. Все осуществлялось, как бы само собой... Великий талант ППСа состоял в его рабочем управлении, когда каждый чувствовал себя свободной личностью и вместе с тем незаметно для себя открывал и реализовывал свои возможности" (там же). В том же 1952 г. на одном из выездов кружка в Приокско-Террасный заповедник он устроился на летнюю работу под руководством Г.Н. Лихачева (1899–1972), где он вместе (и под руководством) с Ю.С. Равкиным проводил зоологические и экологические исследования мелких воробьиных птиц. С этого периода началась настоящая "Работа" Ю.Г. Пузаченко, которая прервалась только за несколько дней до его смерти. Сущность этой работы он сформулировал так "Самое трудное, научиться в лесу видеть, что-то кроме леса. Меня научили, каким-то абсолютно естественным, но неявным способом "видеть", т.е. выделять особенное из фона, связывать это особенное с его окружением, видеть не только явления, но и отношения между ними" (Пузаченко, 2008). В последствие, он старался развить эту способность у своих студентов и учеников.

В 1957 г. Ю.Г. Пузаченко поступает на географический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, который оканчивает в 1962 г. (кафедра биогеографии) по специальности физическая география (биогеография). В этот период его научным руководи-

телем становится проф. А.Г. Воронов (1911–1995). Первые научные публикации увидели свет в 1962–1963 гг. и были посвящены фауне Средней Азии (Пузаченко, 1962; Пузаченко, Злотин, 1963). После окончания университета в 1962 г. Ю.Г. Пузаченко поступает на работу в Центральную охотстроительную экспедицию Главохоты РСФСР на должность охотоведа, где в 1964 г. становится начальником ее Московской охотпартии. В это время Ю.Г. Пузаченко использует научную базу формальной логики, теории информации, теории передачи сигналов и кибернетики для разработки инновационных подходов к решению теоретических и практических задач зоогеографии и экологии. Заголовки публикаций этого времени четко отражают интересы автора: "Основные вопросы охоттаксации" (Пузаченко, 1964а), "Некоторые методические вопросы составления мелкомасштабных зоогеографических карт" (Пузаченко, 1964б), "О принципах типологии индивидуальных единиц зоогеографии" (Пузаченко, Злотин, 1964), "Применение конъюнкции при анализе условий обитания ондатры и прогнозирования ее оптимальной численности" (Пузаченко, Кошкина, 1964). В последствие Ю.Г. Кузякин (1979: 192) отметил, что "После работ Ю.Г. Пузаченко (1964 и др.) классификация охотугодий закономерно стала переходить на ландшафтные принципы, позволяющие более глубоко и разносторонне изучать связи животного населения с природной средой, посмотреть на эти связи не только в системном, но и пространственном аспекте". К теме охоттаксации и учета животных Ю.Г. Пузаченко вновь вернулся уже в 2000-х годах, включив в методологию дистанционную информацию и ГИС технологии (Желтухин и др., 2008; Пузаченко и др., 2010а; Пузаченко и др., 2012).

Уже в ранних работах проявилась характерная черта всех будущих исследований Ю.Г. Пузаченко – мультидисциплинарность и использование моделей, имеющих обоснования в области "точных" наук, для изучения феноменов и процессов в природе.

В 1964 г. Ю.Г. Пузаченко поступает в очную аспирантуру географического факультета МГУ, где готовит диссертацию (руководитель А.Г. Воронов), но защищает ее не сразу. После окончания аспирантуры с 1968 г. по 1972 г. он работал на должности м.н.с. в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова. Темы исследований Ю.Г. Пузаченко на этом этапе научной карьеры (1964–1972 гг.) разнообразны по объектам (почва, растительный покров, арбовирусы, клещи, почвенные беспозвоночные, птицы, млекопитающие, биогеоценозы), но объединены общим методологическим контекстом "информационно-логического анализа" (Пузаченко, Мошкин, 1969), развиваемого им в качестве общего инструментария изучения разнообразных природных феноменов и построе-

ния теоретических конструкций (Пузаченко, 1967а, 1967б, Пузаченко, Выгодская, 1969; Пузаченко, 1970а).

Логическим итогом этих работ стала защита в 1970 г. кандидатской диссертации по теме “Изучение биогеоценотических систем” (Пузаченко, 1970б), которую было предложено рассматривать в качестве докторской диссертации по специальности “Биогеография” (Пузаченко, 1971). Сам по себе этот факт свидетельствует о высокой оценке научным сообществом результатов, представленных на защиту. Вот как, например, оценивал тогда эту работу географ и геоморфолог проф. Ю.Г. Симонов (1923–2019), который был одним из четырех оппонентов: *“Диссертация Ю.Г. Пузаченко – выдающееся событие в теоретической географии оно радует широтой и географической и математической грамотностью и бесспорно окажет влияние на дальнейший ход развития нашей науки”*. По нашему мнению, этот текст, написанный более 50 лет назад, ничуть не потерял своей актуальности в контексте современных исследований. Изложенная в диссертации методология применения информационного анализа (термин многозначный; здесь относится к части аппарата математической статистики в широком смысле) имеет очень широкое поле для применения в самых разных областях естествознания. Это обусловлено самими моделями, положенными в основании теории информации, теории связи и передачи информации Г. Найквиста – Р. Хартли – К. Шеннона, информационной статистики С. Кульбака и кибернетики Н. Винера – У.Р. Эшби, которые инвариантны относительно “физической природы” информационных каналов, источника и приемника сигналов, систем, в которых происходит синтез и передача информации. В рамках методологии Ю.Г. Пузаченко применил так же аппарат математической или формальной логики (раздел математики) в качестве основы построения алгоритмов перекодирования информации. Используя этот аппарат можно получить описание функциональной зависимости любой “природы” и любой сложности. Во всей работе явно ощущается стремление автора обосновать и сделать максимально воспроизводимыми и сравнимыми (т.е. “точными”) результаты анализа эмпирических данных. В целом, в диссертации, которая, к сожалению, никогда не была издана в виде монографии, сформулированы основные направления исследований и программа исследований на будущее. Реализации этой программы Ю.Г. Пузаченко посвятил всю свою дальнейшую жизнь.

Надо отметить, что несмотря на успешную защиту диссертации, основное содержание предложенной методологии и исследовательской программы было понято только очень узким кругом исследователей, что не удивительно, поскольку в начале 70-х годов прошлого столетия, как и сей-

час, большинство географов и биологов имели очень приблизительное представление, как о использованной Ю.Г. Пузаченко теоретической базе, так и о приложении ее для частных исследований. Тем не менее, принципы информационно-логического анализа, в форме, изложенной в работах 1969–1970 гг. (Пузаченко, Мошкин, 1969; Пузаченко и др., 1970), использовались и используются до сих пор в самых разных, иногда неожиданных, областях (Рассыпнов, 1993; Зукерт и др., 1995; Шустерман, 2004; Хомутов, Тонких, 2005; Коломыц, Сурова, 2010; Хэ, Миненко, 2011; Трубников, Шпедт, 2021).

Следующий этап научной деятельности Ю.Г. Пузаченко охватывает период с 1972 г. по 1981 г. и связан с Дальним Востоком России. В октябре 1970 г. во Владивостоке был организован Дальневосточный научный центр АН СССР. В октябре 1971 г. по инициативе член-кор. (ДВНЦ) АН А.П. Капицы (1931–2011) был создан Тихоокеанский институт географии ДВНЦ (ТИГ). В качестве основного научного направления института была определена разработка географического прогноза изменения окружающей среды Дальневосточного региона (Бакланов и др., 2021). Ю.Г. Пузаченко был приглашен на работу в этом новом институте. В октябре 1972 г. он возглавил лабораторию “Географии биогеоценозов”. При непосредственном участии Ю.Г. Пузаченко довольно быстро были организованы стационарные комплексные исследования на среднем Сихотэ-Алине (пос. Хрустальный, Кавалеровский р-н, Приморский край). При активном участии Ю.Г. Пузаченко был создан еще один стационар – “Верховья реки Большая Уссурка” в Дальнегорском районе Приморского края. Особое внимание уделялось приборной базе, которая была инновационной для того времени. На всех стационарах института в основном дальневосточные и московские ученые разных специальностей проводили комплексные исследования компонентов биогеоценозов. Опыт организации и проведения стационарных наблюдений был в последствии переосмыслен в рамках концепции их организации в системе биосферных резерватов, одним из главных идеологов которой выступал Ю.Г. Пузаченко.

По инициативе А.П. Капицы в Дальневосточном государственном университете была создана кафедра геоморфологии и палеогеографии, где Ю.Г. Пузаченко вел спецкурс по применению математических методов в географии.

Во многом благодаря научной и организационной деятельности Ю.Г. Пузаченко в 1970-е годы ТИГ стал головным институтом по проекту ЮНЭСКО № 7 МАБ “Экология и рациональное использование островных экосистем”. На его базе были организованы две экспедиции на острова

Тихого и Индийского океанов на НИС “Каллисто” (1976–1977 и 1980 гг.), в которых Ю.Г. Пузаченко участвовал в качестве научного руководителя. В определенном смысле кульминацией деятельности института стало участие в организации и проведении XIV Международного тихоокеанского научного конгресса в августе–сентябре 1979 г. в г. Хабаровск.

В этот период Ю.Г. Пузаченко реализует программу исследований, намеченную в диссертационной работе, в контексте научных задач ТИГ. Темы исследований этих лет хорошо иллюстрируют заголовки публикаций: “Независимость внутри целого биологической части геосистемы” (Пузаченко, Скулкин, 1972), “Теоретические вопросы организации комплексных исследований” (Пузаченко, 1973), “Статистический анализ организации растительности” (Пузаченко, 1975), “Статистические методы моделирования геосистем” (Пузаченко, 1976а), “Принципы информационного анализа” (Пузаченко, 1976б), “Топологические основания выделения систем в географических науках” (Пузаченко, Скулкин, 1977), “Исследования экосистем островов юго-западной части Тихого океана ...” (Баденков, Пузаченко, 1978), “Экологический мониторинг” (Пузаченко, 1979), “Организация наблюдений и исследований по программе геосистемного мониторинга в биосферных заповедниках” (Базилевич, Пузаченко, 1980), “Естественная динамика биогеоценозов как базис экологического мониторинга” (Соколов, Пузаченко, 1981).

Научные итоги экспедиций на НИС “Каллисто” были подведены только спустя 14 лет после последнего рейса (Животное население островов ..., 1994), за исключением нескольких публикаций, выходящих в 1982 и 1983 гг. (Дроздов, Пузаченко, 1982, Пузаченко, Дьяконов, 1982, Таргульян, Пузаченко, 1983).

В монографии “Структура растительности лесной зоны СССР. Системный анализ.”, написанной совместно с его аспирантом, а затем и сотрудником В.С. Скулкиным, подводится итог как теоретико-методологических, так и практических приложений теории на примере наиболее обширной природной зоны Северной Евразии (Пузаченко, Скулкин, 1981). Характерной чертой этого исследования было использование для расчетов и моделирования ЭВМ (точнее это была ЭВМ “среднего класса” “Минск-22” с быстродействием 5–6 тысяч операций/сек; выпускалась с 1965 г., и была доступна в ТИГе в 1970-е годы). Авторы подчеркнули, что “Первоначальным мотивом постановки данной работы было очевидное противоречие между огромным объемом фактических материалов, накопленных географическими науками по отдельным компонентам природы, и ограниченными методологическими и методиче-

скими возможностями их обобщения и осмысления” (там же: 3). Таким образом, Ю.Г. Пузаченко вновь рассматривает как первоочередную задачу развития методологии, но уже анализа больших массивов многомерных данных и в контексте изучения сложных систем. Большие массивы были накоплены к тому времени, например, на стационарах ТИГа, но их объем практически не позволял получить нетривиальные результаты в отсутствии продвинутых технологий анализа информации. Кроме этого при описании и анализе разнообразия параметров и компонентов географических систем в работе использовались “лингвистические переменные” (Заде, 1976) и результаты теории систем А.А. Ляпунова (Ляпунов, 1972), логики (Кондаков, 1975), идеи Л.С. Берга, (Берг, 1977), В.Н. Сукачева (Сукачев, 1972) и многих других представителей “системного подхода”. Общая цель при этом состояла в том, чтобы максимально убедительно показать естественность использования географами/биологами формальных конструкций, поскольку эти конструкции сами в определенном смысле являются следствиями реальных процессов и явлении в природе и, так или иначе, представлены в методологии естественных наук, в частности, в географии: “... предмет многих областей естественных наук существенно богаче математики, и правильнее не математизировать их, привлекая для этого какой-либо конкретный математический аппарат или прием, а искать в них самих содержательные основы их формализации. ... мы сочли необходимым, чтобы формальный метод анализа обязательно воспроизводил логику типичного для географии сравнительного метода” (Пузаченко, Скулкин, 1981: 5). В качестве основного аппарата исследования использовался информационно-логический анализ. Тактическая цель была сформулирована очень четко: “Цель любого анализа – из сложного извлечь максимально простое, выделить главное при минимальных потерях в частном” (там же: 261) (сравните с афоризмом, который приписывают Ю.Г. Пузаченко – “Цель науки – это борьба с неопределенностью”). В дискуссии о “дискретности – континуальности” изучаемых объектов в географии была обоснована компромиссная позиция: “Если мышление исследователя основывается на анализе непрерывности, ..., то такой исследователь увидит мир в существенной степени непрерывным. Если же исследователь рассматривает только ядра типичности, т.е. те случаи, где производные ... близки к нулю, ..., то и видимый им мир будет в существенной степени дискретен.... Сам по себе этот вопрос [о дискретности, АП] несправедлив. Он прямо затрагивает принципиальные стороны функционирования системы, и от ответа на него во многом зависит подход к моделированию и управлению.” (там же: 261–262). На основании анализа данных, Ю.Г. Пузаченко описывает фундаментальный

механизм исследованной системы “растительность”, приводящий к относительной независимости многих составляющих ее элементов. Эта независимость обеспечивается за счет определенного размещения в многомерном пространстве, порождаемого общей для них внешней средой, в целом, в соответствии с положениями теоретической экологии (Свирижев, Логофет, 1978). Впоследствии подтверждение существования такого механизма было приведено в менее известной работе Н.С. Абросова с соавторами (Абросов и др., 1982).

В рассматриваемой работе прослеживается переход от одномерного или однофакторного к многомерному и многофакторному анализу (факторный анализ, метод главных компонент, анализ корреляционных/ковариационных матриц, регрессионный анализ), в то время еще мало доступному в отсутствие персональных компьютеров, как инструменту анализа и упорядочивания многомерных данных, характеризующих структуру экологического пространства. Также в этой работе мы видим применение компьютерного моделирования с представлением результатов в виде “карт”. Оба методологических направления будут развиваться в дальнейшем, а особенно с конца 90-х годов, во взаимодействии друг с другом. Кроме уже к этому времени намечается постепенная “экологизация” тематики исследований, обозначившая переход к следующему этапу научной деятельности Ю.Г. Пузаченко, охватывающему период с 1981 г. по 1998 г.

В 1981 г. Ю.Г. Пузаченко возвращается в Москву переводом в Институт географии АН СССР (начало февраля 1981 г.). Однако, он так и не прошел конкурс на должность старшего научного сотрудника. В середине апреля того же года он принял приглашение акад. В.Е. Соколова и поступил на работу в Институт эволюционной морфологии и экологии животных им А.Н. Северцова АН СССР в должности старшего инженера, а в мае 1981 г. был утвержден в должности старшего научного сотрудника. Вся последующая научная деятельность Ю.Г. Пузаченко была неразрывно связана с этим институтом (в настоящее время – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН). В 1985–1989 гг. он руководил Лабораторией общей экологии и биогеоценологии им. В.Н. Сукачева (в настоящее время – Лаборатория биогеоценологии им. В.Н. Сукачева), а с 1989 г. перевелся на должность главного научного сотрудника.

В 1982 г. под председательством В.Е. Соколова при Отделении Общей биологии Решением Президиума АН СССР была создана “Комиссия по координации научных исследований в государственных заповедниках СССР”, которая должна была оказывать научно-методическую помощь за-

поведникам в проведении научных исследований и координировать эти исследования. Ю.Г. Пузаченко вошел в состав комиссии, что существенно предопределило тематику его исследований в этот период. Ю.Г. Пузаченко принял участие в теоретическом обосновании размещения особо охраняемых природных территорий (ООПТ), прежде всего, биосферных заповедников в рамках реализации программы “Человек и биосфера” ЮНЕСКО (Соколов и др., 1984, 1988, Соколов, Пузаченко, 1984). В рамках решения этой задачи – обоснование сети ООПТ, с неизбежностью возникали как фундаментальные, так и практические научные задачи, связанные с проблемами биологического и ландшафтного разнообразия (Соколов и др., 1983а, 1983б, Chernov, Puzachenko, 1987; Пузаченко, 1995а, Пузаченко, Пузаченко, 1995, 1996; Пузаченко и др., 1999), иерархии, динамики и устойчивости экосистем/геосистем/ландшафтов (Экосистемы в критических состояниях, 1989; Пузаченко, 1984, 1986а, 1992, 1995а, 1995б, 1997а, 1999а, Пузаченко, Дьяконов, 1998), инвентаризации разнообразия (Пузаченко, 1987а,б, 1988), экологического нормирования (Пузаченко, 1997б), фонового экологического мониторинга и включения его результатов в заповедниках (Соколов, Пузаченко, 1982, Баденков, Пузаченко, 1983, Пузаченко и др., 1993, Пузаченко, 1999б) в систему принятия решений (Пузаченко, Скулкин, 1990) и т.д. Ю.Г. Пузаченко активно участвует в этой работе. При этом он существенно расширяет область своих собственных исследований, отталкиваясь от результатов, полученных в период работы на Дальнем Востоке. Сочетание разных подходов выразилось в концепции экологического каркаса территории (Пузаченко, 1996б, 2000б, Дежкин, Пузаченко, 1999).

Некоторые теоретические положения и практические аспекты сбора, хранения, обработки и использования информации, в том числе получаемой в результате мониторинга, создания баз данных в системах контроля за состоянием природной среды были изложены в коллективной монографии под редакцией В.Е. Соколова “Экоинформатика. Теория. Практика. Методы и системы.”, изданной в 1992 г. (Экоинформатика ..., 1992).

Ю.Г. Пузаченко продолжает разрабатывать проблемы географии биогеоценозов и зоогеографии с применением ЭВМ (Скулкин, Пузаченко, 1986) и данных дистанционного зондирования Земли (Пузаченко и др. 1998, 1999). Эти направления исследований получают свое максимальное развитие уже в 2000-х годах. К этому же периоду относятся исследования, развивающие идею применения многомерного анализа к выделению и описанию экологических ниш (Пузаченко и др., 1990, Пузаченко, Санковский, 1992, Пузаченко и др., 1995, 1996).

Решая фундаментальные задачи Ю.Г. Пузаченко обращается к различным моделям, рассматриваемым в теории информации (Пузаченко, 1983а), формальной теории категорий (Пузаченко, 1986а), теории колебаний (Пузаченко, 1986б), термостатике и синергетике (Пузаченко, 1983б), теории фракталов (Пузаченко, 1997а).

В 1987 г. был создан Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр (Тропцентр; филиал ИПЭЭ РАН). Однако работа с вьетнамскими учеными началась еще до формальной организации Тропцентра. Ю.Г. Пузаченко подготовил к защите докторанта Данг Зуй Хуня (Đặng Huy Huân) по теме “Экологические основы рационального использования и охраны млекопитающих Вьетнама” (Данг Зуй Хунь, 1985; Данг Зуй Хунь и др., 1991) и аспиранта Ле Суан Каня (Lê Xuân Cảnh) по теме “Население крупных млекопитающих тропических лесных экосистем” (Ле Суан Кань, 1990). Экологии млекопитающих Вьетнама посвящены работы, написанные в соавторстве с Г.В. Кузнецовым (1940–2022) (Кузнецов, Пузаченко, 1992, Кузнецов и др., 1997, Пузаченко, Кузнецов, 1998, 2003).

7 декабря 1988 г. произошло катастрофическое Спитакское землетрясение (Армения). Потребовалась быстрая оценка последствий, объема и характера разрушений. Ю.Г. Пузаченко принял участие в этой работе, итоги которой были отражены в статье “Опыт оперативной характеристики и пространственного анализа последствий Спитакского землетрясения по данным аэро съемки” и ряде других работ (Пузаченко и др., 1989, 1991, Котляков и др., 1992, Пузаченко, 1993).

В 1991–1995 гг. на базе Центрально-Лесного биосферного заповедника (Тверская обл.) совместно с немецкими коллегами осуществлялся проект лесного климатического мониторинга (Демонстрационный проект “Станция лесного климатического мониторинга...”, 1994, “Научные основы комплексного глобального экосистемного мониторинга...”, 1996). Проект послужил началом комплексных биогеоценотических и ландшафтно-экологических исследований Ю.Г. Пузаченко на территории этого заповедника, которыми он занимался до конца жизни.

Кроме научной деятельности Ю.Г. Пузаченко с 1991 года занимается преподаванием и работой со студентами на географическом факультете МГУ, готовя аспирантов и докторантов. Отметим работу над докторской диссертацией А.В. Кожаринова (1955–2013) “Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковье-голоцене” (Кожаринов, 1994), в которой, вероятно, впервые для анализа споропыльцевых данных и построения палеореконструкций были применены методы многомерного анализа (методы сниже-

ния размерности). Результатом преподавательской деятельности стали курсы лекций и учебные пособия: “Общая экология (Программа курса)” (Пузаченко, Пузаченко, 1993) “Основы общей экологии” (Пузаченко, 1996б), раздел “Разнообразие ландшафта и методы его измерения” в учебном пособии “География и мониторинг биоразнообразия” (Пузаченко и др. 2002), “Математические методы в экологических и географических исследованиях” (Пузаченко, 2004).

Работа Ю.Г. Пузаченко на кафедре Физической географии и ландшафтоведения (ФГиЛ) географического факультета МГУ в значительной степени определила переход в его исследованиях от экологического направления к географическому. К началу двухтысячных уже в полной мере вошли в обиход персональные компьютеры, статистические программы, данные дистанционного зондирования и цифровые модели рельефа, что позволило широко применять для анализа пространственно-временной организации геосистем анализ временных рядов и спектральный анализ. Уже с середины 90-х Ю.Г. Пузаченко активно работает над проблемами организации и иерархии ландшафта (Пузаченко, 1995в, 1999а), развивает методологию оценки фрактальной размерности рельефа (Пузаченко, 1997б, Пузаченко и др. 1997, Пузаченко и др., 2002а) и совместно с сотрудником Кафедры Г.М. Алещенко (1950–2013) создает полноценный программный комплекс для обработки цифровых моделей рельефа и данных дистанционного зондирования “Fracdim”. Вместе с тем находят свое применение в анализе ландшафтной структуры и методы многомерного анализа (Пузаченко и др., 1999, Пузаченко и др., 2002б).

В 1998 г. проект лесного климатического мониторинга в Центрально-Лесном заповеднике получил продолжение в рамках международного проекта EuroSiberian Carbonflux: была установлена первая из вышек микроклиматических измерений Eddy Covariance в ельнике сфагново-черничном, давших возможность исследований динамики энерго-газообмена биогеоценозов. С 2002 г. Заповедник стал постоянным местом учебных практик второго курса. Именно тогда Ю.Г. Пузаченко в полной мере реализует свой принцип обучения студентов через работу. Его лекции и натуралистические наблюдения захватывали и пробуждали интерес к исследованию. Обилие нового оборудования, атмосфера научного творчества, сложившаяся благодаря постоянному присутствию научных сотрудников различных институтов и старших студентов Ю.Г. Пузаченко, создавали у студентов неповторимое ощущение причастности к большому процессу открытия неизвестного, процессу “добычи новых знаний из окружающего мира”. Широта научных интересов и огромная работоспособность позволили Ю.Г. Пузаченко вести ра-

боты на самых “разных “фронтах”. Фактически, количество направлений исследований в тот период лимитировалось лишь количеством аспирантов. Тогда от него часто можно было услышать фразу о том, что он мог бы вести еще несколько направлений, но на каждое нужен не только условный прибор, но и человек. К середине 2000-х силами студентов Кафедры был накоплен уже весьма большой объем полевого материала, который лег в основу многих работ Ю.Г. Пузаченко и его молодых коллег (Пузаченко и др., 2004, 2006, Козлов и др., 2008) (рис. 2).

Одним Заповедником интересы Ю.Г. Пузаченко в тот период не ограничивались. Стоит отметить работу над кандидатской диссертацией З.Ш. Гагаевой “Ландшафтная структура и мелко-масштабное ландшафтное картографирование территории Чеченской Республики: на основе дистанционной съемки” (Гагаева, 2004), в которой был осуществлен полный цикл анализа и картографирования ландшафтной структуры сложного горного региона в мелком масштабе.

В это же время Ю.Г. Пузаченко начаты первые работы в области использования данных дистанционного зондирования в качестве измерительной системы термодинамических и структурно-информационных переменных ландшафтного покрова. В противовес общепринятым вегетационным и влажностным индексам он видел в мультиспектральных данных уникальную возможность оценки функционирования биогеоценоза как сложной самоорганизующейся системы. Базирываясь на подходе, предложенном в начале 2000-х Ю.М. Свиричевым (Svirizhev, Steinborn, 2001, Svirizhev, *et al.*, 2003), Ю.Г. Пузаченко фактически разработал на основе мультиспектральных измерений полную систему оценки параметров самоорганизации и полезной работы растительного покрова (Сандлерский, Пузаченко, 2007, 2009, Puzachenko *et al.*, 2011, 2013, 2016, Пузаченко и др., 2017).

В 2008 году открытие архивов мультиспектральной съемки Landsat дало новый толчок в развитие методологии выделения ландшафтных инвариантов, как неизменных на данном интервале времени параметрах динамической системы. Основы подхода были заложены Ю.Г. Пузаченко еще в работах на Дальнем Востоке (Пузаченко, 1983б). В конечном итоге, в этой методологии он фактически соединил представления В.Б. Сочавы (1978) о ландшафтных инвариантах с представлениями синергетики Г. Хакена (1980) о параметрах порядка и, вслед за последним (Хакен, 2001), обосновал применение метода главных компонент уже в географии для отображения инвариантных и динамических состояний параметров ландшафтного покрова (Пузаченко, 2010, Пузаченко и др., 2019).



Рис. 2. Ю.Г. Пузаченко в диалоге со студентами. На учебной практике второго курса ФГиЛ (Центрально-лесной заповедник, кордон Барсучиха, июнь 2005 года). Фотография из архива Р.Б. Сандлерского.

Наряду с развитием ландшафтного направления, Ю.Г. Пузаченко оставался верен своим “натуралистическим” корням. Совместно с А.С. Желтухиным, он организовал в Заповеднике работы по оценке местообитаний животных и количественной оценке параметров их экологических ниш на основе учетов, цифровых моделей рельефа и данных дистанционного зондирования (Желтухин и др., 2009, Пузаченко и др., 2010а, 2010б, Желтухин и др., 2016). Методология этих работ получила широкое распространение среди молодых исследователей-биогеографов и экологов. В это же время Ю.Г. Пузаченко на базе Заповедника развивает количественные методы немонетарной оценки экосистемных услуг (Желтухин и др., 2011, Пузаченко, 2012, Пузаченко и др., 2014).

Оставаясь верным своему принципу – каждый год осваивать что-то новое, Ю.Г. Пузаченко постоянно находил возможность привнести в, казалось бы, уже решенную на определенном уровне проблему, другой подход или новое теоретическое обобщение. Так, уже в середине 2010-х, его исследования опирались уже не сколько классическую термостатику Больцмана-Гиббса-Шеннона, а на неэкстенсивную, неравновесную термодинамику К. Тсаллиса (Tsallis, 2009), допускающую нелинейные взаимодействия внутри системы (Пузаченко, 2016а, б, Пузаченко и др., 2019, Sandlerisky *et al.*, 2020).

На одном из последних совещаний в 2016 году (XXIV Сукачевские чтения в ИПЭЭ РАН) Ю.Г. Пузаченко обозначил два ключевых направления в современных биоценотических исследованиях: “Иерархическая организация биогеоценотических и ландшафтообразующих процессов в пространстве и времени” и “Организация и самоорганизация функционирования биогеоценоза. Це-

лостность и устойчивость”. Проблематику первого направления он сформулировал как “Методы выделения иерархических уровней, отношение части и целого”, второго – “Пространственно-временная организация биогеоценологического покрова, соотношение дискретности и континуальности, организация, самоорганизация, устойчивость”. Собственно, двум этим проблемам и были посвящены последние теоретико-методологические работы Ю.Г. Пузаченко (Пузаченко, 2017, Пузаченко и др., 2018а, 2018б, Кренке и др., 2023). Ключевую роль в решении этих проблем Ю.Г. Пузаченко отводил теории неравновесной неэкстенсивной термодинамики и синергетике, позиционируя основные свои объекты – ландшафты и биогеоценозы как неравновесные, открытые динамические системы (Puzachenko, 2007, Пузаченко, 2017)

Научное наследие Ю.Г. Пузаченко включает более 350 публикаций. Оно требует дальнейшего осмысления и обсуждения. Многие ключевые публикации, сделанные в 1960–90-х годах, сейчас практически недоступны для широкого круга читателей. Поэтому есть необходимость в систематизации и издании основных научных трудов Ю.Г. Пузаченко – натуралиста, методолога и теоретика географии и биологии.

В серии статей, представленных в этом томе, ученики и коллеги Ю.Г. Пузаченко представляют результаты исследований, начатых при его непосредственном участии, или использующие элементы развиваемой им методологии анализа данных в приложении к новым объектам.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абросов Н.С., Ковров Б.Г., Черепанов О.А. Экологические механизмы сосуществования и видовой регуляции. Новосибирск: Наука Сиб. отд-ние, 1982. 301 с.
- Баденков Ю.П., Пузаченко Ю.Г. Исследования экосистем островов юго-западной части Тихого океана. Предварительные итоги шестого рейса научно-исследовательского судна “Каллисто” // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1978. № 4. С. 15–35.
- Баденков Ю.П., Пузаченко Ю.Г. Принципы организации экологического мониторинга в Сихотэ-Алинском заповеднике // Экологический мониторинг в биосферных заповедниках социалистических стран. Пушино, 1983. С. 14–19.
- Базилевич Н.И., Пузаченко Ю.Г. Организация наблюдений и исследований по программе геосистемного мониторинга в биосферных заповедниках // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1980. № 2. С. 120–129.
- Бакланов П.Я., Ермошин В.В., Ганзей К.С. Этапы развития Тихоокеанского института географии ДВО РАН // Тихоокеанская геогр. 2021. № 3. С. 5–18.
- Берг С. Теория эволюции // Труды по теории эволюции 1922–1930. Л.: Наука, 1977. 387 с.
- Богданов М.Н. Мирские захребетники. Очерки из быта животных, селящихся около человека. рисунками. СПб: ред. журн. “Родник”. 1884. 8-е изд. 149 с.
- Гагаева З.Ш. Ландшафтная структура и мелкомасштабное ландшафтное картографирование территории Чеченской Республики (На основе дистанционной съемки): Автореф. дис. канд. геогр. наук. М.: Ин-т географии РАН, 2004. 24 с.
- Данг Зуй Хунь Экологические основы рационального использования и охраны млекопитающих Вьетнама: Дис. докт. дисс. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1985. 383 с.
- Данг Зуй Хунь, Ле Суан Кань, Пузаченко Ю.Г. Крупные млекопитающие мелколистных листопадных тропических лесов в бассейне р. Срепок (Южный Вьетнам) // Зоол. журн. 1991. Т. 70. № 3. С. 154–157.
- Дежкин В.В., Пузаченко Ю.Г. Концепция системы особо охраняемых природных территорий России: Авт. версия. М.: Изд. РПО ВВФ, 1999. 67 с.
- Дроздов Н.Н., Пузаченко Ю.Г. Структура населения птиц островов Тонга и Западного Самоа // Зоол. журн. 1982. Т. 61. № 3. С. 336–346.
- Желтухин А.С., Котлов И.П., Кренке А.С., Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б. Информационное обеспечение устойчивого регионального развития на основе заповедников (опыт Центрально-лесного государственного природного биосферного заповедника) // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2011. Т. 13. № 1(6). С. 1508–1516.
- Желтухин А.С., Пузаченко Ю.Г., Козлов Д.Н., Кораблев Н.П., Сандлерский Р.Б. Оценка качества местообитаний животных на основе учетов следовой активности и дистанционной информации // Вестник охотоведения. 2008. Т. 5. № 1. С. 5–16.
- Желтухин А.С., Пузаченко Ю.Г., Котлов И.П., Широная И.И., Сандлерский Р.Б. Пространственно-временная динамика следовой активности лесной куницы (*Martes martes* L.), зайца-беляка (*Lepus timidus* L.) и белки (*Sciurus vulgaris* L.) в европейской южной тайге // ЖОБ. 2016. Т. 77. № 4. С. 262–283.
- Желтухин А.С., Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б. Оценка качества местообитаний животных на основе учетов следовой активности и дистанционной информации // СЭЖ. 2009. Т. 16. № 3. С. 341–351.
- Заде Л.А. Понятие лингвистической переменной и его применение к принятию приближенных решений / Новое в зарубежной науке: Серия математика. Вып. 3. М.: Мир, 1976. 165 с.
- Зукерт Н.В., Рожкова С.В., Соколичина Н.Н. Роль гидротермического режима в распределении растительности Якутии // Лесоведение. 1995. № 2. С. 42–49.
- Кожаринов А.В. Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковье-голоцене: Автореф. дис. биол. наук. М.: ИМЭЖ РАН, 1994. 47 с.
- Козлов Д.Н., Пузаченко М.Ю., Федяева М.В., Пузаченко Ю.Г. Отображение пространственного варьирования свойств ландшафтного покрова на основе дистанционной информации и цифровой модели рельефа // Изв. РАН. Сер. геогр. 2008. № 4. С. 112–124.

- Коломыц Э.Г., Сурова Н.А. Лесные экосистемы Самарской Луки в условиях предстоящего глобального потепления. Самарская Лука как модельная территория // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2010. Т. 19. № 3. С. 25–74.
- Кондаков Н.И. Логический словарь (Справочник). М.: Наука, 1975. 720 с.
- Котляков В.М., Борунов А.К., Кошкарев А.В., Пузаченко Ю.Г., Фриденберг Э.О., Шпунтов М.А. Эколого-географические аспекты проектирования геоинформационно-экспертной системы оценки состояния территории, предупреждения, ликвидации последствий природно-техногенных катастроф в горных регионах // Экологические проблемы горных территорий / Тез. докл. 1-й межд. конф., 20–24 октября 1992 г. Владикавказ, 1992. С. 240–241.
- Котляков В.М., Тишков А.А. Юбилей Юрия Георгиевича Пузаченко // Изв. РАН. Сер. геогр. 2009. № 6. С. 131–132.
- Кренке А.Н., Сандлерский Р.Б., Байбар А.С., Пузаченко М.Ю., Пузаченко Ю.Г. Теоретико-методологическое обоснование границ и целостности в ландшафтном покрове и его компонентах // Изв. РАН. Сер. биол. 2023. № 7. С. 93–108. <https://doi.org/10.31857/S102634702360019X>
- Кузнецов Г.В., Пузаченко Ю.Г. Потребление, переваримость корма и некоторые формы пищевого поведения *Tragulus javanicus* в условиях неволи. // Материалы зоологических исследований во Вьетнаме (1987–1990). М.: Наука, 1992. С. 39–46.
- Кузнецов Г.В., Пузаченко Ю.Г., Фан Лыонг, Лозин Г.Л. Экологическое распределение наземных грызунов сезонно-влажных тропических горных лесов Северного Вьетнама // Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. Москва–Ханой: Тропический Центр, 1997. С. 51–68.
- Кузякин В.А. Охотничья таксация. М.: Лесн. пром., 1979. 199 с.
- Ле Суан Кань Население крупных млекопитающих тропических лесных экосистем: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: ИЭМЖ АН СССР, 1990. 19 с.
- Лянунов А.А. О кибернетических вопросах биологии // Проблемы кибернетики, Вып. 25. М.: Наука, 1972. С. 5–39.
- Научные основы комплексного глобального экосистемного мониторинга, включая мониторинг в биосферных заповедниках и других охраняемых территориях. Результаты пилотной фазы 1992–1995 / Ред. Г. Гравенхорст, Н. Выгодская, А. Ольчев. Бонн – Готтинген – Москва, 1996. 280 с. (нем., русск.)
- Пузаченко Ю.Г. Еще о зимней орнитофауне Репетек // Орнитология. 1961. № 5. С. 183–185.
- Пузаченко Ю.Г. Основные вопросы охоттаксации // Охота и охотничье хозяйство. 1964а. Т. 12. № 12. С. 29–56.
- Пузаченко Ю.Г. Некоторые методические вопросы составления мелкомасштабных зоогеографических карт // Биогеографические очерки Кустанайской области. М.: Изд. МГУ, 1964б. С. 25–53.
- Пузаченко Ю.Г. Географическая изменчивость обилия и структуры населения птиц лесных биогеоценозов // Орнитология. 1967а. № 6. С. 11–27.
- Пузаченко Ю.Г. Информационный анализ ареалов некоторых арбовирусов // Вест. МГУ. Сер. геогр. 1967б. № 3. С. 14–20.
- Пузаченко Ю.Г. Средообразующая роль гетеротрофных организмов (исследование логических моделей) // Средообразующая деятельность животных. М.: Изд-во МГУ, 1970а. С. 19–27.
- Пузаченко Ю.Г. Изучение биогеоценологических систем: Автореф. дис. канд. геогр. наук. М.: МГУ, 1970б. 37 с.
- Пузаченко Ю.Г. Изучение организации биогеоценологических систем: Автореф. дис. докт. геогр. наук. М.: МГУ, 1971. 76 с.
- Пузаченко Ю.Г. Теоретические вопросы организации комплексных исследований // Комплексные исследования в географии. Иркутск, 1973. С. 31–34.
- Пузаченко Ю.Г. Статистические методы моделирования геосистем // Материалы 23-го Межд. геогр. конгр. М., 1976а. С. 17–24.
- Пузаченко Ю.Г. Принципы информационного анализа // Статистические методы исследования геосистем. Владивосток, 1976б. С. 2–36.
- Пузаченко Ю.Г. Топологические основания выделения систем в географических науках // Системные исследования природы / Вопросы географии. Т. 104. М.: Наука, 1977. С. 5–24.
- Пузаченко Ю.Г. Статистический анализ организации растительности // Докл. инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока. 1978. Т. 47. С. 2–16.
- Пузаченко Ю.Г. Экологический мониторинг // Путеводитель к 1-му туру экскурсий Тихоокеанского научного конгресса. Владивосток, 1979. С. 17–34.
- Пузаченко Ю.Г. Концепция экологического пространства // Теоретические проблемы современной биологии. 1983а. Пушино. С. 23–40.
- Пузаченко Ю.Г. Инвариантность геосистем и их компонентов // Устойчивость геосистем. М.: Наука, 1983б. С. 32–41.
- Пузаченко Ю.Г. Обоснование пространственно-временной организации геосистем с позиции теории колебаний // Вопросы ландшафтоведения. М.: Мысль, 1984. С. 14–39.
- Пузаченко Ю.Г. Формальные системы в экологии // Тезисы всесоюзного совещания: Общие проблемы биогеоценологии. 1986а. С. 28–29.
- Пузаченко Ю.Г. Пространственно-временная иерархия геосистем с позиции теории колебаний // Моделирование геосистем / Вопросы географии. 127. М.: Наука, 1986б. С. 96–111.
- Пузаченко Ю.Г. Методические вопросы инвентаризации. Проблемы инвентаризации живой и неживой природы в заповедниках. М.: Наука, 1988. С. 29–39.
- Пузаченко Ю.Г. Экологические исследования наземных позвоночных: прошлое, настоящее, будущее // Зоол. журн. 1987а. Т. 56. № 11. С. 1615–1623.
- Пузаченко Ю.Г. Обоснование экологической ценности территории // Методы изучения расселения. М.: ИГ АН СССР, 1987б. 154–157.

- Пузаченко Ю.Г.* Биологическое разнообразие, устойчивость и функционирование // Проблемы устойчивости биологических систем / Ю.Г. Пузаченко (ред.). М.: Наука, 1992. С. 5–32.
- Пузаченко Ю.Г.* Профилактика экологических катастроф // Преображенский В.С. (ред.) Новые концепции в географии и прогнозирование (Современные проблемы биосферы). М.: Наука, 1993. С. 21–34.
- Пузаченко Ю.Г.* Неопределенность и устойчивость в географических явлениях и оценка качества окружающей среды // Оценка качества окружающей среды и экологическое картографирование / Н.Ф. Глазовский (ред.). М.: ИГ РАН, 1995а. С. 10–30.
- Пузаченко Ю.Г.* Представления теории динамики популяций как основа организации исследований // Экология популяций: структура и динамика. Мат. Всерос. сов. Ч. 1. М., 1995б. С. 97–143.
- Пузаченко Ю.Г.* Методологические основы измерения сложности ландшафта // Изв. РАН. Сер. геогр. 1995в. № 4. С. 30–50.
- Пузаченко Ю.Г.* Заповедники России – гарант сохранения самовосстановительного потенциала природы. Концептуальные положения // Заповед. дело. 1996а. № 1. С. 8–22.
- Пузаченко Ю.Г.* Основы общей экологии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1996б. 134 с.
- Пузаченко Ю.Г.* Подходы к разработке оценки воздействия на окружающую среду при составлении проектно-технической документации // Ответственность перед будущим. М.: Евразия, 1997а. С. 328–337.
- Пузаченко Ю.Г.* Приложение теории фракталов к изучению структуры ландшафта // Изв. РАН. Сер. геогр. 1997б. № 2. С. 24–40.
- Пузаченко Ю.Г.* Формирование структуры ландшафта и методы ее изучения // Вести. МГУ, Сер. 5. Геогр. 1999а. № 1. С. 5–12.
- Пузаченко Ю.Г.* Фоновый экологический мониторинг в заповедниках на российском Дальнем Востоке // Опыт управления, разработки правовых, экологических, научных основ сохранения и воспроизводства живой природы юга Дальнего Востока / Ред. А.А. Астафьев. Владивосток, 1999б. С. 36–57.
- Пузаченко Ю.Г.* Мой ВООП // “Друзья нам судьба повелела ...”: Биол. кружку Дарвин. музея “ВООП” 50 лет. М.: Т-во научных изданий КМК, 2000. С. 187–194.
- Пузаченко Ю.Г.* Планирование региональных экологических сетей на основе анализа космических снимков // Материалы к тренинг-семинару. М.: Изд-во WWF, 2000. 102 с.
- Пузаченко Ю.Г.* Математические методы в экологических и географических исследованиях. Учеб. пособие для студ. вузов. М.: Изд. центр “Академия”, 2004. 416 с.
- Пузаченко Ю.Г.* “Жизнь моя, иль ты приснилась мне...” СРЕДА, ППС И Я (1952–1962 гг.) // Потому что я их люблю (ППС и ВООП) М.: Тип. Россельхозакадемии, 2008. С. 106–130.
- Пузаченко Ю.Г.* Инварианты динамической геосистемы // Изв. РАН. Сер. геогр. 2010. № 5. С. 6–16.
- Пузаченко Ю.Г.* Общие основания концепции устойчивого развития и экосистемных услуг // Изв. РАН. Сер. геогр. 2012. № 3. С. 22–39.
- Пузаченко Ю.Г.* Термостатические основания географии // Изв. РАН. Сер. Геогр. 2016. № 5. С. 21–37 <https://doi.org/10.15356/0373-2444-2016-5-21-37>
- Пузаченко Ю.Г.* Биогеоценоз как сложная динамическая система // Биогеоценология в XXI в.: идеи и технологии / XXIV Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. М.: Т-во научных изданий КМК, 2017. С. 11–114.
- Пузаченко Ю.Г., Алещенко Г.М., Молчанов Г.С.* Анализ аэрофотоизображений для выделения типов территориальных структур // “Аэрокосмические методы и геоинформационные системы в лесоведении и лесном хозяйстве” М.: Мат. второго Всерос. сов. 1998. С. 156–159.
- Пузаченко Ю.Г., Алещенко Г.М., Молчанов Г.С.* Многомерный анализ аэрофотоснимков при изучении структуры ландшафта // Изв. РАН. Сер. геогр. 1999. № 2. С. 80–91.
- Пузаченко Ю.Г., Байбар А.С., Варлагин А.В., Кренке А.Н., Сандлерский Р.Б.* Тепловое поле южно-таежного ландшафта Русской равнины // Изв. РАН. Сер. геогр. 2019. № 2. С. 51–68. <https://doi.org/10.31857/S2587-55662019251-68>
- Пузаченко Ю.Г., Безделова А.П., Виноградова Т.Н.* Измерение биологического разнообразия на основе встречаемости // Экология. 1999. № 5. С. 323–332.
- Пузаченко Ю.Г., Боринг Л., Свенк В., Санковский А.Д., Придня М.В.* Взаиморазмещение видов в экологическом пространстве сообществ различного филоценогенетического возраста // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Тез. докл. 2-х Люблинских чтений. Тольятти: Интер-Волга, 1995. С. 80–91.
- Пузаченко Ю.Г., Борунов А.К., Кошкарев А.В., Скулкин В.С., Сысуюев В.В.* Опыт оперативной характеристики и пространственного анализа последствий Спитакского землетрясения по данным аэросъемки // Изв. РАН. Сер. геогр. 1989. № 4. С. 40–60.
- Пузаченко Ю.Г., Борунов А.К., Скулкин В.С.* Географические основы предупреждения и ликвидации последствий природно-техногенных катастроф // Изв. АН СССР. Сер. географ. 1991. № 6. С. 40–45.
- Пузаченко Ю.Г., Выгодская Н.Н.* Влияние некоторых параметров биогеоценоза на структуру травянистого яруса в мелколиственных лесах // Количественные методы анализа растительности. Мат. Всесоюзн. совещания. Тарту: Изд-во Тарт. ун-та, 1969. С. 21–22.
- Пузаченко Ю.Г., Головач С.И., Длусский Г.М., Дьяконов К.Н., Захаров А.А., Корганов Г.А.* Животное население островов Юго-Западной Океании (эколого-географические исследования) М.: Наука, 1994. 253 с.
- Пузаченко Ю.Г., Дьяконов К.Н.* Острова в океане. Эколого-географические исследования на островах Тонга и Западного Самоа // Наука в СССР. 1982. № 4. С. 76–85.
- Пузаченко Ю.Г., Дьяконов К.Н.* Современное состояние ландшафтоведения (по материалам X Ландшафтной

- конференции, 16–19 сентября 1997 г. Москва) // Изв. РАН. Сер. геогр. 1998. № 3. С. 20–25.
- Пузаченко Ю.Г., Дьяконов К.Н., Алещенко Г.М. Разнообразие ландшафта и методы его измерения // География и мониторинг биоразнообразия. М.: Изд-во Науч. и учебно-метод. центра, 2002. С. 76–177.
- Пузаченко Ю.Г., Дьяконов К.Н., Иванов А.Н. Анализ иерархической организации структуры рельефа как основы организации природно-территориального комплекса // Вестн. МГУ, Сер. географ. 1997. № 1. С. 3–9.
- Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Котлов И.П. Бонитировка охотничьих угодий на основе маршрутных учетов и дистанционной информации // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. 2012. № 1. С. 64–65.
- Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Сандлерский Р.Б. Организация зимних маршрутных учетов с использованием GPS и дистанционной информации // Вестник охотоведения. 2010. Т. 7. № 1. С. 98–117.
- Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Сандлерский Р.Б. Анализ пространственно-временной динамики экологической ниши на примере популяции лесной куницы (*Martes martes*) // ЖОБ. 2010. Т. 71. № 6. С. 467–487.
- Пузаченко Ю.Г., Злотин Р.И. Население птиц сыртов Центрального и Внутреннего Тянь-Шаня // Орнитология. 1963. № 6. С. 253–263.
- Пузаченко Ю.Г., Злотин Р.И. О принципах типологии индивидуальных единиц зоогеографии // Вестн. МГУ. Сер. геогр. 1964. № 4. С. 14–15.
- Пузаченко Ю.Г., Карпачевский Л.О., Взнуздаев Л.Б. Возможность применения информационно-логического анализа при изучении // Закономерности пространственного варьирования свойств почв. М., 1970. С. 5–22.
- Пузаченко Ю.Г., Котлов И.П., Кренке А.Н., Пузаченко М.Ю., Сандлерский Р.Б. Теоретико-методологические основания исследования иерархии в географии и экологии // Современное ландшафтно-экологическое состояние и проблемы оптимизации природной среды регионов. Мат. XIII Междунар. ландшафтной конф., посвященной столетию со дня рождения Ф.Н. Милькова. Воронеж / Ред. В.Б. Михно. 2018. Т. 1. С. 29–30.
- Пузаченко Ю.Г., Котлов И.П., Кренке А.Н., Пузаченко М.Ю., Сандлерский Р.Б. Методологические основы исследования геосистем ландшафтного уровня // Геосистемы в Северо-Восточной Азии. Типы, современное состояние и перспективы развития. Владивосток: ФГБУН ТИГ ДВО РАН. 2018. 674 с.
- Пузаченко Ю.Г., Кошкина А.К. Применение конъюнкции при анализе условий обитания ондатры и прогнозировании ее оптимальной численности // Современные проблемы изучения динамики численности. Материалы совещания. Москва. 1964. С. 12–13.
- Пузаченко Ю.Г., Кренке А.Н., Пузаченко М.Ю., Сандлерский Р.Б., Широная И.И. Оценка термодинамических параметров ландшафтного покрова по мультиспектральным измерениям отражённой солнечной радиации (Landsat) на основе неэкстенсивной статистической механики // ДАН. 2019. Т. 487. № 3. С. 310–316. <https://doi.org/10.31857/S0869-56524873310-316>
- Пузаченко Ю.Г., Кузнецов Г.В. Экологическая дифференциация грызунов сезонно-влажных тропических лесов Северного Вьетнама // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 1. С. 117–132.
- Пузаченко Ю.Г., Кузнецов Г.В. Устойчивость грызунов к рубкам в сезонно-влажных лесах юга Вьетнама // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 5. С. 623–638.
- Пузаченко Ю.Г., Мошкин А.В. Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях // Итоги науки и техники. Сер. География. М.: ВИНТИ. 1969. Т. 3. С. 5–74.
- Пузаченко Ю.Г., Онуфрениа И.А., Алещенко Г.М. Спектральный анализ иерархической организации рельефа // Изв. РАН. Сер. геогр. 2002а. №4. С. 10–24.
- Пузаченко Ю.Г., Онуфрениа И.А., Алещенко Г.М. Количественные методы классификации форм рельефа // Изв. РАН, Сер. геогр. 2002б. № 6. С. 17–25.
- Пузаченко Ю.Г., Придня М.В., Мартин В., Санковский А.Г. Отображение видовых экологических ниш для сообществ смешанных лесов бассейна р. Хаббард-Брук (Белье горы, Новая Англия, Северная Америка) // Экология. 1996. № 6. С. 403–409.
- Пузаченко Ю.Г., Приклонский С.Г., Сапетин Я.В., Сорокин А.Д., Кудряшов В.С. Обоснование разработки базы данных по Летописи природы и пример ее использования на материалах Окского биосферного государственного заповедника // Теория и практика заповедного дела. М., 1993. С. 141–173.
- Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю. Общая экология (Программа курса), конспект понятий и терминологической базы общей экологии. М.: Росс. откр. ун-т, 1993. 61 с.
- Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю. Семантические аспекты биоразнообразия // Общ. биол. 1996. Т. 57. № 1. С. 5–43.
- Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю. Таксономическое разнообразие млекопитающих и птиц // Стратегия изучения биоразнообразия наземных животных. Сб. докладов совещания, Москва, 28 ноября–1 декабря 1994 г. / Отв. ред. В.Е. Соколов, Б.Р. Стриганова. М.: ИПЭЭ РАН, 1995. С. 32–44.
- Пузаченко Ю.Г., Пузаченко М.Ю., Козлов Д.Н., Алещенко Г.М. Анализ строения почвенного профиля на основе цифровой цветной фотографии // Почвоведение. 2004. № 2. С. 133–146.
- Пузаченко Ю.Г., Пузаченко М.Ю., Козлов Д.Н., Федяева М.В. Картографирование мощности органогенного и гумусового горизонтов лесных почв и болот южно-таежного ландшафта (юго-запад Валдайской возвышенности) на основе трехмерной модели рельефа и дистанционной информации (Landsat-7) // Исслед. Земли из космоса. 2006. № 4. С. 70–79.
- Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б., Кренке А.Н., Пузаченко М.Ю. Мультиспектральная дистанционная информация в исследовании лесов // Лесоведение. 2014. № 5. С. 13–29.
- Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б., Кренке А.Н., Пузаченко М.Ю. Информационный анализ гиперспек-

- тральных изображений со спутника Nuregion // ДАН. 2017. Т. 75(1-1). С. 90–93.  
<https://doi.org/10.7868/S0869565217190203>
- Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б., Санковский А.Г., Кренке А.Н., Пузаченко М.Ю. Оценка потенциала обеспечивающих, поддерживающих и регулирующих экосистемных услуг с использованием мультиспектральной дистанционной информации (глобальный и региональный уровни) // Учет и оценка экосистемных услуг (ЭУ) / сост. К. Груневальд, О. Бастиан, А. Дроздов, В. Грабовский. Dresden Bundesamt für Naturschutz. 2014. С. 118–134 (русс./англ.).
- Пузаченко Ю.Г., Санковский А.Г. Анализ организации растительного покрова методом ординации // Общ. биол. 1992. Т. 63. № 6. С. 757–773.
- Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С. Независимость внутри целого биологической части геосистемы // Системный подход в географии. М.: Наука, 1972. С. 12–31.
- Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С. Структура растительности лесной зоны СССР. Системный анализ. М.: Наука, 1981. 276 с.
- Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С. Организация потоков экологической информации (проблемы международного сотрудничества) // Проблемы экологии. Петрозаводск, 1990. С. 81–87.
- Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С., Роговин К.А. Анализ пространственной структуры межвидовых сообществ животных // Общие проблемы биогеоценологии / И.А. Шилов (ред.). М.: Наука, 1990. С. 55–100.
- Пузаченко Ю.Г. Ранговые распределения в экологии и неэкстенсивная статистическая механика // Аспекты биоразнообразия. Сб. тр. Зоологического музея МГУ. Т. 54 (1). Ч. 1. М.: Тв-во научных изданий КМК, 2016. С. 42–71.
- Рассыпнов В.А. Почвенно-климатические факторы урожайности и моделирование эффективного плодородия в агроценозах: Автореф. дис. докт. биол. наук. Новосибирск, 1993. 32 с.
- Реклю Ж.Ж.Э. Земля и ее народы. Всеобщая география. Южная Америка. Область Анд. Т. 18. СПб: Изд. картогр. завед. А. Ильина, 1986. 710 с.
- Сандлерский Р.Б., Пузаченко Ю.Г. Термодинамика биогеоценозов на основе дистанционной информации // ЖОБ. 2009. Т. 70(2). С. 121–142.
- Сандлерский Р.Б., Пузаченко Ю.Г. Энергетические характеристики экосистем Центрально-лесного заповедника по данным дистанционного зондирования // Заповедники России и устойчивое развитие. Труды ЦЛГПБЗ. Великие Луки: Великолукская городская типография, 2007. Вып. 5. С. 429–441.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Скулкин В.С., Пузаченко Ю.Г. Зоогеографический анализ фауны млекопитающих Монголии с использованием ЭВМ / Соколов В.Е. (ред.). // Советский комитет по программе ЮНЕСКО "Человек и биосфера (МАБ). Совместная советско-монгольская комплексная биологическая экспедиция. Институт эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР. М.: ВИНТИ, 1986. С. 43–68.
- Экоинформатика. Теория. Практика. Методы и системы / В.Е. Соколов (ред.) СПб.: Гидрометеиздат., 1992. 519 с.
- Соколов В.Е., Гунин П.Д., Дроздов А.В., Пузаченко Ю.Г. Критерии размещения биосферных заповедников // Охраняемые природные территории Советского Союза, их задачи и некоторые итоги исследований. М., 1983а. С. 70–87.
- Соколов В.Е., Гунин П.Д., Пузаченко Ю.Г. Степные заповедники проблемы и задачи // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках степной и пустынной зон: Тез. докл. Всесоюзн. совещ. 21–25 мая 1984, г. Аскания-Нова. М.: Моск. типогр., 1984. С. 3–7.
- Соколов В.Е., Пузаченко Ю.Г. Естественная динамика биогеоценозов как базис экологического мониторинга // Труды II Советско-Американского симпозиума. Л.: Гидрометиздат, 1981. С. 35–52.
- Соколов В.Е., Пузаченко А.Ю. Наука, идеология и политика в проблеме "Человек и биосфера" // Вестник АН СССР. 1984. № 12. С. 4–20.
- Соколов В.Е., Пузаченко Ю.Г., Гунин П.Д., Зыков К.Д. Биосферные заповедники: цели и задачи // Природа. 1988. № 1. С. 34–46.
- Соколов В.Е., Пузаченко Ю.Г., Чернов Ю.И. Фундаментальные положения экологии в связи с задачами биосферных заповедников // Экологический мониторинг в биосферных заповедниках социалистических стран. Пушино, 1983б. С. 3–29.
- Сочава В.Б. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 319 с.
- Сукачев В.Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. 419 с.
- Таргульян В.О., Пузаченко Ю.Г. Экосистемы и почвы Тихоокеанского региона // Науки о земле (новое в жизни науки и техники). Тихий океан людям. 1983. № 1. С. 12–21.
- Трубников Ю.Н., Шпедт А.А. Модели урожайности зерновых культур в зависимости от содержания в почве органического вещества // Вестн. КрасГФУ. 2021. № 10. С. 108–113.
- Хакен Г. Принципы работы головного мозга: Синергетический подход к активности мозга, поведению и когнитивной деятельности. М.: Изд-во ПЕР СЕ, 2001. 351 с.
- Хакен Г. Синергетика. М.: Изд-во Мир, 1980. 405 с.
- Хомутов С.О., Тонких В.Г. Количественная оценка вероятности безотказной работы электрического двигателя с учетом влияния условий его эксплуатации // Ползуновский вестник. 2005. № 4. С. 276–280.
- Хэ Н.Ю., Миненко А.В. Информационно-логический анализ в исследовании взаимосвязи производственного потенциала и экономической эффективности сельхозорганизаций // Вестн. Алтайского гос. аграрн. ун. 2011. № 5 (79). С. 108–113.
- Шустерман И.Л. Дискретно-логические методы принятия решений в информационных медицинских диагностических системах: Автореф. дис. канд. техн. наук. Уфа, 2004. 16 с.
- Экосистемы в критических состояниях / Отв. ред. Ю.Г. Пузаченко. М.: Наука, 1989. 156 с.

- Chernov Y.I., Puzachenko Y.G.* Principles of territorial distribution of biosphere reserves and global monitoring networks in the subarctic / Research and Monitoring in Circumpolar Biosphere Reserves (Occasional Publications Number 20). Edmonton, Alberta, UNESCO MAB Northern Science Network. University of Alberta Press, 1987. P. 33–40.
- Puzachenko Y.G.* Landscape as a dynamical and thermodynamic system Landscape as thermodynamically system / Landscape analysis for sustainable development. Theory and applications of landscape science in Russia. Moscow: Alex Publishers, 2007. 29–41.
- Puzachenko Y., Sandlersky R., Sankovski A.* Methods of evaluating thermodynamic properties of landscape cover using multispectral reflected radiation measurements by the Landsat satellite // *Entropy*. 2013. V. 15(9). P. 3970–3982. <https://doi.org/10.3390/e15093970>
- Puzachenko Y.G., Sandlersky R.B., Sankovski A.G.* Analysis of spatial and temporal organization of biosphere using solar reflectance data from MODIS satellite // *Ecol. Model.* 2016. V. 341. P. 27–36. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.09.022>
- Puzachenko Y.G., Sandlersky R.B., Svirejeva-Hopkins A.* Estimation of thermodynamic parameters of the biosphere, based on remote sensing // *Ecol. Model.* 2011. V. 222(16). P. 2913–2923. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.05.011>
- Sandlersky R.B., Puzachenko Y.G., Krenke A.N., Shironya I.I.* Land cover thermodynamic characteristics defined by remote multispectral data based on nonextensive statistical mechanics // *Patterns in a range of spatiotemporal scales* / Ed. A. Khoroshev, K. Dyakonov. Landscape series. V. 26. Cham: Springer, 2020. P. 111–118. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-31185-8\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-030-31185-8_7)
- Svirezhev Y.M., Steinborn W.H.* Exergy of solar radiation: Information approach // *Ecol. Model.* 2001. V. 145(2–3). P. 101–110. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00409-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00409-4)
- Svirezhev Y.M., Steinborn W.H., Pomaz V.L.* Exergy of solar radiation: global scale // *Ecol. Model.* 2003. V. 69(2–3). P. 339–346. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00280-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00280-1)
- Tsallis C.* Introduction to nonextensive statistical mechanics. N.Y.: Springer, 2009. 382 p. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-85359-8>

## Yury Georgievich Puzachenko (1940–2018) Biographo-Semantical Analysis

A. Yu. Puzachenko<sup>1, #</sup> and R. B. Sandlerskiy<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Staromonetny lane, 29, Moscow, 119017 Russia*

<sup>2</sup> *Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Leninsky prospect, 33, Moscow, 119071 Russia*

<sup>#</sup> *e-mail: puzak@igras.ru*

This issue of the journal is dedicated to Yuri Georgievich Puzachenko, an outstanding ecologist and geographer. In the presented message, we tried to trace the stages of Yuri Georgievich's scientific path and highlight the key areas of his scientific interest: the organization and functioning of complex self-organizing non-equilibrium systems — biogeocenoses and landscapes, various aspects of biodiversity, relationships between species and environment. The research presented in the articles in this issue is devoted to these three directions.

---

---

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ  
МОДЕЛИРОВАНИЕ

---

---

УДК 574.2:574.9

## ОТ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ К ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШЕ: ВОПРОСЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ В РАМКАХ КОРРЕЛЯЦИОННОГО ПОДХОДА

© 2023 г. Р. Х. Пшегусов®

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, ул. И. Арманд, 37а, Нальчик, 360051 Россия  
®E-mail: p\_rustem@inbox.ru

Поступила в редакцию 25.09.2023 г.

После доработки 29.09.2023 г.

Принята к публикации 02.10.2023 г.

Одной из важнейших задач в современной теории экологии является формализация экологической ниши. Развитие методов пространственного анализа и доступность глобальных баз данных по био-разнообразию и параметрам окружающей среды предоставляют беспрецедентную возможность для комплексного учета компонентов экологической ниши в рамках корреляционного подхода к моделированию. В работе представлены способы формализации биотических, пространственных (доступность среды) и антропогенных ограничений распространения биологических объектов (компонентов экологической ниши) при построении SDM (Species distribution modeling) и ENM (Ecological niche modeling) моделей.

*Ключевые слова:* корреляционный подход, моделирование, экологическая ниша, ВМ-диаграмма, SDM, ENM

**DOI:** 10.31857/S1026347023600802, **EDN:** HMUECB

Пространственный анализ в общем виде — это подход к количественному изучению закономерностей и объяснению явлений с использованием методов математической статистики в обработке данных, имеющих географическую привязку. Включает методы геокодирования (сохранение координат объектов в соответствующем формате), картографирования (нанесение на карты и сопоставление положений объектов исследования), районирования (пространственная дифференциация территории по определенному признаку) и пространственного моделирования (изучение пространственных связей и закономерностей, объясняющих характер процессов и свойства объектов) (Окунев, 2020). В последнем случае одним из динамично развивающихся направлений является моделирование пространственного распределения видов (Species distribution modeling, SDM). Этот наукоемкий метод использует учет биологических объектов (точек присутствия и отсутствия видов, видовое богатство и т.п.) в качестве зависимой переменной, а географические слои экологической информации (ландшафтные, климатические, почвенные) в качестве независимых предикторов для прогнозирования потенциального распространения видов и их местообитаний в пространстве и времени (Elith *et al.*, 2006; Elith, Franklin, 2013; Duarte *et al.*, 2019; Zurell, Engler, 2019; и др.). Такой подход, ос-

нованный на нахождении статистических зависимостей между данными о встречаемости и наборами экологических переменных, называется корреляционным (коррелятивным) (Soberón, Peterson, 2005; Шитиков и др., 2021). Согласно мнению ряда исследователей (Sillero *et al.*, 2021), построение SDM моделей является биогеографическим аналогом моделирования экологических ниш (Ecological niche modeling, ENM), акцентирующим внимание на пространственном распределении биологических объектов под влиянием факторов среды. В свою очередь, ENM модели представляют собой эмпирические или математические приближения к экологической нише видов (Sillero *et al.*, 2021). В целом, концепция экологической ниши вида является теоретической основой для SDM/ENM моделирования (Elith, Leathwick, 2009; Franklin, 2010; Miller, 2010). При этом считается, что модели SDM оценивают фундаментальную нишу, а модели ENM реализованную нишу вида (Franklin, 2010; Barve *et al.*, 2011; Peterson, Soberón, 2012).

Интенсивное развитие и применение методов SDM/ENM моделирования приводит к накоплению огромного массива результатов биоэкологических исследований, способствующих развитию научных идей и экологии как науки в целом. Эффективность данных методов при оценке географического распространения подтверждена мно-

гочисленными исследованиями различных видов растений и животных, для которых предсказанные географические ареалы соответствовали фактическому распространению и эколого-биологическим характеристикам (Ebeling *et al.*, 2008; Carvalho *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2017; Zurell, Engler, 2019; Bowen, Stevens, 2020). SDM/ENM моделирование широко применяют также для прогнозирования динамики пригодности местообитаний на фоне климатических изменений (Thakuri *et al.*, 2019; Shabani *et al.*, 2020; и др.), при выявлении коридоров инвазий (Li *et al.*, 2017; Yan *et al.*, 2019), для понимания экологических процессов разделения ниш между видами (Peterson *et al.*, 2011) и т.п.

На текущий момент развиваются два основных подхода к пространственному моделированию: механистический и корреляционный. *Механистический* подход основан на прямых измерениях переменных среды с последующим выводом из них диапазонов пригодных значений (часто эмпирическим путем) и отображением географических территорий с положительной приспособленностью с помощью ГИС-технологий (Guisan, Zimmermann, 2000). Данный подход игнорирует биотические взаимодействия и способность видов к расселению (Soberón, Peterson, 2005), а его развитие во многом сдерживается большим объемом необходимых данных о признаках видов и нехваткой доступных инструментов с открытым исходным кодом (Sillero *et al.*, 2021).

В рамках *корреляционного* подхода соотнесение наблюдений видов в природе и характеристик местообитаний осуществляется на основе машинного обучения и статистической обработки данных. Из анализируемого набора переменных среды выделяются экологические предикторы (абиотические, биотические, антропогенные), наиболее тесно связанные с наблюдаемым присутствием видов, и проводится экстраполяция для определения географических территорий, с экологической точки зрения аналогичных тем, где встречаются виды. Это позволяет решить основные задачи SDM моделирования: выделить основные экологические детерминанты потенциального распределения видов и составить карты их прогнозируемого распространения (Zurell, Engler, 2019), картировать диапазон условий и ресурсов, которые необходимы видам для выживания и размножения (Elith, Leathwick, 2009). Кроме того, корреляционный подход предоставляет возможность учета компонентов экологической ниши в рамках ENM моделирования, что является важнейшей фундаментальной задачей в теории экологии.

С другой стороны, как верно подметили Петерсон и Анамза (Peterson, Anamza, 2015), существует множество свидетельств неправильного использования и откровенного злоупотребления методами и инструментами SDM/ENM, некор-

ректной интерпретации полученных результатов. В отдельных случаях подобные ошибки связаны с методологическими ловушками, в других с пренебрежением достаточно строгими деталями использования методов. В ряде работ (Лисовский, Дудов, 2020; Лисовский и др., 2020; Peterson, Anamza, 2015; Sillero *et al.*, 2021 и др.) описаны основные ограничения, проблемы и вопросы, с которыми сталкиваются исследователи при моделировании экологических ниш и/или потенциального географического распределения видов с использованием корреляционного подхода. В частности, при *сборе данных о распространении видов* нередко возникает проблема искажения картины потенциального пространственного распределения из-за избирательности в обследовании территорий и неравномерности сбора точек (регистрация координат в наиболее доступных для обследования участках). Излишняя пространственная плотность точек присутствия при использовании географических записей из баз данных по биоразнообразию (GBIF, iNaturalist и др.), обусловленная наибольшими "поисковыми усилиями", также может привести к увеличению значимости конкретной территории. При *выборе набора переменных окружающей среды* перед исследователем стоит проблема неточности данных, представляющих собой не прямые измерения, а модели климата, рельефа, распределения почв и т.д., а также проблема неравномерности расположения сети метеорологических станций, сведения которых используются для анализа и экстраполяции на более обширные территории. Кроме того, использование отдельных баз данных невозможно или затруднительно для решения частных задач, например, моделирования климатогенной динамики видов. Также актуальна задача определения размерности экологической ниши, т.е. необходимого и достаточного числа факторов для ее описания. *Проблема коллинеарности переменных* может привести к неоднозначности и даже ошибочности полученных результатов моделирования. Последние будут чрезмерно подогнаны, а кривые отклика будут представлять не конкретную переменную, а взаимодействия с другими коррелирующими предикторами. *Выбор порогов пригодности местообитаний*, используемых для преобразования непрерывных вероятностей в дискретные прогнозы присутствия/отсутствия. При этом идеального способа определить наилучший порог для подходящих местообитаний найдено не было (Glover-Kapfer, 2015). *Выбор масштаба территории для моделирования* является сложной задачей при том, что закономерности пространственно-временной динамики видов, установленные для крупных территориальных единиц, могут быть не применимы для объяснения характера распределения видов в локальных и региональных масштабах. Сложность *оценки и учета в моделировании антропогенного фактора*, которые в основном

сводятся к учету наличия объектов антропогенной инфраструктуры и расчету расстояний до них, учету плотности дорог и населенных пунктов.

В данной работе мы акцентировали внимание на ряде актуальных вопросов моделирования пространственного распределения и экологических ниш, а также представили подход к формализации и комплексному учету компонентов экологической ниши в рамках корреляционного подхода к моделированию.

### КОНЦЕПЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ В ПРОСТРАНСТВЕННОМ МОДЕЛИРОВАНИИ. ВАМ-ДИАГРАММА

Большинство из многочисленных определенных термина “экологическая ниша” так или иначе касаются понятия пространственно-временного положения организма в экосистеме или географическом пространстве и предусматривают наличие абиотического и биотического компонентов. Так, Гриннелл (Grinnell, 1914), с именем которого во многом связано становление концепции, для выявления основных детерминант распространения видов сравнивал условия среды в пределах и за пределами их ареалов, концентрируясь в основном на абиотическом компоненте экологической ниши. В дальнейшем автор также признал значение межвидовых взаимодействий и фактора расселительной способности видов в разрабатываемой концепции (Grinnell, 1917).

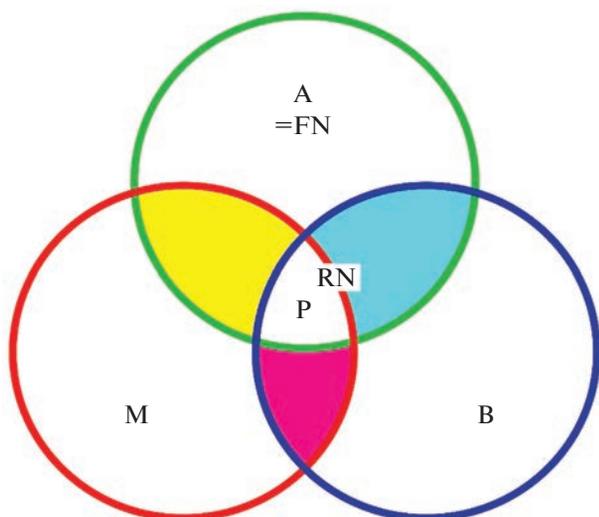
В формализованной модели ниши Хатчинсона (Hutchinson, 1957) основной упор сделан на эффекты межвидовых взаимодействий, определяющих реализованную нишу как часть многомерной фундаментальной ниши вида, ограниченную биотическими факторами. Фундаментальная (потенциальная) ниша по Хатчинсону (Hutchinson, 1957) представляет собой гиперпространство, охватывающее весь диапазон условий, необходимых для существования и воспроизведения вида (популяции). Оси данного теоретического пространства представляют переменные среды, так или иначе влияющие на вид. Реализованная (фактическая) ниша описывает ситуацию, когда вид исключается из части своей фундаментальной ниши из-за биотических взаимодействий. По мнению Пирсона и Доусона (Pearson, Dawson, 2003), фундаментальную и реализованную ниши Хатчинсона можно использовать для формализации абиотических и биотических ограничений распространения видов.

Представление об экологической нише как о многомерном гиперобъеме позволило исследователям сосредоточить внимание на изучении отдельных абиотических и/или биотических факторов в структуре экологической ниши видов, а также разработать методы оценки ширины и степени перекрытия ниш (Хлебосолов, 2002). Данные ме-

тоды предоставили возможность проанализировать уровень экологического сходства между видами (MacArthur, Levins, 1967) и оценить степень их специализации (Levins, 1968; Schoener, 1968) без привлечения большого числа частных признаков. Изучение отдельных факторов в структуре экологических ниш видов привело к накоплению большого объема информации об использовании видами ресурсов и особенностях конкурентных отношений, однако, по мнению Е.И. Хлебосолова (2002), было малоприменимым для понимания и описания экологической ниши как целостной структуры. Научные поиски в данном направлении были нацелены на выявление взаимосвязи и соподчиненности между отдельными компонентами в попытке создать концепцию иерархической ниши (MacArthur, 1972; Schoener, 1989; и др.). Строго говоря, данный подход был ранее реализован в концепции Хатчинсона (Hutchinson, 1957), предусматривающей иерархическое соподчинение абиотического и биотического компонентов экологической ниши вида его фундаментальной и реализованной ниш.

Возможность формализации представлений об экологической нише как о местообитании (условия среды), о трофических отношениях, о конкуренции, об отношении к площади (островной аспект, подвижность) и ко времени указана в монографии Ю.Г. Пузаченко (2004). По мнению Петерсона и Анамза (Peterson, Anamza, 2015), с которым мы в целом согласны, наиболее ясно и сбалансированно в данном отношении теория экологической ниши представлена *концепцией ВАМ* (Biotic-Abiotic-Movement) Соберона и Петерсона (Soberón, Peterson, 2005). Известно, что для формирования и поддержания устойчивых популяций на конкретной территории необходимо соблюдение трех основных условий: 1) вид должен добраться до участка и расселиться по нему, 2) абиотические условия среды должны быть экофизиологически подходящими для вида, 3) биотические условия должны быть подходящими для вида (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012; Guisan *et al.*, 2017). Концепция ВАМ учитывает данные три набора факторов (компонентов экологических ниш) в их иерархической взаимосвязи: абиотические (А, Abiotic), биотические (В, Biotic), фактор перемещения (М, Movement способность вида к расселению или доступность территорий). Графически ВАМ-модель представляет собой три в той или иной степени пересекающиеся области А, В, и М (рис. 1).

*Область А* отображает территории в географическом пространстве с подходящими абиотическими условиями и ресурсами. Абиотические факторы (климатические, топографические, почвенные компоненты экологических ниш) накладывают “физиологические ограничения” (Soberón, Peterson, 2005) на способность видов существовать на иссле-



**Рис. 1.** ВАМ-диаграмма (по Соберону, Питерсону (Soberón, Peterson, 2005)). Область А территории с подходящими абиотическими условиями (географическое выражение фундаментальной ниши, FN); область В территории с подходящими биотическими взаимодействиями; область М территории, “доступные” для вида без препятствий для передвижения; пересечение  $A \cap B$  территории с подходящими абиотическими условиями и межвидовыми взаимодействиями (географическое выражение реализованной ниши, RN); пересечение  $A \cap B \cap M$  доступные территории с необходимым набором абиотических и биотических факторов (географическое распространение вида, P).

дуемой территории. Абиотическая пригодность местообитания подразумевает комбинацию переменных среды, необходимых виду для роста и поддержания жизнеспособной популяции, и составляет основу моделирования пригодности местообитания (Guisan, Zimmermann, 2000). Область А можно рассматривать как географическое выражение фундаментальной экологической ниши вида в рамках модели Хатчинсона (Hutchinson, 1957) или базовый набор обитаемых территорий (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, 2006; Peterson *et al.*, 2011; Peterson, Soberón, 2012; Peterson, Anamza, 2015).

Область В представляет собой географические районы, в которых биотические взаимодействия с другими видами благоприятны для присутствия исследуемого вида (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012). Зона пересечения областей А и В соответствует географическому выражению реализованной ниши вида в рамках модели Дж. Хатчинсона (Hutchinson, 1957) территория с подходящими абиотическими условиями и межвидовыми взаимодействиями, которые “не препятствуют положительной приспособленности вида” (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012). Многие исследования, посвященные SDM/ENM моделированию, учитывают только абиотические

факторы в рамках так называемого биоклиматического моделирования (bioclimatic envelope modeling). В то же время, конкуренция, хищничество, мутуализм, комменсализм и другие взаимодействия существенно влияют на пространственное распределение биологических объектов. Для того чтобы результат исследований имел биологический смысл, моделирование пространственного распределения и, особенно, экологических ниш видов должно включать анализ биотических факторов (Keane, Crawley, 2002; Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012; Wisz *et al.*, 2013; Guisan *et al.*, 2017; Simões, Peterson, 2018).

Область М представляет фактор расселительной способности видов, которая соответствует географическим районам, доступным для расселения из некоторой исходной территории в течение рассматриваемого периода времени (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012). Это часть физического мира, доступная для вида вне зависимости от способа его расселения. Способность вида к расселению включает его биогеографическую историю, т.е. все факторы, ограничивающие распространение из изначально занятых мест, в том числе барьеры для миграции, биотические и абиотические векторы распространения и т.д. (Guisan *et al.*, 2017). Учет фактора М способствует разграничению потенциального и занятого (фактического) ареалов вида на основе его способности к расселению и конфигурации ландшафта. Данный фактор особенно важен для исследований регионального масштаба на территориях со сложной географией (Soberón, Peterson, 2005; Barve *et al.*, 2011; Peterson, Soberón, 2012).

Географическое выражение пересечения областей В, А, М (область Р) имеет разные названия: “географическое распределение вида” (geographic distribution of the species), “фактическое распределение вида”, “область распространения” (actual distribution of the species, distributional area) (Soberón, Peterson, 2005); “занятая область распространения” (occupied distributional area) (Peterson *et al.*, 2011; Peterson, Soberón, 2012); “фактически занятая область” (actual occupied area) (Jiménez-Valverde *et al.*, 2011); “реализованное распределение” (realized distribution) (Battini *et al.*, 2019). Данная зона характеризуется наличием стабильных популяций вида и наиболее полно отражает его географическое распределение. С позиции ряда авторов (Sillero *et al.*, 2021), область перекрытия трех кругов диаграммы ВАМ и соответствует реализованной нише вида.

Концепция ВАМ подразумевает возможность отдельного изучения эффектов трех компонентов (А, В и М) (Peterson, 2006), а также предусматривает “вложенность отношений” (nested relationship) иерархичность взаимосвязи между фунда-

ментальной нишей А, реализованной нишей В и реально “занятой областью распространения” Р (Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012). Применимость теории иерархии в данном контексте объясняется тем, что биотические факторы в основном сильнее ограничивают географическое распространение вида, чем физические факторы, т.е. действуют на более низком уровне иерархии (Pearson, Dawson, 2003; Soberón, Peterson, 2005).

Концепция ВАМ доказала свою эффективность в исследованиях экологических ниш и прогнозирования географического распространения видов с использованием SDM/ENM моделей: обоснование выбора географической области моделирования (Barve *et al.*, 2011; Myers *et al.*, 2015; Banerjee *et al.*, 2019); оценка консерватизма и дифференциации ниш при освоении новых территорий видами (Jiménez-Valverde *et al.*, 2011; Guisan *et al.*, 2014; Battini *et al.*, 2019; Flores-Tolentino *et al.*, 2019); исследование важности биотических факторов в распространении инвазионных видов (Simões, Peterson, 2018) и др.

#### ФОРМАЛИЗАЦИЯ И УЧЕТ КОМПОНЕНТОВ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ МЕТОДАМИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО АНАЛИЗА

Необходимость учитывать в моделях абиотические, биотические факторы и доступность территорий для объяснения и прогнозирования распространения организмов (Guisan *et al.*, 2017) во многом определила нарастающую популярность концепции ВАМ в пространственном моделировании. При этом изучение биотической компоненты экологической ниши в рамках данной концепции возможно путем включения географии других видов в одновидовые модели (Soberón, Peterson, 2005). Инструментально такую возможность предоставляют современные SDM/ENM методы. В литературе описано несколько способов включения биотических предикторов в модели пространственного распределения и экологических ниш. В их числе использование готовых шейп-файлов распределения видов-консортов, лесных/луговых ценозов из доступных литературных источников (Ebrahimi *et al.*, 2017; Ahmadi *et al.*, 2020; Moradi *et al.*, 2022) или полученных с помощью технологий дистанционного зондирования (Wisiz *et al.*, 2013), а также составление карт распределения сопутствующих видов или характерных фитоценозов на основе данных полевых исследований, природоохранных департаментов и опроса местных жителей (Erfanian *et al.*, 2013; Ashrafzadeh *et al.*, 2018; Ghoddousi *et al.*, 2018; Jafari *et al.*, 2018; Khosravi *et al.*, 2021) с последующим расчетом расстояний до выявленных ареалов. Однако при недостатке данных полевых исследований и достоверной информации из литературных/официальных источ-

ников применение подобных методов затруднено (Wisiz *et al.*, 2013).

К настоящему времени исследования в области ENM-моделирования только формируют концептуальные подходы к географической спецификации фактора М. Согласно данным обзорных исследований (Barve *et al.*, 2011), доступные для вида территории чаще всего обозначаются: в пределах геополитических единиц без какой-либо биологически значимой основы; в пределах биотических регионов (областей с наборами видов, отличными от других областей); в пределах областей исторического распространения видов, смоделированных по характеристикам их современных экологических ниш. В отдельных работах доступные территории ограничены регионами с ранее выявленными климатическими классами, подходящими для изучаемых видов (Banerjee *et al.*, 2019), или регионами с ископаемыми остатками объектов исследования (Myers *et al.*, 2015). Авторы концепции ВАМ в одном из поздних исследований (Soberón, Osorio-Olvera, 2023) математически обоснованным и вычислительно реализуемым способом представили схему объединения нескольких ключевых идей биогеографии: географическую и экологическую матрицу, нишу Гринелла, способность к рассеиванию и предковую область происхождения групп видов, оценивая М-фактор с помощью списков смежности и графика CSD для матрицы  $C_{jA}(t)$ , которая представляет все клетки, подходящие или неподходящие, которые могут быть достигнуты из подходящих клеток при заданном параметре рассеивания.

Исходя из возможности отдельного изучения эффектов А, В и М компонентов ВАМ-диаграммы и их иерархической взаимосвязи, нами при формализации экологической ниши использован сравнительный анализ SDM/ENM моделей, построенных на разных наборах экологических данных: абиотические переменные для А-моделей; биотические и абиотические факторы для ВА-моделей; абиотические условия, межвидовые взаимоотношения и доступность территорий для ВАМ-моделей (Pshergusov *et al.*, 2022; Pshergusov, Chadaeva, 2023).

Чтобы учесть *биотические факторы* в ВА-моделях, в соответствии с корреляционным подходом, мы впервые применили подход включения географии одних видов в модели других путем использования SDM/ENM моделей (карт распределения вероятностей обнаружения видов/сообществ) в качестве биотических слоев (Pshergusov *et al.*, 2022; Pshergusov, Chadaeva, 2023). Такими слоями послужили картографические ВАМ-модели видов-консортов (добыча, конкуренты, форофиты) или сообществ, предоставляющих кормовые ресурсы и/или убежища (лесные и луговые ценозы). Преимуществом данного метода является возможность

реализации экосистемного подхода к моделированию экологической ниши объектов с учетом пищевых цепочек, биотопической приуроченности, конкурентных взаимоотношений, и т.п. Обязательными условиями применения данного метода является общность территории произрастания/обитания исследуемых объектов, соблюдение единого подхода к построению SDM/ENM моделей всех анализируемых объектов (основного и его консортов) и строгий контроль биологического смысла полученных результатов.

*М-фактор* в наших исследованиях (Pshegusov *et al.*, 2022; Pshegusov, Chadaeva, 2023) характеризует скорее не биологические особенности объектов, обуславливающие скорость захвата ими новой территории, а доступность этих территорий в силу наличия/отсутствия экологических, географических и иных барьеров. Данный фактор был формализован нами через расстояние до оптимальных местообитаний (с вероятностью обнаружения вида в ВА-моделях выше 80%), на протяжении которого вероятность обнаружения вида сохраняется выше 50% (50% порог пригодности местообитаний). Полученный растр расстояний использовали в качестве слоя для построения ВАМ-моделей. Таким образом, доступными для вида/сообщества являются пригодные территории, примыкающие к участкам, оптимальным по набору биотических и абиотических условий. Чем больше протяженность таких территорий, тем выше расселительная способность (подвижность, мобильность) видов/ценозов. Особенно важную роль фактор доступности территорий может играть в границах ландшафтов со сложным рельефом и динамичными климатическими условиями (например, горные территории).

В настоящее время *антропогенное воздействие* является неотъемлемой частью экологического окружения большинства природных объектов. Тем не менее, наличие неопределенности положения данного фактора в концепции экологической ниши и связанное с этим пренебрежение антропогенным влиянием при построении SDM/ENM моделей. Вместе с тем, все чаще встречаются исследования, обозначающие целесообразность учета человеческой деятельности при моделировании экологических ниш и пространственной локализации видов. Наиболее распространенным способом формализации антропогенных факторов является расчет расстояний до различных объектов инфраструктуры и ООПТ (Ebrahimi *et al.*, 2017; Ashrafzadeh *et al.*, 2018; Kaboodvandpour *et al.*, 2021; Poursalem *et al.*, 2021; Moradi *et al.*, 2022; и др.), учет плотности дорог и населенных пунктов (Khosravi *et al.*, 2018) или параметра Human footprint (модель антропогенного следа) (Farhadinia *et al.*, 2019). При этом популярным инструментом является Евклидово расстояние (Euclidean Distance), не учитывающее перепад высот, что при моделировании

распределения объектов в условиях горных территорий может привести к крайне искаженным результатам. Нами использован инструмент расчета путевого расстояния Path Distance, позволяющий определить расстояние в метрах до ближайшего объекта с учетом действительного расстояния по поверхности, а также вертикального и горизонтального факторов (McCoy *et al.*, 2001). Входные данные были представлены классом пространственных объектов и конвертированы в растр, используемый в качестве биотического слоя при построении ВА-моделей (Пшегусов, Чадаева, 2023; Pshegusov, Chadaeva, 2023).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современные методы пространственного анализа предоставляют беспрецедентную возможность для формализации абиотических, биотических и пространственных (доступность среды, особенности расселения) ограничений распространения биологических объектов для понимания экологической ниши как целостной иерархической структуры.

Как подчеркивают Соберон и Петерсон (Soberón, Peterson, 2005), коррелятивный подход всего лишь позволяет найти области, схожие с точки зрения экологических слоев с теми, где расположены точки присутствия видов; основную часть процесса моделирования должна занимать интерпретация результатов со строгим контролем биологического смысла.

Корреляционные модели распределения – это фактическая проекция модели экологической ниши в пространстве и времени, формируемые путем описания условий среды в географической сетке на основе их сходства с условиями среды в местах, где наблюдался вид. При всех практических достоинствах, данные модели не учитывают некоторые важнейшие факторы (перемещения и взаимодействия), определяющие распределение. Мы, вслед за Собероном и Осорио-Оливейро (Soberón, Osorio-Olvera, 2023), ожидаем, что объединение ENM-моделей с гипотезами расселения и комплексным учетом биотических взаимодействий получит широкое распространение при моделировании потенциальных областей распространения с помощью корреляционных моделей ниш ENM.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лисовский А.А., Дудов С.В., Оболенская Е.В. Преимущества и ограничения использования методов экологического моделирования ареалов. 1. Общие подходы // Журн. общ. биол. 2020. Т. 81(2). С. 123–134. <https://doi.org/10.31857/S0044459620020049>
- Лисовский А.А., Дудов С.В. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареа-

- лов. 2. *MaxEnt* // Журн. общ. биол. 2020. Т. 81. С. 135–146.  
<https://doi.org/10.31857/S0044459620020049>
- Окунев И.Ю. Основы пространственного анализа. М.: Аспект Пресс, 2020. 255 с.
- Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: АСА-DEMIА, 2004. 416 с.
- Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А. Комплексный подход учета экологических факторов в моделях современного распределения и климатогенной динамики *Ambrosia artemisiifolia* L. на Кавказе // РЖБИ. 2023. № 3. С. 149–167.  
<https://doi.org/10.35885/1996-1499-16-3-149-167>
- Хлебосолов Е.И. Теория экологической ниши: история и современное состояние // Русский орнитологический журн. 2002. Вып. 203. С. 1019–1037.
- Шутиков В.К., Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. Модели совместного распределения видов на примере донных сообществ малых рек Волжского бассейна // Журн. общ. биол. 2021. Т. 82. № 2. С. 143–154.  
<https://doi.org/10.31857/S0044459621020068>
- Ahmadi M., Farhadinia M.S., Cushman S.A., Hemami M.-R., Nezami Balouchi B., Jowkar H., Macdonald D.W. Species and space: a combined gap analysis to guide management planning of conservation areas // *Landsc Ecol.* 2020. V. 35. P. 1505–1517.  
<https://doi.org/10.1007/s10980-020-01033-5>
- Ashrafzadeh M.R., Naghipour A.A., Haidarian M., Khorozyan I. Modeling the response of an endangered flagship predator to climate change in Iran // *Mammal Res.* 2018. V. 64. P. 39–51.  
<https://doi.org/10.1007/s13364-018-0384-y>
- Banerjee A.K., Mukherjee A., Guo W., Ng W.L., Huang Y. Combining ecological niche modeling with genetic lineage information to predict potential distribution of *Mikania micrantha* Kunth in South and Southeast Asia under predicted climate change // *GECCO.* 2019. V. 20. e00800.  
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00800>
- Barve N., Barve V., Jiménez-Valverde A., Lira-Noriega A., Maher S.P., Peterson A.T., Soberón J., Villalobos F. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling // *Ecol. Modell.* 2011. V. 222. P. 1810–1819.
- Battini N., Farías N., Giachetti C., Schwindt E., Bortolus A. Staying ahead of invaders: using species distribution modeling to predict alien species' potential niche shifts // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2019. V. 612. P. 127–140.  
<https://doi.org/10.3354/meps12878>
- Bowen A.K.M., Stevens M.H.H. Temperature, topography, soil characteristics, and NDVI drive habitat preferences of a shade-tolerant invasive grass // *Ecol. Evol.* 2020. V. 10. P. 10785–10797.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.6735>
- Carvalho M.C., Gomide L.R., dos Santos R.M., Scolforo J.R.S., de Carvalho, L.M.T., de Mello J.M. Modeling ecological niche of tree species in Brazilian tropical area // *CERNE.* 2017. V. 23. P. 229–240.  
<https://doi.org/10.1590/01047760201723022308>
- Duarte A., Whitlock S.L., Peterson J.T. Species Distribution Modeling // *Encyclopedia of biodiversity* (second edition) / Ed. Levin S.; Oxford: Academic Press, 2013. P. 189–198.
- Ebeling S.K., Welk E., Auge H., Bruelheide H. Predicting the spread of an invasive plant: combining experiments and ecological niche model // *Ecography.* 2008. V. 31. P. 709–719.  
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05470.x>
- Ebrahimi A., Farashi A., Rashki A. Habitat suitability of Persian leopard (*Panthera pardus saxicolor*) in Iran in future // *Environ. Earth Sci.* 2017. V. 76(20). P. 697–707.  
<https://doi.org/10.1007/s12665-017-7040-8>
- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R.J., Huettmann F., Leathwick J.R., Lehmann A., Li J., Lohman L.G., Loiselle B.A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J.McC.M., Townsend Peterson A., Phillips S.J. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data // *Ecography.* 2006. V. 29, Iss. 2. P. 129–151.  
<https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Elith J., Franklin J. Species distribution modeling // *Encyclopedia of Biodiversity* (Second Edition) / Eds Levin S.; Oxford: Academic Press, 2013. P. 692–705.
- Elith J., Leathwick J.R. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time // *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 2009. V. 40(1). P. 677–697.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Erfanian B., Mirkarimi S.H., Mahini A.S., Rezaei H.R. A presence-only habitat suitability model for Persian leopard *Panthera pardus saxicolor* in Golestan National Park, Iran // *Wildlife Biol.* 2013. V. 19. P. 170–178.  
<https://doi.org/10.2981/12-045>
- Farhadinia M.S., McClintock B.T., Johnson P.J., Behnoud P., Hobeali K., Moghadas P., Hunter L.T.B., Macdonald D.W.A. A paradox of local abundance amidst regional rarity: the value of montane refugia for Persian leopard conservation // *Sci Rep.* 2019. V. 9. 14622.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-50605-2>
- Flores-Tolentino M., Ortiz E., Villaseñor J.L. Ecological niche models as a tool for estimating the distribution of plant communities // *Rev. Mex. Biodivers.* 2019. V. 90. e902829.  
<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2829>
- Franklin J. Mapping Species distributions: spatial inference and prediction (ecology, biodiversity and conservation). New York: Cambridge University Press, 2010. 338 p.  
<https://doi.org/10.1017/S0030605310001201>
- Ghoddousi A., Bleyhl B., Ashayeri D., Moghadas P., Sepahvand P., Shokri Sh., Khaleghi Hamidi A., Soofi M., Kueimmerle T. Integrating remote sensing and interview data for the identification of a leopard corridor in the Alborz Mountains, Iran // *Conservation Asia.* Bishkek, 2018. P. 65.
- Glover-Kapfer P.A. Training manual for habitat suitability and connectivity modeling using tigers (*Panthera tigris*) in Bhutan as example. Technical Report / Bhutan: WWF, 2015. 144 p.
- Grinnell J. An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley with especial reference to the distributional problems presented / Univ. Colorado Publication in Zoology. 1914. № 12. P. 51–294.

- Grinnell J. The niche relationships of the California thrasher // The Auk. 1917. V. 34. P. 427–433.
- Guisan A., Petitpierre B., Broennimann O., Daehler C., Kueffer C. Unifying niche shift studies: insights from biological invasions // TREE. 2014. V. 29(5). P. 260–269. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.009>
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N. Habitat suitability and distribution models: with applications in R. Cambridge: University Printing House, 2017. 462 p. <https://doi.org/10.1017/9781139028271>
- Guisan A., Zimmermann N.E. Predictive habitat distribution models in ecology // Ecol Modell. 2000. V. 135. P. 147–186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Hutchinson G.E. Concluding Remarks // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. V. 22. P. 415–427.
- Jafari A.A., Zamani-Ahmadmoodi R., Mirzaei R. Persian leopard and wild sheep distribution modeling using the Maxent model in the Tang-e-Sayad protected area, Iran // Mammalia. 2018. V. 83. P. 84–96. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2016-0155>
- Jiménez-Valverde A., Peterson A.T., Soberón J., Overton J.M., Aragón P., Lobo J.M. Use of niche models in invasive species risk assessments // Biol. Invasions. 2011. V. 13. P. 2785–2797.
- Kaboodvandpour S., Almasieh K., Zamani N. Habitat suitability and connectivity implications for the conservation of the Persian leopard along the Iran–Iraq border // Ecol. Evol. 2021. V. 11(19). 13464–13474. <https://doi.org/10.1002/ece3.8069>
- Keane R.M., Crawley M.J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis // TREE. 2002. V. 17(4). P. 164–170.
- Khosravi R., Hemami M.R., Cushman S.A. Multispecies assessment of core areas and connectivity of desert carnivores in central Iran // Divers. Distrib. 2018. V. 24(2). P. 193–207. <https://doi.org/10.1111/ddi.12672>
- Khosravi R., Hemami M.R., Malakoutikhah S., Ashrafzadeh M.R., Cushman S.A. Cushman Prey availability modulates predicted range contraction of two large felids in response to changing climate // Biol. Conserv. 2021. V. 255. 109018. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109018>
- Levins R. Evolution in changing environments. Monographs in population biology. New Jersey: Princeton University Press, 1968. 120 p.
- Li L., Huiyu L., Lin Z., Jia J., Liu X. Identifying priority areas for monitoring the invasion of *Solidago canadensis* based on Maxent and Zonation // AES. 2017. V. 37(9). P. 3124–3132.
- MacArthur R. Geographical ecology: Patterns in the distribution of species. Princeton: Princeton University Press, 1972. 269 p.
- MacArthur R., Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species // Am. Nat. 1967. V. 101. P. 377–385.
- McCoy J., Johnston K., Kopp S., Borup B., Willison J., Payne B. Using ArcGIS spatial analyst. Redlands: ESRI Press, 2001. 232 p.
- Miller J. Species distribution modeling // Geogr. Comp. 2010. V. 4(6). P. 490–509.
- Moradi S., Ahmadi A., Toranjzar H., Shams-Esfandabad B. Modeling the habitat suitability of Persian leopard (*Panthera pardus saxicolor*) in the conservation areas of Kohgiluyeh and Boyer-Ahmad Province, Iran // ECO-PERSIA. 2022. V. 10. P. 109–119.
- Myers C.E., Stigall A.L., Lieberman B.S. PaleoENM: Applying ecological niche modeling to the fossil record // Paleobiology. 2015. V. 41(2). P. 226–244. <https://doi.org/10.1017/pab.2014.19>
- Pearson R.G., Raxworthy C.J., Nakamura M., Peterson A. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar // J. Biogeogr. 2007. V. 34 P. 102–117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>
- Pearson R.G., Dawson T.P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? // Glob. Ecol. Biogeogr. 2003. V. 12 P. 361–371. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>
- Peterson A.T. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models // Biodivers. Inform. 2006. V. 3. P. 59–72. <https://doi.org/10.17161/bi.v3i0.29>
- Peterson A.T., Soberón J., Pearson R.G., Anderson R., Martínez-Meyer E., Nakamura M., Araújo M. Ecological niches and geographic distributions. 2011. Princeton: Princeton University Press, 314 p. <https://doi.org/10.1644/1545-1542-94.1.241>
- Peterson A., Anamza T. Ecological niches and present and historical geographic distributions of species: A 15-year review of frameworks, results, pitfalls, and promises // Folia Zool. 2015. V. 64(3) P. 207–217. <https://doi.org/10.25225/fozo.v64.i3.a3.2015>
- Peterson A., Soberón J. Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right // Natureza e Conservação. 2012. V. 10(2) P. 1–6. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>
- Poursalem S., Amininasab S.M., Zamani N., Almasieh K., Mardani M. Modeling the distribution and habitat suitability of Persian leopard *Panthera pardus saxicolor* in Southwestern Iran // Biol. Bull. Russ. Acad. Sci. 2021. V. 48. P. 319–330. <https://doi.org/10.1134/S1062359021030122>
- Pshegusov R.H., Tembotova F.A., Chadaeva V.A., Sablirova Y.M., Mollaeva M.Z., Akhomgotov A.Z. Ecological niche modeling of the main forest-forming species in the Caucasus // For. Ecosyst. 2022. Iss. 9. 100019. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-796514/v1>
- Pshegusov R.H., Chadaeva V.A. Modelling the nesting-habitat of threatened vulture species in the Caucasus: an ecosystem approach to formalising environmental factors in species distribution models // Avian Res. 2023. V. 14. 100131. <https://doi.org/10.1016/j.avrs.2023.100131>
- Schoener T.W. Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna // Ecology. 1968. V. 49. P. 704–726.
- Schoener T.W. The ecological niche // Ecological concepts: The contribution of ecology to an understanding of the natural world, symposium British ecological society.

- Cambridge: Blackwell Scientific Publication, 1989. P. 79–113.
- Shabani F., Ahmadi M., Kumar L., Solhjoui F.S., Tehrani M., Shabani F., Kalantar B., Esmaeili A.* Invasive weed species' threats to global biodiversity: Future scenarios of changes in the number of invasive species in a changing climate // *Ecol. Indic.* 2020. V. 116. 106436. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106436>
- Sillero N., Arenas-Castro S., Enriquez-Urzelai U., Vale C.G., Sousa-Guedes D., Martínez-Freiría F., Real R., Barbosa A.M.* Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling // *Ecol. Modell.* 2021. V. 456. 109671. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109671>
- Simões M.V.P., Peterson A.T.* Importance of biotic predictors in estimation of potential invasive areas: the example of the tortoise beetle *Eurypedus nigrosignatus* // *Hispaniola. PeerJ.* 2018. V. 6 e6052.
- Soberón J., Peterson A.T.* Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas // *Biodivers. Inform.* 2005. V. 2. P. 1–10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Soberón J., Osorio-Olvera L.* A dynamic theory of the area of distribution // *J. Biogeogr.* 2023. V. 50. P. 1037–1048.
- Thakuri S.S., Shrestha P., Deuba M., Shah P., Bhandari O.P., Shrestha S.* Potential habitat modeling of water hyacinth in lakes of Nepal using maxent algorithm // *ISPRS Annals of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences.* 2019. V. IV-5/W2. P. 103–110. <https://doi.org/10.5194/isprs-annals-IV-5-W2-103-2019>
- Wisz M.S., Pottier J., Kissling W.D., Pellissier L., Lenoir J., Damgaard C.F., Dormann C.F., Forchhammer M.C., Grytnes J.-A., Guisan A., Heikkinen R.K., Høye T.T., Kühn I., Luoto M., Maiorano L., Nilsson M.-C., Normand S., Öckinger E., Schmidt N.M., Termansen M.* The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling // *Biol. Rev.* 2013. V. 88. P. 15–30. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x>
- Yan H., Feng L., Zhao Y., Feng L., Wu D., Zhu Ch.* Prediction of the spatial distribution of *Alternanthera philoxeroides* in China based on ArcGIS and MaxEnt // *GECCO.* 2019. V. 21. e00856. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00856>
- Zurell D., Engler J.* Ecological niche modelling // *Effects of climate change on birds.* Oxford: Oxford University Press, 2019. P. 60–73.

## From Spatial Distribution to Ecological Niche: Modeling Issues within the Correlation Approach

R. Kh. Pshegusov<sup>#</sup>

*Institute of Ecology of Mountain Territories named after. A.K. Tembotov RAS, st. I. Armand, 37a, Nalchik, 360051 Russia*  
<sup>#</sup>*e-mail: p\_rustem@inbox.ru*

One of the most important tasks in modern ecology theory is the formalization of the ecological niche. Advances in spatial analysis techniques and the availability of global databases on biodiversity and environmental parameters provide an unprecedented opportunity to integrate ecological niche components within a correlational modeling approach. The paper presents methods for formalizing biotic, spatial (environmental accessibility) and anthropogenic restrictions on the distribution of biological objects (components of an ecological niche) when constructing SDM (Species distribution modeling) and ENM (Ecological niche modeling) models.

*Keywords:* correlation approach, modeling, ecological niche, BAM diagram, SDM, ENM

## ПРОБЛЕМА ОТСУТСТВИЯ “ОТСУТСТВИЙ”: ПОДХОД ЭНГЛЕРА–ХЕНГЛА В МОДЕЛИРОВАНИИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

© 2023 г. С. С. Огурцов\*, \*\*, @

\* Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник,  
пос. Заповедный, 32, Нелидовский городской округ, Тверская область, 172521 Россия

\*\* Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия

@E-mail: [etundra@mail.ru](mailto:etundra@mail.ru)

Поступила в редакцию 02.10.2023 г.

После доработки 08.10.2023 г.

Принята к публикации 08.10.2023 г.

Рассмотрены возможности создания искусственных точек отсутствия (псевдоотсутствий) для построения моделей пространственного распределения видов. Описан подход, предложенный Робинотом Энглера и адаптированный Томиславом Хенглом, который учитывает индексы пригодности местообитаний и расстояния до точек присутствия для создания точек псевдоотсутствия. На примере черники в Центрально-Лесном заповеднике и его охранной зоне сравниваются обобщенные линейные модели, построенные на основе подхода Энглера-Хенгла, пройденных маршрутов и расстояний до точек присутствия, а также модель, построенная по методу максимальной энтропии. Полученные результаты свидетельствуют о превосходстве модели на основе подхода Энглера-Хенгла как с точки зрения оценок качества, так и с точки зрения реалистичности построенных карт пространственного распределения.

**Ключевые слова:** пригодность местообитаний, пространственное распределение, распространение вида, псевдоотсутствия, GLM, MaxEnt

**DOI:** 10.31857/S1026347023600814, **EDN:** HODFBI

В моделировании пространственного распределения/распространения видов (Species Distribution Modelling, SDM) большую популярность приобрели методы на основе данных только о присутствии вида (presence-only) на территории исследований (Guisan *et al.*, 2017). Полевой сбор первичных данных для построения таких моделей значительно проще, а сами они требуют намного меньше допущений. Тем не менее, качество этих моделей далеко не всегда превосходит подходы на основе данных о присутствии/отсутствии (presence/absence) (Engler *et al.*, 2004; Duque-Lazo *et al.*, 2016). Большинство из них имеют тенденцию переоценивать область потенциального распространения вида (Engler *et al.*, 2004). Данные только о присутствии отличаются от данных о присутствии/отсутствии тем, что они указывают места, где наблюдался изучаемый вид, но не могут использоваться для определения мест, где он не встречался (Dettmers, Bart, 1999).

Целый ряд таких техник, как обобщенные линейные модели (Generalized Linear Models, GLM; Mladenoff *et al.*, 1999; Glenz *et al.*, 2001), обобщенные аддитивные модели (Generalized Additive

Models; Guisan, Zimmermann, 2000) и деревья классификации (Classification Trees; Jerina *et al.*, 2003) построены на алгоритмах работы с данными типа “присутствие/отсутствие”, что является их ограничением. Очень часто исследователь обладает лишь данным о присутствии, что является препятствием для использования техник “присутствия/отсутствия”. В то же время принято считать, что последние техники моделирования более надежны при наличии достоверных данных об отсутствиях (Chefaoui, Lobo, 2008; Duque-Lazo *et al.*, 2016).

Одним из возможных способов компенсации отсутствия является использование информации из всей (или только части) области исследования, называемой “фоном” (background) и объединение их с существующими данными о присутствии (Elith *et al.*, 2006; Peterson *et al.*, 2011). Такой подход использования данных называется “присутствие/фон” (presence/background). Фоновые точки призваны отразить условия окружающей среды, в которых существует вид (доступные условия), чтобы противопоставить их условиям, в которых вид был обнаружен. Данный подход используется

в таких техниках как максимальная энтропия (Maximum Entropy, MaxEnt; Phillips *et al.*, 2006), ENFA (Ecological Niche Factor Analysis; Hirzel *et al.*, 2002) и GARP (Genetic Algorithm for Rule-set Prediction) (Stockwell, Peters, 1999; Elith *et al.*, 2006; Peterson *et al.*, 2011). При этом фоновые точки генерируются случайным образом и почти никак не контролируются исследователем (в случае ENFA) или контролируются лишь частично посредством поправочного файла-маски (bias-file) (в случае MaxEnt) (Phillips *et al.*, 2009).

Еще одним подходом является способ объединения данных о присутствии с так называемыми псевдоотсутствиями (pseudo-absences). Такая схема исследования (далее дизайн) называется соответственно “присутствие/псевдоотсутствие” (presence/pseudo-absence). Точки псевдоотсутствия используются для того, чтобы отразить условия, в которых с большой вероятностью вид отсутствует (Stockwell, Peters, 1999; Zaniewski *et al.*, 2002). Надежность псевдоотсутствий зависит от характеристики самого вида (Hirzel *et al.*, 2001), его численности (Kégy *et al.*, 2010) и способов сбора данных (MacKenzie, Royle, 2005). Если вероятность надежных псевдоотсутствий для растений достаточно высока, то для мобильных животных (в частности, млекопитающих) она может быть не столь высокой (Boyce *et al.*, 2002; Johnson *et al.*, 2006; Smulders *et al.*, 2010). При этом всегда остается вероятность того, что среди них могут встретиться ложные отсутствия (Franklin, 2009). Таким образом, псевдоотсутствия это не достоверные, но предполагаемые отсутствия, а фоновые точки – это случайная комбинация всех условий среды. Подход с псевдоотсутствиями используют в тех случаях, когда исследователь обладает данным лишь о присутствии, но хочет использовать “presence/absence” моделирование (Chefaoui, Lobo, 2008). Это особенно актуально при построении функций выбора ресурсов (Resource Selection Function, RSF, Manly *et al.*, 2002), которые, как правило, опираются на обобщенные линейные модели.

Способ создания точек псевдоотсутствия до сих пор является дискуссионным вопросом (Kobler, Adamic, 2000; Keating, Cherry, 2004; Franklin, 2009; VanderWal *et al.*, 2009; Ghoddousi, 2010; Barbet-Massin *et al.*, 2012; Renner *et al.*, 2015). В настоящей работе рассматривается перспективный для ряда исследовательских задач вариант генерации псевдоотсутствий – подход Энглера-Хенгла. Изначально Робин Энглер с коллегами предложили генерировать псевдоотсутствия на основе уже построенных моделей “присутствия/фона” (Engler *et al.*, 2004). Это было развитием идей Элизабет Заниевски и ее коллег, которые впервые предложили сначала строить карту пригодности местообитаний (на основе GAM), а уже потом на ее основе создавать псевдоотсутствия и строить новую регрессионную модель (Zaniewski *et al.*, 2002). В от-

личие от Заниевски с соавторами, которые для первой GAM использовали полностью случайные точки, Энглер для этого строил модель ENFA, а уже потом на основе ее карты генерировал псевдоотсутствия, которые затем добавлялись к исходным данным о присутствиях и использовались для построения GLM (Engler *et al.*, 2004). Результатом ENFA (или любой другой модели с “присутствием/фоном”) являлась карта индексов пригодности местообитаний (Habitat Suitability Index, HSI в шкале от 0 до 100%). Отображая области с низким HSI, возможно оценить, где вероятность появления вида очень мала, а затем случайным образом сгенерировать новый набор взвешенных точек псевдоотсутствий в этих областях. На втором этапе с помощью этих созданных точек и известных присутствий строилась уже итоговая модель “присутствия/отсутствия” (например, GLM или GAM) (Zaniewski *et al.*, 2002; Engler *et al.*, 2004; Jiménez-Valverde *et al.*, 2008; Hengl *et al.*, 2009). Таким образом, выявление непригодных местообитаний с помощью “профильных” (т.е. “присутствие/фон”) техник позволяет генерировать надежные псевдоотсутствия для построения моделей “присутствия/отсутствия” (Chefaoui, Lobo, 2008). Доказано, что GLM, которые построены с использованием точек псевдоотсутствий, взвешенных на основе карт ENFA, превосходят таковые модели, построенные лишь на случайных точках псевдоотсутствий (Engler *et al.*, 2004).

При таком подходе возникает проблема с определением правила, по которому происходит создание псевдоотсутствий. Так, Энглер с коллегами выбирали точки псевдоотсутствия только в непригодных областях согласно построенной карте ENFA. Непригодные области определялись по заданному пороговому значению – 0.3, согласно Энглеру с соавт. (Engler *et al.*, 2004). Чуть позже Томислав Хенгл с коллегами признали такое сочетание факторного анализа и GLM наиболее перспективным, поскольку в нем используется лучшее из двух техник (Hengl *et al.*, 2009). Эти авторы развили идею Энглера, предложив вычислительную процедуру, которая объединяет оценку плотности (ядерное сглаживание), факторный анализ экологических ниш (ENFA) и геостатистику (регрессионный кригинг). При таком подходе псевдоотсутствия отбирались не только на основе информации о пригодности местообитаний, но и их географическом положении (Hengl *et al.*, 2009). Известно, что точки псевдоотсутствия, созданные вдали (в первую очередь, в экологическом пространстве) от точек присутствия увеличивают объяснительную способность моделей (Chefaoui, Lobo, 2008). Помимо этого Хенгл с коллегами предложили выбирать псевдоотсутствия не только лишь в непригодных местообитаниях, а пропорционально индексу пригодности местообитаний. Применение точек псевдоотсут-

ствия, полученных с помощью этого метода, можно рассматривать как промежуточный подход между “presence-only” и “presence/absence” дизайнами, который особенно полезен, когда точные данные об отсутствии недоступны (Chefaoui, Lobo, 2008; Sillero, Barbosa, 2021).

В настоящей работе сравниваются возможности подхода Энглера-Хенгла с другими популярными способами создания точек псевдоотсутствий для GLM/GAM, а также с дизайном “присутствие/фон” модели MaxEnt. В отличие от Энглера и Хенгла за основу создания псевдоотсутствий была взята не ENFA, а сама MaxEnt. Для создания моделей были использованы 456 точек встреч черники (*Vaccinium myrtillus* L., 1753), собранных автором за период с 2008 по 2022 гг. Данный вид был выбран по нескольким причинам. Во-первых, он является типичным кустарничковым растением для территории исследований. Во-вторых, его распространение в значительной степени связано с характерными типами еловых (*Picea abies* (L.) H. Karst., 1881) и сосновых (*Pinus sylvestris* L., 1753) лесов. Таким образом, при хорошем знании территории исследований распространение черники будет достаточно легко проверить по построенным картам. В-третьих, подход Энглера-Хенгла был успешно опробован на мобильном и эвритопном виде (*Ursus arctos* L., 1758) ранее (Огурцов, 2023). По этой причине было принято решение сосредоточиться на неподвижном и достаточно стенотопном виде. Данная работа продолжает серию исследований по моделированию пригодности местообитаний, начатых Ю.Г. Пузаченко и его коллегами (Желтухин и др., 2009; Пузаченко и др., 2010, 2011 и др.).

Цель исследования – проверить эффективность подхода Энглера-Хенгла для генерации точек псевдоотсутствия в моделировании пространственного распределения видов на примере черники. Для достижения цели решались следующие задачи: 1) создать ряд наборов точек псевдоотсутствия черники по различным правилам; 2) на основе этих наборов построить GLM; 3) сравнить качество построенных GLM между собой, а также с моделью на основе MaxEnt.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

### Территория исследований

Исследование проводили в Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике (ЦЛГЗ) и его охранной зоне (рис. 1). Территория представляет собой южнотаежный ландшафт, в прошлом частично трансформированный человеком деятельностью. Заповедник расположен на юго-западе Валдайской возвышенности (Россия, Тверская обл., 56°26′–56°31′ с.ш., 32°29′–33°01′ в.д.); это грядово-холмистая возвы-

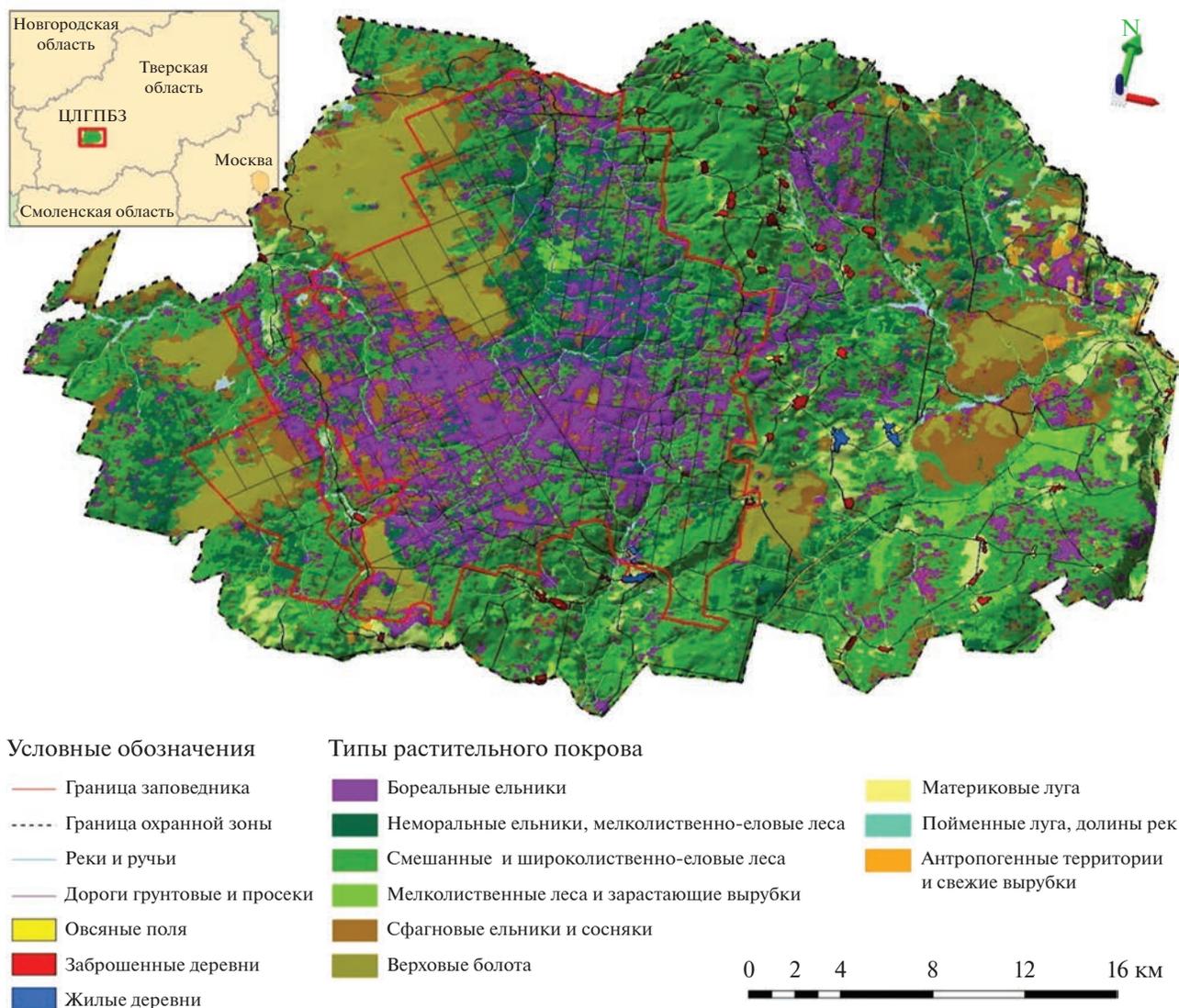
шенная равнина с высотами от 238 до 267 м над ур. м. Его площадь составляет 24 421 га, а площадь охранной зоны вокруг него – 46 694 га. Для дренированных частей моренных гряд характерны южнотаежные широколиственно-еловые леса и их производные, для озерных и флювиогляциальных равнин – бореальные еловые леса. На пологих склонах моренных гряд и в понижениях озерных равнин развиты верховые болота (рис. 1). Для территории характерен умеренно-континентальный климат. Более половины осадков выпадает в виде дождя в летне-осенний период; остальное количество – в виде снега зимой–весной. Средняя температура воздуха составляет +4.21°C (в июле +16°C, в январе –10°C), среднегодовое количество осадков – 730.9 мм (Пузаченко и др., 2016).

### Общий принцип моделирования

В настоящем исследовании было проверено 4 различных дизайна моделирования на основе двух разных техник. В первом случае использовалась MaxEnt (далее модель “MaxEnt”). Во втором случае строилась GLM с применением подхода Энглера-Хенгла (Engler-Hengl, EH; далее модель “EH”). В третьем случае строилась GLM, но точки псевдоотсутствия отбирались согласно весам расстояний (distance) до точек присутствия (модель “dist”). Такой подход в большей степени соответствует дизайну на основе радиальных буферов вокруг точек встреч, но без необходимости выбора радиуса буферной зоны. В четвертом случае строилась GLM, но точки псевдоотсутствия отбирались в пределах пройденных маршрутов (треков), где не было зафиксировано присутствия черники (модель “tracks”). Таким образом, сравнивался подход Энглера-Хенгла с двумя другими популярными приемами создания псевдоотсутствий (расстояния/буферы и маршруты), а также с самой MaxEnt. В общем виде этапы подготовки данных, построения и сравнения моделей представлены на рис. 2. Вся подготовительная работа, анализы и моделирование проводились в программе RStudio 1.1.447 с использованием языка R 4.0.3 (R Core Team, 2020).

### Предикторные переменные окружающей среды

На первом этапе был подготовлен набор предикторов окружающей среды (рис. 2, этап 1). В качестве них использовались вегетационные индексы (ВИ), полученные на основе данных мультиспектральных спутниковых снимков, морфометрические характеристики, полученные на основе цифровой модели рельефа (ЦМР), и типы растительного покрова (Coudun, Gégout, 2007; Roberts *et al.*, 2014; Nielsen *et al.*, 2016; Pentnerian *et al.*, 2019; McClelland *et al.*, 2020). В качестве данных мультиспектральной спутниковой съемки для



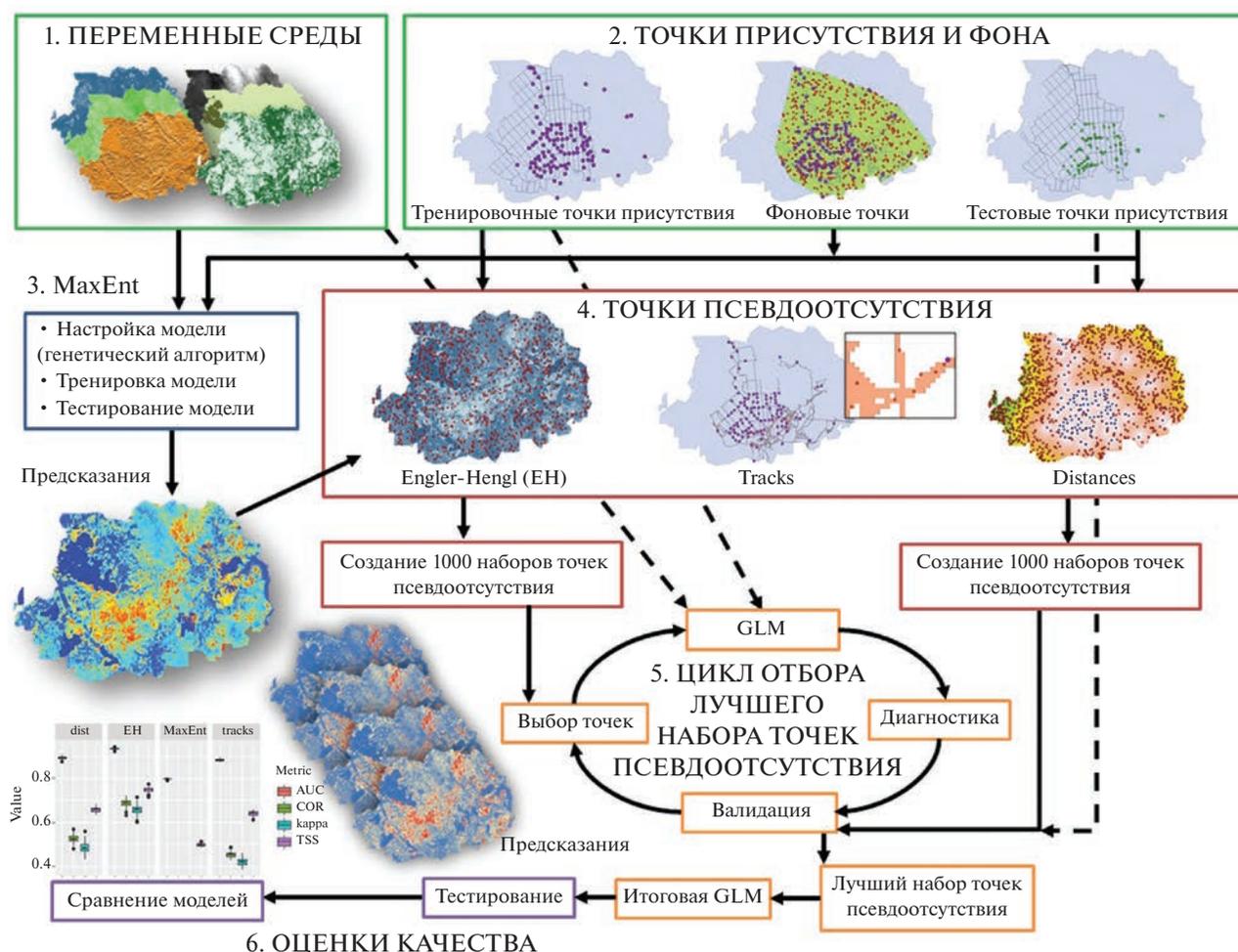
**Рис. 1.** Территория Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ) и его охранной зоны с отображением типов растительного покрова согласно классификации сцен спутника Landsat 8.

расчета ВИ использовались все безоблачные сцены спутника Landsat 8 OLI-TIRS (Landsat, 2019; <http://earthexplorer.usgs.gov>) за период с апреля по сентябрь с 2013 по 2020 гг. Всего было отобрано 9 сцен за разные даты: 26.04.2014, 06.06.2014, 10.09.2014, 29.04.2015, 25.09.2017, 07.05.2018, 11.08.2018, 19.05.2019, 11.06.2019. Из вегетационных индексов применялись усовершенствованный ВИ (Enhanced Vegetation Index, EVI; Huete *et al.*, 2002) и стандартизованный индекс разностей увлажненности (Normalized Difference Moisture Index, NDMI; Vermote *et al.*, 2016). Дополнительно был рассчитан ортогональный ВИ влажности (wetness), являющийся мерой оценки комбинированной влажности почвы и растительного покрова (Baig *et al.*, 2014). Его рассчитали путем специального преобразования Tasseled Cap Transformation

(Kauth, Thomas, 1976) с поправками для сенсора OLI спутника Landsat 8 (Baig *et al.*, 2014).

Морфометрические характеристики рельефа рассчитывались на основе глобальной ЦМР (SRTM 1 Arc-Second Global, <http://www.earthexplorer.usgs.gov>) с пространственным разрешением 30 м. Это абсолютная высота (“altitude”), экспозиция северных (“northness”) и восточных склонов (“eastness”), а также составной топографический индекс (Compound Topographic Index, “СТІ”; Moore *et al.*, 1991). Перед расчетом морфометрических характеристик ЦМР была проецирована в проекцию UTM 36N (Sillero, Barbosa, 2021).

К типам растительного покрова были отнесены следующие 7 категорий: 1) бореальные ельники, 2) неморальные ельники и мелколиственно-еловые леса, 3) смешанные и широколиственно-еловые ле-



**Рис. 2.** Этапы подготовки данных, построения и сравнения моделей пространственного распределения черники на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранный зоны на основе MaxEnt и GLM для трех дизайнов создания точек псевдоотсутствия.

са, 4) молодые вторичные мелколиственные леса, зарастающие вырубками, гари и ветровалы, 5) сфагновые ельники и сосняки, 6) верховые болота, 7) материковые луга. Все данные были получены на основе карты типологии растительного покрова, построенной по результатам визуального полуавтоматического дешифрирования сцен спутника Landsat 8 OLI (рис. 1). Дешифрирование выполнялось с помощью набора инструментов “Image Classification” в геоинформационной системе (ГИС) ArcMap 10.6.1 (Esri Inc.) методом классификации максимального правдоподобия (Pal, Mather, 2003).

Все расчеты переменных окружающей среды были проведены в ГИС ArcMap и SAGA 7.7.1 (Conrad *et al.*, 2015). Переменные были приведены к единому географическому экстенду и системе координат WGS84 в проекции UTM 36N с разрешениями 30 м. Все переменные прошли проверку на мультиколлинеарность (Araújo *et al.*, 2019; Silero, Barbosa, 2021). Сначала была выполнена ран-

говая корреляция Спирмена и составлена матрица, на основании которой среди них были выбраны кандидаты на исключение (при  $r > |0.7|$ ). Дополнительно был проведен VIF-тест (Variance Inflation Factor). В качестве порога было выбрано значение  $VIF = 10$  (Zuur *et al.*, 2009; Duque-Lazo *et al.*, 2016). Для тестов и проверок на мультиколлинеарность применяли R-пакеты “car” (Fox, Weisberg, 2018), “ecospat” (Broennimann *et al.*, 2018) и “usdm” (Naimi *et al.*, 2014).

#### Точки присутствия вида

Сбор данных о распространении черники проводился во время учетных маршрутов по территории исследований согласно общим принципам цифрового картографирования растений (Nielsen *et al.*, 2003, 2016; Shores *et al.*, 2019). Помимо присутствия отмечали также обилие (проективное покрытие) кустарничка в радиусе 5 м по шкале Браун-Бланке (Shores *et al.*, 2019). В настоящей

работе в качестве присутствий включали лишь те точки, где проективное покрытие составляло от 3 до 5 баллов (т.е. от 25 до 100%). Сбор данных проводился с помощью специально разработанной формы в мобильном приложении ArcGIS Quick-Capture (Esri Inc.) с заданной минимальной точностью геопривязки 4.6 м.

Чтобы снизить эффекты пространственной погрешности при сборе данных, все точки регистрации черники были разрежены (Coudun, Gégout, 2007; Aiello-Lammens *et al.*, 2015; Petrosyan *et al.*, 2019, 2023) по расстоянию 605 м. Оценка кластеризованности точек проводилась с помощью расчета среднего индекса ближайшего соседа (Average Nearest Neighbor Index, ANNI). Значения индекса меньше 1 указывают на кластерность, а больше 1 – на дисперсность (Evans *et al.*, 2021). Разреженные точки, удовлетворяющие дисперсному распределению ( $ANNI > 1$ ), использовались как тренировочные для построения моделей (рис. 2, этап 2). После разреживания осталось 107 таких точек ( $ANNI = 1.12$ ,  $z = 2.37$ ,  $p < 0.05$ ). Пространственное разреживание выполнялось с помощью R-пакета “spThin” (Aiello-Lammens *et al.*, 2015). Расчет ANNI проводился, используя R-пакет “spatialEco” (Evans *et al.*, 2021).

Для независимого тестирования использовались 206 точек встреч черники, взятые из архива заповедника. Все эти точки были собраны независимо от автора сторонними исследователями за тот же период времени.

### Моделирование с помощью MaxEnt

На третьем этапе для построения моделей использовалась MaxEnt (рис. 2, этап 3), как наиболее оптимальная техника для данных только о присутствии (Phillips *et al.*, 2006; Elith *et al.*, 2011; Merow *et al.*, 2013; Phillips *et al.*, 2017). Для этого применялась одноименная программа Maxent 3.4.1 (Phillips *et al.*, 2018). Для исправления погрешности неравномерного сбора данных (Merow *et al.*, 2013; Syfert *et al.*, 2013) был создан корректирующий файл (bias file) на основе минимального выпуклого полигона (Minimum Convex Polygon, MCP), охватывающего все пройденные маршруты (Maiorano *et al.*, 2015). В пределах этого полигона с помощью процедуры рандомизации было создано 1000 различных наборов 10000 точек, которые в дальнейшем указывались MaxEnt как фоновые точки (background samples) для сравнений (Phillips, Dudík, 2008). Во всех случаях использовалось максимум 1000 итераций и порог сходимости (convergence threshold)  $10^{-5}$ .

Выбор оптимальных настроек гиперпараметров модели MaxEnt производился с помощью генетического алгоритма (Vignali *et al.*, 2020). В этом случае размер популяции составлял 20, доля луч-

ших моделей – 40%, доля случайных моделей – 20%. Шанс “мутации” во время “кроссинговера” был установлен как 40%. Число “поколений” равнялось 5 (Vignali *et al.*, 2020; 2020a). Для проверки (validation) таких моделей применялась кросс-валидация по методу пространственных блоков (spatial block k-fold cross-validation) с размером блока 820 м и  $k = 10$  при помощи R-пакета “blockCV” (Valavi *et al.*, 2019), т.е. в каждом случае использовалось 10 реализаций (всего 10000 моделей). Размер блока был определен по медиане размаха пространственной автокорреляции переменных среды (Valavi *et al.*, 2019). Лучшая комбинация гиперпараметров MaxEnt определялась по значениям показателя площади под кривой (Area Under the Curve, AUC) ROC-графика (Receiver Operating Characteristic), информационного критерия Акаике (Akaike’s Information Criterion, AIC) и показателя True Skill Statistic (TSS). После выбора оптимальных настроек и построения модели проводилась процедура редукции переменных пошаговым удалением наименее важных предикторов с оценкой полученных моделей по значению тестовой TSS (Vignali *et al.*, 2020).

Для каждого набора фоновых точек была построена модель с оптимальными настройками. Оценка их качества проводилась по независимым данным, согласно “золотому стандарту” (Araújo *et al.*, 2019), на основе полностью сторонних тестовых (архивных) данных. Оценочными метриками выступили тестовая TSS, тренировочная AUC ( $AUC_{train}$ ), тестовая AUC ( $AUC_{test}$ ) и их разница ( $AUC_{diff}$ ). Показатель TSS рассчитывался по порогу, максимизирующему его значение (Guisan *et al.*, 2017; Vignali *et al.*, 2020a). Итоговая модель была построена на основе того набора фоновых точек, при котором значения  $AUC_{test}$  и TSS были максимальные, а  $AUC_{diff}$  – минимальная. Определение оптимальных настроек модели с помощью генетического алгоритма, построение моделей, их оптимизация и оценка качества были выполнены с помощью R-пакетов “SDMtune” (Vignali *et al.*, 2020, 2020a) и “dismo” (Hijmans *et al.*, 2017).

Итоговая карта строилась на основе формата представления данных “cloglog” (Merow *et al.*, 2013). В этом случае предсказания были интерпретированы как относительные вероятности присутствия (relative probabilities of presence), где 0 – минимальная вероятность присутствия (прогнозируемое отсутствие), 1 – максимальная вероятность присутствия (прогнозируемое присутствие) (Merow *et al.*, 2013).

Модели были построены как для авторских, так и для архивных точек. Во втором случае в качестве тестовых присутствий выступали авторские данные.

### Создание точек псевдоотсутствия

Для создания точек псевдоотсутствия использовался алгоритм рандомизации, как наиболее простой и не требующий особых допущений (Keating, Cherry, 2004; Barbet-Massin *et al.*, 2012). Для создания карты весов псевдоотсутствий полученная карта относительных вероятностей присутствия на основе MaxEnt (рис. 2, этап 3) переводилась в шкалу от 0 до 100 (в соответствии со шкалой HSI), а затем инвертировалась. В дальнейшем был использован подход Хенгла с соавт. (Hengl *et al.*, 2009), которые сформулировали гипотезу и предложили правило создания точек псевдоотсутствия. Правило основано на предположении, что распространение вида по территории есть функция пригодности его местообитаний (или вероятности присутствия). Таким образом, распределение вероятностей ( $\tau$ ) может быть применено для генерации точек псевдоотсутствия как:

$$\tau(x) = [100\% - \text{HSI}(x)]^2. \quad (1)$$

Квадратная степень гарантирует, что большинство точек псевдоотсутствия будут находиться ближе к границе низких значений HSI. При этом псевдоотсутствия будут приблизительно следовать распределению Пуассона. Чтобы учесть влияние расстояний от точек присутствия, добавляется вторая часть уравнения  $d_R(x)$ , которая представляет собой нормализованные расстояния (в диапазоне от 0 до 100%), т.е. отношения расстояний до ближайшей точки присутствия ( $x$ ) к максимальному расстоянию. В конечном итоге мы получаем следующую формулу:

$$\tau(x) = \left[ \frac{d_R(x) + (100\% - \text{HSI}(x))}{2} \right]^2. \quad (2)$$

Полученная формула определяет условия отбора точек псевдоотсутствия на основе двух условий: 1) чем больше расстояние от ближайшей точки присутствия, тем больше вероятность отсутствия; 2) вероятность отсутствия обратно пропорциональна значению индекса пригодности местообитаний (вероятности присутствия). Таким образом, в областях с низкими значениями HSI точек псевдоотсутствия будет больше, а в областях с высокими значениями HSI – меньше. По данной формуле для каждого пикселя оцениваются “веса отсутствия”  $\tau(x)$ , по которым в дальнейшем строится карта. Такие условия соответствуют принципу создания псевдоотсутствий, используемому Лобо с соавт. (Lobo *et al.*, 2010), при котором учитывается экологическая непригодность и расстояния до точек присутствия. Вместе с этим такой способ исправляет погрешности подхода Энглера, где использовались не HSI как таковые, а лишь категории пригодности. Тем не менее, поскольку данная формула основана на допущениях, а полевая верификация точек не

проводилась, нельзя гарантировать реальные отсутствия в искусственно-сгенерированных точках. В связи с этим в дальнейшем такие точки рассматриваются как псевдоотсутствия (рис. 2, этап 4).

В то же время, мозаичность территории исследований достаточно высокая, поэтому параметр расстояния не может гарантировать создание надежных псевдоотсутствий. В связи с этим было решено изменить формулу Хенгла (2), убрав из нее параметр расстояния (1), и создать на ее основе аналогичную карту “весов отсутствия” (дизайн “ЕН”). Еще одним изменением стало использование карты на основе модели MaxEnt, а не ENFA в качестве карты весов.

После этого выполнялась процедура случайного создания точек псевдоотсутствия в количестве, десятикратно превышающем число точек присутствия по правилам построенной карты весов отсутствия. Поскольку точки генерируются случайным образом, и одна генерация может сильно отличаться от другой в виду небольшого числа точек относительно общего числа ячеек грида (773 712), была выполнена 1000 таких симуляций согласно Энглеру (Engler *et al.*, 2004).

Для создания точек псевдоотсутствия на основе пройденных маршрутов (дизайн “tracks”) и расстояний (дизайн “dist”) было также сгенерировано 1000 их наборов в числе, десятикратно превышающем число точек присутствия, но на основе масок пройденных маршрутов и расстояний соответственно. Предварительно из маски маршрутов были вырезаны все ячейки грида, куда попадали точки присутствия. Веса расстояний рассчитывались согласно предварительно построенной карте эвклидовых расстояний до точек присутствия (рис. 2, этап 4).

Для тестирования итоговых моделей необходимо получить набор независимых точек псевдоотсутствия (т.е. отличных от тех, на которых обучалась модель). Для этого повторялись описанные выше действия, но уже для тестовых (архивных) точек присутствия. В итоге были созданы такие же 1000 наборов точек псевдоотсутствия для всех трех дизайнов, но построенные уже по архивным точкам (рис. 2).

### Построение GLM

На основе сгенерированных наборов точек псевдоотсутствия и точек присутствия строились 1000 моделей GLM (одна модель на каждую генерацию точек) со связующей функцией на основе логитов. Для упрощения процедуры построения моделей в рамках поставленных задач не рассматриваются взаимодействия предикторов и группирующая переменная.

Для каждой построенной модели проводился расчет основных оценок ее качества: каппы Ко-

**Таблица 1.** Оценки качества и выбранный порог для лучших моделей пространственного распределения черники на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны для дизайнов GLM на основе подхода Энглера-Хенгла (EH), пройденных маршрутов (tracks), расстояний до точек присутствия (dist), а также для максимальной энтропии (MaxEnt)

Модель	Порог	Каппа	TSS	COR	AUC
EH	0.26	0.71	0.76	0.72	0.94
tracks	0.35	0.45	0.65	0.49	0.90
dist	0.17	0.56	0.67	0.57	0.91
MaxEnt	0.42	—	0.49	—	0.79

Примечание: Каппа – каппа Коэна, TSS – True Skill Statistic, COR – коэффициент точечной бисериальной корреляции, AUC – показатель площади под ROC-кривой.

эна (Cohen’s Каппа), TSS, коэффициента точечной бисериальной корреляции (COR) и AUC. Затем выбиралась та модель, для которой значения этих показателей были максимальными (лучшая модель). Все оценки рассчитывались на основе независимых тестовых данных. Таким образом, был получен набор точек псевдоотсутствия в местах, максимально отличных от присутствий (рис. 2, этап 5). Оценка качества проводилась при помощи R-пакетов “PresenceAbsence” (Freeman, Moisen, 2008), “dismo”, “ecospat” и “biomod2” (Thuiller *et al.*, 2020). Расчет AUC проводился при помощи R-пакета “pROC” (Robin *et al.*, 2020). После выбора лучшего набора точек псевдоотсутствия строилась лучшая GLM для каждого дизайна.

### Сравнение моделей

Для оценок дискриминации использовалось 5 порог-зависимых показателей: доля правильных предсказаний (correct classification rate, CCR), отношение ошибочной классификации (misclassification rate, MR), чувствительность (sensitivity, SE), специфичность (specificity, SP) и отношение шансов (odds ratio, OR). Для общего сравнения моделей был использован набор стандартных показателей: AUC, TSS, Каппа и COR (рис. 2, этап 6) (Duque-Lazo, Navarro-Cerrillo, 2017; Petrosyan *et al.*, 2023). Известно, что TSS и Каппа являются предпочтительными оценкам качества в моделях такого рода (Allouche *et al.*, 2006; Phillips, Elith, 2010; Pentegiani *et al.*, 2019). Поскольку Каппа и COR подходят только для техник “присутствия/отсутствия” (Guisan *et al.*, 2017) для MaxEnt они не рассчитывались.

Для определения порога, который лучше всего различает присутствия и псевдоотсутствия для GLM (Shores *et al.*, 2019), выбирался тот, который максимизирует значение показателя Каппа, путем автоматического перебора всех возможных порогов от 0 до 1 с шагом 0.01 (Araújo *et al.*, 2005; Guisan *et al.*, 2017). При построении бинарных карт для MaxEnt в качестве порога для разделения

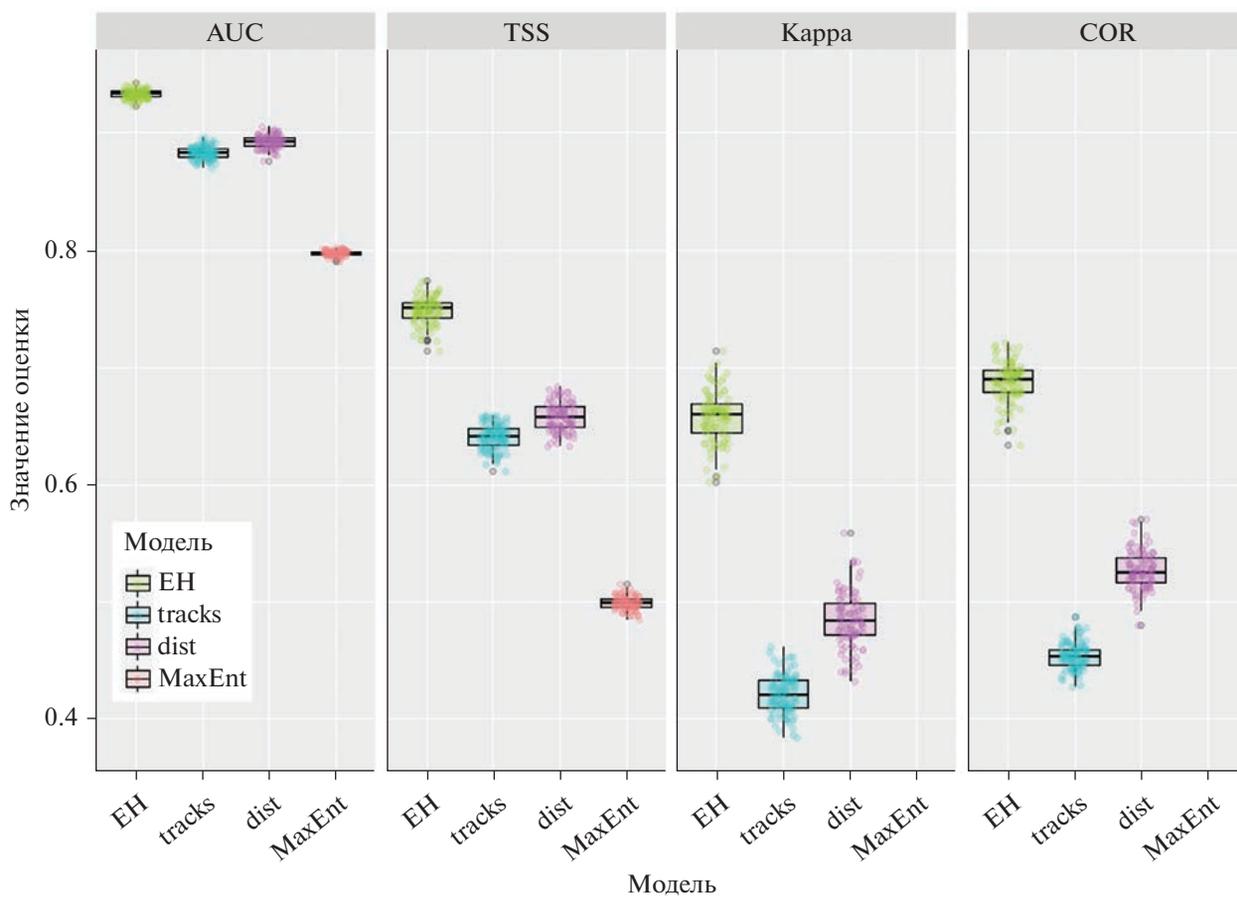
предсказаний на бинарные классы (присутствие/отсутствие вида) был использован порог maxSSS (maximum Sum of Sensitivity plus Specificity; Liu *et al.*, 2013; Recio *et al.*, 2020).

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Согласно общим оценкам качества модель “EH” оказалась лучшей (табл. 1). Для нее отмечены максимальные значения всех показателей (рис. 3). При выбранном пороге 0.12 значение максимальной Каппа составило 0.71. Это значительно выше, чем у других GLM при соответствующих максимизирующих порогах (рис. 4). Показатель TSS оказался еще выше (0.76) (рис. 3, 4), как и коэффициент бисериальной корреляции (COR = 0.72) (рис. 3). Значения AUC для всех GLM были очень высокие (рис. 3). В отличие от них модель на основе MaxEnt продемонстрировала наименьшие значения TSS и AUC (табл. 1).

Если рассматривать более подробно оценки качества дискриминации для моделей на основе GLM по выбранным порогам (см. табл. 1), то для модели “EH” во всех случаях они оказались лучше, чем для других сценариев (табл. 2). Так, для нее оказалась максимальная доля правильных предсказаний (CCR = 0.95) и минимальное отношение ошибочной классификации (MR = 0.05) (табл. 2). Эта же модель продемонстрировала лучшие значения чувствительности и специфичности. Она правильно распознавала 70% независимых точек присутствия и практически все независимые точки псевдоотсутствия (SP = 0.98). Особенно сильно модели различались по значению отношения шансов. Значение OR для модели “EH” намного превосходило таковое для других моделей (табл. 2).

На картах, построенных по непрерывным значениям предсказаний, наблюдается в целом одинаковый паттерн пространственного распределения черники на территории исследований. В то же время для модели “dist” отмечена наименьшая доля области распространения кустарничка, в то



**Рис. 3.** Оценки качества моделей пространственного распределения черники на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны для дизайнов GLM на основе подхода Энглера-Хенгла (EH), пройденных маршрутов (tracks), расстояний до точек присутствия (dist), а также для максимальной энтропии (MaxEnt).

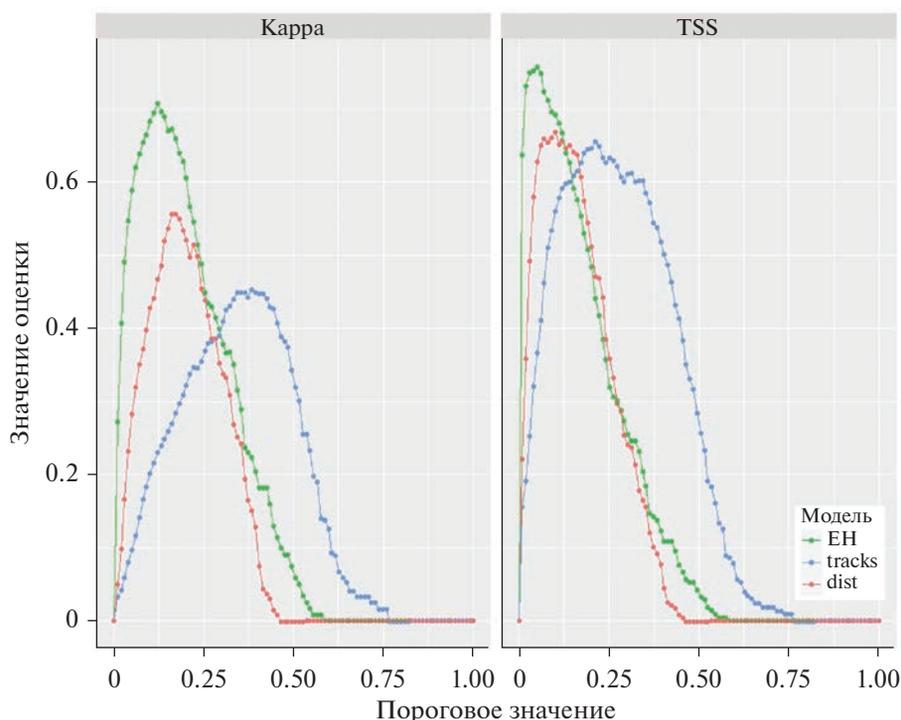
время как для модели “MaxEnt” предсказания оказались наименее определенными (рис. 5). Наиболее реалистичные карты дали модели “EH” и “tracks”.

Если рассмотреть классифицированные карты по выбранным пороговым значениям предсказаний, то разница для GLM будет не столь заметна

(рис. 5). Для модели “EH” доля потенциальной области распространения черники составила 11.16% от всей территории исследований, для модели “tracks” – 11.82%, а для модели “dist” – 10.50%. Таким образом, дизайн моделирования GLM слабо влиял на предсказание общей площади распространения вида. В то же время по моде-

**Таблица 2.** Показатели качества дискриминации лучших моделей пространственного распределения черники на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны по порогам, максимизирующему показатель Карра, для дизайнов GLM на основе подхода Энглера-Хенгла (EH), пройденных маршрутов (tracks) и расстояний до точек присутствия (dist)

Показатель качества	Модель		
	EH	tracks	dist
Оценочный показатель	EH	tracks	dist
Доля правильных предсказаний (Correct classification rate, CCR)	0.95	0.88	0.92
Отношение ошибочной классификации (Misclassification rate, MR)	0.05	0.12	0.08
Чувствительность (Sensitivity, SE)	0.7	0.7	0.67
Специфичность (Specificity, SP)	0.98	0.90	0.95
Отношение шансов (Odds ratio, OR)	114.90	20.34	34.14



**Рис. 4.** Вариация значений Кappa и TSS в зависимости от пороговых значений для моделей пространственного распределения черники на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны для дизайнов GLM на основе подхода Энглера-Хенгла (ЕН), пройденных маршрутов (tracks), расстояний до точек присутствия (dist).

ли MaxEnt доля территории потенциального присутствия черники оказалась больше всего и составила 31.69% (рис. 5).

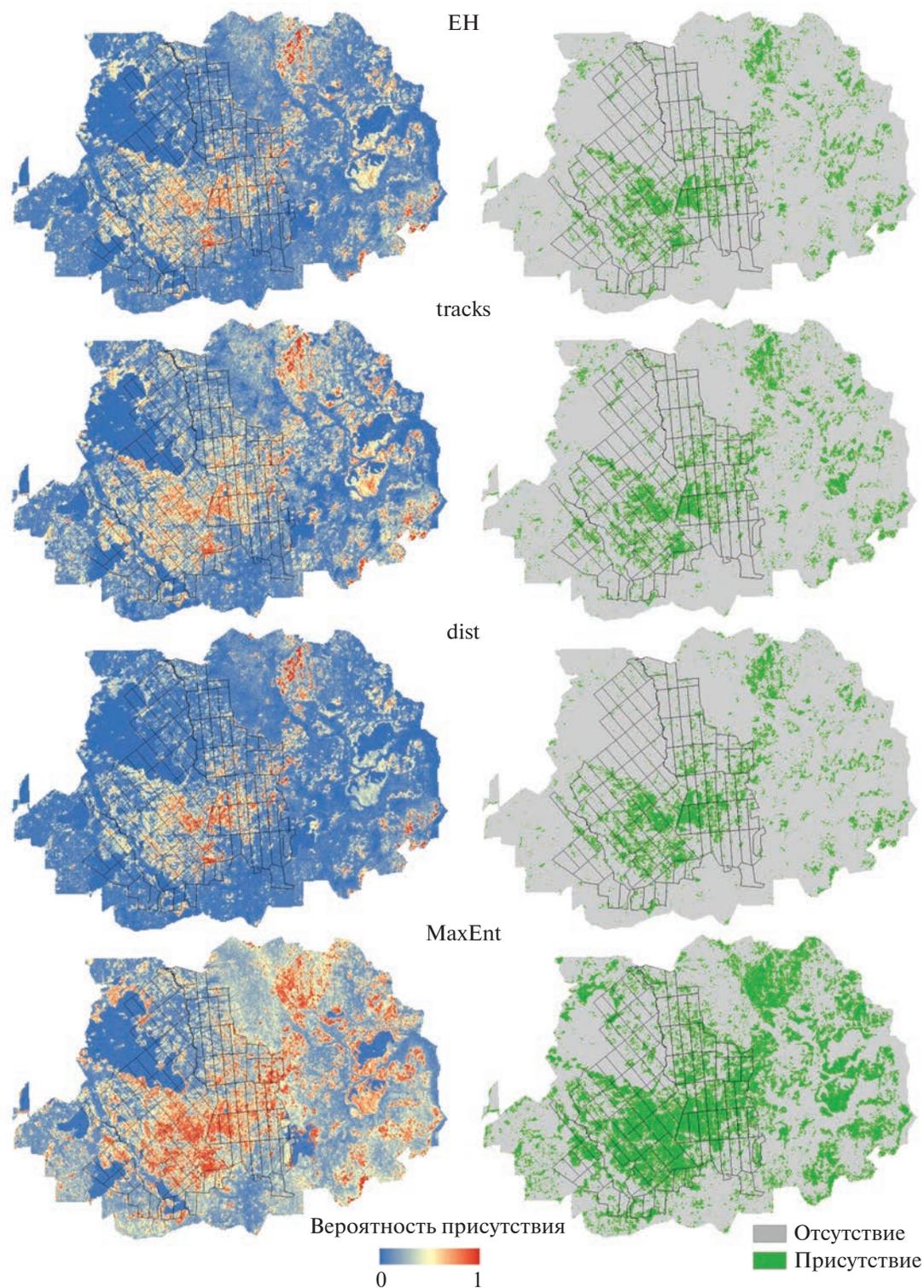
## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Большинство SDM предполагает, что вид, так или иначе, обитает в пригодных местообитаниях (где встречаются его точки присутствия) и не обитает в непригодных местах (где встречаются его точки отсутствия). Тем не менее, на практике такие отношения между экологической нишей и распределением вида не столь однозначны (Lobo *et al.*, 2010). Вид может отсутствовать в принципиально пригодных условиях и, наоборот, присутствовать в непригодных (Hirzel, Le Lay, 2008).

Ложная регистрация отсутствий вида (falls absences, FA) может быть вызвана разными причинами. Хирзель и Ле Лэй определили среди них следующие: географические барьеры или препятствия, мешающие нормальному распределению особей по потенциально пригодной территории; локальное вымирание, вызванное изменениями окружающей среды или стохастическими факторами; малая площадь территории, неспособная обеспечить жизнеспособную популяцию; альтернативные местообитания, которые могут использовать виды-генералисты, меняя их в течение одного сезона; биотические взаимодействия (сук-

цессионные стадии, конкуренция, хищничество и т.п.) (Hirzel, Le Lay, 2008). В случае животных их присутствие в подходящем местообитании также может быть не зарегистрировано из-за попытки животного избежать наблюдателей, либо даже из-за своеобразного поведения отдельных особей (Mertzanis *et al.*, 2008). Либо с коллегами определяли такие отсутствия как случайные (contingent absences), т.е. вид отсутствует в потенциально пригодных экологических и климатических условиях в виду действия некоторых ограничивающих сил (Lobo *et al.*, 2010). Подобные просчеты неизбежны и являются существенной проблемой SDM-исследований (Le Maitre *et al.*, 2008; Lobo *et al.*, 2010; Piédallu *et al.*, 2017). Если такие ошибки наиболее вероятно ожидаемы, то следует применять дизайн только с данными о присутствии вида (Chefaoui, Lobo, 2008; Hirzel, Le Lay, 2008).

В отличие от ложных (случайных) отсутствий, истинные отсутствия (true absences, TA) определяются исключительно непригодными экологическими или климатическими условиями для вида. Лобо с соавторами называли их экологическими отсутствиями (environmental absences; Lobo *et al.*, 2010). Даже в этом случае причины их возникновения могут быть различны. Виды могут действительно отсутствовать, потому что среда обитания не подходит или потому, что они еще не колонизировали всю подходящую область или их отсутствие яв-



**Рис. 5.** Карты пространственного распределения черники на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны для дизайнов GLM на основе подхода Энглера-Хенгла (EH), пройденных маршрутов (tracks), расстояний до точек присутствия (dist), а также для максимальной энтропии (MaxEnt). Слева карты непрерывных вероятностей присутствия, справа – классифицированные по выбранному порогу.

ляется временным (Martin *et al.*, 2005). По всем этим причинам отсутствие наблюдения в данном месте не может быть надежно интерпретировано как истинное отсутствие, поэтому в большинстве случаев можно полагаться только на данные о присутствии. Недостаток надежных данных об отсутствии является одной из основных проблем, которые должны решить экологи, занимающиеся построением SDM (Hirzel *et al.*, 2002; Soberón, Peterson, 2005). В большей степени это касается животных (особенно мобильных), а не растений.

Существует еще и третий тип отсутствий, в который объединены все ошибки при сборе пространственных данных, связанные с его неполнотой и предвзятостью. Они называются методологическими отсутствиями (methodological absences). Этот тип отсутствий может представлять собой наиболее важный источник неопределенности для изучения закономерностей и процессов, лежащих в основе географического распределения видов (Lobo *et al.*, 2010). Таким образом, в соответствии с концепцией ниш, предложенной Собероном и Накамурой (Soberón, 2007; Soberón, Nakamura, 2009), случайные отсутствия будут за пределами реализованной, но внутри фундаментальной ниши, экологические отсутствия будут за пределами как реализованной, так и фундаментальной ниши, а методологические отсутствия будут как в реализованной, так и в фундаментальной нише.

Вероятность возникновения каждого типа отсутствий на территории варьирует в зависимости от пространственной и экологической удаленности местоположения от условий, преобладающих в известных точках присутствия. Из этого следует, что экологические отсутствия будут более вероятны в тех местах, где экологические условия находятся далеко от комплекса условий, в которых был обнаружен вид. И наоборот, случайные отсутствия будут более вероятными в территориально удаленных местах с благоприятными условиями окружающей среды, тогда как вероятность обнаружения методологических отсутствий будет выше в экологически благоприятных местах, расположенных ближе всего к известным точкам присутствия (Lobo *et al.*, 2010).

Подход создания псевдоотсутствий Энглера-Хенгла позволяет максимально сократить вероятность возникновения случайных и методологических (т.е. ложных) отсутствий, повышая при этом вероятность возникновения экологических (т.е. истинных) отсутствий. При смещении отношения отсутствий от ложных к истинным, повышаются оценки качества моделей, рассчитанные на основе матрицы сопряженности (Guisan *et al.*, 2017). Этим же занимается вероятность возникновения присутствий в малопригодных местах (т.е. ложных присутствий; false presences, FP) и повышается вероятность возникновения присутствий в высоко-

пригодных местах (т.е. истинных присутствий; true presence, TP).

Существуют разные способы создания точек псевдоотсутствия. Самый распространенный из них — это случайная выборка из большого набора ячеек (сайтов) всей исследуемой области (Stockwell, Peters, 1999; Kobler, Adamic, 2000; Franklin, 2009). Такой метод рандомизации является наиболее простым и не требует особых допущений (Keating, Cherry, 2004). Кроме того, этот метод подходит для обычных видов, признаки присутствия которых легко идентифицировать. По сути, в таком виде данный отбор ничем не отличается от подхода “presence/background”. При этом в некоторых случаях ячейки, соответствующие присутствиям, могут быть удалены из случайного набора фона, или может быть исправлена некоторая систематическая ошибка выборки путем создания корректирующей области выбора (Phillips *et al.*, 2009; Barbet-Massin *et al.*, 2012). Известно, что географическая или экологическая область, в которой производится выборка этих псевдоотсутствий, существенно влияет на производительность модели (Zaniewski *et al.*, 2002; VanderWal *et al.*, 2009; Barbet-Massin *et al.*, 2012).

Есть множество других способов создания псевдоотсутствий, например, за пределами определенного буфера вокруг присутствий (Hirzel *et al.*, 2001; VanderWal *et al.*, 2009; Ghoddousi, 2010) или по определенной маске (Elith *et al.*, 2010), с помощью “point-process” моделей (Renner *et al.*, 2015), отбором на основе пороговых значений наиболее значимых предикторов (Le Maitre *et al.*, 2008) и другие (Zaniewski *et al.*, 2002; Engler *et al.*, 2004; Chefaoui, Lobo, 2008; Phillips *et al.*, 2009; Barbet-Massin *et al.*, 2012). Многие из этих способов, в частности случайный выбор точек по территории исследования, были подвергнуты обоснованной критике (Lobo *et al.*, 2010).

Согласно полученным результатам модель с псевдоотсутствиями, построенными на основе подхода Энглера-Хенгла, оказалась значительно лучше других моделей, в том числе и MaxEnt. При этом эта модель была без учета расстояний до точек присутствия. Для нее наблюдались максимальные значения оценочных показателей, в том числе и отношения шансов (OR). Отношение шансов показывает отношение произведений всех истинных предсказаний (TP · TA) к произведению всех ложных (FP · FA). Чем оно больше, тем в модели в целом больше истинных (т.е. правильных) предсказаний. Дизайны на основе треков и расстояний оказались значительно хуже. Наиболее реалистичные карты получились также для модели на основе подхода Энглера-Хенгла.

Как правило, оценки качества моделей MaxEnt превосходят таковые GLM (например, Guisan *et al.*, 2007; Nath *et al.*, 2019). При этом известно,

что значения AUC для моделей MaxEnt обычно завышены относительно таковых для GLM (Guisan *et al.*, 2007), поэтому сравнивать эти две техники моделирования только по показателю AUC не совсем корректно. В то же время, если для построения GLM используются реальные отсутствия, то качество таких моделей превосходит MaxEnt (Duque-Lazo *et al.*, 2016). В нашем случае, используя сгенерированные псевдоотсутствия по методу Энглера-Хенгла, удалось построить GLM, которая значительно превосходила MaxEnt не только по значению AUC, но и по TSS.

Построенные карты пространственного распределения черники наглядно демонстрируют, что способ построения GLM на основе подхода Энглера-Хенгла существенно сужает область потенциального присутствия вида. Модель MaxEnt, наоборот, предсказывает наибольшую область пространственного распределения черники, вовлекая не только ее типичные местообитания, но и много смежных биотопов, где присутствие черники маловероятно. Итоговая площадь территории, потенциально пригодной для кустарничка, оказалась втрое большей, чем по оценкам GLM. Таким образом, MaxEnt строит менее определенные и более “размытые” карты, завышая общие вероятности относительного присутствия. Это может вызывать сложности для выделения областей потенциального присутствия достаточно стенопотных или редких видов. Подобное поведение модели вполне логично и предсказуемо, ведь значения экогеографических переменных в точках присутствия соотносятся с таковыми в случайно выбранных точках фона, а не в точках отсутствия. В конечном итоге это приводит к сильной переоценке реальной области распространения вида. В GLM, напротив, значения переменных окружающей среды в точках присутствия противопоставляются таким значениям в максимально удаленных в экологическом пространстве точках.

Выбор числа точек псевдоотсутствия также является дискуссионным вопросом. Как отмечают Манли с соавторами очень важно минимизировать ошибки выборки, отбирая данные таким образом, чтобы они были полностью репрезентативными для исследуемой области (Manly *et al.*, 2002). Это означает, что достаточно большое количество точек выбирается случайным образом из ландшафта, чтобы контрастировать с точками присутствия. МакДональд предлагает использовать на несколько порядков больше псевдоотсутствий, чем присутствий при применении экспоненциальной модели (McDonald, 2003). Барбет-Массин с коллегами установили, что для GLM и GAM наилучшие результаты предсказаний достигаются при использовании большого количества псевдоотсутствий (например, 10 000) с одинаковыми весами присутствия и отсутствия (Barbet-

Massin *et al.*, 2012). Это согласуется с выводами относительно числа точек в MaxEnt (Phillips, Dudík, 2008). Шефауи и Лобо также советуют брать большее число точек псевдоотсутствий, но предупреждают от экстремальных значений (Chefaoui, Lobo, 2008). В этом случае оптимальным считается число псевдоотсутствий в 10 раз большее, чем число точек присутствий (Chefaoui, Lobo, 2008; Jiménez-Valverde *et al.*, 2008). Влияние числа псевдоотсутствий на качество моделей на основе подхода Энглера-Хенгла является актуальной проблематикой для следующих исследований.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Гизан с коллегами подчеркивали два ключевых правила для уменьшения последующих проблем статистическим методом, который использует точки присутствия в сочетании с точками псевдоотсутствий (Guisan *et al.*, 2017). Во-первых, важно ограничить область исследования реалистичной областью. Было показано, что использование большого, но нереалистичного размера для выборки псевдоотсутствий отрицательно влияет на модель и ее прогнозы (VanderWal *et al.*, 2009; Elith *et al.*, 2010). Во-вторых, случайная выборка псевдоотсутствий – это стратегия с наименьшими предположениями, и ее следует использовать по умолчанию, если нет веских аргументов в пользу другого, более специфичного подхода (Barbet-Massin *et al.*, 2012). Используемый подход Энглера-Хенгла с весами MaxEnt позволяет учесть оба этих правила. Область отбора точек псевдоотсутствий имеет четкие экологические ограничения, а стратифицированный дизайн создания точек позволяет выявлять наиболее реалистичные места потенциального отсутствия вида. На основе такого подхода удается строить модели очень хорошего качества согласно независимым оценкам, которые превосходят таковые на основе только лишь MaxEnt. В то же время использование параметра расстояния в условиях мозаичного ландшафта весьма спорно и требует дополнительных проверок.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Желтухин А.С., Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б. Оценка качества местообитаний животных на основе учетов следовой активности и дистанционной информации // Сибирский экологический журн. 2009. № 3. С. 341–351.
- Огуцов С.С. Моделирование пригодности местообитаний бурого медведя *Ursus arctos* (Linnaeus, 1758) на основе функции выбора ресурсов в мозаичных ландшафтах южной тайги. Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 2023. 26 с.
- Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Сандлерский Р.Б. Анализ пространственно-временной динамики эко-

- логической ниши на примере популяции лесной куницы (*Martes martes*) // Журн. общей биологии. 2010. Т. 71(6). С. 467–487.
- Пузаченко Ю.Г., Кузьмин С.Л., Сандлерский Р.Б. Количественная оценка параметров ареалов (на примере представителей рода *Rana*) // Журн. общей биологии. 2011. Т. 72(5). С. 339–354.
- Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Козлов Д.Н., Кораблев Н.П., Федяева М.В., Пузаченко М.Ю., Сиунова Е.В. Центральное-Лесной государственный природный биосферный заповедник. Научно-популярный очерк. Издание 2-е. Тверь: ООО “Печатня”, 2016. 80 с.
- Aiello-Lammens M.E., Boria R.A., Radosavljevic A., Vilela B., Anderson R.P. spThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models // Ecography. 2015. V. 38. P. 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Allouche O., Tsoar A., Kadmon R. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS) // J. Applied Ecology. 2006. V. 43. P. 1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>
- Araújo M.B., Anderson R., Barbosa A.M., Beale C., Dormann C., Early R., Garcia R., Guisan A., Maiorano L., Naimi B., O’Hara R., Zimmermann N., Rahbek C. Standards for distribution models in biodiversity assessments // Science Advances. 2019. V. 5. eaat4858. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat4858>
- Araújo M.B., Pearson R.G., Thuiller W., Erhard M. Validation of species-climate impact models under climate change // Global Change Biology. 2005. V. 11. P. 1504–1513. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01000.x>
- Baig M.H.A., Zhang L., Shuai T., Tong Q. Derivation of a tasselled cap transformation based on Landsat 8 at-satellite reflectance // Remote Sensing Letters. 2014. V. 5(5). P. 423–431. <https://doi.org/10.1080/2150704X.2014.915434>
- Barbet-Massin M., Jiguet F., Albert C.H., Thuiller W. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? // Methods in Ecology and Evolution. 2012. V. 3. P. 327–338. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x>
- Boyce M.S., Vernier P.R., Nielsen S.E., Schmiegelow F.K.A. Evaluating resource selection functions // Ecological Modelling. 2002. V. 157(2–3). P. 281–300. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00200-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00200-4)
- Broennimann O. Package ‘ecospat’, version 3.0. Spatial Ecology Miscellaneous Methods. 2018. 107 p.
- Chefaoui R.M., Lobo J.M. Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance // Ecological Modelling. 2008. V. 210. P. 478–486. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.08.010>
- Conrad O., Bechtel B., Bock M., Dietrich H., Fischer E., Gerlitz L., Wehberg J., Wichmann V., Boehner J. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4 // Geoscientific Model Development. 2015. V. 8. P. 1991–2007. <https://doi.org/10.5194/gmd-8-1991-2015>
- Coudun C., Gégout J.-C. Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors // J. Vegetation Science. 2007. V. 18. P. 517–524. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2007\)18\[517:QPOT-DA\]-2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2007)18[517:QPOT-DA]-2.0.CO;2)
- Dettmers R., Bart J. A GIS modeling method applied to predicting forest songbird habitat // Ecological Applications. 1999. V. 9. P. 152–163. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1999\)009\[0152:AGMMAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1999)009[0152:AGMMAT]2.0.CO;2)
- Duque-Lazo J., Navarro-Cerrillo R.M. What to save, the host or the pest? The spatial distribution of xylophage insects within the Mediterranean oak woodlands of Southwestern Spain // Forest Ecology and Management. 2017. V. 392. P. 90–104. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.047>
- Duque-Lazo J., van Gils H., Groen T.A., Navarro-Cerrillo R.M. Transferability of species distribution models: The case of *Phytophthora cinnamomi* in Southwest Spain and Southwest Australia // Ecological Modelling. 2016. V. 320. P. 62–70. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.09.019>
- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R.J., Huettmann F., Leathwick J.R., Lehman A., Li J., Lohmann L.G., Loiselle B.A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J.M.M., Peterson A.T., Phillips S.J., Richardson K., Scachetti-Pereira R., Schapire R.E., Soberón J., Williams S., Wisz M.S., Zimmermann N.E. Novel methods improve prediction of species’ distributions from occurrence data // Ecography. 2006. V. 29 (2). P. 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E., Yates C.J. A statistical explanation of MaxEnt for Ecologists // Diversity and Distributions. 2011. V. 17. P. 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Elith J., Kearney M., Phillips S. The art of modelling range-shifting species // Methods in Ecology and Evolution. 2010. V. 1. P. 330–342. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x>
- Engler R., Guisan A., Rechsteiner L. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudoabsence data // J. Applied Ecology. 2004. V. 41(2). P. 263–274. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00881.x>
- Evans J.S., Murphy M.A., Ram K. Package ‘spatialEco’. Spatial analysis and modelling utilities. Version 1.3-7. 2021. 181 p.
- Fox J., Weisberg S. An R Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage Publications Inc., 2018. 608 p.
- Franklin J. Mapping species distributions. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. 320 p. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511810602>
- Freeman E.A., Moisen G. PresenceAbsence: An R package for presence-absence model analysis // J. Statistical Software. 2008. V. 23(11). P. 1–31. <https://doi.org/10.18637/JSS.V023.I11>
- Ghoddousi A. Habitat suitability modelling of the Brown bear *Ursus arctos* in Croatia and Slovenia using telemetry data. Master of Science thesis. Imperial College London, 2010. 71 p.
- Glenz C., Massolo A., Kuonen D., Schlaepfer R. A wolf habitat suitability prediction study in Valais (Switzerland) // Landscape and Urban Planning. 2001. V. 55. P. 55–65. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(01\)00119-0](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(01)00119-0)
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. Habitat suitability and distribution models. Cambridge: Cambridge University Press, 2017. 462 p. <https://doi.org/10.1017/9781139028271>

- Guisan A., Zimmermann N.* Predictive habitat distribution models in ecology // *Ecological Modelling*. 2000. V. 135. P. 147–186.  
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Guisan A., Zimmermann N.E., Elith J., Graham C.H., Phillips S., Peterson A.T.* What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data, or species' characteristics? // *Ecological Monographs*. 2007. V. 77(4). P. 615–630.  
<https://doi.org/10.1890/06-1060.1>
- Hengl T., Sierdsema H., Radovic A., Dilo A.* Spatial prediction of species' distributions from occurrence-only records: combining point pattern analysis, ENFA and regression-kriging // *Ecological Modelling*. 2009. V. 220. P. 3499–3511.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.06.038>
- Hijmans R.J., Phillips S., Leathwick J., Elith J.* Package 'dismo'. *Species Distribution Modeling*. Version 1.1-4. 2017. 68 p.
- Hirzel A.H., Hausser J., Chessel D., Perrin N.* Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? // *Ecology*. 2002. V. 83(7). P. 2027–2036.  
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2027:ENFAHT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2027:ENFAHT]2.0.CO;2)
- Hirzel A.H., Le Lay G.* Habitat suitability modelling and niche theory // *Journal of Applied Ecology*. 2008. V. 45. P. 1372–1381.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01524.x>
- Hirzel A.H., Helfer V., Metral F.* Assessing habitat-suitability models with a virtual species // *Ecological modelling*. 2001. V. 145. P. 111–121.  
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00396-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00396-9)
- Huete A., Didan K., Miura T., Rodriguez E., Gao X., Ferreira L.G.* Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS Vegetation Indices // *Remote Sensing of Environment*. 2002. V. 83. P. 195–213.  
[https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(02\)00096-2](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00096-2)
- Jerina K., Debeljak M., Dzeroske S., Kobler A., Adamic M.* Modeling the Brown bear population in Slovenia. A tool in the conservation management of a threatened species // *Ecological modelling*. 2003. V. 170. P. 453–469.  
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00245-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00245-X)
- Jiménez-Valverde A., Gómez J.F., Lobo J.M., Baselga A., Hortal J.* Challenging species distribution models: the case of *Maculinea nausithous* in the Iberian Peninsula // *Annales Zoologici Fennici*. 2008. V. 45. P. 200–210.  
<https://doi.org/10.5735/086.045.0305>
- Johnson C.J., Nielsen S.E., Merrill E.H., McDonald T.L., Boyce M.S.* Resource selection functions based on use-availability data: theoretical motivation and evaluation methods // *J. Wildlife Management*. 2006. V. 70(2). P. 347–357.  
[https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2006\)70\[347:RS-FBOU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[347:RS-FBOU]2.0.CO;2)
- Kauth R.J., Thomas G.S.* The Tasseled Cap – a graphic description of the spectral- temporal development of agricultural crops as seen by Landsat // *Proceedings of the Symposium on Machine Processing of Remotely Sensed Data*. US, Indiana, West Lafayette: Purdue University, 1976. P. 4B41–4B51.
- Keating K., Cherry S.* Use and interpretation of logistic regression in habitat selection studies // *Journal of Wildlife Management*. 2004. V. 68. P. 774–789.  
[https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2004\)068\[0774:UAIOLR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0774:UAIOLR]2.0.CO;2)
- Kéry M., Gardner B., Stoeckle T., Weber D., Royle J.A.* Use of spatial capture-recapture modeling and DNA data to estimate densities of elusive animals // *Conservation Biology*. 2010. V. 25. P. 356–364.  
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01616.x>
- Kobler A., Adamic M.* Identifying brown bear habitat by a combined GIS and machine learning method // *Ecological Modelling*. 2000. V. 135. P. 291–300.  
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00384-7](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00384-7)
- Landsat 8 (L8) Data Users Handbook. Version 5.0. Department of the Interior U.S. Geological Survey. 2019. 106 p.
- Le Maitre D.C., Thuiller W., Schonegevel L.* Developing an approach to defining the potential distributions of invasive plant species: a case study of *Hakea* species in South Africa // *Global Ecology and Biogeography*. 2008. V. 17. P. 569–584.  
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00407.x>
- Liu C., White M., Newell G.* Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data // *J. Biogeography*. 2013. V. 40. P. 778–789.  
<https://doi.org/10.1111/jbi.12058>
- Lobo J., Jimenez-Valverde A., Hortal J.* The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling // *Ecography*. 2010. V. 33 (1). P. 103–114.  
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06039.x>
- MacKenzie D.I., Royle J.A.* Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort // *J. Applied Ecology*. 2005. V. 42. P. 1105–1114.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01098.x>
- Maiorano L., Boitani L., Monaco A., Tosoni E., Ciucci P.* Modeling the distribution of Apennine brown bears during hyperphagia to reduce the impact of wild boar hunting // *European J. Wildlife Research*. 2015. V. 61(2). P. 241–253.  
<https://doi.org/10.1007/s10344-014-0894-0>
- Manly B.F.J., McDonald L.L., Thomas D.L., McDonald T.L., Erickson W.P.* Resource Selection by Animals. Statistical Design and Analysis for Field Studies. Second Edition. Kluwer Academic Publishers, 2002. 221 p.  
<https://doi.org/10.2307/5247>
- Martin T.G., Wintle B.A., Rhodes J.R., Kuhnert P.M., Field S.A., Low-Choy S.J., Tyre A.J., Possingham H.P.* Zero tolerance ecology: improving ecological inference by modelling the source of zero observations // *Ecology Letters*. 2005. V. 8. P. 1235–1246.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00826.x>
- McClelland C.J.R., Coops N.C., Kearney S.P., Burton A.C., Nielsen S.E., Stenhouse G.B.* Variations in grizzly bear habitat selection in relation to the daily and seasonal availability of annual plant-food resources // *Ecological Informatics*. 2020. V. 58. P. 101116.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2020.101116>
- McDonald T.L.* Estimation of resource selection functions when used and available samples overlap // *Resource selection methods and applications* / Ed. Huzurbazar S. Madison, Wisconsin: Omnipress, 2003. P. 35–39.
- Merow C., Smith M.J., Silander J.A.Jr.* A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter // *Ecography*. 2013. V. 36. P. 1058–1069.  
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- Mertzanis G., Kallimanis A.S., Kanellopoulos N., Sgardelis S.P., Tragos A., Aravidis I.* Brown bear (*Ursus arctos*) habitat

- use patterns in two regions of northern Pindos, Greece – management implications // *J. Natural History*. 2008. V. 42. P. 301–315.  
<https://doi.org/10.1080/00222930701835175>
- Mladenoff D.J., Sickley T.A., Wydeven A.P. Predicting grey wolf landscape colonization: logistic regression models vs. new field data // *Ecological Applications*. 1999. V. 9. P. 37–44.  
[https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1999\)009\[0037:PGWLRL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1999)009[0037:PGWLRL]2.0.CO;2)
- Moore I.D., Grayson R.B., Ladson A.R. Digital terrain modelling: A review of hydrological, geomorphological, and biological applications // *Hydrological Processes*. 1991. V. 5(1). P. 3–30.  
<https://doi.org/10.1002/hyp.3360050103>
- Naimi B., Hamm N., Groen T.A., Skidmore A.K., Toxopeus A.G. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling // *Ecography*. 2014. V. 37. P. 191–203.  
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Nath A., Sinha A., Lahkar B.P., Brahma N. In search of Aliens: Factors influencing the distribution of *Chromolaena odorata* L. and *Mikania micrantha* Kunth in the Terai grasslands of Manas National Park, India // *Ecological Engineering Journal*. 2019. V. 131. P. 16–26.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2019.02.012>
- Nielsen S.E., Boyce M.S., Stenhouse G.B., Munro R.H.M. Development and testing of phenologically driven grizzly bear habitat models // *Écoscience*. 2003. V. 10. P. 1–10.  
<https://doi.org/10.1080/11956860.2003.11682743>
- Nielsen S.E., Larsen T.A., Stenhouse G.B., Coogan S.C.P. Complementary food resources of carnivory and frugivory affect local abundance of an omnivorous carnivore // *Oikos*. 2016. V. 126(3). P. 1–12.  
<https://doi.org/10.1111/oik.03144>
- Pal M., Mather P.M. An assessment of the effectiveness of decision tree methods for land cover classification // *Remote Sensing of Environment*. 2003. V. 86(4). P. 554–565.  
[https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(03\)00132-9](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(03)00132-9)
- Penteriani V., Zarzo-Arias A., Novo-Fernández A., Bombieri G., López-Sánchez C.A. Responses of an endangered brown bear population to climate change based on predictable food resource and shelter alterations // *Global Change Biology*. 2019. V. 25(3). P. 1133–1151.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.14564>
- Peterson A.T., Soberón J., Pearson R.G., Anderson R.P., Martínez-Meyer E., Nakamura M., Araújo M.B. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton: Princeton University Press, 2011. 316 p.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Nazarenko E., Omelchenko A., Danielyan F., Arakelyan M. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modelling // *Salamandra*. 2019. V. 55(3). P. 173–190.
- Petrosyan V., Dinets V., Osipov F., Dergunova N., Khlyap L. Range Dynamics of Striped Field Mouse (*Apodemus agrarius*) in Northern Eurasia under Global Climate Change Based on Ensemble Species Distribution Models // *Biology*. 2023. V. 12(7). P. 1–30.  
<https://doi.org/10.3390/biology12071034>
- Phillips S.J., Anderson R.P., Dudík M., Schapire R.E., Blair M.E. Opening the black-box: an open-source release of Maxent // *Ecography*. 2017. V. 40. P. 887–893.  
<https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecological Modelling*. 2006. V. 190. P. 231–259.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phillips S.J., Dudík M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. V. 31. P. 161–175.  
<https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05203.x>
- Phillips S.J., Dudík M., Elith J., Graham C.H., Lehmann A., Leathwick J., Ferrier S. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data // *Ecological Applications*. 2009. V. 19(1). P. 181–197.  
<https://doi.org/10.1890/07-2153.1>
- Phillips S.J., Dudík M., Schapire R.E. Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1). 2018. Accessed at [http://biodiversityinformatics.amnh.org/open\\_source/maxent/](http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/).
- Phillips S.J., Elith J. POC plots: calibrating species distribution models with presence-only data // *Ecology*. 2010. V. 91. P. 2476–2484.  
<https://doi.org/10.1890/09-0760.1>
- Piédallu B., Quenette P.Y., Bombillon N., Gastineau A., Miquel C., Gimenez O. Determinants and patterns of habitat use by the brown bear *Ursus arctos* in the French Pyrenees revealed by occupancy modelling // *Oryx. Fauna & Flora International*. 2017. V. 53(2). P. 1–10.  
<https://doi.org/10.1017/s0030605317000321>
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2020. Accessed at <https://www.R-project.org/>.
- Recio M.R., Knauer F., Molinari-Jobin A., Huber D., Filacorda S., Jerina K. Context-dependent behaviour and connectivity of recolonizing brown bear populations identify transboundary conservation challenges in Central Europe // *Animal Conservation*. 2020. V. 24(1). P. 73–83.  
<https://doi.org/10.1111/acv.12624>
- Renner I.W., Elith J., Baddeley A., Fithian W., Hastie T., Phillips S.J., Popovic G., Warton D.I. Point process models for presence-only analysis // *Methods in Ecology and Evolution*. 2015. V. 6. P. 366–379.  
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12352>
- Roberts D.R., Nielsen S.E., Stenhouse G.B. Idiosyncratic responses of grizzly bear habitat to climate change based on projected changes in their food resources // *Ecological Applications*. 2014. V. 24(5). P. 1144–1154.  
<https://doi.org/10.1890/13-0829.1>
- Robin X., Turck N., Hainard A., Tiberti N., Lisacek F., Sanchez J.-C., Müller M., Siegert S., Doering M. Package ‘pROC’, version 1.16.2. Display and Analyze ROC Curves. 2020. 95 p.
- Shores C.R., Mickle N., Graves T.A. Mapping a keystone shrub species, huckleberry (*Vaccinium membranaceum*), using seasonal colour change in the Rocky Mountains // *International J. Remote Sensing*. 2019. V. 40(15). P. 5695–5715.  
<https://doi.org/10.1080/01431161.2019.1580819>
- Sillero N., Barbosa A.M. Common mistakes in ecological niche models // *International J. Geographical Information Science*. 2021. V. 35(2). P. 213–226.  
<https://doi.org/10.1080/13658816.2020.1798968>

- Smulders M., Nelson T.A., Jelinski D.E., Nielsen S.E., Stenhouse G.B.* A spatially explicit method for evaluating accuracy of species distribution models // *Diversity and Distributions*. 2010. V. 16. P. 996–1008.  
<https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00707.x>
- Soberón J.* Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species // *Ecology Letters*. 2007. V. 10(12). P. 1115–1123.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- Soberón J., Peterson A.T.* Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas // *Biodiversity Informatics*. 2005. V. 2. P. 1–10.  
<https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Soberón J., Nakamura M.* Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions // *Proceedings of National Academy of Science. USA*. 2009. V. 106. P. 19644e19650.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>
- Stockwell D., Peters D.* The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction // *International J. Geographical Information Sciences*. 1999. V. 2. P. 143–158.  
<https://doi.org/10.1080/136588199241391>
- Syfert M.M., Smith M.J., Coomes D.A.* The effects of sampling bias and model complexity on the predictive performance of MaxEnt species distribution models // *PLoS ONE*. 2013. V. 8. P. e55158.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055158>
- Thuiller W., Georges D., Engler R., Breiner F.* biomod2: ensemble platform for species distribution modeling. R package version 3.4.6. 2020. 105 p.
- Valavi R., Elith J., Lahoz-Monfort J.J., Guillera-Arroita G.* blockCV: An R package for generating spatially or environmentally separated folds for k-fold cross-validation of species distribution models // *Methods in Ecology and Evolution*. 2019. V. 10. P. 225–232.  
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13107>
- VanDerWal J., Shoo L.P., Johnson C.N., Williams S.E.* Abundance and the environmental niche: Environmental suitability estimated from niche models predicts the upper limit of local abundance // *American Naturalist*. 2009. V. 174. P. 282–291.  
<https://doi.org/10.1086/600087>
- Vermote E., Justice C., Claverie M., Franch B.* Preliminary analysis of the performance of the Landsat 8/OLI land surface reflectance product // *Remote Sensing of Environment*. 2016. V. 185. P. 46–56.  
<https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.04.008>
- Vignali S., Barras A.G., Arlettaz R., Braunisch V.* SDM tune: An R package to tune and evaluate species distribution models // *Ecology and Evolution*. 2020. V. 10(20). P. 11488–11506.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.6786>
- Vignali S., Barras A., Braunisch V.* Package ‘SDM tune’. Species distribution model selection. Version 1.1.3. 2020a. 70 p.
- Zaniewski A.E., Lehmann A., Overton J.McC.* Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns // *Ecological Modelling*. 2002. V. 157. P. 261–280.  
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00199-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00199-0)
- Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J., Saveliev A.A., Smith G.M.* Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. New York: Springer, 2009. 574 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>

## Absence of the “Absences”: the Engler-Hengl Approach in Species Distribution Modelling

S. S. Ogurtsov<sup>1, 2, #</sup>

<sup>1</sup>Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Zapovednyi, 32, Nelidovo District, Tver Region, 172521 Russia

<sup>2</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky prospect, 33, Moscow, 119071 Russia

<sup>#</sup>e-mail: [etundra@mail.ru](mailto:etundra@mail.ru)

The possibilities of creating artificial absence points (pseudo-absences) to build species distribution models are considered. An approach proposed by Robin Engler and adapted by Tomislav Hengl is described, which takes into account habitat suitability indices and distances to presence points to create pseudo-absences. Using the example of bilberries (*Vaccinium myrtillus*) in the Central Forest Nature Reserve and its buffer zone, generalized linear models based on the Engler-Hengl design, traveled tracks and distances to presence points are compared, as well as a model built using the maximum entropy method. The results obtained indicate the superiority of the model based on the Engler-Hengl approach both in terms of quality assessments and in terms of the realism of the constructed spatial distribution maps.

**Keywords:** habitat suitability, spatial distribution, species distribution model, pseudo-absences, GLM, MaxEnt

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ НИШ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ПРИМЕРЕ *MYODES GLAREOLUS* В МОЗАИЧНЫХ ЮЖНО-ТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ

© 2023 г. С. Г. Михалап\*, @, А. В. Истомина\*\*, \*\*\*

\* Псковский филиал ФГБНУ «ВНИРО», ул. М. Горького, 13, Псков, 180007 Россия

\*\* Псковский государственный университет, пл. Ленина, 2, Псков, 180000 Россия

\*\*\* Центрально-Лесной государственный заповедник, пос. Заповедный,  
Нелидовский район, Тверская область, 172521 Россия

@E-mail: smihalap@mail.ru

Поступила в редакцию 13.10.2023 г.

После доработки 14.10.2023 г.

Принята к публикации 16.10.2023 г.

На основании многолетних (2010–2014 гг.) исследований, выполненных в лесных экосистемах Центрально-Лесного биосферного заповедника, при помощи факторного анализа (ENFA) построены две модели пространственной ниши рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber, 1780). Модели с достаточным уровнем качества характеризуют особенности ниши вида. Результаты моделирования позволяют на разных уровнях (масштабах) организации пространства описать структуру оптимального местообитания для рыжей полевки в мозаичных южно-таежных лесах.

**Ключевые слова:** рыжая полевка, пространственная ниша, факторный анализ, ENFA, Центрально-Лесной заповедник, моделирование

**DOI:** 10.31857/S1026347023600875, **EDN:** GPOJIO

Понятие экологической ниши активно обсуждается с начала 20 века. На новый уровень осмысления его вывел Джордж Эвелин Хатчинсон еще в 1957 году. Общеизвестно, что ниша Хатчинсона — это “n-мерный гиперобъем”, где измерениями являются различные условия среды и ресурсы, которые определяют требования индивида или вида для осуществления своего образа жизни. “Гиперобъем”, таким образом, определяет многомерное пространство ресурсов, доступных организмам. Несомненным преимуществом подхода Хатчинсона является возможность более детального математического описания параметров экологической ниши, что открывает широкие возможности для их моделирования. При моделировании экологической ниши в этом “гиперобъеме” все виды, кроме тех, которые рассматриваются, также считаются частью системы координат (Шитиков и др., 2021). Вместе с тем, необходимо отметить, что получение данных для построения экологической ниши Хатчинсона — сложный процесс, который едва ли достижим в природных условиях в полной мере (Миркин, 2012).

В последние годы, в связи с совершенствованием технологий дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ), методов сбора, хранения, передачи, анализа эколого-географических данных и разра-

боткой алгоритмов их визуализации, бурное развитие получил целый ряд направлений экологического моделирования пространственного распределения видов (Шитиков и др., 2021). Моделирование экологических ниш (Ecological Niche Modeling, ENM) и пригодности местообитаний (Habitat Suitability Modeling, HSM) являются важнейшими инструментальными возможностями для поиска взаимосвязей организмов со средой их обитания и позволяют уточнять особенности их распределения практически в любом пространственном масштабе (Guisan, Zimmerman, 2000; Guisan, Thuiller, 2005; Шитиков и др., 2021 и др.).

Моделирование экологических ниш и ареалов может быть эффективным инструментом проведения современных исследований, который позволяет существенно расширить биологические представления об экологии видов и перевести их на строгую количественную и верифицируемую основу. В том числе появляется возможность оценивать скорость распространения инвазивных видов (Di Cola *et al.*, 2017); рассматривать динамику биопродуктивности; исследовать механизмы сосуществования животных; выявлять специфические пространственные закономерности организации метапопуляций и сообществ в рамках крупномасштабных экосистем (Шитиков и др., 2021);

понимать особенности формирования иерархической структуры популяций, осуществлять выделение статистически значимых изолированных зон, на границе которых происходит сукцессионная смена видового состава и т.д.

Необходимость внедрения методов моделирования в экологические исследования объясняется также невозможностью полного учета в природных условиях, как числа особей исследуемых видов, так и совокупности всех переменных среды (Guisan, Zimmermann, 2000; Пузаченко, 2004; Austin *et al.*, 2006; Peterson, Soberón, 2012; Огурцов, 2020). Помимо этого, с помощью процедур моделирования можно выявлять некоторые скрытые особенности организации и функционирования популяций и сообществ организмов, которые невозможно изучить при помощи сугубо натуральных исследований или это изучение потребует значительных временных и организационных затрат (Пузаченко, Кузнецов, 2003; Шитиков и др., 2021).

В исследованиях, направленных на оценку конфигурации экологической ниши организма, целесообразно выбирать такие виды, которые тесно связаны с разнообразными элементами экосистемы и активно вовлечены в биогеохимические процессы. В данном контексте, многовидовые группы мелких млекопитающих представляют собой весьма перспективные объекты. Они характеризуются достаточно высокой численностью в природе, тесными связями с окружающей средой, ограниченными масштабами мобильности и различными адаптациями, которые позволяют им эффективно приспосабливаться к изменяющимся условиям окружающей среды (Истомин, 2007, 2008, 2014; Истомин, Михалап, 2012 и др.). Один из значимых плюсов использования представителей микромаммалия заключается в возможности проведения всесторонних исследований на разных уровнях организации биологических систем. Это делает их почти идеальными объектами для экологических исследований (Ивантер, 2008; Истомин, 2008 и др.). С учетом указанных преимуществ, данная группа используется для биоиндикации состояния экосистем Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (Истомин, 2007, 2008, 2014 и др.). В том числе предпринимались попытки с использованием данных ДЗЗ оценить пригодность местообитаний, описать экологические ниши и построить картографические модели для некоторых ценозообразующих видов (Истомин, Михалап, 2019; Istomin, Mikhalap, 2019; Огурцов, Михалап, 2021). Данная работа является логическим продолжением по апробации методов моделирования экологических ниш и выяснению особенностей пространственного распределения видов в условиях мозаичных южно-таежных лесов заповедной территории. В качестве модельного объекта привлечена рыжая полевка (*Myodes glareolus* Schreber, 1780), населяющая все

лесные экосистемы Центрально-Лесного заповедника. В отличие от работ, выполненных ранее, для анализа использованы переменные, полученные путем прямого геоботанического и микроклиматического описания учетных площадок, на которых производились отловы вида, чтобы внести определенную детализацию в описание его экологической ниши. А основной акцент сделан на выяснение предпочтений в условиях оптимальной для вида среды, что практически не удается определить с использованием традиционных методов сбора и анализа полевого материала.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Центрально-Лесной заповедник располагается в центре Главного водораздела Русской равнины (Тверская область, Россия). Территория заповедника представляет собой слабовсхолмленную моренную равнину Валдайского оледенения с высотами 230–310 м над уровнем моря. Регион относится к подзоне южной тайги. Почвенный покров характеризуется высокой мозаичностью и сложностью пространственной структуры (Пузаченко и др., 2016). Растительный покров в основном представлен ельниками южно-таежного типа и их производными. На слабо расчлененных водоразделах распространены бореальные еловые леса. Хорошо дренированные склоны водоразделов заняты неморальными ельниками. На слабодренированных склонах распространены ельники переходных типов (рис. 1).

В июле – августе 2010–2014 гг. особенности пространственного размещения мелких млекопитающих в мозаичных лесных экосистемах изучали с использованием протяженной “градиентной” ловушко-линии (Истомин, Михалап, 2011, 2012), которая была привязана к трансекте, организованной сотрудниками лаборатории биогеоценологии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. Трансекта длиной 2280 м пересекала различные типы экосистем, в первую очередь, ельники разного генезиса. Трансекта размечена 114 визированными точками в системе координат WGS 84 (UTM Zone 36 North). Расстояние между соседними точками составляет 20 метров. Точки имеют подробные геоботанические описания на площадках 20 × 20 и 5 × 5 м. Описания включают 275 переменных фитоценотической среды, показателей микрорельефа и микроклимата.

В каждой точке с использованием ловушек Геро в течение 2–4 суток облавливалась круговая площадка с радиусом 5 м. При этом центральная ловушка устанавливалась в визированной точке, а четыре другие располагались крестообразно на расстоянии 5 м от нее. Всего за пять полевых сезонов было отработано 10488 ловушко-суток и отловлено 2096 экземпляров мелких млекопитающих, принадлежащих к 13 видам, из них 1520 –

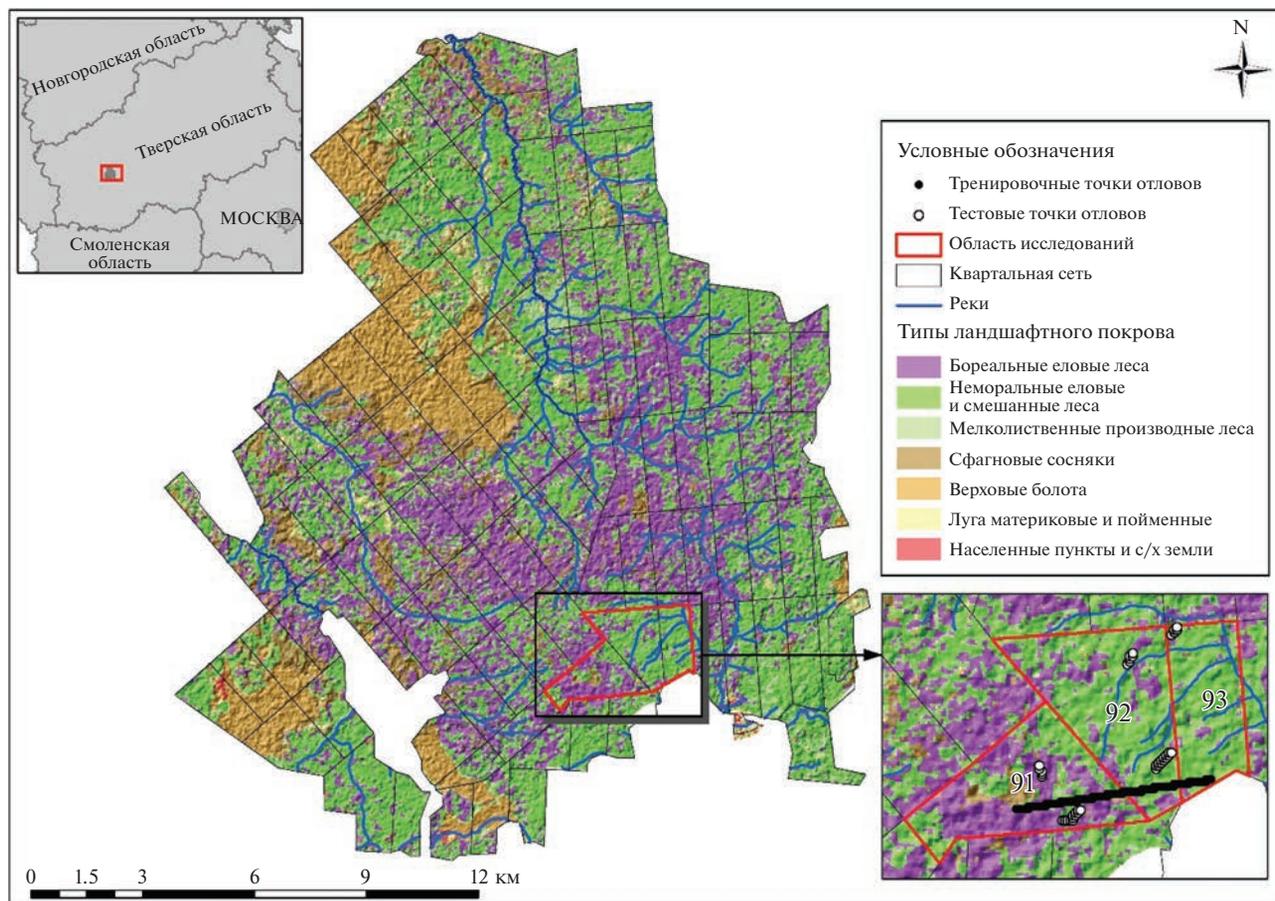


Рис. 1. Основные типы ландшафтного покрова Центрально-Лесного биосферного заповедника.

рыжие полевки, которые являются на этой территории доминирующим видом во всех типах лесных местообитаний.

В ходе проведенного анализа были построены две ENFA-модели.

1. Общая генерализованная модель (**GFMG**) для описания особенностей ниши рыжей полевки, включающая характеристики ярусной структуры древесной растительности, особенности травяно-кустарничкового яруса, рельефа и микроклиматические характеристики среды, выявленные на трансекте.

2. Модель, основанная на микромозаике местообитаний (**MMG**), при построении которой были исключены переменные, описывающие ярусную структуру древесной растительности, а также характеристики, являющиеся индикаторами неоптимальных для вида местообитаний (бореальные ельники, заболоченные сосняки). В модели **MMG** были включены показатели травяно-кустарничкового яруса, состав и структура валежа, а также основные характеристики микроклимата на исследуемых площадках (температура, влажность воздуха, влажность почвы и т.д.).

Анализ, обработку и визуализацию статистических данных осуществляли в программном пакете R 4.0.5 при помощи оболочки RStudio 2023.03.0.

Для определения оптимального числа переменных, необходимых для описания положения рыжей полевки в экологическом пространстве использовали VIF-тест (Variance Inflation Factor) или тест на мультиколлинеарность (Galparsoro *et al.*, 2009; Dormann *et al.*, 2013). Данный метод анализа помогает определить, насколько сильно факторы (переменные) в модели коррелируют между собой. В контексте анализа ENFA (Ecological Niche Factor Analysis), это может быть полезным для оценки того, как экологические факторы влияют на распределение видов и какие из них могут быть скоррелированы. Всего в конечном варианте анализа использованы 32 переменные среды для модели **GFMG**, и 38 переменных для модели **MMG**, которые имеют наименьшую связь друг с другом и их условно можно считать взаимно независимыми.

Поскольку анализ ENFA является одним из методов редукции данных, на выходе мы получаем оси (шкалы), которые создают для описания

**Таблица 1.** Результаты моделирования экологических ниш в ENFA для *M. glareolus* ( $p < 0.05$ )

Модель	Число осей	Процент объясняемой информации	Индекс маргинальности	Индекс толерантности
GFMG	2	75.2	1.03	0.86
MMG	2	41.6	0.80	0.94

новую систему координат. ENFA различает два вида информации, измеряемой в системе “ниша-среда”: маргинальность и специализация. Маргинальность – это мера различия между распределениями пространственных ресурсов, которые вид использует (в нашем случае – площадки, на которых обнаружена рыжая полевка), и всем перечнем доступных пространственных ресурсов (всех исследованных площадок вне зависимости от того, была там встречена рыжая полевка или нет). Маргинальность измеряет, насколько ниша вида отклоняется в экологическом пространстве от средних доступных условий, а также определяет величину и направление этого отклонения. Если индекс маргинальности больше 1, это указывает на то, что ниша вида сильно отличается от средних условий доступной среды, и его оптимум находится в пограничном (маргинальном) состоянии по сравнению со средними условиями доступного пространства (Hirzel *et al.*, 2002; Огурцов, Михалап, 2021).

Специализация – это мера ширины ниши относительно распределения доступных пространственных ресурсов. Этот параметр может колебаться от 1 до бесконечности, и его интерпретация может быть довольно сложна. В связи с этим более удобным может выступать показатель толерантности (величина, обратная специализации, т.е.  $1/S$ , где  $S$  – величина специализации), который определяет, насколько вид выбирает определенные ресурсы относительно всех доступных. Этот показатель колеблется от 0 до 1, и чем он ближе к 1, тем менее специализирован вид в выборе ресурсов (в нашем случае пространственных ресурсов). Низкие значения толерантности указывают на то, что вид специализируется в выборе местообитаний, а высокие – на то, что вид является генералистом, т.е. обладает значительной устойчивостью к изменяющимся условиям среды (Calenge, Basille, 2008).

Для определения статистической значимости собственных значений моделей проводился тест Монте-Карло с использованием процедуры рандомизации с созданием 999 итераций (Caruso *et al.*, 2015). Такая же процедура тестирования была выполнена для оценки значимости индексов маргинальности и специализации (Fonderflick *et al.*, 2015; Zimaroeva *et al.*, 2015; Préau *et al.*, 2018). Для оценки качества моделей использовался непрерывный индекс Бойса, вычисленный с при-

менением метода скользящего окна с шириной  $W = 0.1$  ( $B_{\text{cont}(0.1)}$ ) (Hirzel *et al.*, 2006).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основные параметры полученных моделей GFMG и MMG представлены в табл. 1.

### Модель GFMG

Для интерпретации значений осей маргинальности и специализации был проведен анализ с использованием коэффициента корреляции Спирмена (табл. 2). Ось маргинальности в наибольшей степени положительно коррелировала с сомкнутостью первого яруса древостоя и проективным покрытием подроста широколиственных пород, что свидетельствует о том, что среди всего доступного пространства вид предпочитает зрелые растительные ассоциации с полноценно развитыми первым ярусом деревьев с большим количеством подроста и деревьев третьего яруса из широколиственных пород. Высокие отрицательные корреляции со всеми мелколиственными производными, а также с подростом сосны указывают на избегание видом участков с сукцессионным восстановлением фитоценозов (ветровальных окон), а также заболоченных сосняков.

Первая ось специализации в наибольшей степени связана с ярусной структурой травянистой растительности. Ключевое значение имеет наличие на участках низкотравной растительности третьего травяного яруса, в то время как участки с выраженным первым травяным ярусом являются наименее предпочитаемыми. Вторая ось специализации указывает на связь рыжей полевки с проективным покрытием травянистой растительности третьего яруса.

При анализе результатов следует учитывать, что знак перед коэффициентом корреляции имеет значение только для оси маргинальности. Для осей специализации значение имеет только сила связи, а не ее направление.

Таким образом, модель GFMG четко иллюстрирует генерализованные предпочтения рыжей полевки на исследуемой территории, которые достаточно хорошо согласуются с результатами, полученными ранее традиционными методами исследований с вычислениями коэффициентов

**Таблица 2.** Коэффициенты корреляции Спирмена (R) для переменных окружающей среды по результатам ENFA для модели экологической ниши *M. glareolus* MMG ( $p < 0.05$ ). Жирным шрифтом выделены коэффициенты со значением выше 0.4. ПП – проективное покрытие

Обозначение	Расшифровка обозначения	Маргинальность	1 ось специализации	2 ось специализации
H_20	Средняя высота древостоя	<b>0.46</b>	-0.18	-0.10
CH	Высота 3 яруса древостоя	<b>0.46</b>	-0.23	0.27
BD	Средний диаметр 2 яруса древостоя	0.30	-0.12	0.15
SOM_A	Сомкнутость 1 яруса	<b>0.53</b>	-0.18	-0.06
SOM_B	Сомкнутость 2 яруса	0.31	-0.10	0.01
SOM_C	Сомкнутость 3 яруса	<b>0.48</b>	-0.26	0.18
A_PICEA	Высота ели в 1 ярусе	<b>0.45</b>	-0.18	0.04
A_PINUS	Высота сосны в 1 ярусе	-0.23	0.15	-0.32
A_POPULU	Высота осины в 1 ярусе	0.28	-0.15	0.04
B_BETULA	Высота березы во 2 ярусе	<b>-0.69</b>	0.39	-0.32
B_PICEA	Высота ели во 2 ярусе	0.08	0.00	-0.12
B_SORBUS	Высота рябины во 2 ярусе	0.28	-0.17	0.07
C_ALNUS	Высота ольхи в 3 ярусе	0.14	-0.09	0.09
C_BETULA	Высота березы в 3 ярусе	<b>-0.59</b>	0.29	0.22
C_SORBUS	Высота рябины в 3 ярусе	<b>0.56</b>	-0.33	0.31
C_TILIA	Высота липы в 3 ярусе	<b>0.51</b>	-0.30	0.17
C_ULMUS	Высота вяза в 3 ярусе	0.39	-0.24	0.07
PP_PODL_	ПП подлеска	0.38	-0.13	-0.10
PP_ACER	ПП подлеска клена	<b>0.73</b>	-0.28	0.26
PP_BETUL	ПП подлеска березы	<b>-0.68</b>	0.24	-0.06
PP_LONIC	ПП жимолости	<b>0.46</b>	-0.22	0.17
PP_PINUS	ПП подлеска сосны	<b>-0.49</b>	-0.20	0.19
PP_RIBES	ПП смородины	0.30	-0.14	0.01
PP_RUBUS	ПП малины	<b>0.61</b>	-0.37	0.22
PP_SORBU	ПП подлеска рябины	<b>0.55</b>	-0.18	0.18
PP_TILIA	ПП подлеска липы	<b>0.69</b>	-0.31	0.21
A_HER	ПП 1 яруса травянистой растительности	-0.30	<b>-0.44</b>	0.11
B_HER	ПП 2 яруса травянистой растительности	0.35	-0.08	-0.18
C_HER	ПП 2 яруса травянистой растительности	<b>0.63</b>	<b>0.40</b>	<b>0.46</b>
CORYLUS	ПП орешника	<b>0.51</b>	-0.19	0.14
LONICERA	ПП жимолости	0.25	-0.09	0.01
RHAMNUS	ПП крушины	0.09	-0.05	0.08

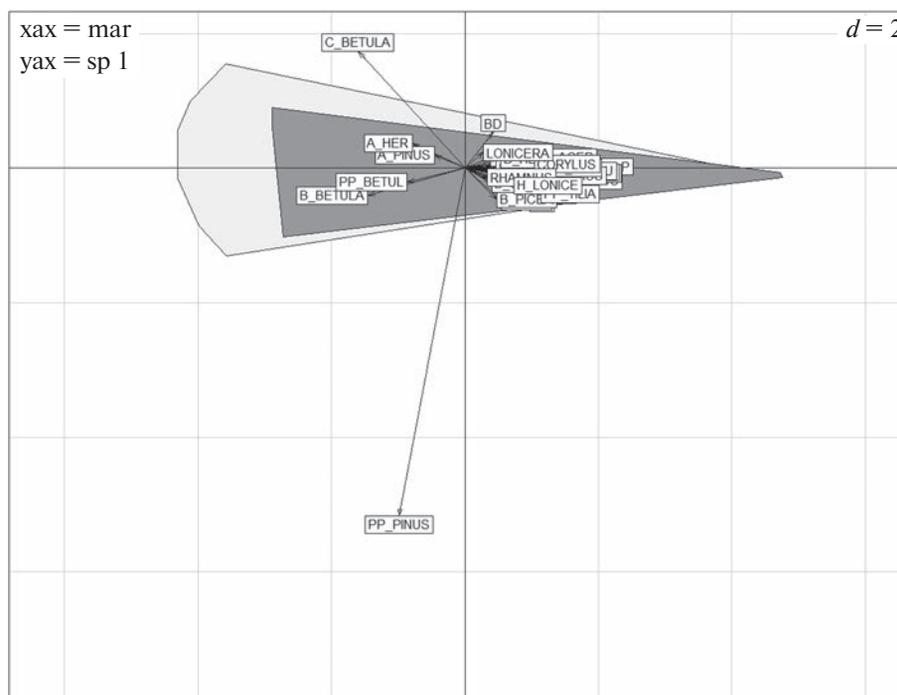
верности биотопу (Истомин, 2008) и при построении ENFA-модели по данным ДЗЗ (Огурцов, Михалап, 2021).

Графическое представление размещения *M. glareolus* наглядно иллюстрирует особенности ниши вида (рис. 2). Биплоты проекции позволяют наглядно увидеть, какие экологические факторы важны для *M. glareolus*, и как они влияют на ее размещение в экологическом пространстве.

В GFMG-модели реализованная ниша *M. glareolus* находится внутри центральной части

экологического пространства и совпадает с границами доступного пространства, а центр проекции экологической ниши располагается близко к геометрическому центру проекции. Это может означать, что реализованная ниша *M. glareolus* располагается в пространстве, близком к оптимальным требованиям вида.

Из биплота проекции видно, что векторы, представляющие переменную PP Pinus (проективное покрытие сосны) и C\_betula (доля березы третьего яруса), имеют наибольшую длину и



**Рис. 2.** Биplot проекции ниши *M. glareolus* в факториальном пространстве осей маргинальности (ось абсцисс) и первой оси специализации (ось ординат) GFMG-модели. Светло-серая область — доступное экологическое пространство; темно-серая — реализованная ниша. Остальные обозначения см. в табл. 2 и 3.

близки к вертикальной оси (оси специализации). В то же время наиболее близкие к оптимальным условиям обитания вида переменные сосредоточены у геометрического центра проекции ниши.

Выполненная оценка достоверности GFMG-модели с помощью непрерывного индекса Бойса показала, что она имеет хорошее качество (значение индекса 0.47).

### Модель MMG

Для выяснения предпочтений рыжей полевки на уровне микроместообитаний в ее экологическом оптимуме в качестве переменных были выбраны микроклиматические характеристики учетных площадок, а также особенности травяно-кустарничкового-яруса и “показатели валежа”, который представлен на исследуемых участках стволами, пнями и ветвями разной степени деструкции.

Ярусная структура древесной растительности была исключена из анализа, поскольку она дает очевидные закономерности размещения вида, выявленные в предыдущих наших работах (Истомин, Михалап, 2012; Огурцов, Михалап, 2021) и в ходе создания GFMG-модели. Для моделирования в ENFA было оставлено 2 оси, которые объясняли в сумме 41.6% полученной информации (см. табл. 1). Индекс маргинальности составил 0.80, а толерантности — 0.94. Согласно проведенному тесту Монте-Карло, статистически значи-

мым ( $p < 0.05$ ) оказался только индекс маргинальности.

Экологическая специализация такого эври-топного вида, как рыжая полевка, в наибольшей степени проявляется при добавлении в анализ детальных особенностей пространственной структуры фитоценозов, а именно особенности видового состава и структуры травяно-кустарничкового яруса и микроклиматические особенности.

Ось маргинальности в наибольшей степени коррелировала с проективным покрытием целого ряда видов травяно-кустарничкового яруса, приуроченных к увлажненным ельникам с плодородными почвами, на которых формируются фитоценозы с наибольшим видовым разнообразием и продуктивностью (табл. 3). Часть из этих видов являются пищевыми объектами для рыжей полевки, другие — индикаторными видами ассоциаций, оптимальных для ее обитания.

Первая ось специализации связана с проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса, выраженного через величину листового индекса растительности (Leaf Area Index, LAI), который представляет собой количественную меру покрытия поверхности земли растительностью.

Вторая ось специализации связана с высотой третьего яруса травянистой растительности.

Таким образом, MMG — модель отражает предпочтения рыжей полевки в ее экологическом

Таблица 3. Коэффициенты корреляции Спирмена (R) для переменных окружающей среды по результатам ENFA для модели экологической ниши *M. glareolus* MMG ( $p < 0.05$ ). Жирным шрифтом выделены коэффициенты со значением выше 0.4. ПП – проективное покрытие

Обозначение	Расшифровка обозначения	Маргинальность	1 ось специализации	2 ось специализации
LAI_HERB	Листовой индекс травянистой растительности	-0.13	<b>0.51</b>	0.11
T_SOIL	Температура почвы на глубине 0.15 м	-0.06	<b>-0.40</b>	0.29
PH_708	pH почвы	0.24	-0.22	0.20
TDR_708	Влажность почвы	<b>-0.51</b>	-0.12	0.19
VIVAL	ПП вывала	-0.10	0.38	-0.11
V_D_ACER	ПП вывала клена	0.29	-0.05	0.03
V_D_BETU	ПП вывала березы	-0.09	0.17	-0.07
V_D_POPU	ПП вывала осины	0.14	-0.07	-0.07
V_D_TILI	ПП вывала липы	0.34	0.00	0.03
V_D_NA	ПП неопределенного вывала	0.14	-0.05	-0.06
PP_HER_2	ПП второго травяного яруса	0.24	0.00	0.27
AEGOPOD	ПП сныти	<b>0.55</b>	-0.08	0.01
ANGELICA	ПП дудника	<b>0.47</b>	-0.05	0.06
CAREX	ПП видов рода Carex	<b>-0.65</b>	0.19	-0.03
CIRCAEA	ПП видов рода Circaea	<b>0.44</b>	-0.06	0.11
CREPIS	ПП скерды кровельной	0.25	0.064	0.029
EPILO_RO	ПП иван-чая узколистного	0.036	0.013	0.024
EQUISET	ПП хвоща лесного	<b>0.66</b>	-0.10	0.02
FESTUCA	ПП овсяницы	<b>0.46</b>	-0.12	0.13
FRAGARIA	ПП земляники	0.20	-0.03	0.01
GALIUM	ПП видов рода Galium	0.17	-0.01	0.04
GYMNDRYO	ПП голокучника обыкновенного	<b>0.62</b>	-0.10	0.09
IMPATIEN	ПП недотроги	0.27	0.02	0.12
LINNAEA	ПП линей северной	0.08	-0.08	0.02
LYCOPOD	ПП растений рода плаун	0.14	-0.03	-0.02
MILIUM	ПП бора развесистого	<b>0.41</b>	-0.12	0.05
PARIS	ПП вороньего глаза четырехлистного	<b>0.49</b>	-0.12	0.02
RHEGOPCO	ПП буковника обыкновенного	<b>0.69</b>	-0.11	0.19
POLYGONA	ПП кулены	0.32	-0.04	0.09
RUBUS_S	ПП костяники	<b>0.54</b>	-0.16	0.09
STACHY_S	ПП чистеца болотного	0.08	0.00	0.02
STELL_LO	ПП звездчатки длиннолистной	<b>0.43</b>	-0.12	0.12
STELL_NE	ПП звездчатки дубравной	<b>0.58</b>	-0.08	0.15
VACC_UL	ПП голубики	-0.27	-0.19	0.28
A_HER	ПП первого яруса травянистой растительности	-0.34	-0.20	0.03
A_H_HER	Высота первого яруса травянистой растительности	0.21	-0.17	0.19
B_H_HER	Высота второго яруса травянистой растительности	0.13	0.01	-0.01
C_H_HER	Высота третьего яруса травянистой растительности	0.33	0.00	<b>0.79</b>

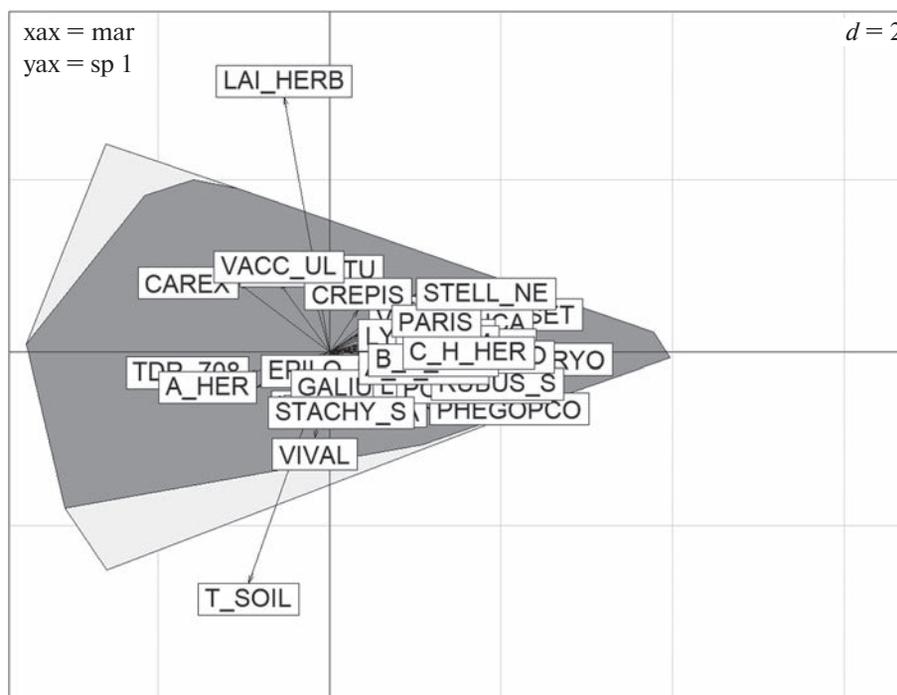


Рис. 3. Биplot проекции ниши *M. glareolus* в факториальном пространстве осей маргинальности (ось абсцисс) и первой оси специализации (ось ординат) MMG-модели. Светло-серая область — доступное экологическое пространство; темно-серая — реализованная ниша. Остальные обозначения см. в табл. 2 и 3.

оптимуме. Об этом свидетельствует высокий коэффициент толерантности. Однако даже в этих оптимальных условиях у рыжей полевки существуют определенные требования к среде обитания.

В биplotе MMG — модели (рис. 3) темно-серая область занимает почти все доступное для обитания вида пространство, что свидетельствует о том, что при данных сочетаниях переменных использование пространства наиболее эффективно и границы реализованной ниши и доступного пространства практически совпадают. Ключевыми переменными среды, влияющими на размещение вида, являются индекс листовой мозаики травянистой растительности (LAI) и температура поверхностного слоя почвы.

В целом, MMG-модель характеризуется вполне удовлетворительным качеством (значение непрерывного индекса Бойса 0.34).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты моделирования пространственной ниши рыжей полевки подтверждают, что вид достаточно устойчив к изменениям среды и способен обитать в любых условиях лесных экосистем данной территории. На это указывает высокое значение индекса толерантности, близкое к своему наибольшему пределу. Однако, несмотря на известную эвритопность и доминирование во всех лесных экосистемах исследуемой террито-

рии, вид имеет некоторые особенности пространственной специализации, что проявляется даже в оптимальных типах местообитаний. Это стало возможным выяснить только с использованием более детализированной информации о среде обитания. Индекс маргинальности как для GFMG-, так и для MMG-моделей имеет более высокое значение по сравнению с индексом, полученным при ранее использованных переменных ДЗЗ. Это свидетельствует о том, что условия среды, которые предпочитает рыжая полевка, отличаются от средних доступных условий сильнее, чем при использовании в анализе более генерализованных переменных.

Результаты выполненного моделирования позволяют на разных уровнях (масштабах) организации пространства описать структуру оптимального местообитания для рыжей полевки.

В более общем случае (GFMG-модель) идеальным местообитанием будет участок с развитым древостоем первого яруса, состоящим из ели и широколиственных пород деревьев, а также хорошо представленным третьим ярусом и подростом, состоящим преимущественно из липы, клена, жимолости и орешника. Важной характеристикой является развитие нижнего яруса травянистой растительности.

По результатам моделирования, включающего только показатели микромозаики травяно-кустар-

ничкового яруса и микроклиматических характеристик (ММГ-модель), оптимальным местообитанием для рыжей полевки служат увлажненные затененные участки с хорошо представленным многовидовым сообществом травянистых растений с высоким проективным покрытием в липняково-ясенниковых ельниках с пятнами ильмово-пролесниковых ассоциаций. Достаточно важным итогом данной модели является обнаружение видов растений, с которыми не связаны трофические предпочтения рыжей полевки, но которые, по-видимому, могут быть индикаторами ассоциаций, оптимальных для ее обитания.

Таким образом, результаты разномасштабного по использованным переменным моделирования не противоречат, а дополняют друг друга. Некоторое снижение предсказательной способности ММГ-модели объясняется, прежде всего, высокой степенью эвритопности рыжей полевки.

Более детализированная структура ниши вида в условиях обитания, близких к экологическому оптимуму, может быть выявлена путем привлечения для моделирования переменных, отражающих особенности внутривидовой организации вида (Истомин, Михалап, 2021) и переменных, являющихся ресурсно-необходимыми для его существования.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ивантер Э.В.* К популяционной организации политического вида (на примере рыжей полевки – *Clethrionomys glareolus* Shreb) // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер.: Естественные и технические науки. 2008. № 1. С. 39–60.
- Истомин А.В.* Климатические флуктуации и популяционная динамика ценозообразующих видов в эталонных лесных экосистемах Главного Русского водораздела // Вестник Псковского государственного педагогического университета. Серия естественные и физико-математические науки. Выпуск 2. Псков, 2007. С. 45–61.
- Истомин А.В.* Мелкие млекопитающие в региональном экологическом мониторинге (на примере Каспийско-Балтийского водораздела). Псков, 2008. 278 с.
- Истомин А.В.* Мелкие млекопитающие в биомониторинге лесных экосистем: комплексный подход // Вестник Тверского государственного университета. Серия “Биология и экология”. 2014. № 4. С. 95–113.
- Истомин А.В., Михалап С.Г.* Градиентный подход и ГИС-анализ при изучении пространственной динамики популяций и сообществ организмов // Вестник Псковского государственного университета. Серия “Естественные и физико-математические науки”. № 1. Псков: Изд-во ПсковГУ, 2012. С. 49–55.
- Истомин А.В., Михалап С.Г.* Использование “градиентных” ловушко-линий при изучении мелких млекопитающих в природных условиях // Материалы международной конференции. Актуальные проблемы охраны природы. Чебоксары. 2011. С. 6–7.
- Истомин А.В., Михалап С.Г.* Картографическая модель пригодности местообитаний для красной полевки на территории Центрально-Лесного биосферного заповедника // Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии, Ростов-на-Дону, 17–19 апреля 2019 года. Ростов-на-Дону: Общество с ограниченной ответственностью Товарищество научных изданий КМК, 2019. С. 97–100.
- Истомин А.В., Михалап С.Г.* Анализ пространственной внутривидовой организации мелких млекопитающих с использованием градиентного подхода и многомерного шкалирования // Принципы экологии. 2021. № 3. С. 42–53. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2021.11822>
- Миркин Б.М.* Современное состояние основных концепций науки о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова. Уфа: Гилем, 2012. 488 с.
- Огурцов С.С.* Моделирование экологической ниши и пригодности местообитаний бурого медведя (*Ursus arctos*) в подзоне южной тайги с помощью метода факторного анализа GNESFA // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2020. Т. 5 (3). С. 86–113.
- Огурцов С.С., Михалап С.Г.* Моделирование экологических ниш и пригодности местообитаний двух видов лесных полевок в условиях южной тайги // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2021. V. 6 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-1-4>
- Пузаченко Ю.Г.* Математические методы в экологических и географических исследованиях: учеб. пособие для студ. вузов, обучающихся по географии и экологич. специальностям. М.: Academia, 2004. 408 с.
- Пузаченко Ю.Г., Кузнецов Г.В.* Экологическая дифференциация грызунов сезонновлажных лесов Южного Вьетнама // Зоол. журн. Т. 77. Вып. 1. 1998. С. 117–132.
- Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Козлов Д.Н., Кораблев Н.П., Федяева М.В., Пузаченко М.Ю., Сиунова Е.В.* Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник. Тверь. 2016. Печатня. 82 с.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Экологические ниши, их современная интерпретация и перспективы моделирования. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 30 (4). 2021. С. 80–88.
- Шитиков В.К.* Экологические ниши, их современная интерпретация и перспективы моделирования / В.К. Шитиков, Г.С. Розенберг, Т.Д. Зинченко // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2021. Т. 30. № 4. С. 80–88. EDN LZJFJP. <https://doi.org/10.24412/2073-1035-2021-10427>
- Austin M., Belbin L., Meyers J., Doherty M., Luoto M.* Evaluation of statistical models used for predicting plant species distributions: role of artificial data and theory. Ecological Modelling. 2006. V. 199. P. 197–216.
- Calenge C.* Exploratory analysis of the habitat selection by the wildlife in R: the ‘adehabitatHS’ package. Saint Benoist, 2011. 60 p.

- Calenge C., Basille M.* A general framework for the statistical exploration of the ecological niche // *J. Theoretical Biology*. 2008. V. 252. P. 674–685.
- Caruso N., Guerisoli M., Luengos Vidal E.M. et al.* Modeling the ecological niche of an endangered population of Puma concolor: First application of the GNESSFA method to an elusive carnivore // *Ecological Modelling*. 2015. V. 297. P. 11–19.
- Di Cola V., Broennimann O., Petitpierre B., Breiner F.T., D'Amen M., Randin C., Engler R., Pottier J., Pio D., Dubuis A., Pellissier R.G., Mateo R.G., Hordijk W., Salamin N., Guisan A.* Ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions // *Ecography*. 2017. V. 40. P. 1–14.
- Dormann C.F., Elith J., Bacher S. et al.* Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*. 2013. V. 36(1). P. 27–46.
- Fonderflick J., Azam C., Brochier C. et al.* Testing the relevance of using spatial modeling to predict foraging habitat suitability around bat maternity: a case study in Mediterranean landscape // *Biological Conservation*. 2015. V. 192. P. 120–129.
- Galparsoro I., Borja Á., Bald J. et al.* Predicting suitable habitat for the European lobster (*Homarus gammarus*) on the Basque continental shelf (Bay of Biscay), using Ecological-Niche Factor Analysis. *Ecological Modelling*. 2009. 220. P. 556–567.
- Guisan A., Thuiller W.* Predicting Species Distribution: Offering More than Simple Habitat Models // *Ecology Letters*. 2005. V. 8. P. 993–1009.
- Guisan A., Zimmermann N.E.* Predictive habitat distribution models in ecology // *Ecological Modelling*. 2000. V. 135. P. 147–186.
- Hirzel A.H., Hausser J., Chessel D., Perrin N.* Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*. 2002. V. 83(7). P. 2027–2036.
- Hirzel A. H., Le Lay G., Helfer V. et al.* Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences // *Ecological Modelling*. 2006. V. 199. P. 142–152.
- Hutchinson G.E.* “Concluding remarks”. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 1957. V. 22 (2). P. 415–427.
- Istomin A.V., Mikhalap S.G.* Simulation of spatial distribution of rare species in protected natural areas (on the example of the Central Forest Reserve, Russia) // *Vide. Tehnologija. Resursi – Environment, Technology, Resources : Proceedings of the 12th International Scientific and Practical Conference, Rezekne, 20–22 июня 2019 года. V. 1. Rezekne: Rēzeknes Tehnoloģiju akadēmija, 2019. P. 75–77. <https://doi.org/10.17770/etr2019vol1.4098>.*
- Nath A., Sinha A., Lahkar B.P., Brahma N.* In search of Aliens: Factors influencing the distribution of *Chromolaena odorata* L. and *Mikania micrantha* Kunth in the Terai grasslands of Manas National Park, India // *Ecological Engineering*. 2019. V. 131. P. 16–26.
- Peterson A.T., Soberón J.* Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right // *Natureza & Conservação*, 2012. V. 10(2). P. 102–107.
- Preau R., Trochet A., Bertrand R., Isselin-Nondedeu F.* Modeling potential distributions of three european amphibian species comparing ENFA and MaxEnt // *Herpetological Conservation and Biology*. 2018. V. 13 (1). P. 91–104.
- Zimaroeva A.A., Zhukov A.V., Ponomarenko A.L., Matsyura A.* Ecological niche modelling of *Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758 (common chaffinch) using GIS tools // *Romanian J. Biology. Zoology*. 2015. V. 60 (2). P. 135–146.

## Modeling Spatial Niches of Small Mammals Using the Example of *Myodes glareolus* in Mosaic Southern Taiga Forests

S. G. Mikhalap<sup>1, #</sup> and A. V. Istomin<sup>2, 3</sup>

<sup>1</sup> Pskov branch of the Federal State Budgetary Institution “VNIRO”, st. M. Gorkogo, 13, Pskov, 180007 Russia

<sup>2</sup> Pskov State University, pl. Lenina, 2, Pskov, 180000 Russia

<sup>3</sup> Central Forest State Reserve, village. Zapovedny, Nelidovsky district, Tver region, 172521 Russia

#e-mail: smihalap@mail.ru

Based on long-term (2010–2014) studies carried out in the forest ecosystems of the Central Forest Biosphere Reserve, two models of the spatial niche of the bank vole (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) were constructed using factor analysis (ENFA). Models with a sufficient level of quality characterize the characteristics of the species' niche. The modeling results make it possible to describe the structure of the optimal habitat for the bank vole in mosaic southern taiga forests at different levels (scales) of spatial organization.

**Keywords:** bank vole, spatial niche, factor analysis, ENFA, Central Forest Reserve, modeling

КОМПОНЕНТЫ  
БИОРАЗНООБРАЗИЯ

УДК 57.041:57.042:57.055

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЧЕРЕПА И НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ  
ТРЕХ ВИДОВ БУРОЗУБОК (*EULIROTYRHLA*, *SOREX*) НА СТАДИЯХ  
ДЕПРЕССИЙ И ПИКОВ ВСТРЕЧАЕМОСТИ

© 2023 г. А. Ю. Пузаченко\*, @, И. Ф. Куприянова\*\*

\* Институт географии РАН, Старомонетный пер., 29, Москва, 119017 Россия

\*\* Независимый исследователь

@ E-mail: puzak@igras.ru

Поступила в редакцию 09.09.2023 г.

После доработки 27.09.2023 г.

Принята к публикации 27.09.2023 г.

Экологические условия могут влиять на индивидуальное развитие организмов и морфологическую изменчивость на уровне популяций. Размеры и пропорции черепа и нижней челюсти у неполовозрелых бурозубок (*Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*), отловленных в августе на зарастающих вырубках в средней тайге на северо-востоке Европы, зависели от стадии динамики численности. На фоне высокой встречаемости в отловах, наблюдалось статистически значимое уменьшение измерений черепа и челюсти, а многомерные морфологические ниши, соответствующие разным стадиям встречаемости, были существенно разобщены. Параметры морфологического разнообразия (энтропия и мера самоорганизации) находилась в зависимости от амплитуды колебаний встречаемости видов, но варьировали в пределах, характерных для млекопитающих. Наряду с “феноменом Денеля”, естественные флуктуации численности могут быть одним из главных факторов, определяющих характер динамики индивидуального развития и пространственно-временной изменчивости морфологического разнообразия бурозубок.

**Ключевые слова:** биоразнообразие, морфологическое пространство, энтропия, мера самоорганизации, *Sorex*, индивидуальное развитие, популяционная динамика, череп и нижняя челюсть

DOI: 10.31857/S1026347023600747, EDN: HQVCVM

ВВЕДЕНИЕ

Разнообразные формы внутривидовой индивидуальной или групповой изменчивости являются результатом взаимодействия внутренних процессов в организмах, как целостных открытых биосистемах, с процессами, протекающими в окружающей среде. Вариации экологических условий, включая и собственную динамику популяции, могут прямо или опосредовано влиять на течение индивидуального развития животных, что может выражаться: в варьировании характеристик фенотипической изменчивости, в вариациях индивидуального развития и, в целом, в изменчивости параметров морфологического разнообразия (Selye, 1946, 1956; Северцов, 1951; Graham *et al.*, 1994; Kieser, 1987; Fusco, 2001). Влияние среды на индивидуальное развитие должно рассматриваться в качестве нормы в широком смысле, которое является одним из факторов биологического разнообразия (Пузаченко Ю., 2009).

Известно (Gilbert, 2005; Chapelle, Silvestre, 2022), как минимум, три пути воздействия среды на работу генетического аппарата: 1) через нерв-

ную и, затем эндокринную системы; 2) путем изменений процессов метилирования ДНК, модификации гистонов и некодирующих РНК с последующим изменением экспрессии генов; 3) регуляция экспрессии генов микробными симбионтами. Вероятно, что некоторые механизмы могут действовать в комплексе, например, в условиях дефицита пищевых ресурсов. Первый вариант эпигенетической регуляции, вероятно, наиболее распространен и проявляет себя в фенотипической изменчивости и вариациях в стабильности/канализации индивидуального развития.

Для видов подсемейства Soricinae Fischer von Waldheim, 1817, в том числе бурозубок *Sorex* Linnaeus, 1758, описаны разнообразные формы внутривидовой морфологической изменчивости черепа. Традиционно в фокусе внимания находится сложноорганизованная межпопуляционная изменчивость в пространстве, прежде всего географическом (Долгов, 1972, 1985; Юдин, 1971; Ивантер, 1976; Wojcik *et al.*, 2000; Порошин, 2006; Okulova *et al.*, 2004, 2007; Ohdachi *et al.*, 2005; Vega, 2010; Shchipanov *et al.*, 2014; Vega *et al.*, 2016; Бобрецов

и др., 2012, 2020). Описано влияние биотопа на популяционную морфологическую изменчивость и стабильность индивидуального развития черепа (нижней челюсти) бурозубок (Badyaev *et al.*, 2000; Badyaev, Foresman, 2000, 2004; Порошин, 2006; Young *et al.*, 2010). Начиная с работы польского зоолога А. Dehnel (1949), значительное число исследований посвящено индивидуальному развитию бурозубок в контексте феномена сезонной частично обратимой редукции размеров тела, элементов церебрального отдела черепа и самого головного мозга (“феномен Денеля”) (Bogowski, Dehnel, 1952; Pucek, Markov, 1964; Pucek, 1965, 1970; Grainger, Fairley, 1978; Ильяшенко, 1995; Порошин, 2006; Kardynia, Rychlik, 2011; Nováková, Vohralík, 2017; Tapia, 2017; Lázaro *et al.*, 2021; Taylor *et al.*, 2022). Для бурозубок типичны квазипериодичные и стохастические колебания плотности населения, достигающие порой значительной амплитуды. Не менее обычны существенно разные уровни плотности, характерные для разных местообитаний. В то же время, указаний на влияние популяционной плотности на устойчивость индивидуального развития и морфологическое разнообразие бурозубок не так много (Попов, 1960; Zakharov *et al.*, 1991, 1997, 2020). В частности, было показано некоторое снижение средних размеров, в том числе краниальных характеристик, для половозрелых самцов обыкновенной бурозубки в годы с высокой численностью (Попов, 1960).

Особняком стоит наше исследование изменчивости черепа и нижней челюсти обыкновенной бурозубки (*S. araneus* Linnaeus, 1758), в котором было показано (Куприянова и др., 2003), что в условиях средней тайги северо-востока Европы на зарастающих вырубках и в еловых лесах на фоне относительно высокой встречаемости (“пик”) неполовозрелых животных в августе размеры черепа и нижней челюсти были статистически значимо меньше, чем в периоды с относительно низкой встречаемостью вида (“депрессия”). Здесь мы приводим новые результаты исследования этого феномена у трех видов, включив дополнительно в анализ двух субдоминантов изученных таксоценозов (Нестеренко, 2023) — среднюю (*S. caecutiens* Laxmann, 1788) и малую (*S. minutus* Linnaeus, 1766) бурозубок. При этом мы ограничились только антропогенно-трансформированными биотопами — зарастающими вырубками, так как именно в этих вариантах биотопов среднетаежной зоны отмечены наибольшие по амплитуде колебания встречаемости доминирующего вида *S. araneus* (Куприянова, 1987; Гусева и др., 2014; Ивантер и др., 2014; Ивантер, Курхинен, 2014; Гусева, Коросов, 2016).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

**Характеристика районов сбора данных.** Материалом для исследования послужили черепа землероек, добытых в 1972–1984 гг. на “Вельском” (60.81° с.ш., 42.34° в.д., д. Раменье, Вельский р-н, Архангельская обл.) и в 1981–1988 гг. на “Корткеросском” стационарах (61.83° с.ш., 52.82° в.д., д. Дань, Корткеросский р-н, Республика Коми). В период проведения отлова животных среднегодовая температура воздуха на “Вельском” стационаре (метеостанция “Няндомы”, СИ 22854) была около +1.4°C (–0.65...+2.95°C), среднегодовая сумма осадков — 803 мм (640–1022 мм). Средняя температура в районе “Корткеросского” стационара (метеостанция “Сыктывкар”, СИ 23805) была +0.77°C (–0.65...+2.77°C) при среднегодовой сумме осадков — 736 мм (594–881 мм). Оба стационара располагались в подзоне средней тайги (Александрова, Юрковская, 1989). В результате интенсивных рубок в начале работ и до конца 70-х годов прошлого века в районе “Вельского” стационара разновозрастные вырубки, в основном по еловым лесам, составляли около 35% площади, а в районе “Корткеросского” стационара площадь вырубок достигла 40% площади. Отлов бурозубок осуществляли на зарастающих 5–10 летних вырубках (Куприянова, 1987).

**Характеристика исходных данных.** По численности в отловах бурозубок обоих стационаров доминировал *S. araneus* (хромосомная раса “Мантурово” (Бобрецов и др., 2012)), а субдоминантами выступали *S. caecutiens* и *S. minutus* (Куприянова, Наумов, 1984). На “Вельском” стационаре средняя уловистость *S. araneus* была 23.3, *S. caecutiens* — 3.1 и *S. minutus* — 2.9 инд./10 канавко-суток. На “Корткеросском” стационаре уловистость *S. araneus* была 9.9, *S. caecutiens* — 5.5 и *S. minutus* — 3.7 инд./10 канавко-суток.

В работе использованы черепа животных, добытых методами ловушко-линий и стандартными канавками в августе, в период сезонного максимума численности, в годы относительных “пиков” или “депрессий” населения (табл. 1): 86 черепов и нижних челюстей *S. araneus*, 82 *S. caecutiens* и 87 *S. minutus*. В августе население бурозубок было представлено в основном животными, родившимися в год проведения отлова.

Измерения черепа и нижней челюсти (рис. 1) осуществлялись при помощи окуляр-микрометра МБР 10 для крупных и мелких структур при восьми и шестнадцати кратном увеличении, соответственно.

**Статистическая обработка** включала: расчет средних значений измерений, их стандартных ошибок, внутривидовые сравнения средних для двух состояний численности (“пиков” и “депрессий”) по критерию Манна–Уитни, а также расчет относительных долей дисперсии измерений ( $v$ , %),

**Таблица 1.** Исходные данные (объем выборки) для оценки морфологического разнообразия черепа *S. araneus*, *S. caecutiens* и *S. minutus*

“Вельский” стационар, Архангельская обл.		“Корткеросский” стационар, Республика Коми	
“депрессия”	“пик”	“депрессия”	“пик”
<i>S. araneus</i>			
21	24	20	21
<i>S. caecutiens</i>			
21	17	21	23
<i>S. minutus</i>			
23	23	18	23

обусловленных влиянием факторов – “вид” с тремя значениями, “регион” с двумя значениями, и/или “встречаемость” с двумя значениями. Был применен анализ компонент дисперсий (Variance Components) (Crump, 1946; Rasch, Mašata, 2006) с гнездовым дизайном трехфакторного или однофакторного дисперсионного анализа.

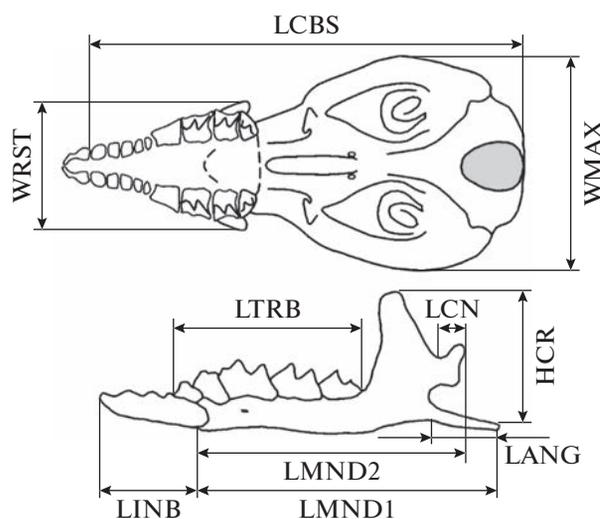
*Описательные модели разнообразия или морфопространства* (Куприянова и др., 2003; Пузаченко, 2016, 2023). Для удаления влияния масштаба измерений, переменные ( $V$ ) стандартизовали:  $V_i^{st} = (V_i - V_{min}) / (V_{max} - V_{min})$ . Между всеми парами экземпляров отношения сходства/различия были представлены в форме квадратных матриц морфологических дистанций. Для описания изменчивости размеров использовалась стандартизованная дистанция Эвклида, а для описания изменчивости пропорций (“формы”) – метрика  $\tau_b$  Кендалла (Kendall, 1975).

Идея модели морфопространства (по аналогии с экологическим пространством), как гиперобъема, координатами которого являются морфологические переменные, восходит к ранней работе G.E. Hutchinson (1968) (см. комментарии P. Wagner (2010)). R.E. Ricklefs и J. Travis (1980), по-видимому, первыми применили многомерный анализ (анализ главных компонент) для выделения линейно-независимых (ортогональных) составляющих морфологической изменчивости. Полученную многомерную модель авторы назвали “морфопространством”.

Многомерные описательные модели (= морфопространства) изменчивости размеров (SZM) и пропорций (SHM) черепа бурозубок получали после обработки соответствующих матриц морфологических дистанций методом неметрического многомерного шкалирования (Shepard, 1962; Kruskal, 1964). Среди множества существующих методов снижения размерности многомерных данных именно этот метод наиболее удобен для получения морфологических пространств, так как позволяет использовать разные метрики для оценки

морфометрических или фенетических дистанций (Пузаченко, 2016).

Число координат (оптимальная размерность (Пузаченко, 2016)) SZM и SHM моделей, включающих все три вида бурозубок, равнялось 3. В случае *S. araneus* обе модели имели по две координаты. У *S. caecutiens* SZM морфопространство имело размерность 2, а SHM – 4, а у *S. minutus* – 2 и 3 соответственно. Размерность видовых моделей, полученных для разных стационаров изменялись от 2 до 4 (табл. 3). В тексте координаты SZM и SHM морфопространств обозначаются буквами E (от



**Рис. 1.** Схема измерений черепа и нижней челюсти бурозубок: LCBS – кондило-базальная длина, WMAX – наибольшая ширина мозговой коробки, WRST – ширина рострума, LMND1 – длина нижней челюсти (все промеры челюсти взяты с ее левой ветви), LMND2 – расстояние от заднего края альвеолы резца до перпендикуляра, опущенного из точки наибольшего выступа назад сочленовного отростка, LINB – расстояние от перпендикуляра, опущенного из точки переднего конца коронки резца, до перпендикуляра, опущенного из точки заднего края коронки резца, LTRB – длина нижнего зубного ряда, LANG – длина углового отростка, LCN – длина сочленовного отростка, HCR – высота венечного отростка.

**Таблица 2.** Средние значения промеров черепа и мандибулы трех видов *Sorex* в периоды высокой (“пик”) и низкой (“депрессия”) встречаемости на “Вельском” и “Корткеросском” стационарах и доля дисперсии промеров, объясняемая фактором “встречаемость” ( $v$ , %).

Промер	“Вельский” стационар			“Корткеросский” стационар		
	“Депрессия”	“Пик”	$v$ , %	“Депрессия”	“Пик”	$v$ , %
<i>S. araneus</i>						
LCBS	<b>11.1 ± 0.04*</b>	<b>10.7 ± 0.06</b>	61.5	<b>10.9 ± 0.04*</b>	<b>10.7 ± 0.04</b>	49.9
WMAX	<b>5.5 ± 0.02</b>	<b>5.2 ± 0.03</b>	79.9	<b>5.6 ± 0.04</b>	<b>5.2 ± 0.03</b>	76.7
WRST	<b>1.0 ± 0.01*</b>	<b>1.1 ± 0.01</b>	73.9	<b>1.06 ± 0.01*</b>	<b>1.11 ± 0.01</b>	29.3
LMND1	<b>6.8 ± 0.02</b>	<b>6.4 ± 0.03</b>	85.8	<b>6.7 ± 0.04</b>	<b>6.4 ± 0.04</b>	61.6
LMND2	<b>5.2 ± 0.02</b>	<b>4.9 ± 0.02</b>	78.3	<b>5.1 ± 0.05</b>	<b>4.9 ± 0.03</b>	36.7
LINB	<b>1.7 ± 0.02</b>	<b>1.5 ± 0.03</b>	47.1	<b>1.7 ± 0.04</b>	<b>1.5 ± 0.02</b>	48.0
LTRB	4.4 ± 0.02	4.3 ± 0.05	19.8	<b>4.4 ± 0.03</b>	<b>4.2 ± 0.04</b>	50.0
LCN	<b>1.4 ± 0.01</b>	<b>1.3 ± 0.01</b>	35.1	<b>1.4 ± 0.02</b>	<b>1.3 ± 0.02</b>	27.0
LANG	<b>1.7 ± 0.01</b>	<b>1.6 ± 0.01</b>	62.2	<b>1.7 ± 0.01</b>	<b>1.6 ± 0.02</b>	50.6
HCR	<b>2.5 ± 0.02</b>	<b>2.4 ± 0.02</b>	18.0	<b>2.5 ± 0.03</b>	<b>2.4 ± 0.02</b>	18.7
<i>S. caecutiens</i>						
LCBS	<b>9.7 ± 0.03</b>	<b>9.4 ± 0.03</b>	68.5	<b>9.7 ± 0.03</b>	<b>9.4 ± 0.04</b>	71.1
WMAX	<b>4.9 ± 0.02</b>	<b>4.7 ± 0.02</b>	85.9	<b>4.9 ± 0.03</b>	<b>4.6 ± 0.03</b>	79.6
WRST	0.90 ± 0.006	0.89 ± 0.012	0.0	0.88 ± 0.008	0.88 ± 0.008	0.0
LMND1	<b>5.6 ± 0.02</b>	<b>5.4 ± 0.03</b>	61.1	<b>5.6 ± 0.02</b>	<b>5.4 ± 0.02</b>	76.5
LMND2	<b>4.2 ± 0.02</b>	<b>4.0 ± 0.03*</b>	55.5	<b>4.2 ± 0.02</b>	<b>4.1 ± 0.02*</b>	49.1
LINB	1.4 ± 0.01	1.4 ± 0.02*	0.0	<b>1.4 ± 0.02</b>	<b>1.3 ± 0.02*</b>	50.1
LTRB	3.7 ± 0.02	3.6 ± 0.04	12.8	<b>3.7 ± 0.02</b>	<b>3.6 ± 0.02</b>	51.1
LCN	<b>1.3 ± 0.01</b>	<b>1.2 ± 0.01</b>	61.5	<b>1.3 ± 0.01</b>	<b>1.2 ± 0.01</b>	44.5
LANG	1.44 ± 0.018	1.40 ± 0.009	10.8	<b>1.46 ± 0.011</b>	<b>1.39 ± 0.011</b>	49.4
HCR	<b>2.0 ± 0.01</b>	<b>1.9 ± 0.01</b>	32.5	<b>2.0 ± 0.01</b>	<b>1.9 ± 0.01</b>	54.5
<i>S. minutus</i>						
LCBS	<b>8.7 ± 0.04</b>	<b>8.2 ± 0.03*</b>	74.3	<b>8.7 ± 0.04</b>	<b>8.4 ± 0.04*</b>	59.4
WMAX	<b>4.3 ± 0.02</b>	<b>4.1 ± 0.02</b>	73.2	<b>4.3 ± 0.02</b>	<b>4.0 ± 0.02</b>	85.0
WRST	0.81 ± 0.004	0.81 ± 0.007	0.0	0.81 ± 0.006	0.81 ± 0.007	0.0
LMND1	<b>5.0 ± 0.03</b>	<b>4.7 ± 0.03</b>	58.2	<b>5.0 ± 0.02</b>	<b>4.8 ± 0.03</b>	65.4
LMND2	<b>3.8 ± 0.02</b>	<b>3.6 ± 0.02</b>	55.2	<b>3.8 ± 0.02</b>	<b>3.6 ± 0.03</b>	54.1
LINB	<b>1.2 ± 0.013</b>	<b>1.1 ± 0.017</b>	45.5	<b>1.21 ± 0.015</b>	<b>1.14 ± 0.014</b>	32.9
LTRB	<b>3.3 ± 0.03</b>	<b>3.2 ± 0.03</b>	30.0	<b>3.3 ± 0.02</b>	<b>3.2 ± 0.03</b>	30.2
LCN	<b>1.14 ± 0.01</b>	<b>1.08 ± 0.01</b>	40.1	<b>1.15 ± 0.012</b>	<b>1.05 ± 0.011</b>	63.2
LANG	<b>1.22 ± 0.011</b>	<b>1.16 ± 0.012</b>	38.2	1.21 ± 0.008	1.18 ± 0.015	6.7
HCR	<b>1.66 ± 0.013</b>	<b>1.57 ± 0.01</b>	59.7	<b>1.66 ± 0.015</b>	<b>1.56 ± 0.015</b>	50.2

*Примечание.* Выделенные жирным шрифтом средние статистически значимо различаются для “депрессий” и “пиков” по  $U$ -тесту Манна–Уитни при  $p < 0.01$ ; \* – отмечены средние значения, различающиеся ( $p: 0.001–0.01$ ) в выборках разных стационаров.

Euclidean distance) и  $K$  (от Kendall metric), соответственно, с добавлением номера координаты 1, 2, 3 или 4.

**Морфологические ниши и параметры разнообразия.** Развивая идею многомерного морфопространства с ортогональными переменными в качестве координат, мы предложили рассматривать

его, как вероятностное пространство (Пузаченко, 2016). Вероятностное пространство задается в этом случае таким же способом, как это принято в статистической физике (Ландау, Лифшиц, 1976). В пространствах SZM и SHM моделей, совокупность точек, соответствующих отдельным индивидуумам, занимает объем, который интер-

**Таблица 3.** Объем ( $H_V$ , бит/инд.) и относительный объем ( $H_{RV}$ , %) ниш в SZM и SHM морфопространствах с размерностями  $d$  трех видов *Sorex* на стадиях “депрессии” и “пиках” встречаемости на “Вельском”, “Корткеросском” стационарах

Вид	SZM			SHM		
	$d$	$H_V/H_{RV}$		$d$	$H_V/H_{RV}$	
		“депрессия”	“пик”		“депрессия”	“пик”
“Вельский” стационар						
<i>S. araneus</i>	3	5.57/71.9	5.94/76.6	2	5.9/76.1	5.97/77.0
<i>S. caecutiens</i>	2	3.29/63.6	3.75/72.5	3	6.31/81.3	5.95/77.2
<i>S. minutus</i>	2	3.36/65.0	2.7/52.2	2	4.15/80.3	3.86/74.7
“Корткеросский” стационар						
<i>S. araneus</i>	4	7.64/74.8	7.21/69.7	3	5.85/73.9	6.19/69.7
<i>S. caecutiens</i>	4	7.00/62.3	7.10/63.2	2	4.65/89.9	3.99/77.1
<i>S. minutus</i>	3	4.88/62.9	6.27/80.9	2	3.72/71.9	4.05/78.3
Оба стационара						
<i>S. araneus</i>	2	3.58/63.8	3.64/64.8	2	4.21/75.0	3.80/67.7
<i>S. caecutiens</i>	2	3.70/65.8	4.14/73.7	4	9.42/83.9	9.31/82.9
<i>S. minutus</i>	2	3.34/59.5	3.91/69.6	3	6.98/82.0	6.88/81.7

претируется, как актуальная морфологическая ниша. В этом контексте морфологическое разнообразие является свойством или переменной структуры “морфологической” ниши и может быть охарактеризовано набором информационных параметров, главным из которых является энтропия.

Для вычисления энтропии непрерывные распределения значений координат морфологических пространств переводились в дискретную форму. Для этого диапазон их значений делился на  $k$  интервалов, число которых было определено формально, исходя из объема выборки ( $N$ ),  $k = 1 + \lg_2 N$  (Sturges, 1926).

Для каждого интервала рассчитывалась частота встречаемости или выборочная вероятность обнаружения проекций точек в  $k$ -ом интервале  $j$ -ой координаты –  $p_i = n_i/N$  ( $\sum_{i=1}^k p_i = 1$ ). Выборочная вероятность обнаружения проекций точек, например, одного из видов бурозубок, на  $i$ -ом интервале любой координаты морфопространства интерпретировалась как вероятность события, которое не зависит от обнаружения проекций точек, соответствующих другим видам. Выборочные вероятности обнаружения проекций точек одного вида на  $i$ -ом и  $j$ -ом интервалах координаты  $d$  интерпретировались как вероятности двух несовместных/несовместимых событий.

В морфопространстве разнообразие характеризуется набором параметров, величина которых зависит от уникальной структуры конкретной модели. Последняя определяется взаимоположением всех пар точек относительно всех координат

морфопространства. Информационный “объем” ниши является одним из таких параметров, которой зависит от распределения точек в объеме SZM или SHM морфопространствах.

Информационный “объем” ниши ( $H_V$ , бит/инд.) вычислялась как сумма энтропий, определенных для каждой из координаты морфопространства:

$$H_V = \sum_{j=1}^d H_j = \sum_{j=1}^d \left( -\sum_{i=1}^k p_i \lg_2 p_i \right),$$

где  $d$  – число координат морфопространства,  $p_i$  – выборочная вероятность и  $H_j$  – энтропия  $j$ -ой координаты. Относительный объем ниши,  $H_{RV}$  (%), не зависящий от размерности модели, вычислялся как  $H_{RV} = 100(H_V/d \lg_2 k)$ .

Объемы ниш ( $H_V$ ) сопоставимы между собой только для конкретной модели морфопространства. Относительный объем ниши ( $H_{RV}$ ) может использоваться, как при сравнении ниш одной модели, так и ниш в разных моделях, в том числе имеющих неодинаковую размерность, при условии сопоставимого количества наблюдений.

Для оценки перекрытия ниш вдоль любой одной координаты морфопространства использовали симметричный индекс перекрытия экологических ниш видов  $j$  и  $k$  Пианка (Pianka, 1974):

$$O_{jk} = \sum_i^n p_{ij} p_{ik} / \sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \sum_i^n p_{ik}^2},$$

где  $p_{ij}$ ,  $p_{ik}$  – выборочные вероятности обнаружения проекций точек видов  $j$  и  $k$  на  $i$ -том интервале значений координаты морфопространства,  $n$  – в данном случае представляет число интервалов квантования. Дополнительно, для тех же целей вычисляли показатель процентного сходства Ренконена ( $S_R$ )

(Renkonen, 1938):  $S_R = \sum_1^i \min(p_{1,i}, p_{2,i})$ , где  $p_{1,i}$  и  $p_{2,i}$  – выборочные частоты сравниваемой пары распределений проекций точек (1 и 2) на  $i$ -ый интервал квантования. Расчет для  $O_{jk}$  и  $S_R$  проводили в пакете Ecological Methodology v. 7.4 (Krebs, 1998).

Для оценки перекрытия ниш в многомерном пространстве вычисляли выборочную вероятность одновременной встречаемости в пространствах SZM или SHM разных видов или выборок одного вида на разных стадиях численности. Так как по условию получения SZM или SHM морфопространств, их координаты линейно независимы, то количественная оценка пересечения ниш пары видов  $j$  и  $k$  ( $NO_{jk}$ ) будет равна произведению выборочных вероятностей совместной встречаемости проекций этих видов по каждой из  $d$  координат:  $NO_{jk} = \prod_1^d \left[ \left( \frac{\sum n_{d,i}^j}{N^j} \right) \left( \frac{\sum n_{d,i}^k}{N^k} \right) \right]$ , где  $n_{d,i}^j$ ,  $n_{d,i}^k$  – число проекций точек, соответствующих видам  $j$  и  $k$ , на  $i$ -ом интервале координаты  $d$ ,  $N^j$ ,  $N^k$  – общее число точек (объем выборки) видов  $j$  и  $k$ , соответственно. В этом случае сумма  $p_i$  берется только для отрезков координаты, где одновременно встречаются проекции точек обоих видов.  $NO_{jk}$  изменяется от 0 (отсутствие перекрытия ниш) до 1 (полное совпадение ниш). Для того чтобы в многомерном пространстве SZM или SHM ниши не перекрывались необходимо и достаточно отсутствие перекрытия по какой-либо одной из координат морфопространства. Подчеркнем, что  $NO_{jk}$  не является метрикой и не может применяться для оценки величины морфологической дифференциации. Вместе с тем, как оценка вероятности, она является характеристикой – переменной структуры морфопространства.

В рамках одной модели морфологического пространства в общем корректно сравнивать энтропии, определенные для разных групп объектов, когда объемы их выборок примерно одинаковы, как в нашем случае. Когда объемы выборок существенно различаются, такое сравнение будет не корректно в силу хорошо известной логарифмической зависимости величины энтропии от объема наблюдений (Foerster, 1960; Пузаченко Ю., 2006). Для таких случаев мы рекомендуем калибровать энтропии для условной выборки из 50 случайно отобранных индивидуумов (Пузаченко, 2013). Калибровка также дает возможность сравнить параметры разнообразия, например бурозубок, с набором таких же параметров, полученных при тех же условиях для других видов млекопитающих (Puzachenko, 2023).

В работе использовали следующие калиброванные информационные параметры разнообра-

зия:  $H_{50}/d$  – калиброванная нормированная на размерность SZM или SHM моделей энтропия Шеннона (Shanon, 1948),  $R_{50} = 1 - H_{50}/(d \lg_2 k)$  – калиброванная мера самоорганизации (Foerster, 1960);  $J_{50}$  – калиброванное “расхождение” или “дивергенция” Кульбака-Лейблера. Дивергенция” Кульбака-Лейблера между двумя дискретными распределениями  $p^1$  и  $p^2$  (Kullback, Leibler, 1951) вычисляется как  $J_{50} = \sum_{i=1}^k (p_i^1 - p_i^2) \lg_2 p_i^1 - \sum_{i=1}^k (p_i^1 - p_i^2) \lg_2 p_i^2$ . Для условий “равновесия” предполагается, что распределение точек в пространстве модели будет не сильно отличаться от нормального распределения. В этом случае  $J_{50}$  отражает отличия наблюдаемого распределения от нормального распределения с теми же эмпирическими параметрами (средняя, дисперсия и т.д.).

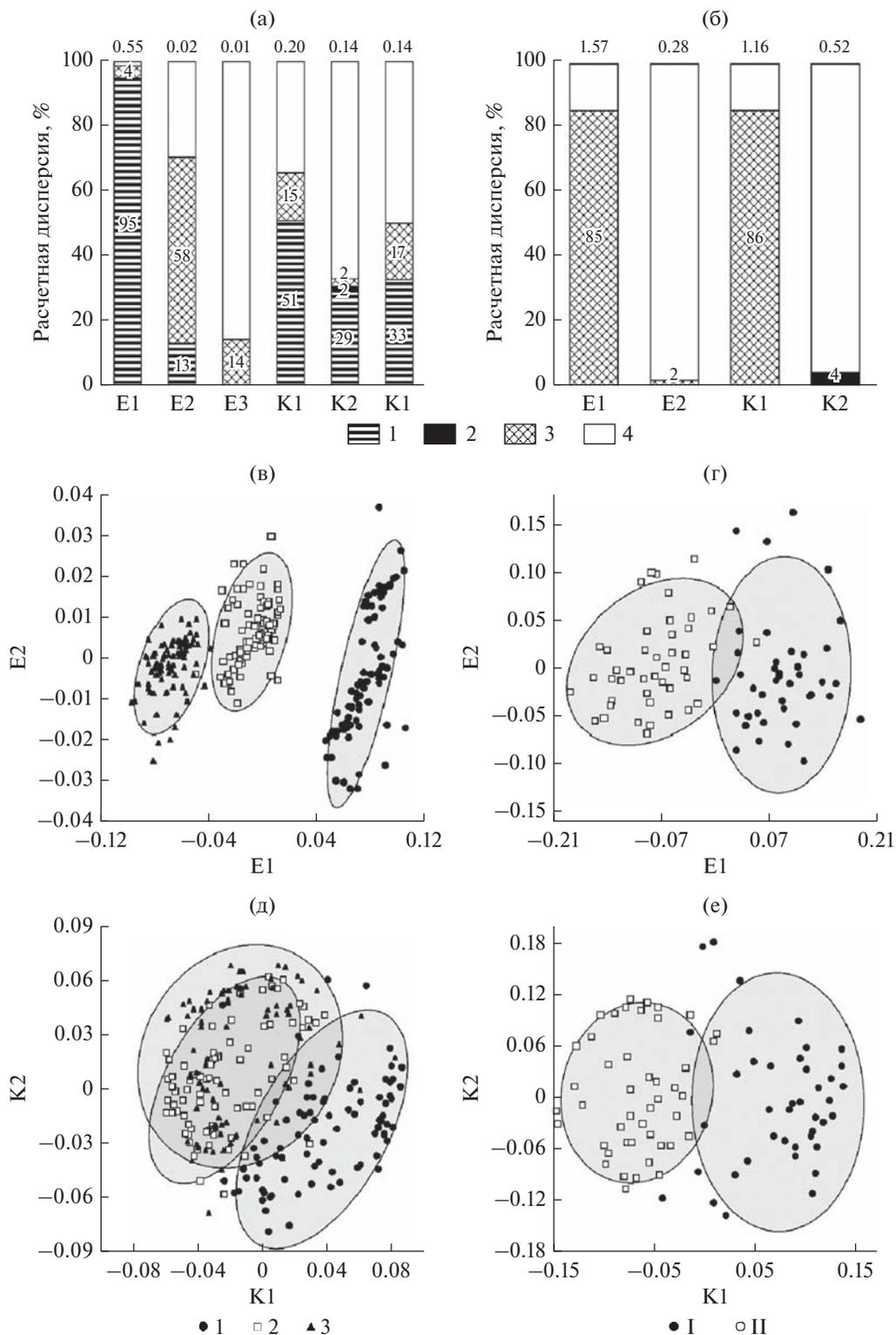
Малые размеры выборок, соответствующих “депрессиям” и “пикам” встречаемости видов (табл. 1), не достаточны для калибровки параметров разнообразия. Поэтому эти параметры оценивались для моделей морфопространств, включавших “пики” и “депрессии” встречаемости или на уровне вида, или для региона (стационара) проведения исследований.

Кроме Ecological Methodology v. 7.4 (Krebs, 1998) для расчетов использовали статистические пакеты STATISTICA v. 8.0 (StatSoft, Tulsa, Oklahoma), NCSS v. 12 (ncss.com/software/ncss), PAST (Hammer *et al.*, 2001) и Microsoft Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Компоненты дисперсии координат SZM и SHM моделей для трех видов.** Анализ компонент дисперсий показал, что дисперсии координат морфопространств E1 и K1 более чем на 50% обусловлены фактором “вид” (дисперсионные модели с тремя видами, рис. 2а). Фактор “встречаемость” в наибольшей степени объяснял дисперсию второй координаты E2 SZM модели. Влияние фактора “регион” находилось на уровне статистической погрешности.

**Компоненты дисперсии координат видовых моделей SZM и SHM морфопространств.** В моделях морфопространств, построенных для каждого вида бурозубок, фактор “встречаемость” был основным, объясняющим дисперсию координат E1 (общие размеры черепа). Например, у *S. araneus* (рис. 2б) он объяснял 85% дисперсии этой координаты морфопространства, а также 86% дисперсии координаты K1 (общие пропорции черепа). У *S. caecutiens* и *S. minutus* фактор “встречаемость” объяснял 79 и 78% дисперсий координат E1 соответственно. В отличие от *S. araneus*, у двух последних видов, изменчивость общих пропорций чере-



**Рис. 2.** а, б – относительные расчетные дисперсии координат SZM и SHM морфопространств для трех видов *Sorex* (а) и отдельно для *S. araneus* (б); факторы дисперсионного анализа; 1 – “вид” (*S. araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*), 2 – “регион” (“Вельский” стационар, “Корткеросский” стационар), 3 – “встречаемость” (“депрессия”, “пик”), 4 – неопределенная дисперсия и дисперсия обусловленная ошибками измерений, цифры на столбцах отражают относительные доли дисперсии (%), объясняемые разными факторами, цифрами над столбцами показаны абсолютные дисперсии координат морфопространств, умноженные на 100. в, г, д, е – проекции морфопространств трех видов *Sorex* (в, д) и *S. araneus* (г, е) на первые две координаты SZM (E1, E2) и SHM (K1, K2) морфопространств; 1 – *S. araneus*, 2 – *S. caecutiens*, 3 – *S. minutus*, I – “депрессия”, II – “пик”; эллипсы на графиках ограничивают область равную “среднее значение”  $\pm 0.95*$  (диапазон между минимальным и максимальным значениями) относительной каждой из координат.

па оказалась практически независимой от этого фактора.

У всех видов влияние фактора “регион” оказалось статистически не значимым.

**Характеристика размеров черепа и нижней челюсти бурозубок при “депрессии” и на “пиках” встречаемости.** У большинства промеров были обнаружены статистически значимые (по двухстороннему критерию Манна–Уитни) различия между “депрессиями” и “пиками” (табл. 2). В целом, во время “депрессий” размеры черепа бурозубок были значимо больше, чем на “пиках”. В среднем, фактор “встречаемость” на 50.5% (18.0–79.9%) объяснял дисперсию измерений у *S. araneus*, на 45.7% (0–85.9%) – у *S. caecutiens* и на 46.1% (0–85.0%) – у *S. minutus* ( $v$ , % в табл. 2). В среднем, эффект фактора “встречаемости” на дисперсию измерений не зависел от видовой принадлежности и от географического положения стационаров ( $p = 0.91$  и  $p = 0.78$  по критерию Краскела–Уоллиса соответственно).

Для отдельных измерений влияние встречаемости варьировало между стационарами в зависимости от вида. Например, у *S. caecutiens* и *S. minutus* дисперсия ширины рostrума (WRST) не зависела от этого фактора, а у *S. araneus* незначительно зависела от него только на “Корткеросском” стационаре.

**Объемы видовых морфологических ниш бурозубок в SZM и SHM моделях для трех видов** (рис. 2в, 2д). В SZM морфопространстве величина  $H_j$  (ширина ниши) для координат E1–E3 изменялась в интервалах 1.08–1.25, 1.5–2.5, 1.75–2.41 бит/инд., соответственно. Максимальный абсолютный и относительный объем морфопространства занимала ниша *S. araneus* ( $H_V = 6.2$  бит/инд. и  $H_{RV} = 64.7\%$ ) (проекция ниш на координаты E1 и E2 приведены на рис. 2в). Минимальная ниша была у *S. minutus* (4.4 бит/инд., 46.7%). Ниша *S. caecutiens* занимала промежуточное положение между ними (4.7 бит/инд., 49.7%). Объемы ниш в SHM морфопространстве у всех видов были больше (проекция ниш на координаты K1 и K2 приведены на рис. 2д) и упорядочивались следующим образом: *S. araneus* (7.3 бит/инд., 76.7%), *S. minutus* (7.1 бит/инд., 74.2%) и *S. caecutiens* (6.7 бит/инд., 70.5%).

В SZM морфопространстве ниши видов практически не перекрывались вдоль координаты E1 и, следовательно, в целом были изолированы:  $O_{jk} = 0$ , а  $S_R$  между *S. caecutiens* и *S. minutus* составил 1.2% и 0% для всех остальных пар видов. Этот результат отражает, прежде всего, существенную разницу в общих размерах видов. Напротив, в SHM морфопространстве видовые ниши значительно перекрывались (рис. 2д), особенно ниши *S. caecutiens* и *S. minutus*. Существенное перекрывание ниш в SZM морфопространстве обусловле-

но значительным сходством этих видов по форме (пропорциях) черепа.

**Объемы видовых морфологических ниш в видовых SZM и SHM моделях** (табл. 3). У всех трех видов бурозубок в SZM морфопространствах, построенных для обоих стационаров, относительный объем ( $H_{RV}$ ) на “пиках” встречаемости был больше, чем в периоды “депрессии” (пример для *S. araneus* приведен на рис. 2г, 2е). Однако в моделях, полученных для каждого из стационаров, направление изменений  $H_{RV}$  было не столь однозначным (табл. 3). На “Вельском” стационаре у *S. araneus* и *S. caecutiens* в SZM морфопространстве на “пике” встречаемости  $H_{RV}$  увеличивался по сравнению с “депрессией”, а у *S. minutus* – снижался. В условиях “Корткеросского” стационара  $H_{RV}$  возрастал у *S. minutus* и, в меньшей степени, у *S. caecutiens*, а у *S. araneus* – сокращался.

На “Вельском” стационаре в SHM морфопространствах  $H_{RV}$  на “пиках” встречаемости уменьшался у *S. caecutiens* и *S. minutus*, но практически не менялся у *S. araneus*. На “Корткеросском” стационаре снижение  $H_{RV}$  было отмечено у *S. araneus* и *S. caecutiens*, а заметный рост – у *S. minutus*.

Перекрывание ниш бурозубок одного вида на стадиях “пиков” и “депрессий” встречаемости, оценивали по индексу  $NO_{jk}$  (табл. 4). В среднем, наименьшее перекрывание было отмечено для SZM морфопространств:  $NO_{jk} = 0.11$  (0.02–0.32). В SHM морфопространствах  $NO_{jk}$  изменялся более существенно и в среднем был выше (0.38, 0.0–0.80). На “Корткеросском” стационаре перекрывание ниш было в среднем выражено сильнее (0.44), чем на “Вельском” стационаре (0.32). В целом отмечена положительная связь между перекрыванием морфологических ниш в SZM и SHM морфопространствах (рис. 3а).

Абсолютные различия между индексами  $H_{RV}$  на стадиях “депрессии” и “пиков” мы рассматривали как косвенную оценку чувствительности видов к изменениям встречаемости в таксоценозе. По изменчивости размеров черепа (SZM морфопространство) наиболее чувствительным видом был *S. minutus* ( $\Delta H_{RV} = 10.1$ ), затем *S. caecutiens* (7.9), а наименее чувствительным видом – *S. araneus* (1.0). Для SHM морфопространстве была получена противоположная последовательность видов: *S. minutus* (0.30), *S. caecutiens* (4.45), *S. araneus* (4.15). На “Вельском” стационаре в SZM и SHM моделях виды упорядочивались по величине  $\Delta H_{RV}$  от *S. minutus* к *S. araneus* (рис. 3б). В условиях “Корткеросского” стационара минимальное варьирование  $H_{RV}$  в SZM морфопространстве отмечено у *S. caecutiens*, а максимальное – у *S. minutus* (рис. 3в). В SHM морфопространстве первый вид демонстрировал максимальную, а второй – минимальную изменчивость  $H_{RV}$ . В среднем, для всех четырех

**Таблица 4.** Индексы перекрытия морфологических ниш бурозубок ( $O_{jk}/R_s$ ) по отдельным координатам SZM и SHM морфопространств и индекс перекрытия ниш  $NO_{jk}$  между стадиями “депрессии” и “пиков” встречаемости видов

Индекс	Оба стационара				“Вельский” стационар			“Корткеросский” стационар		
<i>S. araneus</i>										
	E1	E2		E1	E2	E3	E1	E2	E3	E4
$O_{jk}/R_s$	0.11/19.3	0.93/77.3		0.06	0.88	0.98	0.07	0.99	0.89	0.91
$NO_{jk}$	0.13			0.05			0.02			
	K1	K2		K1	K2	K3	K1	K2	K3	
$O_{jk}/R_s$	0.10/15.7	0.94/79.5		0.0	0.88	0.83	0.28	0.84	0.94	
$NO_{jk}$	0.11			0.0			0.26			
<i>S. caecutiens</i>										
	E1	E2		E1	E2		E1	E2	E3	E4
$O_{jk}/R_s$	0.19/22.4	0.90/75.0		0.20	0.76		0.08	0.99	0.97	0/98
$NO_{jk}$	0.39			0.13			0.12			
	K1	K2	K3	K4	K1	K2	K3	K1	K2	
$O_{jk}/R_s$	0.73/61.1	0.38/31.4	0.92/78.2	0.97/86.7	0.25	0.85	0.75	0.67	0.62	
$NO_{jk}$	0.61				0.16			0.73		
<i>S. minutus</i>										
	E1	E2		E1	E2		E1	E2	E3	
$O_{jk}/R_s$	0.15/15.5	0.95/85.2		0.23	0.89		0.07	0.96	0.92	
$NO_{jk}$	0.24			0.32			0.02			
	K1	K2	K3		K1	K2	K1	K2		
$O_{jk}/R_s$	0.92/83.6	0.93/81.2	0.96/84.3		0.84	0.92	0.90	0.29		
$NO_{jk}$	0.89				0.80		0.35			

SZM и SHM моделей морфопространств, максимальное значение  $\Delta H_{RV}$  было обнаружено у *S. minutus* ( $7.2 \pm 2.7$ ), а минимальное — у *S. araneus* ( $3.7 \pm 2.7$ ). *S. caecutiens* располагался ближе к *S. minutus* ( $6.7 \pm 2.6$ ). Одновременно с этим у *S. minutus* индекс перекрытия ниш,  $NO_{jk}$  (табл. 4), был в среднем выше ( $0.31 \pm 0.15$ ), чем у *S. caecutiens* ( $0.29 \pm 0.15$ ) и *S. araneus* ( $0.08 \pm 0.15$ ).

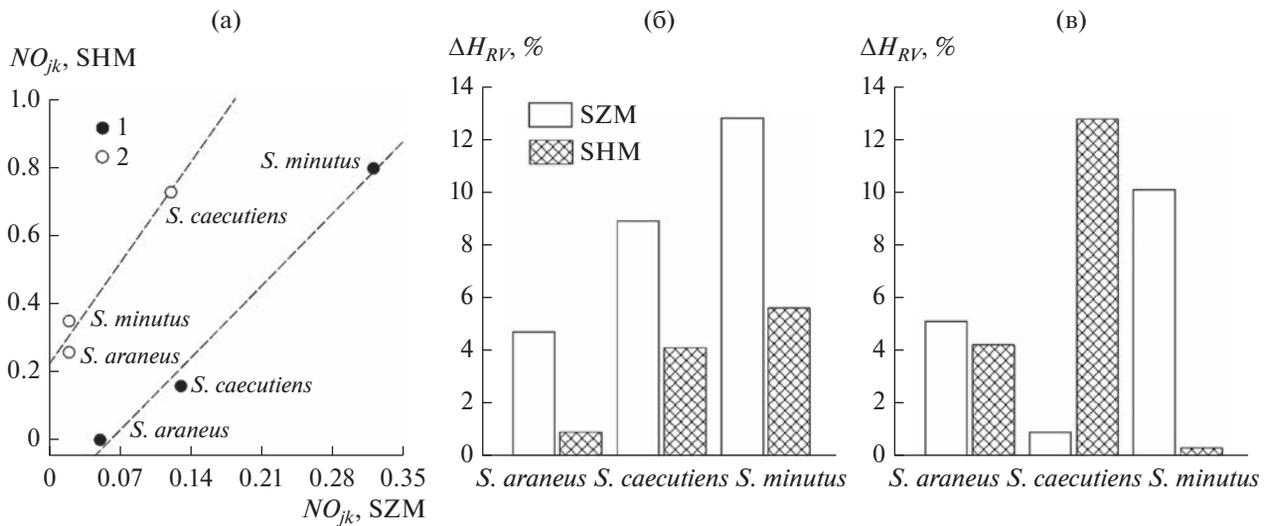
У доминирующего в таксоценозах *S. araneus* аналогичная разница в относительных объемах ниш проявлялась, прежде всего, в изменчивости размеров черепа, а на “Вельском” стационаре и в изменчивости его пропорций, при относительно небольшой разнице в абсолютных объемах морфологических ниш. При этом заметная разница во встречаемости *S. araneus* на двух стационарах не отразилась на значениях  $NO_{jk}$ . В целом, средняя величина встречаемости видов не коррелировала со степенью перекрытия их ниш в SZM ( $p = 0.41$ ) и SHM ( $p = 0.20$ ) морфопространствах. Аналогично, не было обнаружено корреляции между встречаемостью видов с величиной  $\Delta H_{RV}$  в SZM и SHM моделях ( $p > 0.5$ ) (сравнивали одно-

именные стадии встречаемости на двух стационарах).

Калиброванные параметры морфологического разнообразия были рассчитаны для видовых SZM и SHM моделей для каждого из стационаров (табл. 5). Средние значения параметра  $H_{50}/d$  уменьшались в ряду *S. araneus*—*S. caecutiens*—*S. minutus*, особенно заметно в случае SZM морфопространства (рис. 4). Закономерно в обратной последовательности изменялась мера самоорганизации  $R_{50}$ . Наибольшее отклонение от модели нормального распределения (параметр  $J_{50}$ ) отмечено у *S. caecutiens* и *S. minutus* в SZM морфопространствах. В случае SHM, параметр  $J_{50}$  был примерно на одном уровне у всех трех видов.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях зарастающих вырубок в районах “Вельского” и “Корткеросского” стационаров, расположенных в зоне средней тайги на северо-востоке Европы, помимо изменчивости, обусловленной видовой принадлежностью, значительное



**Рис. 3.** (а) – Зависимости между индексами пересечения ниш ( $NO_{jk}$ ) в SZM и SHM морфопространствах на стадиях “депрессии” и “пиков” встречаемости бурозубок на “Вельском” (1) и “Корткеросском” (2) стационарах; б, в – разность между относительными объемами морфологических ниш на стадиях “депрессии” и “пиках” встречаемости бурозубок ( $\Delta H_{RV}$ ) в SZM и SHM морфопространствах на “Вельском” (б) и “Корткеросском” (в) стационарах.

влияние на размеры черепа и нижней челюсти бурозубок оказывала стадия динамики “численности” или “встречаемости” в отловах. Так как связи между встречаемостью видов и плотностью резидентной части населения не исследовались, мы используем здесь только термин “встречаемость”.

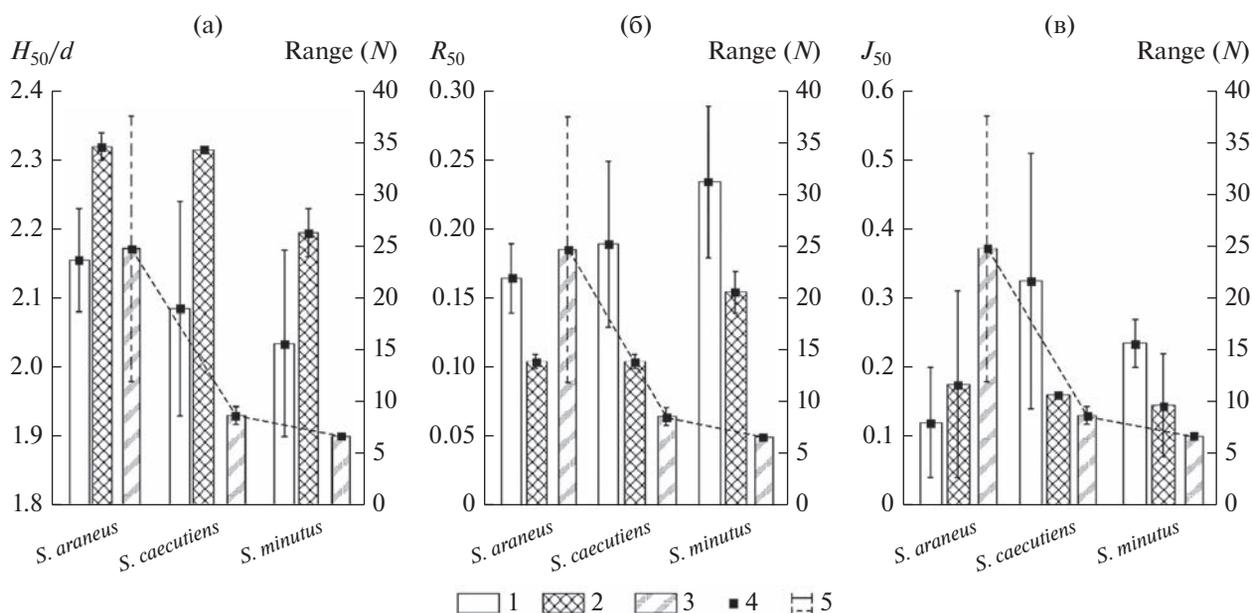
Практически все измерения черепа и нижней челюсти на стадиях “депрессий” встречаемости видов в таксоценозах бурозубок были статистиче-

ски значимо больше, по сравнению с “пиками” встречаемости (табл. 2). Дополнительно обнаружено, что у *S. araneus* морфологические ниши, соответствующие разным состояниям встречаемости, практически не перекрывались в SZM и SHM морфологических пространствах. Представленные результаты, с одной стороны, подтверждают вывод, полученный из анализа компонент дисперсий координат SZM моделей, о связи встречаемости бу-

**Таблица 5.** Средние значения калиброванных параметров морфологического разнообразия размеров (SZM морфопространство) и пропорций (SHM морфопространство) черепа и нижней челюсти бурозубок, отловленных на территории “Вельского” и “Корткеросского” стационаров

N	SZM				SHM			
	d	H <sub>50</sub> /d	R <sub>50</sub>	J <sub>50</sub>	d	H <sub>50</sub> /d	R <sub>50</sub>	J <sub>50</sub>
	<i>S. araneus</i> , “Вельский” стационар							
11	3	2.23 ± 0.025	0.14 ± 0.010	0.20 ± 0.014	3	2.34 ± 0.023	0.10 ± 0.009	0.31 ± 0.026
	<i>S. araneus</i> , “Корткеросский” стационар							
11	4	2.08 ± 0.019	0.19 ± 0.007	0.04 ± 0.01	3	2.30 ± 0.022	0.11 ± 0.008	0.04 ± 0.019
	<i>S. caecutiens</i> , “Вельский” стационар							
9	2	2.24 ± 0.030	0.13 ± 0.012	0.14 ± 0.02	3	2.31 ± 0.020	0.11 ± 0.008	0.16 ± 0.019
	<i>S. caecutiens</i> , “Корткеросский” стационар							
9	4	1.93 ± 0.025	0.25 ± 0.01	0.51 ± 0.036	2	2.32 ± 0.022	0.10 ± 0.008	0.16 ± 0.023
	<i>S. minutus</i> , “Вельский” стационар							
11	2	1.90 ± 0.029	0.29 ± 0.008	0.20 ± 0.021	2	2.16 ± 0.022	0.17 ± 0.011	0.07 ± 0.014
	<i>S. minutus</i> , “Корткеросский” стационар							
11	3	2.17 ± 0.024	0.18 ± 0.01	0.27 ± 0.009	2	2.23 ± 0.029	0.14 ± 0.011	0.22 ± 0.033

Примечание: N – число моделей с разным объемом выборки, построенных для получения зависимости “величина параметра – логарифм объема выборки”.



**Рис. 4.** Медианные значения параметров разнообразия  $H_{50}/d$ ,  $R_{50}$ ,  $J_{50}$  у трех видов бурозубок: 1 – SZM и 2 – SHM морфопространства, 2 – медиана, 3 – Range (N) – “среднее значение” уловистости вида (на 10/канавко-суток)  $\pm 0.95^*$  (диапазон между минимальным и максимальным значениями уловистости), 4 – медиана, 5 – минимальное и максимальное значение параметра.

розубок в отловах с размерами черепа. С другой стороны, они демонстрируют некоторое разнообразие реакций на этот фактор у разных видов и возможное влияние неопределенных условий, вероятно связанных с региональными особенностями биотопов.

Отмеченный высокий уровень внутривидовой морфологической дифференциации предполагает, что, при прочих равных, для оценки “реального” масштаба варьирования краниометрических параметров у бурозубок нужно принимать во внимание и описанную нами форму изменчивости. В группу наиболее “чувствительных” к этому фактору промеров входят наибольшая ширина мозговой коробки, длина нижней челюсти и кондило-базальная длина, т.е. измерения, описывающие общие размеры черепа. Измерения, варьирование которых находилось в меньшей зависимости от фактора “встречаемость”, описывают отдельные части нижней челюсти, в том числе длину нижнего зубного ряда.

Особенности изменчивости ширины рострума у *S. araneus* к “моменту” отлова (август), по сравнению с другими видами бурозубок, можно объяснить разным временем завершения роста этой части черепа в индивидуальном развитии. Отметим, что промер WRST косвенно отражает изменчивость мест прикрепления *musculus masseter* относительно продольной оси черепа. Изменчивость WRST может влиять на работу *m. masseter*, который совместно с *m. temporalis*, является основной жевательной мышцей, обеспечивающей дробление и

измельчения добычи у бурозубок (Young, Vadyaev, 2010).

На основе полученных данных ( $v$  (%), табл. 2) мы прогнозируем, что у бурозубок “чувствительность” промеров черепа и нижней челюсти к комплексу факторов, связанных с динамикой численности, должна быть обратно пропорциональна скорости их “созревания” в индивидуальном развитии. Косвенно это подтверждается тем, что максимум  $v$  (%) у всех трех видов демонстрирует именно ширина мозговой капсулы (WMAX). На чувствительность индивидуального развития к внешним “стрессорам” может влиять и то, в какой степени те или иные части черепа находятся под влиянием мускулатуры, образуя с ней “функциональные комплексы”, как это было продемонстрировано на примере нижней челюсти некоторых видов бурозубок (Vadyaev, Foresman, 2004; Young *et al.*, 2010). В этой связи мы предполагаем, что измерения, отражающие изменчивость частей черепа и нижней челюсти, которые в “норме” наиболее поздно формируются в процессе индивидуального развития и, особенно, демонстрирующие “феномен Денеля”, будут наилучшими потенциальными индикаторами для оценки воздействия окружающей среды *sensu lato*, а не только популяционной плотности.

В “норме” у неполовозрелых бурозубок *S. araneus* локальный максимум высоты церебрального отдела достигается в июле–августе (Tarja, 2017; Taylor *et al.*, 2022). После короткого периода стабилизации в последующие пять месяцев происхо-

дит почти линейное уменьшение высоты черепа, завершающееся в январе—феврале. В это время промер достигает своих минимальных значений. Затем (половозрелые животные) с марта по июль происходит увеличение высоты черепа, которая, однако, достигает только половины от высоты черепа молодых животных. В конце жизни (июль—август) высота черепа вновь снижается. В целом наличие двух пиков и одного глобального минимума является характеристикой индивидуального развития веса тела, веса внутренних органов (кроме сердца) и ряда измерений черепа разных видов бурозубок (Pucek, 1965; Grainger, Fairley, 1978; Ивантер, 2014, 2018). Различия между видами, внутривидовые географические вариации выражаются в смещении календарных дат достижения того или иного относительно стационарного состояния морфологической системы черепа, соответствующего или максимумам, или глобальному минимуму размеров (Tapiá, 2017; Taylor *et al.*, 2022).

Если принять за “норму” значения WMAX на стадии “депрессии” (табл. 2), то у *S. araneus* величина этого промера на стадии “пика” встречаемости (на обоих стационарах) была примерно на 6.3%, у *S. caecitiens* — на 5.1%, и у *S. minutus* — на 5.8% меньше “нормы”. По многолетним данным в Беловеже (Польша) (Taylor *et al.*, 2022: fig. 3) высота черепа у *S. araneus* в августе составляет около 6.10 мм, а в январе — около 5.25 мм, т.е. почти на 14% меньше. У *S. minutus* (Ирландия) в августе (Grainger, Fairley, 1978: fig. 3) ширина черепа составляла около 4.83 мм, а в январе — 4.05 мм, т.е. на 16% меньше. Приведенные данные не сопоставимы напрямую, но из них видно, что задержка в индивидуальном развитии черепа на стадии “пика” у бурозубок, продемонстрированная нами, весьма существенна и может быть причиной сдвига на более поздние сроки морфологического созревания молодняка.

Разнонаправленные эффекты плотности популяций мелких млекопитающих на различные, в том числе морфологические характеристики животных были описаны относительно давно (например, “эффект Читти”) (Chitty, Chitty, 1962; Krebs, 1964; Hughes, Nowak, 1973; Krebs, Myers, 1974; Markowski, 1980, 1992; Oli, 1991; Епифанцева, 1990; Николаева, 1990; Benthem *et al.*, 2017). Вероятно, что изученный нами эффект “встречаемости” бурозубок в отловах на размеры и пропорции их черепа, тоже является частным случаем такого феномена, в целом, типичного для этой группы млекопитающих.

Пока нет данных для обсуждения конкретного эпигенетического механизма влияния как встречаемости животных, а равно и плотности населения, на ход индивидуального развития бурозубок. Мы полагаем наиболее вероятным, что в этом

принимают участие как нервная, так и эндокринная системы. Пусковым механизмом реакции на рост популяционной плотности, может быть задокументированный (в экспериментах) рост частоты агонистических взаимодействий между бурозубками при увеличении частоты числа социальных контактов. При этом характер и интенсивность взаимодействий имеет отчетливую видовую специфику, но может зависеть и от социального статуса животных (оседлые, мигранты), пола и возраста (Kalinin, Shchipanov, 2003; Rychlik, Zwolak, 2005; Shchipanov *et al.*, 2005; Oleinichenko, 2012). Также вероятно, что именно внутривидовые социальные контакты могут играть ключевую роль в качестве “стресс-фактора” (Selye, 1946; Christian, 1960; Куприянова, Сигал, 1976). При этом нельзя полностью исключать и влияние (прямое/косвенное) доминирующего и более “агрессивного” *S. araneus* на субдоминантов таксоценоза. По нашим данным (Куприянова, 1987) на “Корткеросском” стационаре встречаемость *S. araneus* на вырубке не коррелировала с встречаемостью остальных видов, а на “Вельском” стационаре наблюдалась слабо выраженная положительная тенденция к совместной встречаемости видов. Поэтому в исследованных популяциях агонистические межвидовые контакты, прямая, или интерференционная межвидовая конкуренция, если и имели место, то, вероятно, не оказали заметного влияния на индивидуальное развитие бурозубок.

По-видимому, реакция индивидуального развития была в основном одинаковой у всех трех исследованных видов. Поэтому, разумно предположить, что во всех случаях механизм влияния популяционной динамики был одним и тем же. В условиях высокой встречаемости у бурозубок происходило снижение скорости индивидуального развития неполовозрелых особей, выразившееся в уменьшении общих размеров черепа к моменту осеннего максимума встречаемости животных в отловах (август). При низкой встречаемости и “благоприятной” социальной среде, напротив, могло происходить ускорение индивидуального развития, что отразилось в более крупных размерах черепа у животных, отловленных в конце лета. Возможно этот эффект может быть сопоставлен с увеличением веса тела и размеров самцов некоторых грызунов на стадии роста численности популяции (т.е. при благоприятных экологических условиях) за счет роста скорости и продолжительности их индивидуального развития (Oli, 1991; Benthem *et al.*, 2017; Kshnyasev, Davydova, 2021).

В этой работе в качестве теста были использованы два хорошо известных индекса перекрытия ниш — Пианка и Ренконена (Smith, Zaret, 1982; Schatzmann *et al.*, 1986). Несмотря на некоторую рассогласованность в области наиболее низких и наиболее высоких значений, в целом, оба индекса

демонстрировали сильную положительную корреляцию (0.99). Варьирование индексов не было связано с видом бурозубок или с регионом, а полностью определялось структурой морфологических ниш. Наименьшее перекрытие проекций морфологических ниш по индексам Пианка и Ренконена отмечено вдоль первых координат SZM и SHM моделей — E1 и K1 соответственно. Чем больше был порядковый номер координаты, тем сильнее перекрывались проекции ниш. Таким образом, основная информация о перекрывании видовых или групповых (“депрессия”, “пик”) морфологических ниш содержалась в дисперсиях первых координат (E1, E2, K1, K2) морфологических пространств.

Следует подчеркнуть, что ортогональность (линейная независимость) координат морфологического пространства позволяет корректно оценить информационные параметры разнообразия ( $H_V$ ,  $H_{RV}$ ). Это также дало возможность использовать вероятность совместной встречаемости разнокачественных объектов для измерения перекрывания ниш в многомерном пространстве. Для этого мы впервые в этой работе ввели индекс перекрывания ниш  $NO_{jk}$ .

В SZM и SHM морфопространствах для трех видов морфологическое разнообразие у *S. araneus* ( $H_V$ ,  $H_{RV}$ ,  $H_{50/d}$ ,  $R_{50}$ ) было выше, чем у *S. caecutiens* и *S. minutus* (табл. 3, рис. 4). Этот результат коррелирует как с высокой встречаемостью этого вида — доминанта таксоценозов бурозубок, так и с амплитудой ее колебаний между “депрессиями” и “пиками”. Объемы ниш *S. caecutiens* и *S. minutus* были меньше, пропорционально встречаемости этих видов.

Направление изменения морфологического разнообразия между “депрессиями” и “пиками” зависит от того, какие координаты морфопространств принимаются во внимание. Ранее (Куприянова и др., 2003) мы показали для *S. araneus*, что, если оценивать эти тренды только по координатам, содержащим основную информацию о влиянии встречаемости, то на “пиках” будет наблюдаться увеличение объема морфологической ниши. В новом исследовании при использовании всех координат SZM или SHM морфопространств для вычисления  $H_{VR}$ , этот результат был подтвержден только для популяции “Вельского” стационара, где *S. araneus* демонстрирует максимальную встречаемость в таксоценозе.

Межвидовые различия параметров  $H_{50/d}$  и по видимому были в значительной степени обусловлены разной встречаемостью видов. С ее ростом и/или ростом амплитуды ее колебаний между “депрессиями” и “пиками” росла энтропия ( $H_{50/d}$ ) как в SZM, так и в SHM морфопространствах и, соответственно, уменьшалась мера организованности ( $R_{50}$ ). При этом параметр  $J_{50}$  не демон-

стрировал зависимости от встречаемости видов. Нужны дальнейшие исследования для улучшения понимания интерпретации дивергенции Кульбака-Лейблера.

На большом объеме данных (отряды Artiodactyla, Carnivora, Perissodactyla и Rodentia) было показано (Пузаченко, 2023), что  $H_{50/d}$  и  $R_{50}$  варьируют в относительно узких диапазонах. Наиболее вероятно, что в этом проявляются фундаментальные ограничения в работе регуляторных механизмов, приводящие к тому, что “морфологическая система” черепа находится у взрослых животных не в детерминированном, а в основном в квазидетерминированном (Beer, 1959) состоянии ( $0.1 < R_{50} < 0.31$ ). Иными словами, гипотетический морфогенетический регулятор “допускает” относительно высокое разнообразие размеров и, особенно, пропорций черепа (Пузаченко, 2023).

Значения  $H_{50/d}$  у исследованных бурозубок варьируют в SZM морфопространствах в интервале 1.80–2.42 (в среднем 2.09) при “норме” для млекопитающих 0.40–2.54 (в среднем 2.13). Значения  $R_{50}$  изменялись в интервале 0.06–0.33 (в среднем 0.20) при “норме” млекопитающих 0.08–0.86 (в среднем 0.21). В SHM морфопространствах параметр  $H_{50/d}$  бурозубок изменялся от 2.0 до 2.5 (в среднем 2.27) при “норме” у млекопитающих — 1.93–2.66 (в среднем 2.37), а параметр  $R_{50}$  находился в интервале 0.04–0.24 (в среднем 0.12) при “норме” у млекопитающих — 0.003–0.25 (в среднем 0.13). Таким образом, ограничения морфологического разнообразия размеров черепа и нижней челюсти в исследованных популяциях бурозубок были выражены несколько сильнее, чем в среднем у млекопитающих. Мера самоорганизации  $R_{50}$  в SZM морфопространствах, в среднем, была обратно пропорциональна амплитуде встречаемости бурозубок (рис. 4), что подтверждает существенное влияние текущей встречаемости в отловах и, вероятно, плотности оседлой части популяции (резидентов), на процесс индивидуального развития и морфологическое разнообразие бурозубок.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты нашего исследования подтверждают выводы, сделанные ранее в отношении эффекта “встречаемости” в отловах на размеры черепа *S. araneus* (Куприянова и др., 2003). Вероятное замедление скорости индивидуального развития черепа у бурозубок на фоне высокой встречаемости согласуется с общей гипотезой, основанной на концепции биологического стресса (Selye, 1946; Christian, 1960).

Вероятностная трактовка морфопространства позволяет применять в исследованиях биоразнообразия методы информационной статистики, а в

качестве параметров морфологического разнообразия – информационную энтропию и ее производные, дивергенцию Кульбака-Лейблера и др. (Пузаченко Ю., 1982, 1992). Принципиальными условиями для этого являются ортогональность (линейная независимость) координат и вероятностная трактовка морфологического пространства. У исследованных видов бурозубок параметры морфологического разнообразия лежат в пределах ранее определенных интервалов изменчивости для других млекопитающих (Пузаченко, 2023).

Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что, наряду с “феноменом Денеля”, текущая плотность популяции может быть одним из ведущих факторов, влияющих на индивидуальное развитие молодняка бурозубок, сезонную и межгодовую динамику морфологического разнообразия внутри популяции. “Феномен Денеля” и высокая чувствительность индивидуального развития бурозубок к экологическим факторам делают их многообещающим объектом исследования регуляции индивидуального развития у млекопитающих.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Основные измерения выполнены М.И. Красинской. Авторы выражают благодарность А.М. Букину, Т.М. Букину, Е.Е. Куликову, В.Ю. Олейниченко, М.Г. Плещачеву, М.Ю. Соловьевой и И.Б. Недосекиной. Работа выполнена по программе Государственного задания Института географии РАН № FMGE-2019-0007, AAAA-A19-119021990093-8 “Оценка физико-географических, гидрологических и биотических изменений окружающей среды и их последствий для создания основ устойчивого природопользования”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В.Д., Юрковская Т.К.* (Ред.) Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л.: Наука. 1989. 62 с.
- Бобрецов А.В., Курпянова И.Ф., Калинин А.А., Петров А.Н., Павлова С.В., Щипанов Н.А.* Морфологическая дифференциация обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) на Северо-Востоке Европейской части России // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 5. С. 605–618.
- Бобрецов А.В., Петров А.Н., Быховец Н.М., Щипанов, Н.А.* Краниометрическая изменчивость обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, Eulipotyphla) на северо-востоке европейской части России: оценка влияния разных факторов // Зоол. журн. 2020. Т. 99. № 6. С. 670–683.  
<https://doi.org/10.31857/S0044513420040054>
- Гусева Т.Л., Коросов А.В.* Размещение бурозубки обыкновенной (*Sorex araneus* (Linnaeus, 1758)) в мозаичных ландшафтах южной Карелии // Тр. Карельского науч. цент. РАН. 2016. № 4. С. 100–107.  
<https://doi.org/10.17076/eco21>
- Гусева Т.Л., Коросов А.В., Беспятова Л.А., Анисанова В.С.* Многолетняя динамика биотопического размещения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) в мозаичных ландшафтах Карелии // Уч. зап. Петрозаводского гос. ун-та. 2014. Т. 2. № 8 С. 13–20.
- Долгов В.А.* Бурозубки Старого Света. М.: Изд-во Московск. ун-та, 1985. С. 3–221.
- Долгов В.А.* Краниометрия и закономерности географической изменчивости краниометрических признаков палеарктических бурозубок (Mammalia, Sorex) / Исследования по фауне Советского Союза. М.: Изд-во Московск. ун-та, 1972. С. 150–185.
- Епифанцева Л.Ю.* Динамика фенотипической структуры популяции большеухой полевки / Тез. 5 съезда ВТО АН СССР. Т. 1. М., 1990. С. 180–181.
- Ивантер Т.В.,* Краниометрия и одонтология обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) / Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1976. С. 50–59.
- Ивантер Э.В.* О некоторых закономерностях сезонно-возрастных изменений веса тела в жизненном цикле обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // Принц. экол. 2014. № 3. С. 12–19.  
<https://doi.org/10.15393/j1.art.2014.3821>
- Ивантер Э.В.* Опыт экологического анализа морфофизиологических особенностей мелких млекопитающих // Уч. зап. Петрозаводского гос. ун-та. 2018. № 3. С. 7–19.  
<https://doi.org/10.15393/uchz.art.2018.121>
- Ивантер Э.В., Курхинен Ю.П.* Влияние антропогенной трансформации лесных экосистем Восточной Финноскандии на популяции малой и средней бурозубок // Принц. экол. 2014. № 2. С. 21–25.  
<https://doi.org/10.15393/j1.art.2014.3561>
- Ильашенко В.Б., Онищенко С.С., Сергеев В.Е.* Летний скачок роста у бурозубок / Кемер. гос. ун-т. Кемерово, деп. в ВИНТИ 12.05.95. 1995. № 1341-В95. 9 с.
- Курпянова И.Ф.* Численность и структура населения мелких млекопитающих на вырубках и в лесах средней тайги Европейской части СССР / Влияние хозяйственного освоения лесных территорий европейского севера на население животных. М.: Наука, 1987. С. 49–64.
- Курпянова И.Ф., Наумов С.П.* Особенности структуры населения мелких млекопитающих Европейской тайги // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 11. С. 1682–1692.
- Курпянова И.Ф., Пузаченко А.Ю., Агаджанян А.К.* Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora) // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 7. С. 839–851.
- Курпянова И.Ф., Сигал Е.Р.* Сезонные и годовые изменения массы надпочечников обыкновенной бурозубки / Современные проблемы биологии и современной методики. Тезисы Всесоюзного совещания зоологов педвузов. Пермь, 1976. С. 274–276.
- Ландау Л.Д., Лифшиц Е.М.* Теоретическая физика. Том V. Статистическая физика. Часть 1. М.: Наука, 1976. 584 с.
- Нестеренко В.А.* Таксоцены. Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, 2023. 212 с.

- Николаева Н.Ф. Половой диморфизм и изменчивость в зависимости от фазы динамики численности в популяции водяной полевки / Тез. 5 съезда ВТО АН СССР. Т. 2, М. 1990. С. 184–185.
- Попов В.А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Насекомоядные, рукокрылые, грызуны. Казань, 1960. 468 с.
- Порошин Е.А. Морфологическая изменчивость обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) на европейском Северо-Востоке России / Авт. канд. биол. н. Сыктывкар, 2006. 22 с.
- Пузаченко А.Ю. Количественные закономерности морфологического разнообразия черепа млекопитающих. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 54 / Ред. Павлинов, И.Я., Калякин, М.В., Сысоев, А.В. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2016. С. 229–268.
- Пузаченко А.Ю. Фундаментальные ограничения самоорганизации на примерах высоко- и слабоинтегрированных очень сложных систем (элементы скелета млекопитающих и палеокомплексы млекопитающих): от эмпирики к теории // Изв. РАН. Сер. биол. 2023. Доп. вып. № 7. С. 39–53. <https://doi.org/10.31857/S1026347023600176>
- Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ // Биосфера. 2009. Т. 1. № 1. С. 025–038.
- Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие, устойчивость и функционирование. Проблемы устойчивости биологических систем. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1982. С. 5–32.
- Пузаченко Ю.Г. Глобальное биологическое разнообразие и его пространственно-временная изменчивость / Современные глобальные изменения природной среды. Т. 2. М.: Научный мир, 2006. С. 306–377.
- Пузаченко Ю.Г. Семантические аспекты информатики. Экоинформатика. Теория. Практика. Методы и системы / Ред. Соколов, В.Е. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат, 1992. С. 7–84.
- Северцов С.А. Проблемы эволюционной экологии и пути их разрешению / Проблемы экологии животных. Т. 1, М.: Изд. АН СССР, 1951. С. 11–29.
- Юдин Б.С. Фауна землероек (Mammalia, Soricidae) севера Западной Сибири // Биол. пробл. Севера. Магадан (Тр. Сев.-Вост. Компл. Ин-т ДВНЦ АН СССР). 1971. Вып. 42. С. 48–53.
- Badyaev A.V., Foresman K.R. Evolution of morphological integration. I. Functional units channel stress-induced variation in shrew mandibles // *Am. Nat.* 2004. V. 163. № 6. P. 868–879. <https://doi.org/10.1086/386551>
- Badyaev A.V., Foresman K.R. Extreme environmental change and evolution: Stress-induced morphological variation is strongly concordant with patterns of evolutionary divergence in shrew mandibles // *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 2000. V. 267. P. 371–377. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1011>
- Badyaev A.V., Foresman K.R., Fernandes M.V. Stress and developmental stability: Vegetation removal causes increased fluctuating asymmetry in shrews // *Ecology.* 2000. V. 81. № 2. P. 336–345. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0336:SADSVR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0336:SADSVR]2.0.CO;2)
- Beer S. *Cybernetics and Management.* John Wiley & Sons, Inc. New York, 1959. 214 pp.
- Bentham van K.J., Froy H., Coulson T., Getz L.L., Oli M.K., Ozgul A. Trait–demography relationships underlying small mammal population fluctuations // *J. Anim. Ecol.* 2017. V. 86. № 2. P. 348–358. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12627>
- Borowski S., Dchnel A. *Materiai do biologii Soricidae* // *Ann. Univ. Mariae Curie-Skiodowsk Sectio C* 7. 1952. V. 7. № 6. P. 305–448.
- Chapelle V., Silvestre F. Population Epigenetics: The Extent of DNA Methylation Variation in Wild Animal Populations // *Epigenomes.* 2022. V. 6. № 4. P. 31. <https://doi.org/10.3390/epigenomes6040031>
- Chitty H., Chitty D. Body weight in relation to population phase in *Microtus agrestis*, in: *Symp. Theriologicum*, Berno. 1962. P. 77–86.
- Christian J.J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth. *Lect. Rev. Ser. Nav. Med. Res. Inst.* 1960. V. 60. № 2. P. 49–150. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-395673-6.50008-5>
- Crump S.L. The Estimation of Variance Components in Analysis of Variance // *Biometrics Bull.* 1946. V. 2. № 1. P. 7. <https://doi.org/10.2307/3002006>
- Dehnel A. Studies on the genus *Sorex* // *Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska Lublin-Polonia.* 1949. V. 4. P. 17–102.
- Foerster H. von. On Self-Organizing Systems and Their Environments // *Self-Org. Sys.* 1960. V. 50. P. 31–50.
- Fusco G. How many processes are responsible for phenotypic evolution? // *Evol. Dev.* 2001. V. 3. № 4. P. 279–286. <https://doi.org/10.1046/j.1525-142X.2001.003004279.x>
- Gilbert S.F. Mechanisms for the environmental regulation of gene expression: Ecological aspects of animal development // *J. Biosci.* 2005. V 30. № 1. P. 65–74. <https://doi.org/10.1007/BF02705151>
- Graham, J.H., Freeman, D.C., Emlen, J.M. Antisymmetry, directional asymmetry, and dynamic morphogenesis / Markow T.A. (Eds.) *Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications.* Kluwer Academic Publishers, 1994. pp. 123–139. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-0830-0\\_10](https://doi.org/10.1007/978-94-011-0830-0_10)
- Grainger J.P., Fairley J.S. Studies on the biology of the Pygmy shrew *Sorex minutus* in the West of Ireland // *J. Zool.* 1978. V. 186. № 1. P. 109–141.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // *Pal. Electr.* 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Hughes P.C.R., Nowak M. The effect of the number of animals per cage on the growth of the rat. *Lab. Anim.* 1973. 7, 293–296. <https://doi.org/10.1258/002367773780944085>
- Hutchinson G.E. When are species necessary? / Ed. Lewontin R.C. *Population biology and evolution.* Syracuse Univ. Press, 1968. P. 177–186.
- Kalinin A.A., Shchipanov N.A. Density-Dependent Behavior of Shrews (*Sorex araneus*, *S. caecutiens*, and *S. minutus*) under Natural and Experimental Condi-

- tions // Biol. Bull. 2003. V. 30. № 6. P. 576–583.  
<https://doi.org/10.1023/B:BIBU.0000007714.30461.3e>
- Kardynia P., Rychlik L.* Wintering adaptations of the pygmy shrew *Sorex minutus* and the Eurasian water shrew *Neomys fodiens* / ECM 2011 VI-th European Congress of Mammalogy. Univ. P. et M. Curie, Mus. nat. d'Hist. nat. Paris, 2011. P. 122–123.
- Kendall M.G.* Rank correlation methods. London: Charles Griffin and Co., Ltd, 1975. 202 pp.
- Kieser J.A.* Epigenetic canalization and phenotypic change: A minimax model // Med. Hypotheses. 1987. V. 22. № 1. P. 105–110.  
[https://doi.org/10.1016/0306-9877\(87\)90011-9](https://doi.org/10.1016/0306-9877(87)90011-9)
- Krebs C.J.* Cyclic Variation in Skull–Body Regressions of Lemmings // Can. J. Zool. 1964. V. 42. № 4. P.631–643.  
<https://doi.org/10.1139/z64-054>
- Krebs C.J.* Ecological methodology. 2-nd ed. N.Y.: Harper & Row, Publishers, 1998. 624 pp.
- Krebs C.J., Myers, J.H.* Population Cycles in Small Mammals // Adv. Ecol. Res. 1974. V. 8. P. 267–399.  
[https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60280-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60280-9)
- Kruskal B.* Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to nonmetric hypothesis // Psychometrika. 1964. V. 29. P. 1–27.  
<https://doi.org/10.1007/BF02289565>
- Kshnyasev I.A., Davydova Y.A.* Population Cycles and the Chitty Syndrome // Russ. J. Ecol. 2021. V. 52. № 1. P. 70–75.  
<https://doi.org/10.1134/S1067413621010082>
- Kullback S., Leibler R.A.* On Information and Sufficiency // Ann. Math. Statist. 1951. V. 22. № 1. P. 79–86.  
<https://doi.org/10.1214/aoms/1177729694>
- Lázaro J., Dechmann D.K.N.* Dehnel's phenomenon // Curr. Biol. 2021. V. 31, № 10. R463–R465.  
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.04.006>
- Markowski J.* Morphometric variability in a population of the root vole // Acta Theriol. (Warsz). 1980. V. 25. P. 155–200.  
<https://doi.org/10.4098/at.arch.80-14>
- Markowski J., Østbye E.* Morphological variability of a root vole population in high mountain habitats, Hardangervidda, South Norway // Acta Theriol. (Warsz). 1992. V. 37. P. 117–139.  
<https://doi.org/10.4098/at.arch.92-13>
- Nováková L., Vohralík V.* Age and sex skull variation in a model population of the common shrew (*Sorex araneus*) // Folia Zool. 2017. V. 66. № 4. P. 254–261.  
<https://doi.org/10.25225/fozo.v66.i4.a7.2017>
- Ohdachi S.D., Abe H., Oh H.S., Han S.H.* Morphological relationships among populations in the *Sorex caecutiens/shinto* group (Eulipotyphla, Soricidae) in East Asia, with a description of a new subspecies from Cheju Island, Korea // Mamm. Biol. 2005. V. 70. № 6. 345–358.  
<https://doi.org/10.1016/j.mambio.2005.06.004>
- Okulova N.M., Balakirev A.E., Orlov V.N.* Craniometrical characteristics of some *Sorex araneus* chromosomal races // Russ. J. Theriol. 2007. V. 6. № 1. P. 63–71.  
<https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.06.1.10>
- Okulova, N.M., Balakirev, A.E., Orlov, V.N.* Craniometrical characteristics of some *Sorex araneus* (Insectivora) chromosomal races // Zool. Zhurn. 2004. V. 83. № 12. P. 1476–1487.
- Oleinichenko V.Y.* Behavioral interactions of adult females of the common shrew (*Sorex araneus*) with conspecifics on familiar territory // Biol. Bull. 2012. V.39. № 4. P. 351–359.  
<https://doi.org/10.1134/S1062359012040073>
- Oli M.K.* The Chitty effect: a consequence of dynamic energy allocation in a fluctuating environment // Theor. Popul. Biol. 1999. V. 56. № 3. P. 293–300.  
<https://doi.org/10.1006/tpbi.1999.1427>
- Pianka E.R.* Niche overlap and diffuse competition // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1974. V. 71. P. 2141–2145.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.71.5.2141>
- Pucek Z.* Seasonal and age changes in shrews as an adaptive process // Symp. zool. Soc. Lond. V. 26. P. 189–207.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1970.tb00313.x>
- Pucek Z.* Seasonal and age changes in the weight of internal organs of shrews // Acta Theriol. (Warsz). 1965. V. 10. P. 369–438.  
<https://doi.org/10.4098/at.arch.65-31>
- Pucek Z., Markov G.* Seasonal changes in the skull of the common shrew from Bulgaria // Acta theriologica. 1964. V. IX. № 20. P. 363–366.
- Rasch D., Mašata O.* Methods of variance component estimation // Czech J. Anim. Sci. 2006. V. 51. № 6. P. 227–235.  
<https://doi.org/10.17221/3933-cjas>
- Renkonen O.*, Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // Ann. Zool. Soc. 1938. V. 6, 1–231.
- Ricklefs R.E., Travis J.* A morphological approach to the study of avian community organization // Auk. 1980. V. 97. № 2. P. 321–338.
- Rychlik L., Zwolak R.* Behavioural mechanisms of conflict avoidance among shrews // Acta Theriol. (Warsz). 2005. V. 50. № 3. P. 289–308.  
<https://doi.org/10.1007/BF03192627>
- Selye H.* The general adaptation syndrome and the diseases of adaptation // J. Clin. Endocrinol. Metab. 1946. V. 6. № 2. P. 117–230.  
<https://doi.org/10.1210/jcem-6-2-117>
- Selye H.* The stress of life. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, USA, 1956. 324 pp.
- Shannon C.E.* A Mathematical theory of communication // Bell Syst. Tech. J. 1948. V. 27. P. 379–423.  
<https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>
- Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B., Oleinichenko V.Y., Aleksandrov D.Y., Kouptzov A.V.* Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus* and *S. isodon*, in central Russia. Adv. // Biol. Soricidae II. 2005. V. 1. P. 201–216.
- Shchipanov N.A., Voyta L.L., Bobretsov A. V., Kuprianova I.F.* Intra-species structuring in the common shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla: Soricidae) in European Russia: Morphometric variability could give evidence of limitation of interpopulation migration // Russ. J. Theriol. 2014. V. 13. P. 119–140.  
<https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.13.2.08>
- Shepard B.N.* The analysis of proximities: multidimensional scaling with unknown distance function // Psycho-

- metrika. 1962. V. 27. № 2. P. 125–140.  
<https://doi.org/10.1007/BF02289630>
- Sturges H. The choice of a class-interval // J. Am. Stat. Assoc. 1926. V. 21. P. 65–66.
- Tapia L. Causes and consequences of seasonal changes in the braincase and brain size of the common shrew *Sorex araneus*. Doctoral thesis. Universitat Konstanz. Konstanz, 2017. 109 p.
- Taylor J.R.E., Muturi M., Lázaro J., Zub K., Dechmann D.K.N. Fifty years of data show the effects of climate on overall skull size and the extent of seasonal reversible skull size changes (Dehnel's phenomenon) in the common shrew // Ecol. Evol. 2022. V. 12. № 10. P. e9447  
<https://doi.org/10.1002/ece3.9447>
- Vega R., Mcdevitt A.D., Kryštufek B., Searle J.B. Ecogeographical patterns of morphological variation in pygmy shrews *Sorex minutus* (Soricomorpha: Soricinae) within a phylogeographical and continental-and-island framework // Biol. J. Linn. Soc. 2016. V. 119. № 4. P. 799–815.  
<https://doi.org/10.1111/bij.12858>
- Vega R.R. Phylogeographic and morphometric studies on the Eurasian pygmy shrew *Sorex minutus*: insights into its evolutionary history and postglacial colonisation in Europe. University of York, 2010. 179 pp.
- Wagner P.J. Paleontological Perspectives on Morphological Evolution / Eds. Bell M.A., Futuyma D.J., Eanes W.F. and Levinton J.S. Evolution since Darwin: the first 150 years. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2010. P. 451–478
- Wojcik J.M., Bogdanowicz W., Pucek Z., Wojcik A.M., Zalewska H. Morphometric variation of the common shrew *Sorex araneus* in Poland, in relation to karyotype // Acta Theriol. (Warsz). 2000. V. 45. № 1. P. 161–172.  
<https://doi.org/10.4098/AT.arch.00-71>
- Young R.L., Badyaev A.V. Developmental plasticity links local adaptation and evolutionary diversification in foraging morphology // J. Exp. Zool. Part B Mol. Dev. Evol. 2010. V. 314B. № 6. P. 434–444.  
<https://doi.org/10.1002/jez.b.21349>
- Young R.L., Sweeney M.J., Badyaev A.V. Morphological diversity and ecological similarity: versatility of muscular and skeletal morphologies enables ecological convergence in shrews // Funct. Ecol. 2010. V. 24. № 3. P. 556–565.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01664.x>
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I., Peltonen A., Hanski I. Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* // Am. Nat. 1991. V. 138. № 4. P. 797–810.  
<https://doi.org/10.1086/285253>
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I. Phenotypic diversity and population dynamics: Another look (with particular reference to the common shrew *Sorex araneus*) // Acta Theriol. (Warsz). 1997. V. 42. Suppl. 4. P. 57–66.  
<https://doi.org/10.4098/AT.arch.97-47>
- Zakharov V.M., Trofimov I.E., Sheftel B.I. Fluctuating asymmetry and population dynamics of the common shrew, *Sorex araneus*, in central Siberia under climate change conditions // Symmetry (Basel). 2020. V. 12. № 12. P. 1–7.  
<https://doi.org/10.3390/sym12121960>

## Morphological Diversity of the Skull and Lower Jaw of Three Species of Shrews (*Eulipotyphla*, *Sorex*) During Depressions and Peaks of Abundance

A. Yu. Puzachenko<sup>1, #</sup> and I. F. Kupriyanova<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Institute of Geography Russian Academy of Science, Staromonetny per., 29, Moscow, 119017 Russia

<sup>2</sup>Independent scientist

<sup>#</sup>e-mail: puzak@igras.ru

Ecological conditions can influence the individual development of organisms and morphological variability at the population level. The dimensions and proportions of the skull and lower jaw of immature shrews (*Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*) captured in August in overgrown clearings in the middle taiga of north-eastern Europe were dependent on the stage of abundance (“pikes” or “depressions”). For all three species belonging to the same taxocenosis, a statistically significant decrease in skull and jaw measurements was observed against a background of high abundance in captures, and multidimensional morphological niches corresponding to different stages were significantly separated. The parameters of morphological diversity - entropy and a measure of self-organisation were depended on the amplitude of fluctuations in species occurrence, but varied within limits characteristic of mammals. Together with Dehnel's phenomenon, natural population fluctuations may be one of the main factors determining the nature of the dynamics of individual development and the spatio-temporal variability of morphological diversity in shrews.

**Keywords:** biodiversity, morphological space, entropy, self-organization index, *Sorex*, individual development, population dynamics, skull and lower jaw

КОМПОНЕНТЫ  
БИОРАЗНООБРАЗИЯ

УДК 591.111.1-2

РАЗНООБРАЗИЕ ПАРАМЕТРОВ СИСТЕМЫ КРАСНОЙ КРОВИ  
У МАЛОЙ ЛЕСНОЙ И ДОМОВОЙ МЫШЕЙ (RODENTIA, MURIDAE)  
В ПРИЭЛЬБРУСЬЕ: МНОГОМЕРНЫЙ И ИНФОРМАЦИОННЫЙ АНАЛИЗ

© 2023 г. М. М. Емкужева\*, @, А. Ю. Пузаченко\*, \*\*, Ф. А. Темботова\*, З. Х. Боттаева\*,  
З. А. Берсекова\*, А. Х. Чапаев\*

\* Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, ул. И. Арманд, 37а, Нальчик, 360051 Россия

\*\* Институт географии РАН, Старомонетный пер., 29, Москва, 119017 Россия

@E-mail: emkugeva\_m@mail.ru

Поступила в редакцию 25.07.2023 г.

После доработки 27.09.2023 г.

Принята к публикации 27.09.2023 г.

Впервые проведена оценка разнообразия параметров системы красной крови с применением методов многомерного и информационного анализа у синантропа *M. musculus* и широко распространенного гемисинантропа *A. (S.) uralensis* в условиях среднегорья Центрального Кавказа (Приэльбрусье). В работе введено понятие актуальной “ниши” параметров системы красной крови в многомерном пространстве описательной модели. Ниши *A. (S.) uralensis* и *M. musculus* были четко дифференцированы, причем объем ниши *A. (S.) uralensis* существенно превышал объем ниши *M. musculus*. Описаны межвидовые различия в сезонной регуляции параметров крови, которая у *A. (S.) uralensis* была более сложно организована и отчетливо циклична от “зимы” к “осени”. Полученные результаты позволили сделать вывод о том, что по сравнению с *M. musculus*, *A. (S.) uralensis*, реализует более гибкую стратегию адаптации к сезонным изменениям в окружающей среде. Апробированная методология анализа данных дает возможность рассматривать результаты частных исследований регуляции систем крови млекопитающих в широком контексте проблем биологического разнообразия, динамики и самоорганизации биологических систем.

**Ключевые слова:** *Apodemus (Sylvaemus) uralensis*, *Mus musculus*, Центральный Кавказ, система красной крови, эритропоэз, разнообразие, энтропия, самоорганизация, адаптация

**DOI:** 10.31857/S1026347023600681, **EDN:** XPVDJM

## ВВЕДЕНИЕ

Феномен биологического разнообразия обнаруживается на всех уровнях организации живой материи (Пузаченко, 2009). Внимание биологов и общества фокусируется преимущественно на следующих аспектах этого феномена (Wilcox, 1984; Nagler, 1994; Лебедева и др., 2004): генетическое и молекулярное разнообразие (Campbell, 2003), включая морфологическое, таксономическое, экологическое/экосистемное (Sahney et al., 2010), а также разнообразие функций, которые организмы выполняют в сообществах и экосистемах (Petchey, Gaston, 2006). Разнообразие параметров физиологических адаптаций организмов, принадлежащих к одному или разным видам, не относится к “популярным” направлениям исследований (Spicer et al., 2019). Вместе с тем естественно полагать, что разнообразие диапазонов физиологических реакций видов на изменяющиеся условия среды во многом определяет возможности их адаптации

и ограничивает их современное распространение также, как и возможные реакции на изменения глобальных параметров среды в будущем.

Исследование механизмов адаптации к гипоксии (физиологических, молекулярных и биохимических), которые направлены на поддержание подачи кислорода к тканям и/или снижение в его потребности на клеточном уровне в условиях его низкого парциального давления в горах остается одной из актуальных задач современной биологии (Большаков, 1972; Storz, 2007; Storz et al., 2009; Li et al., 2021a, 2021b; Dzal et al., 2015; Dzal, Milsom, 2019).

Данное исследование посвящено количественной оценке разнообразия параметров системы красной крови у двух видов мышевидных грызунов (малая лесная мышь *Apodemus (Sylvaemus) uralensis* Pall.) и домовая мышь (*Mus musculus* L.) в связи с их обитанием в условиях гипоксии, температурным

градиентам в разные сезоны года в условиях среднегорья Центрального Кавказа (Приэльбрусье).

По данным молекулярно-генетических исследований в горах Кабардино-Балкарской Республики (КБР) отмечена только южно-европейская хромосомная форма малой лесной мыши *A. (S.) uralensis* (Амшокова и др., 2016), ареал которой охватывает весь Кавказ, Закавказье, Малую Азию, Балканском полуостров и Карпаты (Богданов и др., 2009; Стахеев и др., 2011).

*M. musculus* в Кавказском регионе многочисленный вид, обитающий в природных и антропогенных биотопах от уровня моря до более чем 2000 м над ур. м. В Приэльбрусье вид является молодым вселенцем (Темботов, Шхашемишев, 1984), и круглогодично обитает только в строениях человека (Темботов, 1972; Темботов и др., 2009; Emkuzheva *et al.*, 2018). Гемисинантроп *A. (S.) uralensis* на Кавказе населяет биотопы до 3000 м над ур. м. (Темботов, 1972), а в среднегорьях Центрального Кавказа является самым массовым и широко распространенным видом грызунов.

В среднегорье популяции обоих видов испытывают воздействие хронической гипобарической гипоксии, а в зимний сезон и относительно низких температур. У *M. musculus* низкие температуры и высота над уровнем моря выступают в качестве лимитирующих экологических факторов (Домовая мышь ..., 1996). При этом предпочитаемая температура у *M. musculus* значительно выше (средние значения в пределах 28–34°C), чем у *A. (S.) uralensis* (23–26°C соответственно) и других грызунов, обитающих в естественных условиях (Калабухов, 1969).

Ранее нами (Емкужева и др., 2021, 2022) у *M. musculus* и *A. (S.) uralensis* из Приэльбрусья была описана сезонная динамика эритрона (параметры эритропоза костного мозга и периферической крови) в условиях хронической гипоксии. Были обнаружены отличия между видами, но на количественном уровне видовые особенности сезонной изменчивости параметров системы красной крови подробно не исследовались.

В этой работе мы, по аналогии с “экологической нишей” (Hutchinson, 1957; Soberon, Arroyo-Reña, 2017), ввели понятие “реализованной/актуальной ниши” параметров системы красной крови (blood system parameters niche, BSPN) в многомерном пространстве описательной модели их изменчивости. Описательная модель задавалась линейно независимыми обобщенными переменными – координатами (Puzachenko *et al.*, 2017; Puzachenko, 2023). Причем математический способ получения модели гарантировал то, что координаты содержали информацию об дисперсии множества ис-

ходных параметров крови. Описательная модель задает “пространство возможностей», внутри которого реальные наблюдения отражены в виде множества точек, которые интерпретируются как “микросостояния” системы красной крови. Конфигурация множества микросостояний в пространстве модели определяет форму и размеры BSPN. Описательная модель позволяет оценить разнообразие (энтропию, меру самоорганизации) всей “системы” или отдельных областей модельного пространства, соответствующих, например, видам (модель для двух видов) или отдельным сезонам (модель для одного вида). Также появляется возможность оценить сходство/различие между BSPN в терминах пересечения ниш.

Цель данной работы состояла в верификации методологии исследования разнообразия параметров системы красной крови, включающей комбинацию многомерного и информационного анализа, на примере двух видов – синантропа *M. musculus* и гемисинантропа *A. (S.) uralensis* – в среднегорье Приэльбрусья.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования относится к субальпийскому поясу эльбрусского варианта, который относится к восточно-северокавказскому типу поясности. Климат умеренно континентальный (табл. 1), за счет свободного проникновения континентальных сухих воздушных потоков с Прикаспийской низменности в горы (Соколов, Темботов, 1989).

Отлов лесных и домовых мышей проводили в одни и те же периоды: в январе (“зима”), апреле (“весна”), июле (“лето”) и в октябре (“осень”) в среднегорьях на территории национального парка “Приэльбрусье” (43°15' с.ш., 42°38' в.д.) в пос. Эльбрус и в его окрестностях на высоте 1800 м над ур. м. в 2007–2009 гг. Отлов осуществляли трапиковыми живоловушками стандартным методом

**Таблица 1.** Климатические характеристики района исследования: национальный парк “Приэльбрусье”, пос. Эльбрус, КБР в 2007–2009 гг. по данным метеостанции Vantage Pro2 6152 Davis, США

Показатели	Среднемесячная температура, °C	Среднемесячное количество осадков, мм
	М	М
Зима (январь)	–2.12	60.11
Весна (апрель)	5.66	63.46
Лето (июль)	14.11	74.36
Осень (октябрь)	6.49	67.76

**Таблица 2.** Характеристика объема выборки *A. (S.) uralensis* и *M. musculus* из района исследований – национальный парк “Приэльбрусье”, пос. Эльбрус, КБР

Вид	Январь		Апрель		Июль		Октябрь		Итого
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	
<i>A. (S.) uralensis</i>	10	12	12	23	36	34	33	20	180
<i>M. musculus</i>	19	21	12	17	12	47	39	31	198
Итого	29	33	24	40	48	81	72	51	378

ловушко-линий (Карасева и др., 2008). В качестве приманки использовали кусочки хлеба, смоченного в растительном масле. Животных доставляли в лабораторию, расположенную приблизительно на той же высоте над уровнем моря, на которой производили отлов (стационар ИЭГТ в Приэльбрусье) и подвергали первичной камеральной обработке.

В работе использованы данные о параметрах крови половозрелых животных (adultus), полученные от 180 особей *A. (S.) uralensis* и 198 особей *M. musculus* (табл. 2). Относительный возраст животных определяли на основании комплекса признаков стертости зубов, массы тела, состояния генеративных органов (Шварц и др., 1968; Карасева и др., 2008).

Подробное описание методов исследования приводится в наших предыдущих работах (Емкужева и др., 2021; Емкужева и др., 2022). Препараты костного мозга из бедренной кости готовили на предметных стеклах и окрашивали комбинированным методом (по Май-Грюнвальду и Романовскому-Гимза) От каждой особи готовили по 2 препарата. Морфологический анализ клеток костного мозга (соотношение клеток лейкоцитарного и эритробластного ряда) проводился с помощью микроскопа Axio Imager. Ретикулоциты крови (RET) – молодые, незрелые эритроциты, содержащие остатки ядерного материала, и их парциальный состав по степени зрелости (RET-I, RET-II, RET-III, RET-IV) на 1 тыс. клеток исследовали на микропрепаратах, окрашенных 1% раствором красителя бриллиант-крезилблау по Л. Гейльмейеру (Тодоров, 1968). Определены следующие параметры периферической крови: концентрация гемоглобина (НВ, г/л), гематокритное число (НСТ, об. %), количество эритроцитов (RBC, млн в 1 мкл), средний диаметр 100 эритроцитов (DM, мкм), среднее содержание гемоглобина в эритроците (MCH) в пикограммах (пг), среднюю концентрацию гемоглобина в эритроците (MCHC) в г/л, средний объем эритроцита (MCV) в кубических микрометрах (мкм<sup>3</sup>) (Риган и др., 2000; Меньшиков, 2012). Эритропоэз (ERP, %) и эритропоэтическую функцию костного мозга изучали по морфологии клеток эритробластного

ряда с дифференциацией на эритробласты (ER, %), базофильные (BS, %), полихроматофильные (PL, %) и оксифильные (OX, %) нормобласты на 500 клеток (Тодоров, 1968). Исследование выполнено в соответствии с Европейской конвенцией о защите позвоночных животных, используемых для экспериментальных и других научных целей (Европейская конвенция о защите..., 1986).

Стандартная статистическая обработка данных для каждого параметра включала оценку среднего значения, его стандартную ошибку, расчет относительных долей дисперсии ( $v$ , %), обусловленных влиянием трех факторов – “вид”, “пол” и “сезон” (Variance Components, MANOVA с гнездовым дизайном (Crump, 1946; Rasch, Mašata, 2006)). Распределения значений параметров внутри каждого вида соответствовали нормальному распределению. Однако в ряде случаев не соблюдалось условие гомогенности дисперсий (по тесту Левина). Поэтому для сравнения средних величин параметров использовали не обычный  $F$  критерий, а  $F$  тест Уэлча ( $F$ Welch test) (Welch, 1951), который можно рекомендовать для использования во всех случаях (Попов, 2016).

Многомерные описательные модели получены на основе матрицы евклидовых дистанций между всеми парами животных, обработанной затем методом неметрического многомерного шкалирования. При этом исходные параметры крови ( $P$ ) ранжировались, для приведения их к единому масштабу:  $P_i^r = (P_i - P_{\min}) / (P_{\max} - P_{\min})$ , где  $P_i^r$  – ранжированное значение параметра в интервале от 0 до 1,  $P_{\min}$ ,  $P_{\max}$  – минимальное и максимальное значение параметра в выборке соответственно.

Оптимальная размерность,  $d$ , (Puzachenko, 2023) – число независимых компонент изменчивости или координат, было определено равным трем для двувидовой модели, 6 – для модели *A. (S.) uralensis* и 5 – для модели *M. musculus*. Биологическая интерпретация координат дается на основе их корреляции с исходными параметрами крови.

С целью измерения разнообразия параметров системы красной крови применили элементы информационного анализа. Для обобщенной оценки

разнообразия системы красной крови вычисляли энтропию Шеннона ( $H$ , bit/ind.) и меру самоорганизации ( $R$ ). Энтропия распределения микросостояний в объеме описательной многомерной модели, другими словами ширина/объем BSPN определялась по формуле:  $H = \sum_{j=1}^d \sum_{i=1}^k p_{i \log_2} p_i$ , где  $d$  – число координат модели,  $k = \log_2(N) + 1$  (Sturges, 1926) – число градаций координат, по которым рассчитывается частота встречаемости (= выборочная вероятность)  $p_i$ ,  $N$  – объем выборки. В случае модели для двух видов,  $N$  соответствует суммарному объему их выборок. Аналогично, объемы видовых BSPN для отдельных “сезонов”, определялись при  $N$ , равном объему выборки конкретного вида. Так как координаты модели – непрерывные переменные, их энтропия бесконечна. Поэтому здесь используется технический прием из арсенала теории информации, состоящий в замене непрерывного сигнала дискретным (Волькенштейн, 1986). Для этого на всем возможном спектре значений непрерывной переменной устанавливается мера точности (в нашем случае аналогом выступает ширина интервала градации координат или шага квантования,  $k$ ), в пределах которой значения сигнала принимаются практически неразличимыми. В результате становится возможна приближенная оценка энтропии непрерывной переменной. Важное свойство модели BSPN связано с ортогональностью ее координат. Это свойство обеспечивает корректность операции суммирования энтропий, рассчитанных для каждой переменной в отдельности.

Мера самоорганизации вычислялась по формуле:  $R = 1 - H/d \log_2 k$ , где второй член разности – относительный объем BSPN, произведение  $d \log_2 k$  – максимально возможная энтропия при данном  $k$  и равномерном распределении микросостояний по “объему” модели. Для сравнения энтропий использовали  $t$ -критерий (Hutcheson, 1970) с оценкой статистической значимости ( $p$ ).

$R$  (redundancy) (Shanon, 1948) относится к важнейшим системным параметрам (Foerster, 1960). Теоретически  $R$  варьирует от 0 до 1. Системы, для которых  $R$  меньше  $\approx 0.31$ , но больше  $\approx 0.1$ , относятся к категории “квазидетерминированных” и если  $R$  находится в интервале от  $\approx 0.1$  до 0 – к категории “стохастических” (Бир, 1963). По мере приближения параметра к 1, увеличивается внутренний порядок в системе, возрастает роль механизмов, ограничивающих изменчивость. Подчеркнем, что варьирование  $H$  и  $R$  само по себе не содержит информации о конкретных механизмах регуляции системы красной крови. Эти величины характеризуют в целом всю совокупность микросостоя-

ний описательной модели и поэтому являются макроскопическими переменными по аналогии с физическими параметрами – температурой, давлением и т.д.

$H$  и  $R$  могут быть аналогично определены и для отдельных параметров крови, но используя только эти значения нельзя получить общего представления о разнообразии их системы.

Индекс Пианка (PI) (Pianka, 1974), использовали для оценки величины пересечения BSPN относительно каждой из трех координат. Дополнительно, для тех же целей вычисляли показатель процентного сходства (PSM) (Renkonen, 1938).

Статистическая обработка данных проводилась с использованием STATISTICA v. 8.0 (StatSoft, Tulsa, Oklahoma), NCSS v. 12 (ncss.com/software/ncss), PAST (Hammer *et al.*, 2001) и Ecological Methodology v. 7.4 (Krebs, 1998).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

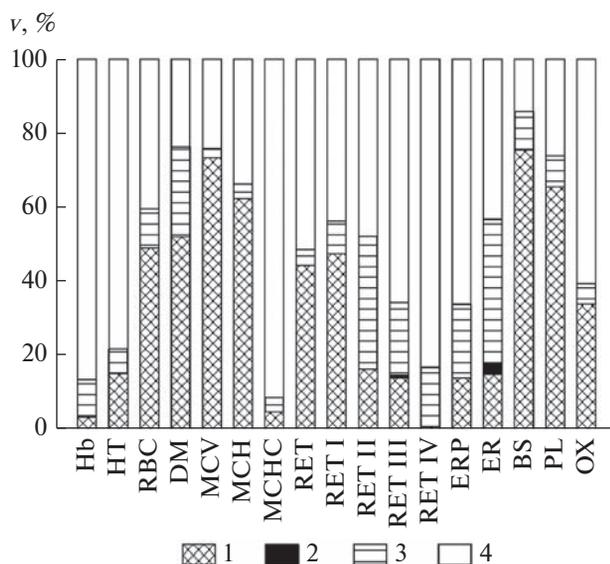
### Анализ дисперсий параметров красной крови.

Расчет относительных дисперсий параметров, позволяет оценить влияние факторов “вид”, “пол” и “сезон” (рис. 1). Отметим статистически незначимое прямое влияние (без учета смешанных эффектов) пола животных на изменчивость всех параметров крови. В наибольшей степени оно заметно только в случае относительного количества эритробластов. Поэтому далее мы не будем специально рассматривать разнообразие системы красной крови, связанное с половым диморфизмом.

Межвидовые различия наиболее отчетливо выражены по диаметру и объему эритроцитов (DM, MCV), среднему содержанию гемоглобина в эритроците (MCH), базофильным и полихроматофильным нормобластам (BS, PL) (рис. 1, табл. 3). Величина  $v$ , отражающая влияние фактора “вид”, изменяется в широком интервале значений, от 3.4 и 4.9% (HB, MCHC) до 74 и 77.8% (MCV, BS). По параметрам RET IV, HB, MCHC различия между видами незначительны или не обнаружены.

Влияние фактора “сезон”, обычно ниже, чем фактора “вид”, за исключением соотношения предшественников красных и белых клеток в костном мозге (ERP), количества эритробластов (ER), количества ретикулоцитов II–IV стадий зрелости (RET II–IV) и содержания гемоглобина (HB) (рис. 1).

Анализ дисперсий параметров крови отдельно для каждого вида подтвердил вывод о несущественном эффекте фактора “пол”. У *A. (S.) uralensis* этот эффект для некоторых параметров был выше, чем у *M. musculus*, особенно в случае параметров RET III–IV (рис. 2).



**Рис. 1.** Расчетная относительная дисперсия ( $v$ , %) параметров крови *A. (S.) uralensis* и *M. musculus*, объясняемая принадлежностью животных к разным видам (1, фактор “вид”), самцам или самкам (2, фактор “пол”) и сезоном отлова (3, фактор “сезон”); 4 – расчетная дисперсия, обусловленная не идентифицированными факторами, случайной изменчивостью параметров и случайной ошибкой измерений. HGB – концентрация гемоглобина, HCT – гематокритное число, RBC – количество эритроцитов, MCH – среднее содержание гемоглобина в эритроците, MCHC – средняя концентрация гемоглобина в эритроците, MCV – средний объем эритроцита, RET – ретикулоциты, RET I–IV ретикулоциты I–IV, ERP – эритропоэз, ER эритробласты, BS – базофильные нормобласты, PL – полихроматофильные нормобласты, OX – оксифильные нормобласты.

**Сезонная динамика параметров красной крови.** В целом сезонная динамика параметров крови строго видоспецифична (рис. 2, табл. 4). У *A. (S.) uralensis* в группу наиболее изменчивых параметров входят DM, RET III, ER, и BS, а в группу наиболее стабильных – Hb, HCT, MCHC, и RET II. Аналогичные группы у *M. musculus* включают DM, RET I–II, ER, BS и HCT, MCV, MCH, MCHC, RET, ERP соответственно.

Сезонная динамика сильнее выражена у *A. (S.) uralensis* (табл. 4). У этого вида во все сезоны года количество эритроцитов (RBC) превышает такое у *M. musculus* (табл. 3). При этом относительно высокие значения параметра отмечены в зимний сезон, а низкие – в летний. Сезонная динамика диаметра эритроцитов (DM) противоположна динамике параметра RBC у обоих видов.

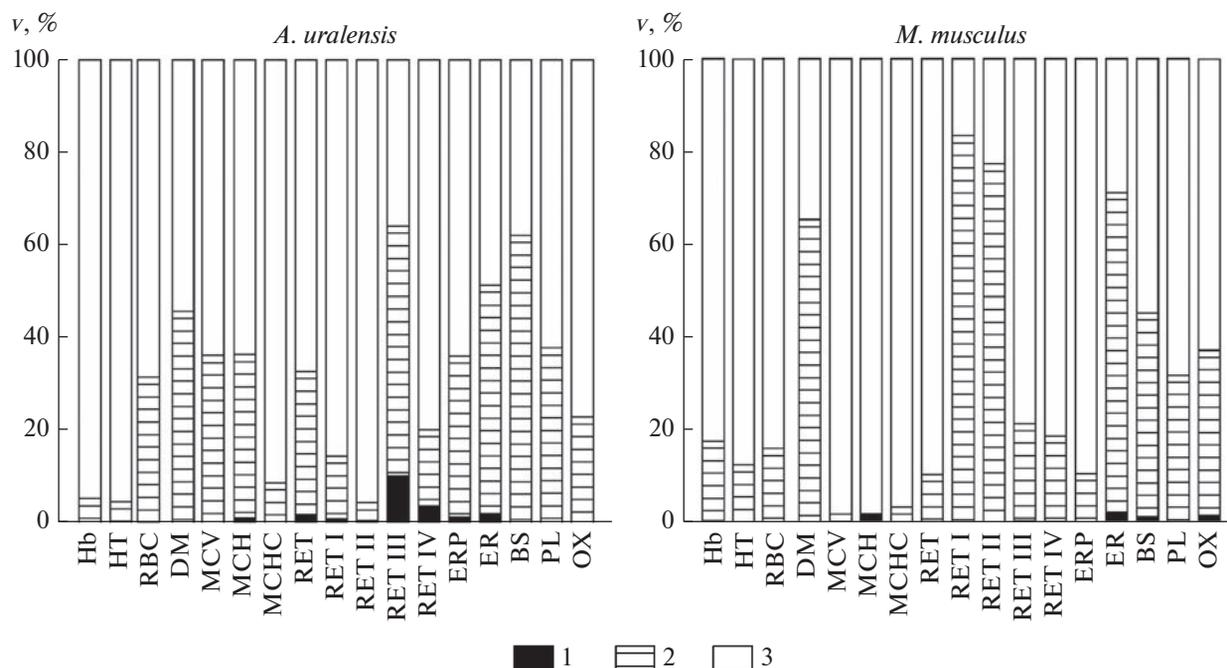
Морфологический анализ микропрепаратов крови показал (рис. 3), что эритроциты у обоих видов в основном нормохромные. Во все сезоны отмечались тельца Хауэлла-Жолли, которые являются мелкими остатками ядерного материала. Причем максимальное число особей с тельцами Хауэлла-Жолли у *A. (S.) uralensis* отмечено летом (70% особей), а у *M. musculus* – весной (79%).

Анализ сезонной изменчивости эритропоэза свидетельствует о том, что кроветворная функция костного мозга сохраняется на высоком уровне в течение всего годового цикла у обоих видов: наиболее активное кроветворение наблюдается зимой и летом. Вместе с тем дисперсия ERP, которая ассо-

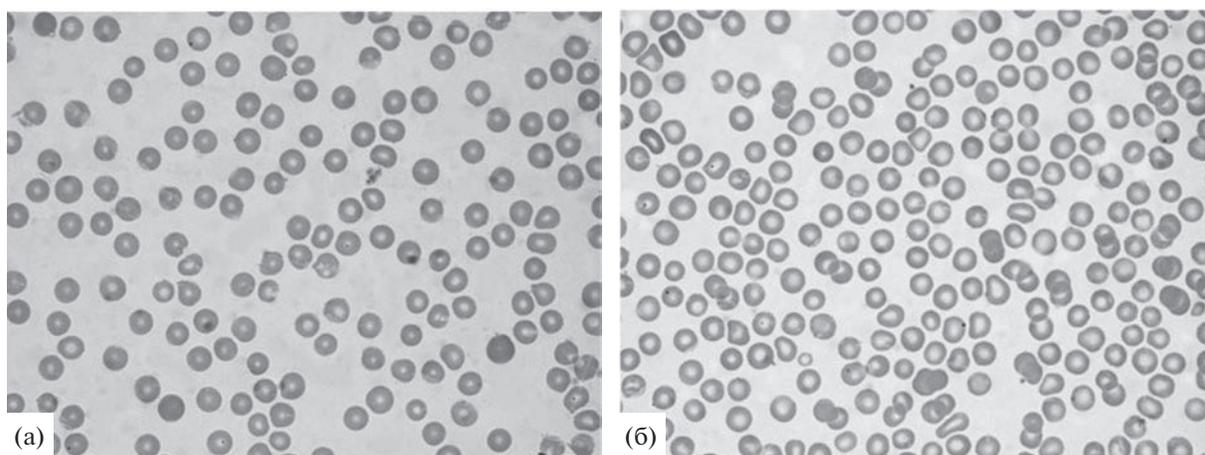
**Таблица 3.** Статистики (средняя и ее стандартизованная ошибка) параметров крови *A. (S.) uralensis* и *M. musculus*, результат сравнения средних ( $F$  тест Уэлча,  $p$ ) и расчетная относительная доля дисперсии параметров, обусловленная принадлежностью к разным видам ( $v$ , %)

	Hb	HCT	RBC	DM	MCV	MCH	MCHC	RET	RET I
<i>A. (S.) uralensis</i>	159.7 ± 0.88	50.3 ± 0.28	9.7 ± 0.08	5.4 ± 0.01	51.9 ± 0.35	16.6 ± 0.14	31.6 ± 0.11	29.3 ± 0.55	0.25 ± 0.059
<i>M. musculus</i>	163.1 ± 0.86	52.6 ± 0.28	8.3 ± 0.06	5.7 ± 0.01	63.9 ± 0.38	19.8 ± 0.117	31.1 ± 0.11	38.2 ± 0.46	1.27 ± 0.048
$F$ тест	7.7	35.7	188.9	244.2	544.4	319.5	10.7	152.7	178.1
$p$	0.006	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.001	<0.001	<0.001
$v$ , %	3.4	15.5	50.6	56.0	74.0	63.1	4.9	44.9	48.8
	RET II	RET III	RET IV	ERP	ER	BS	PL	OX	
<i>A. (S.) uralensis</i>	5.3 ± 0.22	13.9 ± 0.36	9.6 ± 0.19	21.0 ± 0.26	3.4 ± 0.08	9.1 ± 0.27	37.8 ± 0.37	50.0 ± 0.35	
<i>M. musculus</i>	8.2 ± 0.38	16.4 ± 0.26	9.2 ± 0.17	19.4 ± 0.1	2.9 ± 0.05	17.0 ± 0.17	30.4 ± 0.13	54.1 ± 0.22	
$F$ тест	45.7	33.1	2.4	31.5	38.6	636.2	360.5	96.4	
$p$	<0.001	<0.001	0.119	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	
$v$ , %	18.4	14.9	0.8	14.8	17.2	77.8	67.2	34.4	

**Примечание:** Hb – концентрация гемоглобина, HCT – гематокритное число, RBC – количество эритроцитов, MCH – среднее содержание гемоглобина в эритроците, MCHC – средняя концентрация гемоглобина в эритроците, MCV – средний объем эритроцита, RET – ретикулоциты, RET I–IV ретикулоциты I–IV, ERP – эритропоэз, ER эритробласты, BS – базофильные нормобласты, PL – полихроматофильные нормобласты, OX – оксифильные нормобласты.



**Рис. 2.** Расчетная относительная дисперсия ( $v$ , %) параметров системы красной крови *A. (S.) uralensis* и *M. musculus*, объясняемая принадлежностью животных к разным полам (1, фактор “пол”) и сезоном отлова (2, фактор “сезон”); 3 – дисперсия, обусловленная не идентифицированными факторами, случайной изменчивостью параметров и случайной ошибкой измерений. Расшифровка наименований параметров крови приведена в подрисуночной подписи рис. 1



**Рис. 3.** Микрофотографии препаратов крови (100× объектив): (а) – *M. musculus*, (б) – *A. (S.) uralensis*.

цирована с сезонным фактором, относительно невелика, особенно у *M. musculus* (Табл. 4).

Сезонная динамика клеток эритрограммы в целом схожа у обоих видов, но отличается по количественным характеристикам. Так, количество эритробластов (ER) у *A. (S.) uralensis* больше летом и осенью по сравнению с *M. musculus*, а для *M. musculus* во все сезоны года характерно более высокое содержание базофильных нормобластов. Весной, летом и осенью у *A. (S.) uralensis* значи-

тельно выше содержание полихроматофильных нормобластов. Сезонные колебания количества оксифильных нормобластов сильнее выражены у *M. musculus*. Динамика RET хорошо выражена у *A. (S.) uralensis* (табл. 4). У обоих видов в парциальном составе доминируют ретикулоциты третьей стадии (RET III). Изменчивость этого параметра у *A. (S.) uralensis* объясняется сезонным фактором примерно на 58%, в то время как у *M. musculus* – только на 20%. У второго вида се-

**Таблица 4.** Статистики (средняя и ее стандартизованная ошибка) параметров крови *A. (S.) uralensis* и *M. musculus* в разные сезоны годового цикла, результат сравнения сезонных средних (*F* тест Уэлча, *p*) и расчетная относительная доля дисперсии параметров, обусловленная фактором “сезон” (*v*, %)

	“Зима”	“Весна”	“Лето”	“Осень”	<i>F</i> тест	<i>p</i>	<i>v</i> , %
<i>A. (S.) uralensis</i>							
НВ	163.4 ± 2.04	162.8 ± 2.75	160.0 ± 1.24	155.7 ± 1.37	4.3	0.008	6.1
НТС	51.6 ± 0.9	51.4 ± 0.74	50.0 ± 0.43	49.4 ± 0.44	2.8	0.05	4.7
RBC	10.9 ± 0.24	9.6 ± 0.23	9.2 ± 0.09	10.1 ± 0.12	22.2	<0.001	31.6
DM	5.2 ± 0.03	5.5 ± 0.03	5.5 ± 0.02	5.4 ± 0.02	33.3	<0.001	45.7
MCV	48.3 ± 1.13	52.6 ± 0.59	54.6 ± 0.41	49.3 ± 0.56	23.4	<0.001	36.3
MCH	15.1 ± 0.33	17.2 ± 0.39	17.5 ± 0.14	15.5 ± 0.2	31.1	<0.001	36.2
MCHC	31.4 ± 0.29	31.2 ± 0.24	32.1 ± 0.15	31.3 ± 0.22	5.4	0.002	8.9
RET	34.5 ± 0.65	33.7 ± 1.38	25.1 ± 0.65	29.8 ± 0.98	37.3	<0.001	32.0
RET I	0.76 ± 0.433	0	0.41 ± 0.052	0	–	–	–
RET II	4.9 ± 0.62	5.3 ± 0.51	5.9 ± 0.32	4.6 ± 0.41	2.5	0.069	3.3
RET III	19.0 ± 0.61	17.3 ± 0.84	10.0 ± 0.33	14.7 ± 0.41	72.0	<0.001	58.3
RET IV	9.5 ± 0.4	11 ± 0.52	8.6 ± 0.22	10.2 ± 0.36	9.5	<0.001	17.3
ERP	21.7 ± 0.67	18.4 ± 0.41	23.1 ± 0.33	19.7 ± 0.48	29.0	<0.001	35.1
ER	3.6 ± 0.16	2.6 ± 0.12	3.0 ± 0.09	4.4 ± 0.12	40.0	<0.001	51.3
BS	10.2 ± 0.25	10.9 ± 0.54	5.8 ± 0.28	11.7 ± 0.33	76.4	<0.001	62.0
PL	34.8 ± 0.85	38.8 ± 0.67	40.7 ± 0.48	34.6 ± 0.6	25.5	<0.001	37.4
OX	54.5 ± 0.8	47.8 ± 0.85	50.7 ± 0.38	48.8 ± 0.69	13.6	<0.001	23.0
<i>M. musculus</i>							
НВ	172.3 ± 2.04	161.2 ± 2.76	160.5 ± 0.86	160.9 ± 1.42	9.5	<0.001	17.2
НТС	55.0 ± 0.7	52.1 ± 0.88	51.5 ± 0.36	52.4 ± 0.41	6.8	<0.001	12.4
RBC	8.9 ± 0.16	8.2 ± 0.17	8.1 ± 0.08	8.2 ± 0.09	6.9	<0.001	15.4
DM	5.5 ± 0.01	5.6 ± 0.03	5.9 ± 0.02	5.7 ± 0.01	90.9	<0.001	64.8
MCV	62.4 ± 0.72	63.2 ± 1.05	64.2 ± 0.64	64.7 ± 0.71	2.0	0.118	1.7
MCH	19.6 ± 0.23	19.8 ± 0.33	19.9 ± 0.21	19.9 ± 0.21	0.2	0.879	0
MCHC	31.6 ± 0.16	31.2 ± 0.33	31.2 ± 0.21	30.8 ± 0.19	3.4	0.022	2.7
RET	39.7 ± 0.96	33.6 ± 1.38	38.9 ± 0.688	38.7 ± 0.79	4.8	0.004	10.0
RET I	1.1 ± 0.06	0.86 ± 0.064	0.69 ± 0.04	2.1 ± 0.04	230.3	<0.001	81.9
RET II	16.8 ± 0.82	4.3 ± 0.32	7.9 ± 0.28	5.3 ± 0.2	82.5	<0.001	76.7
RET III	13.8 ± 0.38	18.6 ± 0.76	16.4 ± 0.35	17.1 ± 0.46	16.8	<0.001	20.1
RET IV	7.7 ± 0.3	10.6 ± 0.55	9.0 ± 0.23	9.8 ± 0.29	11.7	<0.001	18.2
ERP	20.2 ± 0.26	18.9 ± 0.38	19.6 ± 0.15	19.1 ± 0.13	5.6	0.002	10.6
ER	3.5 ± 0.07	2.8 ± 0.09	2.1 ± 0.03	3.2 ± 0.06	175.1	<0.001	71.0
BS	19.8 ± 0.21	16.9 ± 0.21	15.7 ± 0.19	16.7 ± 0.3	70.5	<0.001	44.8
PL	31.5 ± 0.23	31.6 ± 0.33	30.4 ± 0.19	29.3 ± 0.22	18.9	<0.001	29.1
OX	52.6 ± 0.29	51.8 ± 0.34	53.6 ± 0.23	56.3 ± 0.44	23.7	<0.001	36.7

Примечание: расшифровка наименований параметров крови приведена в табл. 3.

**Таблица 5.** Энтропия (H) и мера самоорганизации R параметров красной крови у *A. (S.) uralensis* и *M. musculus* с статистической оценкой значимости межвидовых различий  $H(p)$  по величине  $t$ -критерия (Hutcheson, 1970)

Вид		HB	HTC	RBC	DM	MCV	MCH	MCHC	RET	RET I
<i>A. (S.) uralensis</i>	H	2.24	2.17	2.34	2.15	2.28	2.33	1.91	2.35	0.28
	R	0.29	0.32	0.26	0.32	0.28	0.26	0.40	0.26	0.91
<i>M. musculus</i>	H	2.47	2.29	2.03	2.34	2.23	2.28	1.68	2.02	2.00
	R	0.22	0.28	0.36	0.26	0.30	0.28	0.47	0.36	0.37
<i>p</i>		0.03	n.s.	0.006	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0.02	<0.001
		RET II	RET III	RET IV	ERP	ER	BAS	PL	OX	
<i>A. uralensis</i>	H	1.89	2.45	2.09	2.61	2.44	2.50	2.47	2.19	
	R	0.40	0.23	0.34	0.18	0.23	0.21	0.22	0.31	
<i>M. musculus</i>	H	2.17	2.03	1.96	1.94	2.14	2.35	1.91	1.85	
	R	0.32	0.36	0.38	0.39	0.32	0.26	0.40	0.42	
<i>p</i>		0.007	<0.001	n.s.	<0.001	0.003	n.s.	<0.001	0.02	

Примечание: расшифровка наименований параметров крови приведена в табл. 3.

зонность максимально выражена в динамике ретикулоцитов первой и второй стадий зрелости (RET I – 81.9% и RET II – 76.7%).

**Разнообразие отдельных параметров красной крови.** Энтропия и мера самоорганизации (H, R) характеризуют изменчивость параметров крови в течение годового цикла в целом. У *A. (S.) uralensis* корреляция между  $v$  (табл. 4) и H (табл. 5) составила 0.73 ( $p = 0.001$ ). Это означает, что в среднем, более 50% дисперсии энтропии объясняется сезонной динамикой. В тоже время у *M. musculus* подобной корреляции обнаружено не было.

У *A. (S.) uralensis* высокие значения меры самоорганизации ( $R \geq 0.30$ , низкое разнообразие) получены для параметров MCHC, RET I, RET II. Относительно низкая величина R наблюдалась у параметров ERP, ER, BAS, PL и RET III (табл. 5). Как и у предыдущего вида, у *M. musculus* параметр MCHC демонстрировал низкое разнообразие. Высокие значения  $R$  ( $>0.30$ ) получены также для RBC, RET, RET I – IV, ERP, ER и PL. В целом, у *M. musculus* обнаружено только 6 (35%) параметров с  $R < 0.30$ , а у *A. (S.) uralensis* эта группа включала 10 (59%) параметров крови.

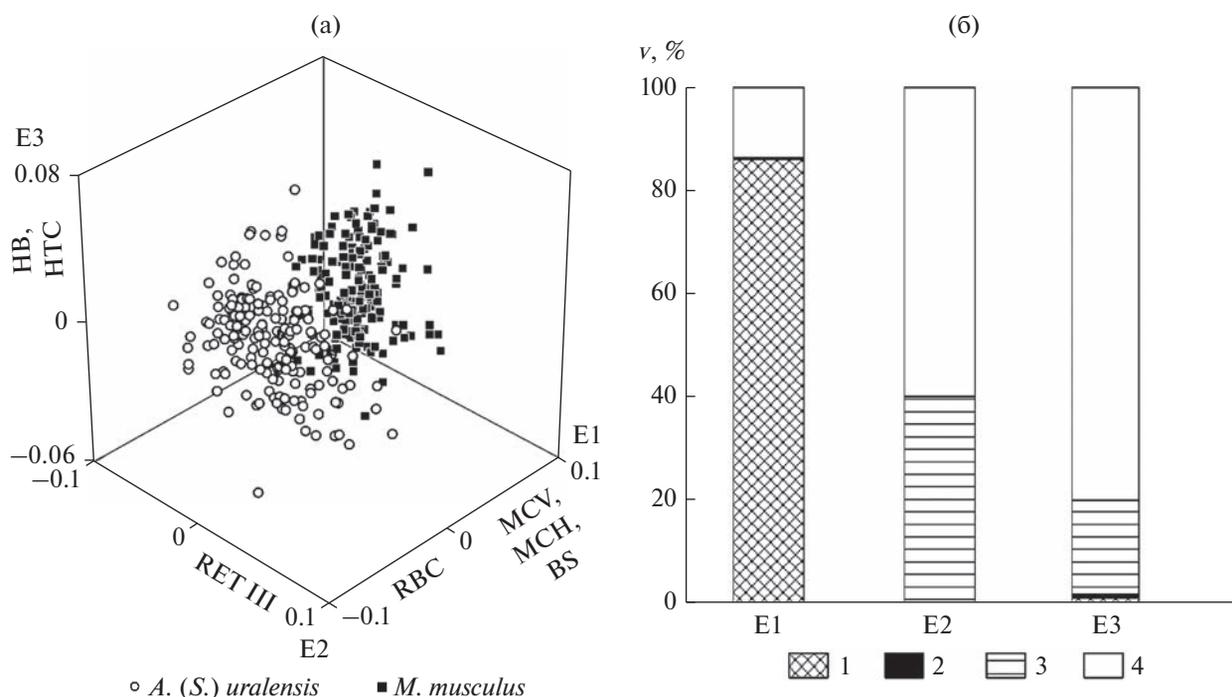
**Модель BSPN для двух видов.** Модель BSPN для *A. (S.) uralensis* и *M. musculus* приведена на рис. 4А. Группа параметры крови, демонстрирующие высокую корреляцию с координаты E1 включает, в первую очередь, параметры, отражающие степень насыщения эритроцитов гемоглобином – MCH ( $r = 0.90$ ), MCHC ( $r = 0.87$ ) и, дополнительно, BS ( $r = 0.75$ ) и RBC ( $r = -0.73$ ). Перечисленные параметры являются индикаторами первой координаты модели. Параметр RET III

является индикатором координаты E2 ( $r = 0.59$ ), а параметры HB и HTC – координаты E3 ( $r = 0.76$  и 0.68 соответственно).

Проекция BSPN *A. (S.) uralensis* и *M. musculus* хорошо разделяются относительно первой координате (E1) модели с относительно небольшой областью пересечения. Анализ дисперсий показал (рис. 4Б), что E1 не содержит дисперсии, обусловленной сезонной динамикой. Одновременно, координаты E2 и E3 не содержат информации о видовых различиях. Дисперсия координат, связанная с полом, практически отсутствует.

В табл. 6 приведены количественные параметры BSPN, включая оценки их пересечения ниш в пространстве описательной модели. Результаты анализа разнообразия параметров крови (табл. 5) позволяют предположить, что размеры BSPN у *A. (S.) uralensis* должны быть больше, чем у *M. musculus*. Действительно, ширина ниши первого вида относительно координат E1–E3 оказалась больше, но особенно относительно координаты E2. В объеме модели относительной размер BSPN *A. (S.) uralensis* примерно на 10% превышал размер ниши у *M. musculus*. Минимальное пересечение видовых BSPN наблюдалось вдоль координаты E1 (табл. 6), а максимальное – относительно координаты E3.

**Одновидовые модели BSPN.** В видовых моделях координата E1 в целом соответствовала по содержанию первой координате двувидовой модели (рис. 5а и 5б). Ее индикаторами были параметры MCV (для *A. (S.) uralensis*  $r = 0.78$ ; для *M. musculus*  $r = 0.74$ ), MCH ( $r = 0.83$ ;  $r = 0.79$ ) и RBC ( $r = -0.74$ ;  $r = -0.89$ ). Параметр BS тоже входит в группу ин-



**Рис. 4.** Модель BSPN *A. (S.) uralensis* и *M. musculus* (а) и расчетная относительная дисперсия (б:  $v$ , %) координат модели (E1–E3), объясняемая принадлежностью животных к разным видам (1, фактор “вид”), полом (2, фактор “пол”) и сезоном отлова (3, фактор “сезон”); 4 – дисперсия, обусловленная не идентифицированными факторами, случайной изменчивостью параметров и случайной ошибкой измерений. HB – концентрация гемоглобина, HTC – гематокритное число, MCV – средний объем эритроцита, MCH – среднее содержание гемоглобина в эритроците, BS – базофильные нормобласты, RBC – количество эритроцитов, RET III – ретикулоциты III.

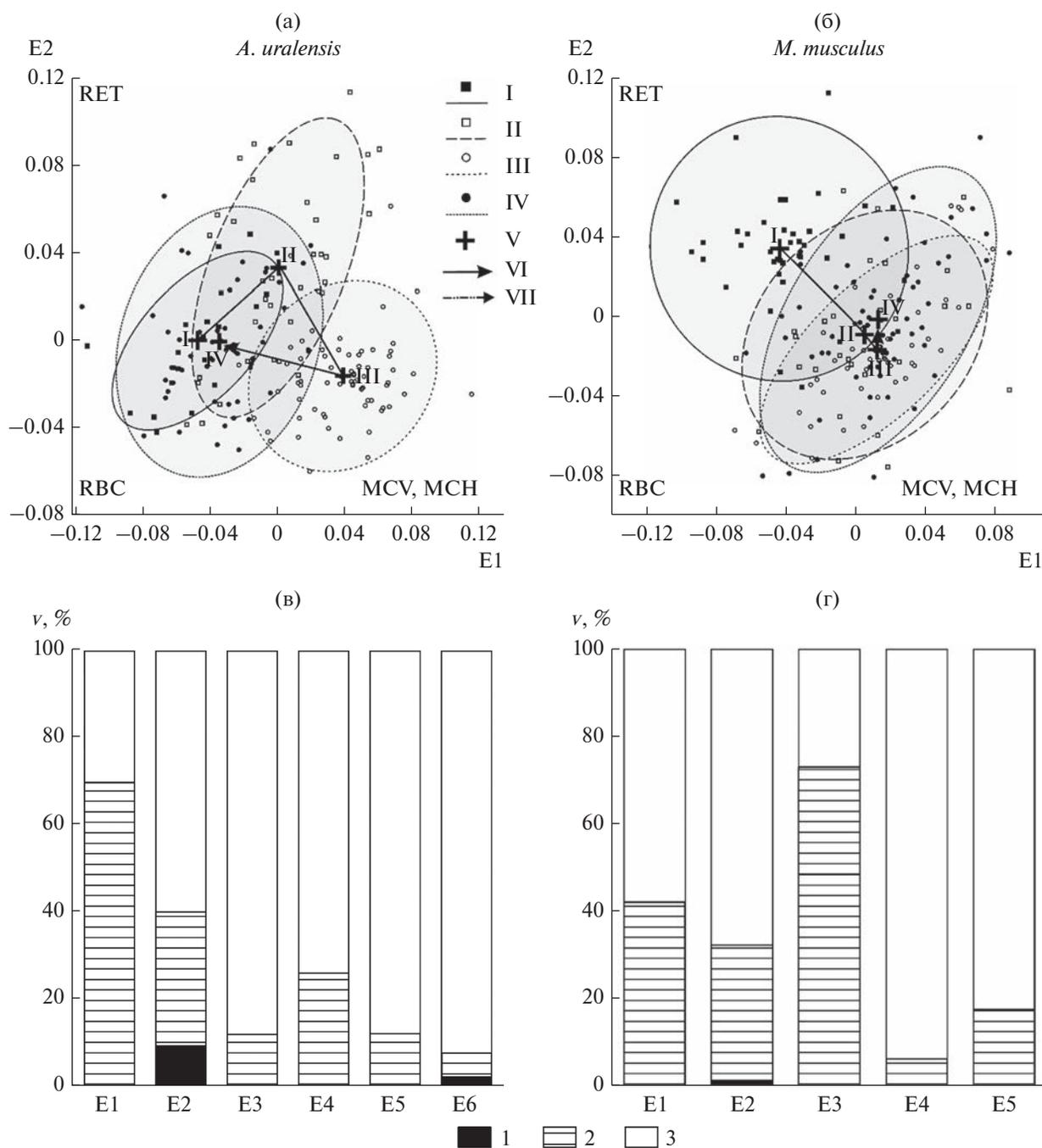
дикторов, но только в модели *A. (S.) uralensis* ( $r = -0.61$ ). Параметр PL ( $r = 0.65$ ) был дополнительным индикатором E1 у *A. (S.) uralensis*. Координата E2 характеризует только видовые особенности. У *A. (S.) uralensis* ее главным индикатором был параметр RET ( $r = 0.74$ ), а у *M. musculus* – HB ( $r = 0.69$ ). Мы не будем останавливаться на анализе остальных,

менее значимых координат моделей. Отметим только, что у *M. musculus* индикаторами E3 был параметр RET I ( $r = 0.85$ ).

Основная информация о сезонной изменчивости системы красной крови содержится в первой и второй координатах моделей (рис. 5в и 5г).

**Таблица 6.** Ширина BSPN (энтропия, H) у *A. (S.) uralensis* и *M. musculus*, статистическая значимость различий энтропий ( $t, p$ ), мера самоорганизации (R), объем BSPN (VH), относительный объем BSPN (RVH), пересечение видовых BSPN относительно координат модели (индекс Пианка – PI, показатель процентного сходства – PSM)

Параметр разнообразия	Координаты модели			VH, bit/ind.	RVH
	E1	E2	E3		
				Вся модель	
			<i>A. uralensis</i>		
H, bit/ind.	2.03	2.33	2.44	6.80	0.68
R	0.39	0.30	0.27	0.32	
			<i>M. musculus</i>		
H, bit/ind.	1.91	1.69	2.30	5.90	0.59
R	0.43	0.49	0.31	0.41	
$t, p$	1.5, 0.13	6.0 <0.001	1.3, 0.20		
PI	0.064	0.858	0.932		
PSM, %	8.4	66.7	79.8	4.5	



**Рис. 5.** Проекция BSPN *A. (S.) uralensis* (а) и *M. musculus* (б) на первые две координаты (E1, E2) видовых описательных моделей и расчетная относительная дисперсия (v, %) координат этих моделей (в, г, соответственно), объясняемая принадлежностью животных к разным полам (1, фактор “пол”), и сезоном отлова (2, фактор “сезон”); 3 – дисперсия, обусловленная не идентифицированными факторами, случайной изменчивостью параметров и случайной ошибкой измерений. Сезоны: I – “зима”, II – “весна”, III – “лето”, IV – “осень”; V – положение проекции центроидов “сезонных” BSPN; VI – направление изменения положения проекции центроидов “сезонных” BSPN внутри годового цикла. Hb – концентрация гемоглобина, MCV – средний объем эритроцита, MCH – среднее содержание гемоглобина в эритроците, RBC – количество эритроцитов, RET – ретикулоциты.

У *A. (S.) uralensis* дисперсия E2 демонстрирует зависимость от пола, но вклад этого фактора не превышает 10%.

Сравнение видовых моделей обнаружило существенную разницу в характере регуляции системы красной крови, которая выражалась в цик-

личности, присущей *A. (S.) uralensis*, и в отсутствии цикличности у *M. musculus*.

Видовые BSPN позволяют количественно описать сезонную динамику ниш в терминах их объема и самоорганизации (табл. 7 и 8). У обоих видов объем BSPN принимал минимальные значения “зимой” и “летом”, но возрастал в переходные сезоны – “весной” и “осенью”. Сезонная амплитуда колебаний R была примерно одинакова у обоих видов. R во все сезоны превышал “критическое” значение 0.31, что свидетельствует об эффективном поддержании гомеостаза состава крови. Этот параметр у *M. musculus* был несколько выше, чем у *A. (S.) uralensis*, за исключением зимнего сезона.

### ОБСУЖДЕНИЕ

В районе проведения исследований у обоих видов гомеостаз гематокрита и средней концентрации гемоглобина в эритроците поддерживался в течении всего годового цикла. В тоже время диаметр эритроцитов, относительное количество эритробластов и базофильных нормобластов изменялось в широком диапазоне. Обнаружены межвидовые различия по системным параметрам красной крови, сезонной динамике и по параметрам разнообразия, которые могут быть обусловлены не только адаптацией к гипоксии.

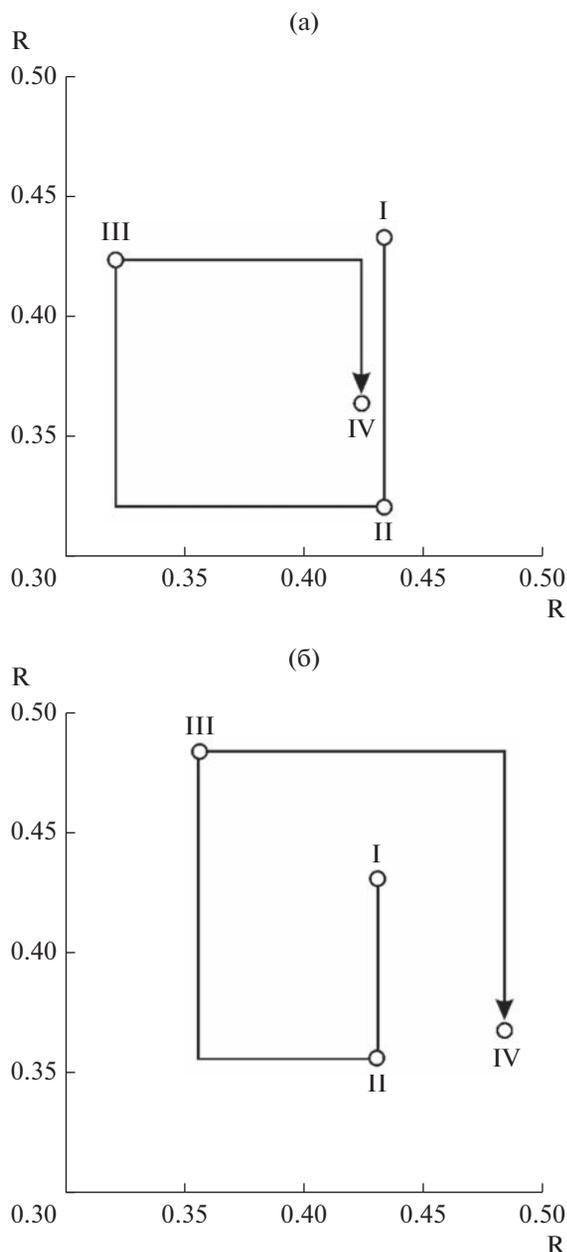
Для выживания мелких млекопитающих в горах в зимний период решающее значение имеет способность к устойчивому термогенезу (Калабухов, 1969; Dzal, Milsom, 2019). Домовая мышь не способна к существованию при резких колебаниях температуры среды и характеризуется резким возрастанием уровня обмена веществ и теплопродукции при понижении температуры, отсутствием сезонных изменений средств физической терморегуляции (Калабухов, 1969). Кроме того, определяющее значение в адаптивных стратегиях вида имеет и то, что вид в Приэльбрусье является недавним вселенцем (Темботов, Шхашемишев, 1984), в отличие от автохтонной малой лесной мыши. Лесная мышь относительно теплолюбива, однако выраженность сезонной смены мехового покрова, накопление жировых резервов, а также особенности поведения позволяют ей значительно уменьшать энергетические потери в зимний период (Калабухов, 1969). Более мелкие в среднем эритроциты, возможность регуляции эритропоэза, вероятно, являются одной из адаптаций этого вида к сезонным изменениям температуры. Зимой костный мозг продуцирует значительное количество относительно мелких эритроцитов, что способствует более эффективному обеспечению организма кислородом (Holland, Forster, 1966;

Ruiz *et al.*, 2004; Тарахтий и др., 2009; Тарахтий, Мухачева, 2018). Процесс активного замещения мелких зимних эритроцитов на более крупные клетки у лесной мыши происходит уже весной, тогда как у домового – только летом. Степень насыщения эритроцитов гемоглобином у лесной мыши демонстрирует хорошо выраженную сезонную динамику с максимумом в весенне-летний период. У домового мыши этот параметр был в среднем выше, но практически не имел сезонной динамики. В условиях Приэльбрусья регуляция обеспечения организма кислородом у домового мыши осуществлялась в основном за счет изменения размеров эритроцитов и, в меньшей степени, путем изменения их количества. Малая лесная мышь использовала преимущества более мелких эритроцитов в сочетании с адаптивным варьированием их количества, размера, среднего содержания гемоглобина и в целом более гибкой регуляции костномозгового эритропоэза. Таким образом, изученные виды использовали разные стратегии регулирования параметров красной крови и поддержания гомеостаза обеспеченности организма кислородом.

Во-первых, под регуляцией мы понимаем контроль отклонений параметров системы крови от “оптимальных” значений, т.е. поддержание гомеостаза. Такого рода контроль наиболее вероятен в отношении параметров, имеющих критическое значение для выживания организма (например, МСНС). Во-вторых, регуляция может выражаться в изменении ряда параметров системы красной крови в рамках годового цикла. Эта регуляция обеспечивает возможность адаптации всей системы к изменяющимся условиям, что в свою очередь может быть необходимым условием для поддержания гомеостаза критически важных параметров.

Анализ разнообразия отдельных параметров системы красной крови у *A. uralensis* и *M. musculus* позволяет предположить существование разных вариантов контроля со стороны гипотетического “обобщенного регулятора” (Puzachenko, 2023). При разных значениях меры самоорганизации возможны три варианта регулирования: 1) относительно “мягкая” регуляция, при которой допускается существенная индивидуальная и сезонная вариабельность параметров (мера самоорганизации R меньше  $\approx 0.24$ ); 2) регуляция со средним уровнем ограничений (R в интервале  $\approx 0.25-0.30$ ) и 3) “жесткое” регулирование ( $R > \approx 0.30$ ).

У малой лесной мыши дисперсии параметров красной крови в существенной степени обусловлены сезонной динамикой, что свидетельствует о способности регулятора адаптироваться к сезонным изменениям в окружающей среде, т.е. использовать первый и второй варианты контроля.



**Рис. 6.** Циклическая сезонная динамика меры самоорганизации ( $R$ ) системы красной крови *A. (S.) uralensis* (а) и *M. musculus* (б). Сезоны: I – “зима”, II – “весна”, III – “лето”, IV – “осень”.

Отсутствие аналогичной корреляции у домово́й мыши может быть обусловлено ее биологическими особенностями: 1) низкой “чувствительностью” регулятора к сезонным изменениям и, соответственно, отсутствием возможностей адекватной реакции регулятора, или 2) жесткостью регулирования, которое нивелирует влияние окружающей среды. Второй вариант предполагает качественно более сложную структуру самого регулятора (Conant, Ashby, 1970) у домово́й мыши по сравне-

нию с малой лесной мышью, что, по нашему мнению, маловероятно.

Моделирование BSPN показало, что видовые ниши сильно дифференцированы в пространстве двухвидовой модели. При этом объем ниши у малой лесной мыши был закономерно больше, чем у домово́й.

Видовые модели позволяют отразить особенности сезонной динамики BSPN. У малой лесной мыши она отчетливо циклична, и уже в октябре регулирование системы красной крови практически переходит к “зимнему” режиму. При этом относительно четко выделяются варианты “весенней” и “летней” регуляции. У домово́й мыши фактически описываются только два состояния, соответствующие “зиме” и всем трем остальным сезонам. Относительно слабо выделяется “осенний” сезон, а в октябре система регуляции еще не переходит к состоянию, характерному для “зимы”.

Максимальные значения меры самоорганизации BSPN у обоих видов были получены для зимы и лета, а минимальные – для весны и осени (рис. 6, табл. 7 и 8). В терминах объема BSPN это означает, что в предполагаемые переходные сезоны, весной и осенью, их актуальные ниши достигали максимального объема и сокращались в объеме зимой и летом. В терминах, описывающих регуляцию системы красной крови, это означает усиление жесткости контроля параметров крови зимой и летом и ослабление его весной и осенью. Мы полагаем, что такое чередование усиления/ослабления жесткости регулирования системы красной крови, обнаруженное у малой лесной и домово́й мышей, отражает общий механизм перехода сложных биологических систем между разными “стационарными” состояниями (в данном случае это “зимний” и “летний” сезоны). Подобные переходы, по-видимому, сопровождаются или инициируются снижением жесткости регулирования, что расширяет возможности для действия адаптационных механизмов в процессе “поиска” системой нового стационарного состояния.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях среднегорий Центрального Кавказа (1800 м над ур. м., Приэльбрусье) были выявлены существенные различия в регуляции параметров системы красной крови у гемисинантропа малой лесной мыши (*A. (S.) uralensis*) и синантропной домово́й мыши (*M. musculus*). В годовом цикле первый вид реализует гибкую стратегию регулирования, выраженную в существенной сезонной изменчивости некоторых параметров крови (RBC, MCHC, RET, ERP) при относитель-

ном гомеостазе гематокрита и содержания гемоглобина. Эта стратегия обеспечивает эффективную адаптацию к сезонным изменениям в окружающей среде. Домовая мышь не демонстрирует способности к такой адаптации, что является, вероятно, основной причиной ее синантропии.

Мы считаем перспективным направлением применение методологии анализа данных о системе красной крови млекопитающих, сочетающей многомерный и информационный анализ, а также представление об актуальной “нише” параметров системы красной крови. Предлагаемая методология дает возможность исследовать как структуру разнообразия параметров крови, так и его пространственно-временную динамику. Наш подход позволяет также рассматривать результаты частных исследований регуляции систем крови у млекопитающих в широком контексте фундаментальных проблем биологического разнообразия, динамики и самоорганизации биологических систем.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН по теме № 1021062511916-7-1.6.20;1.6.19 и частично Государственного задания Института географии РАН по теме № 0148-2019-0007.

Авторы статьи выражают благодарность заведующей лабораторией экологии и эволюции позвоночных животных ИЭГТ РАН, к.б.н. Е.П. Кононенко за консультации и поддержку при выполнении работы. Также авторы выражают глубокую благодарность рецензентам за замечания и предложения, позволившие существенно улучшить итоговый вариант текста.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амшокова А.Х., Темботова Ф.А., Кучинова Е.А. Генетическое разнообразие и географическое распределение гаплотипов митохондриальной ДНК криптических видов лесных мышей подрода *Sylvaemus* Западного Кавказа // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17. № 4-2. С. 402–411.
- Амшокова А.Х. Дифференциация популяций криптических видов лесных мышей подрода *Sylvaemus* в различных эколого-географических условиях Северного Кавказа // Экология. 2015. № 4. С. 283–289. <https://doi.org/10.7868/S0367059716040041>
- Богданов А.С., Атопкин Д.М., Челомина Г.Н. Анализ генетической изменчивости и дифференциации малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) методом RAPD-PCR // Известия РАН. Серия биол. 2009. № 3. С. 276–292.
- Бир С. Кибернетика и управление производством. М.: Физматгиз, 1963. 275 с.
- Большаков В.Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 199 с.
- Волькенштейн М.В. Энтропия и информация. М.: Наука, 1986. 192 с.
- Домовая мышь: Происхождение, распространение, систематика, поведение / Под ред. Е.В. Котенковой, Н.Ш. Булатовой. М.: Наука, 1996. 267 с.
- Европейская Конвенция о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях (Страсбург, 18 марта 1986 г.). Доступно по: <https://rm.coe.int/168007aba8>. Ссылка активна на 10 сентября 2023 г.
- Емжушева М.М., Темботова Ф.А., Темботова Э.Ж. Сезонная изменчивость показателей системы крови домовой мыши (*Mus musculus* L.) в условиях гор Центрального Кавказа // Изв. Росс. акад. наук. Сер. Биол. 2022. Т. 1. С. 93–101. <https://doi.org/10.31857/S1026347021060056>
- Емжушева М.М., Темботова Ф.А., Берсекова З.А., Боттаева З.Х., Чапаев А.Х. Сезонная динамика системы красной крови малой лесной (*Apodemus uralensis*) в горах центрального Кавказа // Журн. эвол. биох. и физиол. 2021. Т. 57. № 5. С. 392–401. <https://doi.org/10.31857/S0044452921040033>
- Калабухов Н.И. Периодические (сезонные и годовые) изменения в организме грызунов, их причины и последствия. Л.: Наука, Ленингр. отд., 1969. 249 с.
- Карасева Е.В., Телицина А.В., Жигальский О.А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: ВЗ-во ЛКИ, 2008. 416 с.
- Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Кривоуцкий Д.А. Биологическое разнообразие: Учеб. Пособие для студ. высш. учеб. Заведений. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2004. 432 с.
- Меньшиков В.В. Стандартизация аналитических технологий лабораторной медицины. М.: Лабора. 2012. 367 с.
- Попов А.М. Применение теста Уэлча в однофакторном дисперсионном анализе // Пробл. совр. науки и образ. 2016. Т. 4. № 49. С. 59–62
- Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ // Биосфера. 2009. Т. 1. № 1. С. 25–38.
- Риган В., Сандерс Т., Деникола Д. Атлас ветеринарной гематологии. М.: ООО “Аквариум ЛТД”. 2000. 136 с.
- Соколов В.Е., Темботов А.К. Млекопитающие Кавказа: Насекомоядные. М.: Наука, 1989. 548 с.
- Стахеев В.В., Богданов А.С., Водолажский Д.И. Уточнение видового состава лесных мышей рода *Sylvaemus* на территории Ростовской области посредством кариологического, аллозимного и молекулярно-генетического анализов // Генетика. 2011. Т. 47. № 5. С. 660–670.
- Тарахтий Э.А., Мухачева С.В. Химическое и радиационное загрязнение природной среды: эффекты в клетках системы крови мелких млекопитающих // Радиационная биология. Радиоэкология. 2018.

- Т. 58. № 3. С. 293–304.  
<https://doi.org/10.7868/S0869803118030098>
- Таракхий Э.А., Сумин М.Н., Давыдова Ю.А. Изменчивость показателей “красной” крови рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в зависимости от сезона и репродуктивного состояния // Усп. соврем. биол. 2009. Т. 129. С. 191–197.
- Темботов А.К. География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик, 1972. 189 с.
- Темботов А.К., Шхашамишев Х.Х. Животный мир Кабардино-Балкарии. Нальчик: Эльбрус. 1984, 191 с.
- Темботов А.К., Темботова Э.Ж., Темботова Ф.А., Емкужева М.М. Изменчивость гематологических параметров домовой мыши (*Mus musculus* L.) в предгорьях Центрального Кавказа // Усп. совр. биол. 2009. Т. 129. № 4. С. 370–378.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: Акад. наук СССР, 1968. 388 с.
- Тодоров И. Клинические лабораторные исследования в педиатрии. София: Медицина и физкультура. 1968. 874 с.
- Campbell A.K. Save those molecules! Molecular biodiversity and life // J. Appl. Ecol. 2003. V. 40. P. 193–203.
- Conant R.C., Ashby R.W. Every good regulator of a system must be a model of that system // Int. J. Sys. Sci. 1970. V. 1. № 2. P. 89–97.
- Crump S.L. The Estimation of Variance Components in Analysis of Variance // Biometrics Bull. 1946. V. 2. № 1. P. 7.
- Dzal Y.A., Jenkin S.E.M., Lague S.L., Reichert M.N., York J.M., Pamerter M.E. Oxygen in demand: How oxygen has shaped vertebrate physiology // Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol. 2015. V. 186. P. 4–26.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2014.10.029>
- Dzal Y.A., Milsom W.K. Hypoxia alters the thermogenic response to cold in adult homeothermic and heterothermic rodents // J. of Physiology. 2019. V. 597. № 18. P. 4809–4829.  
<https://doi.org/10.1113/JP277183>
- Emkuzheva M.M., Tembotova F.A., Bersekova Z.A., Bottaeva Z.Kh., Chapaev A.Kh. Seasonal dynamics of erythropoiesis in a pygmy wood mouse (*Apodemus uralensis*) of the Central Caucasus Mountains // J. Evol. Biochem. Physiol. 2021. V. 57. № 5. P. 1020–1030.  
<https://doi.org/10.1134/S0022093021050045>
- Foerster H. von. On self-organizing systems and their environments // Self-Org. Sys. 1960. V. 50. P. 31–50.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Pal. Electr. 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Harper J.L., Hawksworth D.L. Biodiversity: measurement and estimation. Preface // Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci. 1994. V. 345. P. 5–12.
- Hutchinson G.E. Concluding Remarks. Cold Spring Harb. Symp // Quant. Biol. 1957. V. 22. P. 415–427.  
<https://doi.org/10.1101/sqb.1957.022.01.039>
- Holland R.A., Forster R.E. The effect of size of red cells on the kinetics of their oxygen uptake // J. Gen. Physiol. 1966. V. 49. № 4. P. 727–742.
- Hutcheson K. A test for comparing diversities based on the Shannon formula // J. Theor. Biol. 1970. V. 29. № 1. P. 151–154.
- Krebs Ch.J. Ecological methodology. 2-nd ed. N.Y.: Harper & Row, Publishers. 1998. 624 pp.
- Li M., Pan D., Sun H., Zhang L., Cheng H., Shao T., Wang Z. The hypoxia adaptation of small mammals to plateau and underground burrow conditions // Anim. Models Exp. Med. 2021a. V. 4. № 4. P. 319–328.  
<https://doi.org/10.1002/ame2.12183>
- Li F., Qiao Z., Duan Q., Nevo E. Adaptation of mammals to hypoxia // Anim. Model. Exp. Med. 2021b. V. 4. № 4. P. 311–318.  
<https://doi.org/10.1002/ame2.12189>
- Petchey O.L., Gaston K.J. Functional diversity: back to basics and looking forward // Ecol. Lett. 2006. V. 9. № 6. P. 741–758.
- Pianka E.R. Niche overlap and diffuse competition // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1974. V. 71. P. 2141–2145.
- Puzachenko A.Y., Abramov A.V., Rozhnov V.V. Cranial variation and taxonomic content of the marbled polecat *Vormela peregusna* (Mustelidae, Carnivora) // Mam. Biol. 2017. V. 83. P. 10–20.  
<https://doi.org/10.1016/j.mambio.2016.11.007>
- Puzachenko A.Yu. Basic limitations of self-organization by the example of high and low-Integrated very complex systems (mammalian skeleton elements and mammalian fossil assemblages): from empirical evidence to theory // Biol. Bull. 2023. V. 50. Suppl. 1. P. 34–47.  
<https://doi.org/10.31857/S1026347023600176>
- Rasch D., Mašata O. Methods of variance component estimation // Czech J. Anim. Sci. 2006. V. 51. № 6. P. 227–235.
- Renkonen O. Statisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // Ann. Zool. Soc. Bot. Fenn. Vanamo. 1938. V. 6. P. 1–231.
- Ruiz G., Rosenmann M., Cortes A. Thermal acclimation and seasonal variations of erythrocyte size in the Andean mouse *Phyllotis xanthopygus rupestris* // Comparative biochemistry and physiology a-molecular & integrative physiology. 2004. V. 139. № 4. P. 405–411.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2004.03.003>
- Sahney S., Benton M.J., Ferry P.A. Links between global taxonomic diversity, ecological diversity and the expansion of vertebrates on land // Biol. Lett. 2010. V. 6. № 4. P. 544–547.  
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.1024>
- Shannon C.E. A Mathematical theory of communication // Bell Syst. Tech. J. 1948. V. 27. P. 379–423.
- Soberon J., Arroyo-Peña B. Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson // PLoS One. 2017. V. 12. P. e0175138.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175138>
- Spicer J.I., Morley S.A., Bozinovic F. Physiological diversity, biodiversity patterns and global climate change: testing key hypotheses involving temperature and oxygen //

- Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 2019. V. 374. № 1778.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0032>
- Storz J.F. Hemoglobin function and physiological adaptation to hypoxia in high-altitude mammals // J. Mammal. 2007. V. 88. № 1. P. 24–31.  
<https://doi.org/10.1644/06-MAMM-S-199R1.1>
- Storz J.F., Runck A.M., Sabatino S.J., Kelly J.K., Nuno F., Hideaki M., Weber R.E., Angela F. Evolutionary and functional insights into the mechanism underlying high-altitude adaptation of deer mouse hemoglobin // Proc. Natl. Acad. Sci. USA 2009. V. 106. № 34. P. 14450–14455.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0905224106>
- Sturges H. The choice of a class-interval // J. Am. Stat. Assoc. 1926. V. 21. P. 65–66.
- Welch B.L. 1951. On the Comparison of Several Mean Values: An Alternative Approach // Biometrika. 1951. V. 38. № 3–4. P. 330–336.  
<https://doi.org/10.1093/biomet/38.3-4.330>
- Wilcox B.A. In situ conservation of genetic resources: determinants of minimum area requirements // National Parks: Conservation and Development. 1984. P. 639–647.

## Diversity of the Red Blood Parameters System in the Pigmy Field Mouse and the House Mouse (Rodentia, Muridae) in the Elbrus Region: Multivariate and Information Analyses

M. M. Emkuzheva<sup>1, #</sup>, A. Yu. Puzachenko<sup>1, 2</sup>, F. A. Tembotova<sup>1</sup>,  
 Z. Kh. Bottaeva<sup>1</sup>, Z. A. Bersekova<sup>1</sup>, and A. Kh. Chapaev<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories Russian Academy of Science,  
 I. Armand str., 37a, Nalchik, 360051 Russia

<sup>2</sup> Institute of Geography Russian Academy of Science, Staromonetnyi per., 29, Moscow, 119017 Russia

<sup>#</sup>e-mail: emkuzheva\_m@mail.ru

The variability and evenness (diversity) of the red blood parameters system was assessed for the first time using multivariate and information analysis methods in the synanthropic *M. musculus* and the hemisynanthropic *A. (S.) uralensis* in the Central Caucasus Mountains (Elbrus region). The paper introduces the concept of the actual “niche” of the red blood parameters system in the multidimensional space of the descriptive model. The niches of *A. (S.) uralensis* and *M. musculus* were clearly differentiated, and the niche volume of *A. (S.) uralensis* significantly exceeding that of *M. musculus*. Interspecific differences in the seasonal regulation of blood parameters were described, which in *A. (S.) uralensis* was more complex and clearly cyclical from “winter” to “autumn” season. The results obtained allowed us to conclude that, compared to *M. musculus*, *A. (S.) uralensis* realises a more flexible adaptation strategy to seasonal changes in the environment. The tested methodology of data analysis allows to consider the results of particular studies on mammalian haematopoietic regulation in the broader context of problems of biodiversity, dynamics and self-organisation of biological systems.

**Keywords:** *Apodemus (Sylvaemus) uralensis*, *Mus musculus*, Central Caucasus, red blood parameters system, erythropoiesis, diversity, entropy, self-organisation, adaptation

КОМПОНЕНТЫ  
БИОРАЗНООБРАЗИЯ

УДК 57.041:57.042:57.055

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАЛОЙ  
ЛЕСНОЙ МЫШИ (*APODEMUS (SYLVAEMUS) URALENSIS*, RODENTIA)  
НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ

© 2023 г. Ф. А. Темботова\*, А. Ю. Пузаченко\*, \*\*, А. Х. Амшокова\*,  
Е. П. Кононенко\*, М.М. Емкужева\*.\*@

\* Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, ул. И. Арманд, 37а, Нальчик, 360051 Россия

\*\* Институт географии РАН, Старомонетный пер., 29, Москва, 119017 Россия

@E-mail: emkugeva\_m@mail.ru

Поступила в редакцию 04.10.2023 г.

После доработки 18.10.2023 г.

Принята к публикации 18.10.2023 г.

Проведено исследование генетической и морфологической изменчивости южной формы европейской хромосомной расы малой лесной мыши *Apodemus (Sylvaemus) uralensis* (Pallas, 1811) на Северном Кавказе. Результаты анализа последовательностей фрагмента гена цитохрома b митохондриальной ДНК малой лесной мыши из 9 географических выборок Западного, Центрального и Восточной частей Северного Кавказа свидетельствуют о низкой степени их генетической обособленности при относительно высоком разнообразии гаплотипов. Анализ морфологической изменчивости выявил высокое многообразие, включающее три морфологические группы. Представители всех трех или двух групп обнаружены в одних и тех же географических выборках, но их распределение не соответствует гипотезе о случайной встречаемости. На основании косвенных свидетельств, сформулированы гипотезы о возможных причинах наблюдаемых особенностей регионального биологического разнообразия малой лесной мыши, требующих верификации в процессе будущих исследований. В частности, высказано предположение о существовании в позднем плейстоцене (130–11.7 тыс. кал. л. н.) нескольких изолированных популяций на северном макросклоне Большого Кавказа, которые могли быть источниками для биологического разнообразия вида в голоцене.

**Ключевые слова:** малая лесная мышь, *Apodemus (Sylvaemus) uralensis*, цитохром b (*cyt b*), митохондриальная ДНК, череп, морфопространство, биологическое разнообразие, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S1026347023600838, EDN: GULVWF

ВВЕДЕНИЕ

Молекулярно-генетическое и морфологическое разнообразие являются частными проявлениями общего феномена биологического разнообразия (неоднородности живого вещества (Вернадский, 1978)), которое можно обнаружить как на уровне отдельного организма (например, в процессе его индивидуального развития), так и на множестве (выборке) организмов, на уровне экосистем и биосферы в целом. Общая, физическая природа разнообразия материальных систем позволяет рассматривать биологическое разнообразие в соответствии с трактовкой В.И. Вернадского как “свойство ... живого вещества на любом уровне его организации, отражающее неопределенность выбора, возможность преобразования, количество информации или сложности” (Пузаченко Ю., 2009). Иными словами, разнообразие может быть представлено как функция, параметры и значения которой находятся в зависимости от прошло-

го и текущего состояний биологической системы на любом уровне ее организации. “Неопределенность выбора” системой того или иного состояния из некоторого множества потенциально возможных есть следствие того, что живые системы сильно не равновесны в термодинамическом смысле и не полностью детерминированы или “квазидетерминированы” (Beer, 1959). “Неопределенность” прямо связана с изменчивостью и является ее внутренней причиной, т.е. создает необходимое условие для “преобразования” систем, включая их эволюцию. “Количество информации”, напротив, отражает определенность сделанного выбора конкретного состояния и, таким образом, может интерпретироваться в широком смысле как память системы. Информация в системах, в том числе биосистемах, возникает (синтезируется) в процессе их преобразований и имеет свойство накапливаться, ограничивая их потенциально возможное разнообразие в будущем.

Безотносительно к онтологии, в разнообразии (*diversity*), как природном феномене, можно выделить три компонента: 1) многообразие (*variety*) — число объектов разного “сорта” (например, таксономическое разнообразие); 2) выравненность (*evenness, balance*) — частота встречаемости, представленность в выборке объектов разного “сорта”; 3) различия (*disparity*) между объектами (*variability*) как отражение феномена изменчивости материальных систем (Stirling, 2007).

Предметом данного исследования является многообразие и различия внутри сборной выборки малых лесных мышей *Apodemus (Sylvaemus) uralensis* (Pallas, 1811) с Западного, Центрального и Восточного Кавказа.

Малая лесная мышь — вид с обширным евразийским ареалом, характеризуется экологической толерантностью и не избегает антропогенно трансформированные местообитания, заселяет разнообразные лесные и открытые биотопы от равнин до среднегорий и высокогорий (в качестве синантропа); по долинам рек, как интразональный вид, проникает в зону полупустынь. На Северном Кавказе *A. uralensis* распространен от предгорий до высокогорий.

Проведенные ранее цитогенетические и в меньшей степени молекулярно-генетические исследования выявили своеобразие южно-европейской хромосомной формы внутри европейской расы малой лесной мыши (Богданов, Розанов, 2005; Стахеев и др., 2011; Богданов и др., 2009, 2012). Составляющие европейскую расу восточно-европейская и южно-европейская формы различаются по количеству хромосом с крупными прицентромерными блоками гетерохроматина в кариотипе и по размеру ядерного генома. Южно-европейская хромосомная форма малой лесной мыши распространена на Кавказе, в Закавказье, Малой Азии, на Балканском полуострове и Карпатах (Богданов и др., 2009; Стахеев и др., 2011).

Результаты морфометрических исследований черепа свидетельствуют о некоторой обособленности южно-европейской хромосомной формы (Городилова, Васильева, 2014; Окулова и др., 2018б). Морфометрическая изменчивость в северокавказских популяциях южно-европейской хромосомной формы, по-видимому, присутствует, но пока подробно не изучена (Кононенко, 2015; Гудова и др., 2017).

В данной работе мы впервые попытались сопоставить генотипическое и морфологическое многообразие (*variety*) у малых лесных мышей южно-европейской хромосомной формы на Северном Кавказе, а также количественно оценить изменчивость (*variability*) генетических и морфометрических переменных.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### Географические выборки

Животных отлавливали на Западном Кавказе в окрестностях с. Хамышки (НАМ; лето 2011–2013 гг.), п. Гузерипль (ГУ: лето 2012 г.), плато Лагонаки (LAG: лето 2012 г.), на Центральном Кавказе в окрестностях г. Нальчик (NAL: весна 2008, 2009, 2011 и лето 2012 гг.), п. Эльбрус (EL: лето 2012, осень 2009, 2007 гг.), с. Безенги (BES: лето 2006, 2012, 2015 гг.), с. Псынадаха (PSY: лето 2002 г.), г. Железноводск на горе Развалка (ZH: лето 2013 г.) и на Восточном Кавказе (Тляртинский район) в окрестностях с. Салда (SAL: 2016, 2019 гг.) (рис. 1А, табл. 1). Уловистость животных демонстрировала отчетливую положительную связь с весенними температурами и отрицательную с высотой местности над уровнем моря (рис. 1В), что соответствует ранее опубликованным данным (Гудова и др., 2017).

### Молекулярно-генетические исследования

Учитывая сложность морфологической диагностики лесных мышей Северного Кавказа (Богданов и др., 2012; Окулова и др., 2018а) генетическое определение их видовой принадлежности проводилось на территориях, где предполагалось присутствие кавказской мыши *A. (S.) ponticus* Sviridenko, 1936 и степной (желтобрюхой) мыши *A. (S.) witherbyi* Thomas, 1902 (= *A. (S.) fulvipectus* Ognev, 1924).

Всего был генотипирован 121 экземпляр *A. uralensis* (табл. 1) из 9 географических пунктов.

Тотальную ДНК из образцов мышечной ткани, зафиксированных в 96%-ном этиловом спирте, выделяли вручную с использованием набора реагентов Diatom™ DNA Prep 100 (ООО “Лаборатория Изоген”, г. Москва) по инструкции производителя. Полученные растворы ДНК хранили при температуре –18°C.

Аmplификацию фрагментов гена цитохрома b (*cytb*) митохондриальной ДНК осуществляли с использованием набора MasterMix X5 (“Диалат”, Москва). Для полимеразной цепной реакции (ПЦР) использовались праймеры L14115 (5'-GACATGAAAATCATCGTTG-3') и H15300 (5'-GTTTACAAGACCAGAGTAAT-3') (Yasuda et al., 2005) при параметрах ПЦР, рекомендованных в цитируемой работе. Полученные ПЦР-продукты очищали переосаждением в 0.15 М растворе ацетата натрия в 90% этаноле с последующей промывкой 70% этанолом и визуализировали электрофорезом в 1.5% агарозном геле в присутствии бромистого этидия. Секвенирование проводили на базе ООО Синтол (Москва).

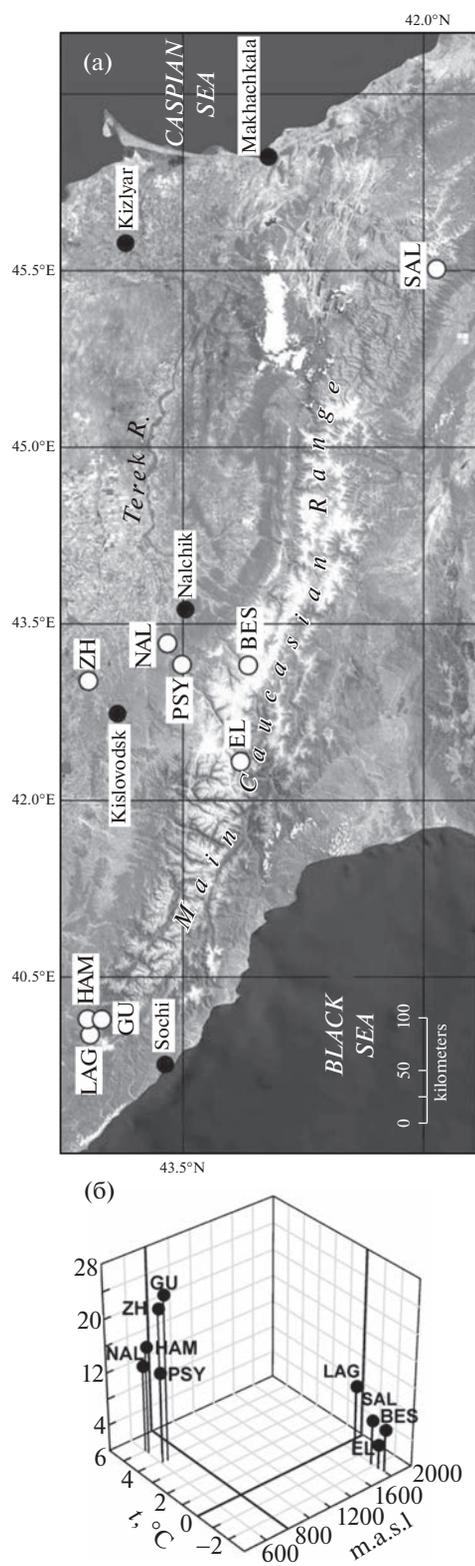
Редактирование и выравнивание полученных последовательностей проводили с использованием программы BioEdit (Hall, 1999). Для дальней-

шей статистической обработки использовали участок гена *cytb* длиной 570 п.н. Определение одинаковых последовательностей (гаплотипов) выполняли с помощью он-лайн сервиса FaBox 1.5 (Villesen, 2007). Взвешенные (net distance) межгрупповые генетические дистанции с использованием двухпараметрической модели Кимуры (K2P) рассчитывали в программе Mega 6. Филогенетический анализ и построение древ проводили в программе MrBayes v3.1.2 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003). Для построения медианной сети методом Median Joining использовали программу Network 4.6.1 (Bandelt *et al.*, 1999). Количество гаплотипов, значения гаплотипического ( $h$ ) и нуклеотидного разнообразия ( $\pi$ ), среднее число замен в парах гаплотипов, индексы Таджимы и  $F_u$ , а также показатели демографической и пространственной экспансий были рассчитаны в программе Arlequin v.3.5 (Excoffier, Lischer, 2010). Анализ распределения наблюдаемых и ожидаемых значений попарных нуклеотидных различий мтДНК в соответствии с моделями демографической (Rogers, Harpending, 1992) и пространственной (Ray *et al.*, 2003) экспансий проводили также с помощью программы Arlequin v.3.5.

Для укоренения филогенетического дерева в качестве внешней группы использовалась последовательность гена *cytb* *Mus musculus*, размещенная под номером AB649509 в базе GenBank ([ncbi.nlm.nih.gov](http://ncbi.nlm.nih.gov)).

**Морфометрические исследования.** У 258 черепов взрослых животных проведены измерения черепа и нижней челюсти. Возраст животных определяли по степени стертости коренных зубов (Шварц и др., 1968). Измерение проводилось с помощью штангенциркуля с точностью до 0.01 мм. В работе использованы 14 промеров: 1. кондило-базальная длина черепа (LCND); 2. длина лицевого отдела (LFC); 3. длина мозгового отдела (LCP); 4. длина верхней диастемы (LUD); 5. длина верхнего ряда зубов (LUT); 6. предглазничная ширина (WPO); 7. межглазничная ширина (WINT); 8. ширина носовых костей в области размаха отростков носовых костей (WNS); 9. скуловая ширина (WZ); 10. наибольшая ширина мозговой капсулы (WCP); 11. высота черепа в области барабанных камер (HCR); 12. длина резцового отверстия (LIF); 13. длина нижнего ряда зубов (LDT); 14. высота нижней челюсти (HMB). Предварительный анализ не выявил статистически значимого полового диморфизма ни по одной из переменных, поэтому самцы и самки исследовались совместно.

Методология и способ построения описательных моделей разнообразия размеров (SZM морфопространство) и пропорций (формы, SHM морфопространство) применительно к черепу млекопитающих подробно описаны ранее (Пуза-



**Рис. 1.** а – места отлова животных (аббревиатуры выборов приведены в тексте). б – уловистость *A. (S.) uralensis* (С: инд./100 ловушко-суток) в период отлова в зависимости от высоты местности над уровнем моря (m.a.s.l.) и средней температуры воздуха в марте-мае (toС): множественный коэффициент корреляции уловистости  $r(z/xy) = 0.82$ ,  $p = 0.04$ .

**Таблица 1.** Объем и географическая характеристика выборки *A. uralensis*

Название выборки	Пол		mtDNA	LAT	LON	Н	T°C	P
	♂	♀						
Гузерибль	11	8	11*/2	44.00	40.08	653	+8.4	1036
Хамышки	10	8	15/4	44.06	40.06	604	+9.3	974
Лагонаки	19	18	27/5	44.04	40.00	1676	+3.4	1597
Нальчик	11	17	5/8	43.6	43.33	600	+9.5	627
Эльбрус	20	20	9/8	43.14	42.33	1840	+2.5	674
Безенги	20	17	3/6	43.09	43.14	1640	+2.2	754
Псынадаха	10	4	0/4	43.51	43.15	609	+8.3	549
Железноводск	21	25	0/7	44.09	43.01	670	+8.8	481
Салда	10	9	0/7	41.51	46.30	1870	+2.9	749

*Примечание:* \* – количество генотипированных животных в выборке для морфометрического анализа. mtDNA – число генотипированных животных, LAT, LON – географическая широта и долгота, соответственно, Н – высота над уровнем моря в метрах (Robinson et al., 2014), T°C среднегодовая температура воздуха, P – среднегодовая сумма осадков в мм (Karger et al., 2017).

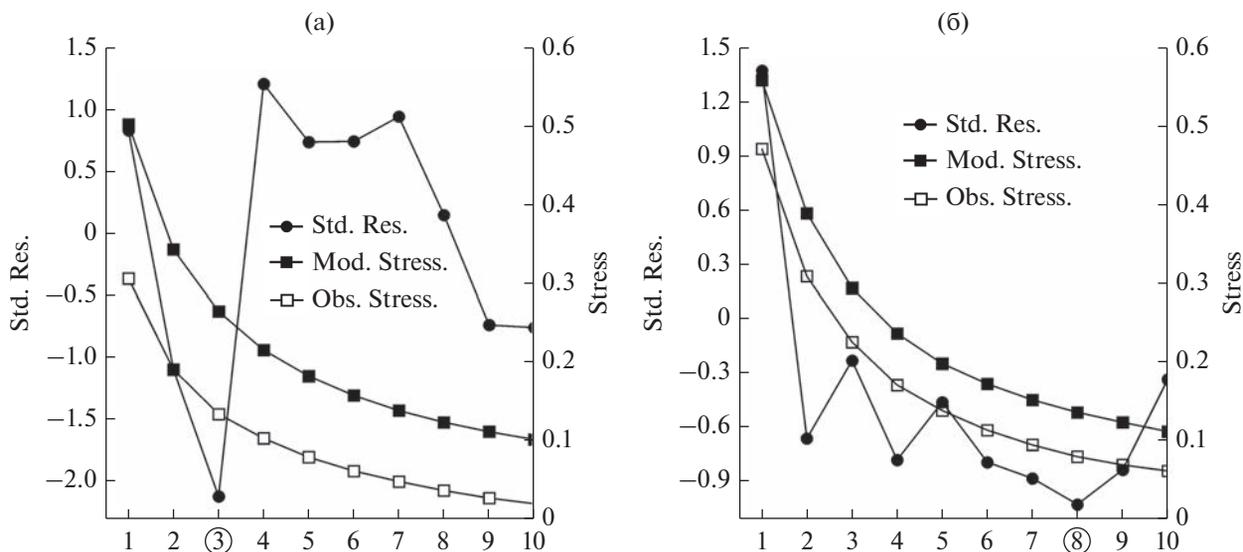
**Таблица 2.** Генетические дистанции на основе взвешенного генетического расстояния, рассчитанные по 570-пн участку гена цитохрома b мтДНК (net distance) между выборками *A. (S.) uralensis* Северного Кавказа

Выборки	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Салда		0.0009	0.0010	0.0011	0.0029	0.0015	0.0022	0.0022	0.0028
Хамышки	0.0018		0.0001	0.0001	0.0012	0.0005	0.0008	0.0007	0.0018
Гузерибль	0.0018	0.0002		0.0004	0.0022	0.0012	0.0016	0.0017	0.0022
Лагонаки	0.0022	0.0001	0.0008		0.0012	0.0003	0.0005	0.0006	0.0018
Безенги	0.0065	0.0029	0.0053	0.0024		0.0009	0.0003	0.0003	0.0016
Эльбрус	0.0029	0.0009	0.0023	0.0006	0.0017		0.0004	0.0003	0.0016
Нальчик	0.0043	0.0015	0.0033	0.0010	0.0007	0.0008		0.0002	0.0016
Псынадаха	0.0049	0.0016	0.0038	0.0013	0.000	0.0006	0.000		0.0009
Железноводск	0.0065	0.0032	0.0052	0.0031	0.0024	0.0026	0.0020	0.0004	

*Примечания:* под диагональю – значения межгрупповых дистанций, над диагональю – соответствующие значения стандартной ошибки.

ченко, 2016, 2023). Промеры стандартизировали, а затем между всеми парами животных вычисляли морфологические дистанции, используя евклидово расстояние и коэффициенты сходства Кендалла  $t_c$ . Далее обе матрицы дистанций обрабатывали методом неметрического многомерного шкалирования, НМШ (Shepard, 1962; Kruskal, 1964). В результате получали две многомерные модели – SZM и SHM морфопространства, соответственно. Они представляют собой евклидовы пространства, в которых относительные положения точек, соответствующих отдельным животным, задаются набором координат (= обобщенные переменные, “скрытые” или “латентные” факторы). Далее координаты SZM модели будут обозначаться буквой “E”, а координаты SHM модели – буквой “K” с порядковым номером, отражающим величину дисперсии, начиная с 1 (максимальная дисперсия).

Оценка достаточного минимального/оптимального числа координат морфопространств обычно представляет проблему (Davison, Jones, 1983). А.Ю. Пузаченко был описан формальный метод оценки оптимальной размерности моделей (НМШ) на основе серии значений мер их качества – “стресс типа 1” Краскела (Kruskal, 1964), при разном числе координат от 1 до  $d$  (максимально 15, но не больше числа исходных промеров) (Куприянова и др., 2003). Решение об оптимальном числе координат принимается в результате сравнения значений “стрессов” для реальных и модельных данных. Последние вычисляются для набора случайных переменных с равномерным распределением. Моделирование показало, что при условии стандартизации данных и одинаковых способах измерения морфологических дистанций “стрессы” для случайных данных оказываются всегда выше. Это означает, что случайные ди-



**Рис. 2.** Оценка оптимальной размерности  $d$  SZM (а) SHM (б) морфопространств: Stress – “стресс типа 1” Краскела, полученный для реальных данных (Obs.Stress) и модельный (Mod.Stress) Std. Res. – стандартизованное отклонение (Std.Res.) модели регрессии  $\text{Obs.Stress} = a + b \cdot \text{Mod.Stress}$ . Число, обведенное окружностью, на оси абсцисс соответствует оптимальному числу координат морфопространств. Объяснения – в тексте.

станции всегда воспроизводятся хуже в НМШ. Естественно полагать, что наибольшая разница между “стрессами” для случайных и реальных данных будет в случае модели НМШ с числом координат (= размерностью)  $d$ , которая наиболее точно воспроизводит исходные дистанции. При меньшем  $d$  качество описания ухудшается, при большем – модель будет переопределена, а качество описания как правило снижается. Стандартизованную величину отклонений между двумя наборами “стрессов” определяли по остаткам в модели линейной регрессии между ними. Применение описанного метода к нашим данным (рис. 2) дает оптимальную размерность 3 для SZM и 8 для SHM морфопространства. В первом случае НМШ модель воспроизводит 89%, а во втором – 81% дисперсии исходных морфологических дистанций.

Формально, координаты морфопространств соответствуют независимым факторам неизвестной природы (онтогенез, влияние экологических факторов, генетика), определяющим организацию морфологической изменчивости черепа. Дальнейший анализ SZM и SHM морфопространств включал 1) описание их структуры с целью выделения групп промеров с относительно независимой изменчивостью и 2) проверку “нулевой” гипотезы об однородности распределения, т.е. соответствия критериям нормального распределения каждой из координат по тесту Шапиро–Уилка.

По результатам предварительного анализа нулевая гипотеза была отвергнута, в связи с чем возникла задача выделения групп из общей выборки. Для этого применили метод анализа гауссовских

смесей, GMM (Gridgeman, 1970), реализованный в R пакете “mclust” v. 6.0.0 – “Clustering, Classification and Density estimation using Gaussian Finite Mixture Models” (Scrucca *et al.*, 2016). Это относительно непродвинутое выделение групп, каждая из которых имеет нормальное (гауссовское) распределение, т.е. предполагается однородной. Выбор параметров групповых распределений, наиболее вероятного числа групп и последующая классификация элементов выборки происходит на основе критериев максимального правдоподобия и/или байесовского информационного критерия.

Для оценки статистической значимости сходств/различий между морфологическими группами по отдельным промерам использовали непараметрический анализ сходств – Analysis of Similarities, ANOSIM (Clarke, 1993). Для снижения риска ошибки I рода использовали вероятность  $p$  отклонения гипотезы об отсутствии различий с поправкой Бонферрони.

Аллометрия у взрослых животных характеризует согласованность и направление изменчивости разных частей черепа. Анализ главных компонент (PCA) ковариационной матрицы логарифмированных промеров использовался для расчета многомерных аллометрических коэффициентов (MAC) (Jolicoeur, 1963; Klingenberg, Froese, 1991; Klingenberg, Zimmermann, 1992; Klingenberg, 1996). MAC промера черепа рассчитывается как отношение его нагрузки (*loading*) на PC1 к отношению  $1/\sqrt{m}$  (где  $m$  – общее число промеров). Величина MAC в нашем случае отражает скорость и направление изменений промера при увеличении общих размеров черепа. Коэффициенты MAC

определяли для каждой морфологической группы отдельно. Статистическая ошибка МАС определялась с помощью бутстрепа выборок объемом около 75% от исходной. Для 50 таких выборок были определены средние значения МАС измерений рассчитана его ошибка.

Для сравнения групп по изменчивости общих размеров черепа сравнивали первые групповые главные компоненты (PC1) относительно первой главной компоненты, общей для всех трех групп (GPC1). Последняя представляет собой “базовый уровень” (“baseline”) этой изменчивости для совокупной выборки. На графике PC1 могут располагаться по-разному относительно GPC1. Угол  $\alpha$  между GPC1 и конкретной PC1 зависит от коэффициента  $b$  ( $\alpha = \arctan(b) * (180^\circ/\pi)$ ) в уравнении регрессии  $PC1 = a + b*GPC1$ . Существенные различия по этому параметру указывают на межгрупповые различия в обобщенных аллометрических паттернах

Для классификации географических выборок или морфологических групп применяли кластерный анализ (метод UPGMA или ближайшего соседа (*Neighbor joining*, NJ)). Метрику подбирали индивидуально, ориентируясь на величину кофенического коэффициента корреляции ( $R_c$ ) в случае метода UPGMA. В качестве переменных использовали значения координат центроидов групп в морфопространствах, частоты встречаемости представителей разных групп и частоты встречаемости гаплотипов.

Для идентификации новых и коллекционных экземпляров в будущих исследованиях были подобраны дискриминантные функции (применяли линейный дискриминантный анализ). Случайно отобранные подвыборки объемом примерно 2/3 выборки (172 животных) использовались как обучающие, а оставшаяся треть — как тестовые выборки. После 25 итераций описанной процедуры определяли среднее значение качества классификации экземпляров, с определенной ранне принадлежностью к той или иной группе.

Кроме “mclust” v. 6.0.0 для обработки морфометрических данных использовали пакеты STATISTICA v. 8.0 (StatSoft, Tulsa, Oklahoma), NCSS v. 12 (ncss.com/software/ncss) и PAST (Hammer *et al.*, 2001).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Генотипическое многообразие*

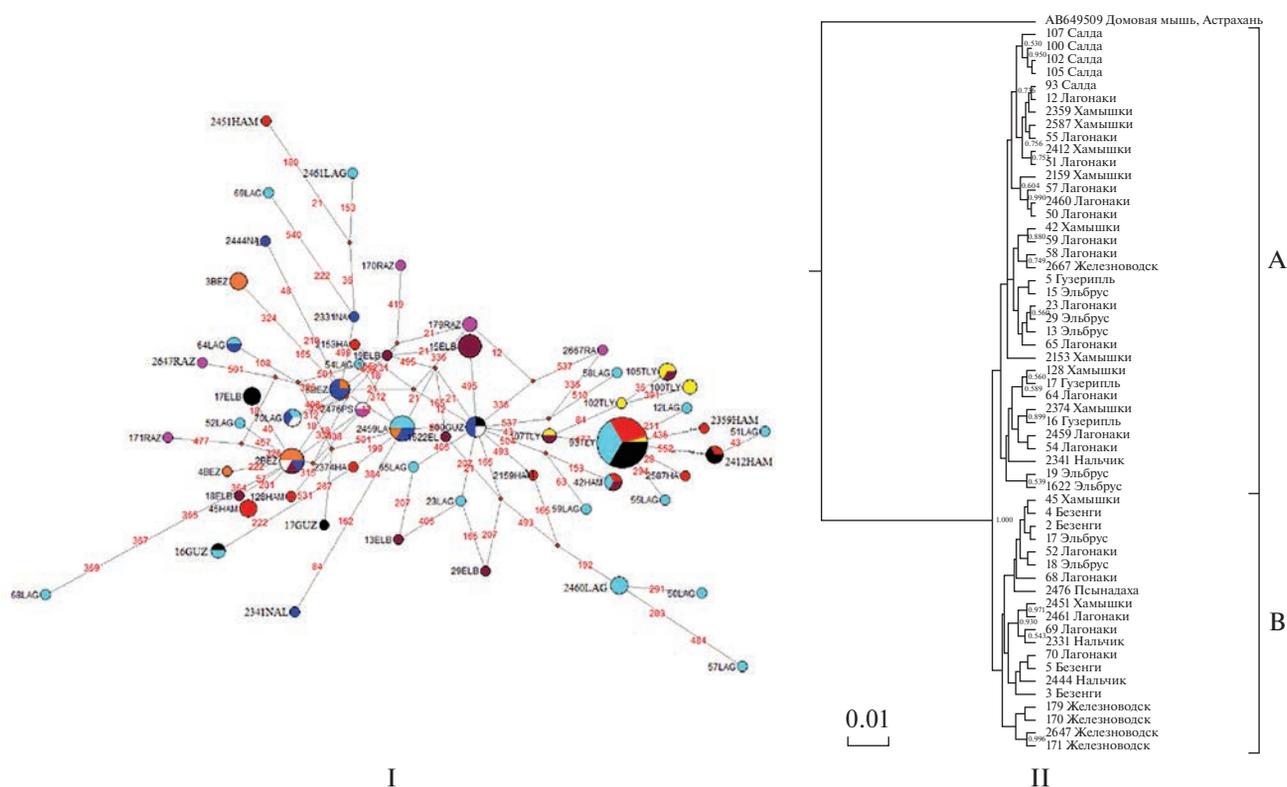
Проанализированный фрагмент гена *cytb* содержал 55 переменных позиций, а именно 47 транзиций и 10 трансверсий. Обнаружено 56 гаплотипов (рис. 3). Частоты нуклеотидов составляли: А = 30.98%, Т = 29.56%, С = 24.20% и G = 15.26%. Среднее число замен в парах гаплотипов составило  $4.19 \pm 2.095$ . 36 гаплотипов оказались уникаль-

ными, остальные 20 обнаружены у нескольких образцов (от 2 до 24). Животные с идентичными гаплотипами были обнаружены в географических выборках Западного и Восточного Кавказа. Так, наиболее распространенный гаплотип (93SAL) отмечен у 24 особей и встречался в 4 из 9 географических выборок Восточного (Салда) и Западного (Хамышки, Гузерипль, Лагонаки) Кавказа. Следует отметить, что данный гаплотип максимально представлен в западно-кавказских выборках (95.8%). Второй по частоте встречаемости гаплотип (2BES) отмечен у 6 особей из разных географических пунктов только Центрального Кавказа (Безенги, Эльбрус, Нальчик, Псынадаха). Гаплотип 2459LAG является общим у 6 особей из Центрального (Безенги, Нальчик) и Западного (Лагонаки) Кавказа. Ряд гаплотипов обнаружен у нескольких особей только лишь в пределах какой-либо одной из географических выборок. Так гаплотипы 15EL и 17EL выявлены соответственно у 5 и 3 особей из окрестностей п. Эльбрус, 3BES отмечен у 3 особей из окр. с. Безенги, 2460LAG — у 3 особей из Лагонаки, а 100SAL — у 2 особей из окр. с. Салда. Один и тот же гаплотип 5BES имели животные, отловленные в окр. с. Безенги и г. Нальчика.

Дендрограмма, построенная с использованием Байесовского анализа, указывает на присутствие двух гаплогрупп — А и В. В группу А вошли гаплотипы малых лесных мышей Западного, Центрального и Восточного Кавказа (рис. 3). Группа В была сформирована гаплотипами особей только с Западного и Центрального Кавказа. Величина взвешенной генетической дистанции между гаплогруппами составила 0.31%. Низкими оказались и генетические дистанции между географическими выборками животных: 0–0.26% — между центрально-кавказскими выборками, 0.01–0.08% — между западно-кавказскими; максимальная дистанция (0.65%) получена при сравнении выборок Центрального и Восточного Кавказа.

Внутри указанных гаплогрупп не обнаружено отдельных, отчетливых, хорошо поддержанных кластеров, соответствующих каким-либо географическим группировкам. Нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ ) географических выборок варьировало от 0.003 до 0.008 (табл. 3). Наименьшие значения нуклеотидного разнообразия и среднего числа замен в парах гаплотипов отмечено в выборке из окр. с. Салда (Восточный Кавказ).

Доминирование уникальных гаплотипов в выборках Псынадаха, Железноводск, Лагонаки, Салда и Эльбрус обусловило более высокие значения их гаплотипического разнообразия: от 1 до 0.904 (табл. 3). В частности, уникальность всех четырех гаплотипов в выборке Псынадаха определило самое высокое значение  $h$ . Однако все эти гаплотипы идентичны гаплотипам животных из других западно- и центрально-кавказских выбо-



**Рис. 3.** I – Медианная сеть гаплотипов сук *b* мтДНК *A. (S.) uralensis* Северного Кавказа. Диаметр кругов пропорционален числу особей, у которых был выявлен данный гаплотип. Красными точками обозначены гипотетические промежуточные гаплотипы (mv1–mv9), которые не встречены. Цифрами указаны позиции в гене, в которых произошли замены. Условные обозначения выборок: голубым цветом обозначена плато Лагонаки, красным – окрестности с. Хамышки, черным – окрестности п. Гузерипль, коричневым – окрестности п. Эльбрус, оранжевым – окрестности с. Безенги, белым – окрестности с. Псынадаха, синим – окрестности г. Нальчика, розовым – г. Железноводск, желтым цветом окрестности с. Салда. II – Филогенетическое дерево, полученное по результатам Байесова анализа, основанное на анализе гаплотипов фрагмента гена *cyt b* мтДНК (570 п.н.). Числа в узлах ветвления – значения апостериорных вероятностей более 0.5.

рок (Лагонаки, Гузерипль, Эльбрус, Безенги, Нальчик, Железноводск). Отмеченное справедливо и для большинства других выборок, характеризующихся высоким уровнем гаплотипического разнообразия. Напротив, обращает на себя внимание, что из 6 гаплотипов, выявленных в выборке из окр. г. Железноводск, 5 встречаются только в ней и нигде больше. В целом, следует отметить, что все исследованные выборки характеризуются достаточно высокими значениями  $h$ , за исключением выборки из окр. п. Гузерипль. У 13 образцов из этого локалитета было выявлено 5 гаплотипов, из которых один (15GU) отмечен у 8 особей данной выборки и у мышей из других восточно-, центрально- и западно-кавказских выборок (Салда, Хамышки, Лагонаки); второй гаплотип обнаружен у двух особей, остальные три гаплотипа были уникальными.

Из данных табл. 3 видно, что практически все выборки характеризовались отрицательными значениями тестов Таджимы ( $D$ ) и Фу ( $F_s$ ). Достоверные значения теста Фу получены для выборок

из окр. п. Эльбрус, г. Нальчика, плато Лагонаки, с. Салда. Для объединенной выборки оба теста дали отрицательные статистически значимые значения ( $F_s = -25.747$ ,  $p < 0.001$ ;  $D = -1.879$ ,  $p = 0.007$ ), что, вероятно, может свидетельствовать о расширении ареала.

Для проверки гипотезы о пространственном или демографическом характере роста популяции на Северном Кавказе построены гистограммы распределения парных различий (mismatch distributions) (рис. 4). Обе гистограммы имели унимодальный характер распределения, однако оно больше соответствовало модели пространственной ( $SSD = 0.003$ ,  $p = 0.49$ ;  $r = 0.018$ ,  $p = 0.55$ ), чем демографической экспансии ( $SSD = 0.003$ ,  $p = 0.04$ ;  $r = 0.018$ ,  $p = 0.17$ ).

**Морфометрическая изменчивость.** SZM морфопространство с тремя координатами (E1–E3) описывает изменчивость размеров черепа и мандибулы. Координата E1 содержит информацию о вариации “общих размеров” черепа (табл. 4). Кондилобазальная длина демонстрирует макси-

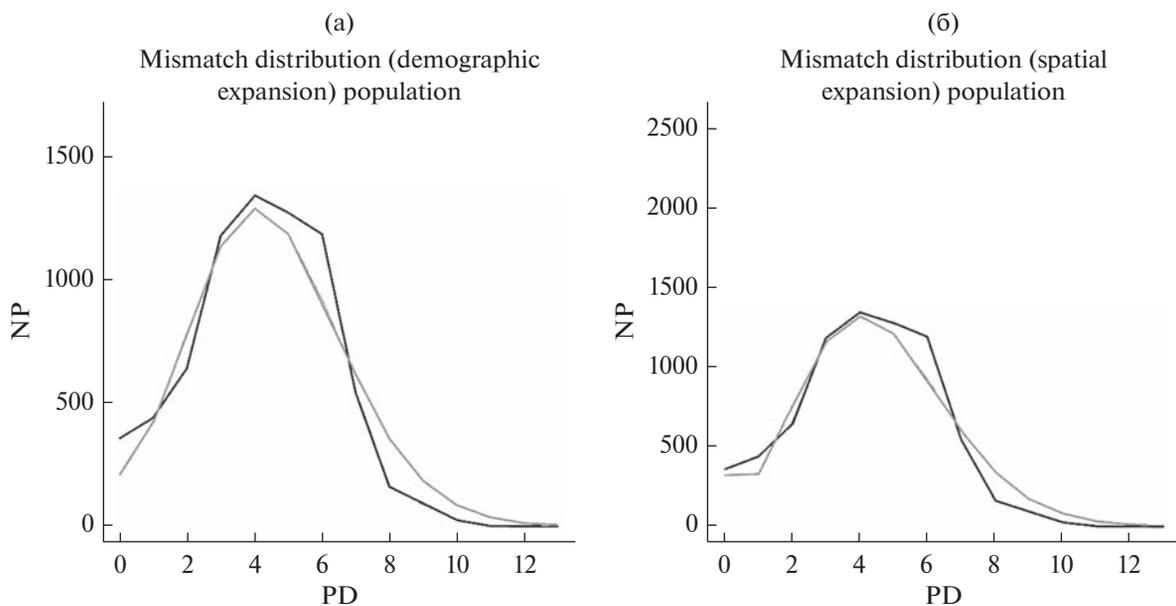
**Таблица 3.** Показатели нуклеотидного ( $\pi$ ) и гаплотипического ( $h$ ) разнообразия и значения тестов Таджимы ( $D$ ) и  $F_s$  ( $F_s$ ) *A. (S.) uralensis* Северного Кавказа

Географические выборки (размер выборки)	$N$	$\pi \pm S.E.$	$h \pm S.E.$	$D$	$F_s$
<b>Западный Кавказ</b>					
окр. пл. Лагонаки ( $n = 32$ )	21	$0.008 \pm 0.004$	$0.932 \pm 0.034$	-1.715	<b>-11.434</b>
окр. с. Хамышки ( $n = 19$ )	11	$0.007 \pm 0.004$	$0.860 \pm 0.071$	-1.098	-2.977
окр. п. Гузерипль ( $n = 13$ )	5	$0.004 \pm 0.002$	$0.628 \pm 0.143$	-1.223	-0.064
<b>Центральный Кавказ</b>					
окр. с. Безенги ( $n = 9$ )	5	$0.0035 \pm 0.0025$	$0.833 \pm 0.098$	0.369	-0.848
окр. п. Эльбрус ( $n = 17$ )	11	$0.006 \pm 0.0038$	$0.904 \pm 0.057$	-0.470	<b>-3.888</b>
окр.с. Псынадаха ( $n = 4$ )	4	$0.005 \pm 0.0037$	$1.000 \pm 0.177$	-0.213	-1.414
окр. г. Нальчика ( $n = 13$ )	8	$0.004 \pm 0.0027$	$0.897 \pm 0.067$	<b>-1.592</b>	<b>-3.035</b>
окр. г. Железноводск ( $n = 7$ )	6	$0.006 \pm 0.004$	$0.952 \pm 0.096$	-0.354	-1.929
<b>Восточный Кавказ</b>					
окр. с. Салда ( $n = 7$ )	5	$0.003 \pm 0.0023$	$0.905 \pm 0.103$	0.239	<b>-1.889</b>
В целом ( $n = 121$ )	56	$0.007 \pm 0.0040$	$0.951 \pm 0.013$	<b>-1.879</b>	<b>-25.75</b>

мальную корреляцию с E1 и является ее индикатором, так как не коррелирует с координатами E2 и E3. Большинство измерений черепа демонстрируют высокую и среднюю корреляцию с E1. В этот “блок” промеров (Кононенко и др., 2005) входят WZ, LFC, LCP, LUD, LDT, HMB (рис. 5B). Дисперсия координаты E2 в основном отражает изменчивость ширины носовых костей (WNS). WNS является индикатором координаты E2 и изменяется независимо от общих размеров черепа. Координата E3 в наибольшей степени коррели-

рует с предглазничной шириной (WPO), которая является ее индикатором. В “блок” промеров, связанный с E3 входят WINT и HCR.

Три измерения – LCND, WNS и WPO – формируют трехмерный ортогональный “базис изменчивости” (Темботова и др., 2005) размеров всего черепа и определяют, соответственно, оптимальную размерность SZM морфопространства (рис. 5а). Изменчивость ширины мозговой капсулы (WCP) и межглазничной ширины (WINT) черепа двойственна, включает две неза-



**Рис. 4.** Гистограмма распределения парных различий (mismatch distribution) для популяции *A. (S.) uralensis* на Северном Кавказе: а – демографическая экспансия, б – пространственная экспансия: NP – число пар, PD – парные различия.

**Таблица 4.** Коэффициенты корреляции координат SZM (E1–E3) и SHM (K1–K8) морфопространств с измерениями черепа *A. uralensis*, коэффициент детерминации модели множественной линейной регрессии ( $r^2$ ), относительная дисперсия координат ( $v$ , %), тест Шапиро–Уилка гипотезы о нормальности распределений значений координат (статистическая значимость,  $p$ ) и число “групп” животных ( $G$ ), определенных методом анализа гауссовских смесей

Промер	E1	E2	E3	K1	K2	K3	K4	K5	K6	K7	K8	$r^2$
LCND	<b>0.90</b>	–0.01	–0.13	<b>0.45</b>	0.36	–0.03	0.19	0.0	0.11	0.14	0.27	0.84
LFC	<b>0.78</b>	0.05	–0.13	0.29	<b>0.45</b>	–0.06	0.21	–0.25	0.06	0.12	0.01	0.77
LCP	<b>0.65</b>	0.12	–0.11	0.22	0.13	<b>0.44</b>	0.09	<b>0.44</b>	0.12	0.25	0.26	0.77
LUD	<b>0.73</b>	–0.34	–0.09	<b>0.63</b>	0.06	–0.03	0.16	–0.02	–0.11	–0.02	–0.21	0.76
LUT	0.28	0.37	0.0	–0.27	0.09	<b>–0.44</b>	<b>–0.44</b>	0.16	–0.01	0.24	0.21	0.56
WPO	<b>0.38</b>	0.23	<b>0.60</b>	–0.18	–0.15	–0.29	<b>0.67</b>	0.08	–0.16	–0.01	0.27	0.69
WINT	<b>0.46</b>	0.03	<b>0.50</b>	0.0	–0.21	–0.16	0.03	–0.30	<b>0.53</b>	–0.19	0.28	0.58
WNS	0.07	<b>0.88</b>	–0.01	<b>–0.68</b>	0.41	0.20	–0.04	0.08	–0.14	–0.28	0.04	0.77
WZ	<b>0.82</b>	0.06	–0.07	<b>0.38</b>	0.39	–0.19	–0.04	0.20	0.14	–0.32	0.23	0.82
WCP	<b>0.51</b>	<b>–0.57</b>	0.25	0.61	<b>–0.42</b>	–0.07	–0.08	0.22	0.03	–0.22	–0.10	0.69
HCR	<b>0.48</b>	0.16	0.37	–0.08	–0.04	0.26	0.25	0.15	<b>0.55</b>	–0.04	–0.14	0.63
LIF	<b>0.56</b>	–0.17	–0.24	0.38	–0.05	0.36	–0.19	–0.30	–0.25	–0.10	0.37	0.67
LDT	<b>0.66</b>	0.27	–0.23	0.10	<b>0.52</b>	0.02	0.03	0.05	0.15	0.24	–0.06	0.58
HMB	<b>0.76</b>	0.08	–0.23	0.38	<b>0.53</b>	–0.12	0.20	0.14	–0.03	0.01	0.16	0.73
$v$ , %	59.7	23.3	17.0	21.7	15.4	12.7	11.8	10.3	10.1	9.3	8.7	
$p$	0.30	<0.001	0.79	<0.001	0.02	0.43	0.28	0.02	0.02	0.20	0.89	
$G$	1	2	1	3	1	1	1	1	1	1	1	

*Примечание.* Подчеркнуты коэффициенты корреляции с измерениями черепа, формирующими “базис изменчивости” размеров или пропорций черепа. Жирным шрифтом выделены коэффициенты с координатами, включенными, как независимые переменные, в модель множественной линейной регрессии.

висимые компоненты, одна из которых связана с изменчивостью общих размеров, а вторая независима от нее. WCP дополнительно коррелирует с координатой E2, а WINT – с E3. Изменчивость длины верхнего ряда зубов (LUT) относительно независима от базиса изменчивости и в целом слабо упорядочена. Промеры WNS и LUD являются индикаторами координаты K1 (табл. 4). K1 коррелирует с индексами, характеризующими относительную ширину носовых костей, пропорции церебральной части черепа и относительную длину верхнего зубного ряда: WNS/LCND –  $r = -0.80$ , WNS/WPO = 0.77, HCR/WCP = –0.62 и LUT/LCND = –0.56. Длина нижнего зубного ряда (LDT) является индикатором координаты K2. Кроме этого, K2 коррелирует с относительной шириной между глазницами (WINT/LCND:  $r = -0.5$ ,  $p < 0.001$ ). Относительные дисперсии координат K3–K8 невелики (табл. 4), и поэтому мы не проводим их анализ.

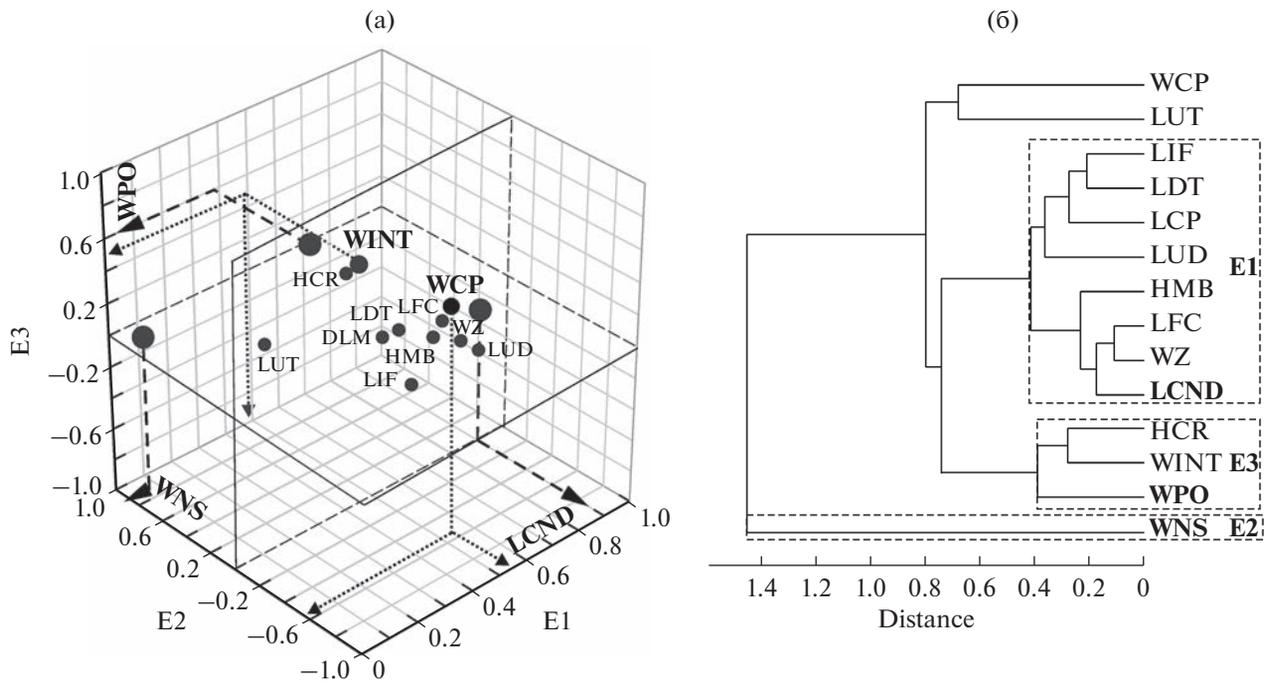
Изменчивость промеров черепа воспроизводится линейной комбинацией нескольких координат морфопространств. Ожидаемо максимальные значения коэффициента детерминации ( $r^2$ ) уравнений регрессии получены для промеров, входящих в “блок”, который характеризует из-

менчивость общих размеров черепа (табл. 4). В среднем, обе SZM и SHM модели содержат информацию о 70% дисперсии исходных промеров (0.56–0.84%).

Тест Шапиро–Уилка в отношении координат морфопространств только в двух случаях (E2, K1, табл. 4) позволяет уверенно отклонить гипотезу о нормальности их распределений и, следовательно, об однородности выборки в целом.

Модели GMM для координаты E2 предсказывают присутствие двух, а для K1-трех морфологических групп животных, соответственно. Коэффициент корреляции между E2 и K1 умеренно высок (–0.77,  $p < 0.001$ , коэффициент детерминации – 0.6). Остатки от регрессионной модели  $E2 = a + b \times K1$  не соответствуют гипотезе нормального распределения по тесту Шапиро–Уилка ( $p = 0.003$ ). Следовательно, каждая из координат содержит специфическую информацию. GMM модель (параметризация групповых ковариационных матриц: эллипсоидальная форма, равный объем и одинаковая ориентация относительно E2 и K1) поддерживает гипотезу о трех морфологических группах животных (рис. 6а).

Представители разных групп встречаются в одних и тех же географических выборках, но с



**Рис. 5.** а – Корреляции промеров черепа и мандибулы с координатами SZM морфопространства (E1-E3); промеры – индикаторы (LCND, WNS, WPO) формируют ортогональный “базис изменчивости” размеров черепа; WCP, WINT – промеры, изменчивость которых включает две независимые компоненты. б – классификация промеров на основе абсолютных значений нагрузок (коэффициентов корреляций) на координаты SZM морфопространства (метод UPGMA, дистанция Манхэттена,  $R_c = 0.88$ ); жирным шрифтом выделены индикаторы координат E1-E3, пунктиром выделены основные “блоки” промеров с относительно независимой изменчивостью.

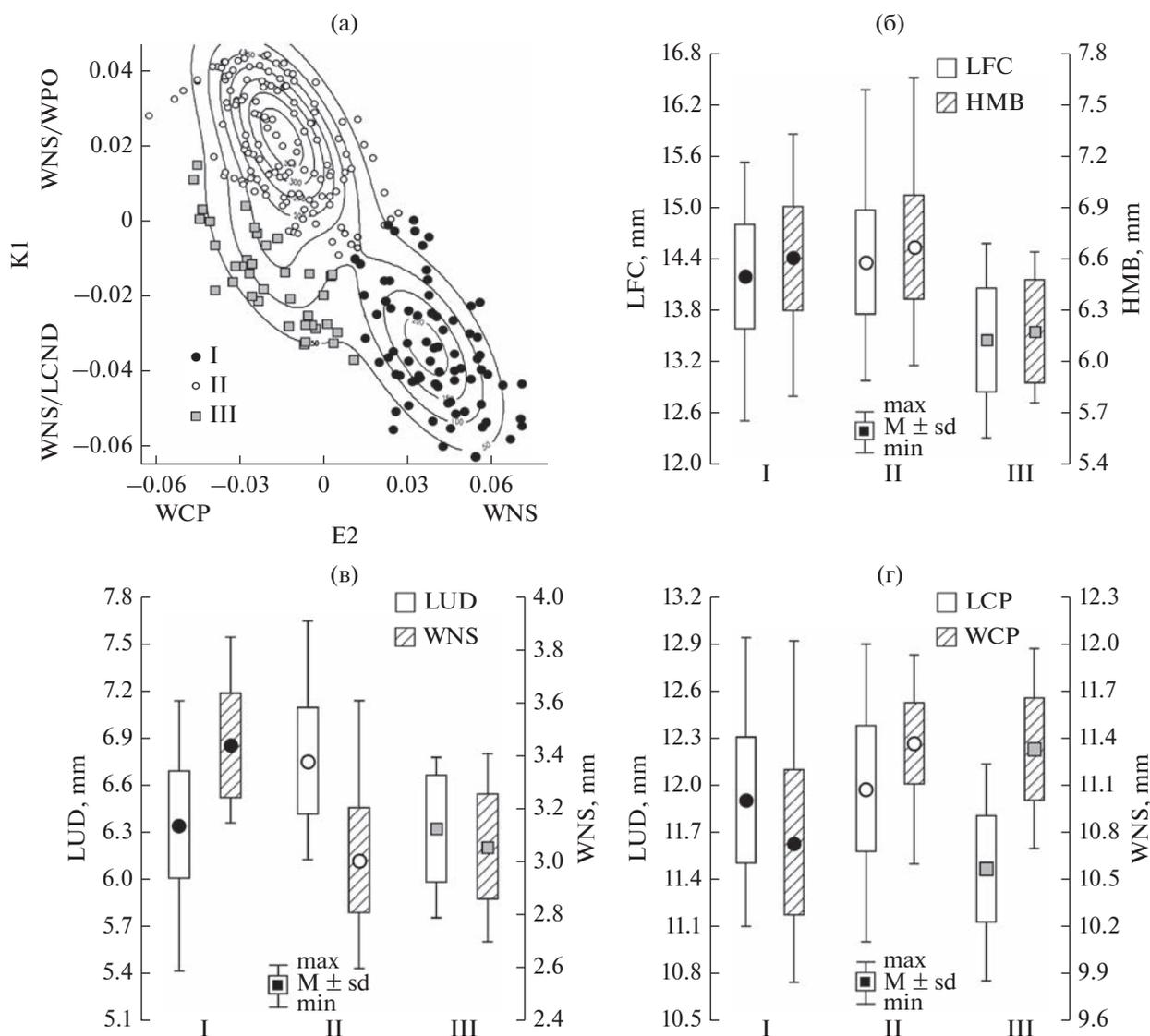
разной частотой. Таким образом, четкой связи между географическим положением и морфологическим составом выборок не обнаружено. Однако, в выборке из окрестностей Нальчика обнаружены только группы I, II, а в выборках из окрестностей и Псынадаха и Железноводска – только группы II и III.

В большинстве локальных выборок доминирует группа II. Преобладание животных из группы I обнаружено в выборках Салда (84.2%), Лагонаки (67.6%) и Хамышки (50%). Доля животных из наиболее редкой группы III не превышала 30% (выборка Эльбрус). Относительно часто эта группа отмечалась также в выборках Псынадаха (21.4%) и Безенги (18.9%).

**Различия между группами по отдельным промерам черепа.** Морфологические группы статистически значимо различаются между собой по сочетанию некоторых промеров (рис. 6б–6г, табл. 5). Группа I выделяется по сочетанию широких носовых костей (WNS) с относительно узкой мозговой капсулой (WCP). Животные из группы II выделяются относительно длинной верхней диастемой (LUD). Общие размеры черепа (LCND) в этих группах статистически не различаются. Группа III выделяется, прежде всего, своими мелкими размерами черепа (LCND, WZ, LDT, HMB).

**Аллометрическая изменчивость.** На рис. 7а приведены линии регрессии между GPC1 и групповыми первыми главными компонентами (PC1). Разное положение линий регрессии вдоль оси GPC1 обусловлено различиями в общих размерах черепа, а варьирование углов наклона ( $\alpha$ ) – разной относительной скоростью изменения отдельных частей черепа при увеличении его общих размеров. В случае, когда  $\alpha$  равен  $45^\circ$ , изменения происходят изометрически, при  $\alpha > 45^\circ$  наблюдается положительная аллометрия, при  $\alpha < 45^\circ$  – отрицательная аллометрия. В морфологических группах II и III линии регрессии имеют близкие величины коэффициента наклона  $b$ , тем не менее, 95%-ные доверительные интервалы для углов  $\alpha$  ( $48.7^\circ$ – $49.4^\circ$ ,  $54.0^\circ$ – $57.2^\circ$ , соответственно) у них не пересекаются. При этом положительная аллометрия сильнее выражена у животных из группы III. В группе I череп в целом изменяется изометрично, так как коэффициент  $b$  близок к 1 ( $0.99 \pm 0.016$ ), а угол  $\alpha$  – к  $45^\circ$  ( $44.1^\circ$ – $45.9^\circ$ ).

Коэффициенты MAC (табл. 6) позволяют исследовать различия между группами I – III по аллометрии отдельных измерений черепа. Отметим, что каждая из групп имеет уникальный аллометрический паттерн. В первую очередь это относится к группе III, у которой коэффициенты MAC не коррелируют с аналогичными коэффи-



**Рис. 6.** а – разделение выборки *A. (S.) uralensis* на три морфологические группы (I, II, и III) методом конечных гауссовских смесей по двум координатам SZM (E2) и SHM (K1) морфопространств. б–г – средние (M), стандартные отклонения (sd), минимальные (min) и максимальные (max) значения некоторых промеров черепа в морфологических группах I – III.

циентами групп I и II. Между двумя последними группами есть относительно слабая, но статистически значимая корреляция ( $0.59, p = 0.03$ ).

Группа I характеризуется низким значением MAC промера HCR и изометрической изменчивостью промеров WCP и HMB. К признакам группы II относится изометрия LCND, положительная аллометрия LFC, LDT и HMB. Своеобразная группа III отличается слабой обратной аллометрией LUT, отрицательной аллометрией WPO, HMB и сильной положительной аллометрией у WNS. Различия между группами затрагивают разные части черепа, следствием чего является наблюдаемое высокое разнообразие его пропорций в исследованной выборке.

**Различия между морфологическими группами по координатам морфопространств и коэффициентам многомерной аллометрии.** Мы использовали два способа оценки морфологической дистанции между морфологическими группами: 1) по относительному положению их центроидов в морфологических пространствах; 2) по значениям MAC.

В SZM морфопространстве центроиды групп I и II ближе друг к другу, чем к центриду группы III. В SHM морфопространстве все группы примерно равноудалены друг от друга. Совокупно, по изменчивости размеров и пропорций черепа, группы I и II несколько ближе друг к другу, чем к группе III (рис. 7б).

**Таблица 5.** Статистики (средне ( $M$ ), стандартная ошибка ( $m$ ), дисперсия ( $v$ )) промеров черепа и коэффициенты многомерной аллометрии (MAC) в морфологических группах I ( $N = 75$ ), II ( $N = 146$ ) и III ( $N = 37$ )

Промер	I			II			III		
	$M \pm m$	$v$	MAC	$M \pm m$	$v$	MAC	$M \pm m$	$v$	MAC
LCND	23.7 ± 0.08	0.51	0.84 ± 0.01	24.1 ± 0.06	0.59	1.06 ± 0.01	<b>22.7 ± 0.09</b>	0.32	0.44 ± 0.01
LFC	14.3 ± 0.06	0.28	0.83 ± 0.02	14.4 ± 0.05	0.39	1.37 ± 0.01	<b>13.6 ± 0.11</b>	0.47	1.25 ± 0.03
LCP	11.9 ± 0.05	0.16	0.67 ± 0.01	12.0 ± 0.03	0.16	0.59 ± 0.01	<b>11.5 ± 0.06</b>	0.12	0.82 ± 0.01
LUD	6.4 ± 0.05	0.18	1.77 ± 0.02	<b>6.8 ± 0.03</b>	0.09	1.33 ± 0.01	6.3 ± 0.05	0.08	1.00 ± 0.03
LUT	3.7 ± 0.02	0.02	0.56 ± 0.02	3.6 ± 0.01	0.02	0.46 ± 0.01	3.6 ± 0.03	0.03	-0.30 ± 0.05
WPO	<u>3.5 ± 0.03</u>	0.07	1.82 ± 0.03	<u>3.3 ± 0.02</u>	0.04	1.52 ± 0.03	3.4 ± 0.03	0.04	0.45 ± 0.06
WINT	4.1 ± 0.02	0.02	0.48 ± 0.01	4.1 ± 0.01	0.02	0.61 ± 0.01	4.0 ± 0.02	0.02	0.39 ± 0.03
WNS	<b>3.4 ± 0.02</b>	0.02	0.59 ± 0.02	3.0 ± 0.02	0.04	0.59 ± 0.05	3.1 ± 0.03	0.04	2.38 ± 0.06
WZ	12.5 ± 0.05	0.15	0.73 ± 0.01	12.6 ± 0.03	0.14	0.93 ± 0.01	<b>12.1 ± 0.05</b>	0.10	0.54 ± 0.02
WCP	<b>10.8 ± 0.06</b>	0.24	1.07 ± 0.01	11.4 ± 0.02	0.07	0.37 ± 0.01	11.3 ± 0.06	0.13	0.69 ± 0.01
HCR	8.8 ± 0.03	0.05	0.19 ± 0.01	8.7 ± 0.02	0.06	0.62 ± 0.01	8.7 ± 0.04	0.07	0.65 ± 0.02
LIF	4.6 ± 0.03	0.06	1.20 ± 0.02	4.8 ± 0.02	0.06	0.72 ± 0.03	4.6 ± 0.04	0.06	1.27 ± 0.03
LDT	13.1 ± 0.08	0.50	0.74 ± 0.03	13.0 ± 0.04	0.27	1.25 ± 0.01	<b>12.4 ± 0.05</b>	0.11	0.29 ± 0.01
HMB	6.6 ± 0.03	0.08	1.02 ± 0.02	6.7 ± 0.03	0.10	1.42 ± 0.01	<b>6.2 ± 0.04</b>	0.06	0.88 ± 0.093

*Примечание.* Жирным шрифтом выделены значения средних, значимо отличающиеся от двух других групповых средних, подчеркнуты значения средних, отличающиеся от любой одной групповой средней, в соответствии с результатами одномерного анализа сходств между группами (ANOSIM) при  $p < 0.02$  с коррекцией Бонферрони.

По значениям MAC группы I и II также оказались более подобны между собой и дифференцированы от группы III (рис. 7в).

**Различия между морфологическими группами по частотам встречаемости гаплотипов.** В группах I и II было обнаружено 7 общих гаплотипов из 38, т.е. около 18%. Если принять во внимание только гаплотипы, обнаруженные более 1 раза (11 гаплотипов), то из них доля общих для двух групп составила около 64%. Результат следует рассматривать как сугубо предварительный, поскольку для группы III имелись данные только по трем животным.

По распределению гаплотипов морфологические группы I и II располагались на дендрограмме ближе друг к другу, чем группа III (рис. 8в), что не

противоречит их морфологической классификации на рис. 7б, 7в.

**Различия между географическими выборками по встречаемости морфологических групп и по встречаемости гаплотипов.** Для некоторых географических выборок имелись данные о генетическом составе (табл. 1).

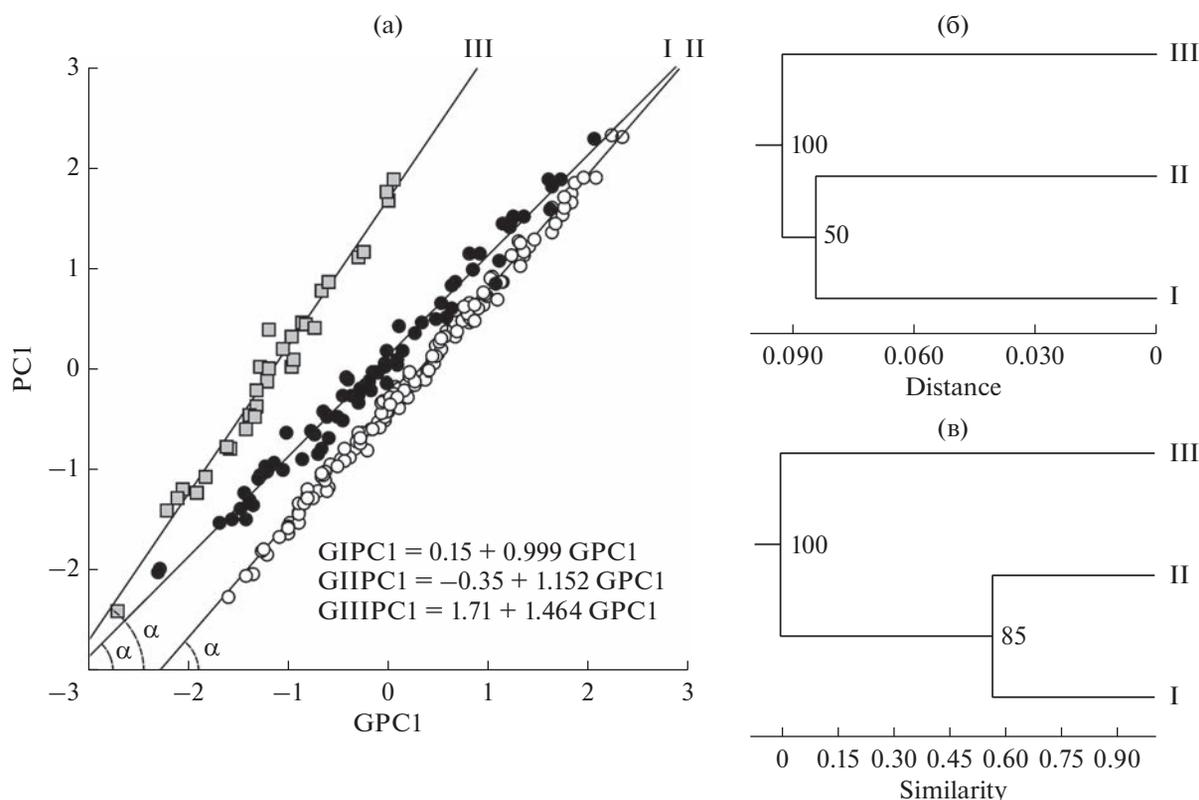
По распределению гаплотипов (рис. 8а) группа выборок из Западного Кавказа (Гузерибль, Хамышки, Лагонаки) отделяется от центрально-кавказской группы (Эльбрус, Безенги). Выборка из окр. Нальчика (использована как “внешняя группа”) из предгорий Центрального Кавказа удалена от обеих групп. Классификация тех же выборок по распределению частот встречаемости морфологических групп I–III (рис. 8б) хотя и не изоморфна предыдущей, но не исключает присутствия генетического сигнала.

Классификации всех локальных выборок (рис. 8в) выделяет кластер с преобладанием животных из морфологической группы I (Хамышки, Лагонаки и Салда). В остальных выборках доминировали представители группы II. В целом, распределение групп по выборкам из локальных популяций значимо отличается от случайного ( $X^2 = 114.5$ ,  $df = 16$ ,  $p < 0.0001$ ).

**Не случайная встречаемость представителей морфологических групп на градиентах экологических переменных.** На фоне значительного размаха изменчивости экологических параметров в регионе (табл. 1), представители наиболее многочис-

**Таблица 6.** Коэффициенты и константы классификационных функций для разделения морфологических групп I–III *A. (S.) uralensis* на Северном Кавказе

Промер	Группа I	Группа II	Группа III
LCND	38.44	38.75	34.83
LUD	-23.24	-18.82	-20.58
WPO	-14.22	-27.44	-20.06
WNS	48.75	31.59	35.896
WCP	67.88	77.11	78.53
Константа	-806.36	-844.28	-796.63



**Рис. 7.** а – аллометрические паттерны трех морфологических групп (I, II, III) *A. (S.) uralensis*: GPC1 – первая главная компонента, общая для всех групп, отражающая изменчивость размеров черепа и нижней челюсти, PC1 – первые главные компоненты для морфологических групп; приведены уравнения регрессии для каждой групповой PC1 ( $GIPC1/GII PC1/GIII PC1 = a + b \cdot GPC1$ ,  $b = \text{tg}(\alpha)$ ). б, в – дифференциация групп I, II, и III по координатам центровидов морфологических ниш в SZM и ZHM моделях (б: метод UPGMA, дистанция Евклида,  $R_c = 0.99$ ), аллометрическим коэффициентом MAC (в: метод UPGMA, коэффициент корреляции Пирсона,  $R_c = 0.99$ ); числа около узлов – бутстреп-поддержка ветвления в % (100 повторов).

ленной группы II чаще отмечались ( $X^2$  в тесте сравнения медиан 12.6,  $p = 0.002$ ) в предгорьях; медиана 600 м над ур. м.), а представители I и III групп – в среднегорьях (медиана больше 1680 м над ур. м.). Соответственно, медиана среднегодовой температуры воздуха для группы II составила около  $+8.5^\circ\text{C}$ , а для двух других групп – менее  $+3.3^\circ\text{C}$  ( $X^2 = 28.6$ ,  $p < 0.001$ ). Животные из группы I чаще ( $X^2 = 15.6$ ,  $p < 0.001$ ) встречались в условиях относительно высокого увлажнения (медиана годовой суммы осадков – 973 мм) по сравнению с II и III группами (медианы меньше 690 мм). Эти данные не противоречат фактам совместной встречаемости разных групп в одних и тех же выборках, поскольку демонстрируют только тенденцию к предпочтению разных экологических условий.

**Идентификация принадлежности к морфологическим группам с помощью линейного дискриминантного анализа.** Для построения дискриминантной функции были отобраны промеры, отражающие структуру базиса изменчивости размеров черепа, и, одновременно, характеризующие морфологи-

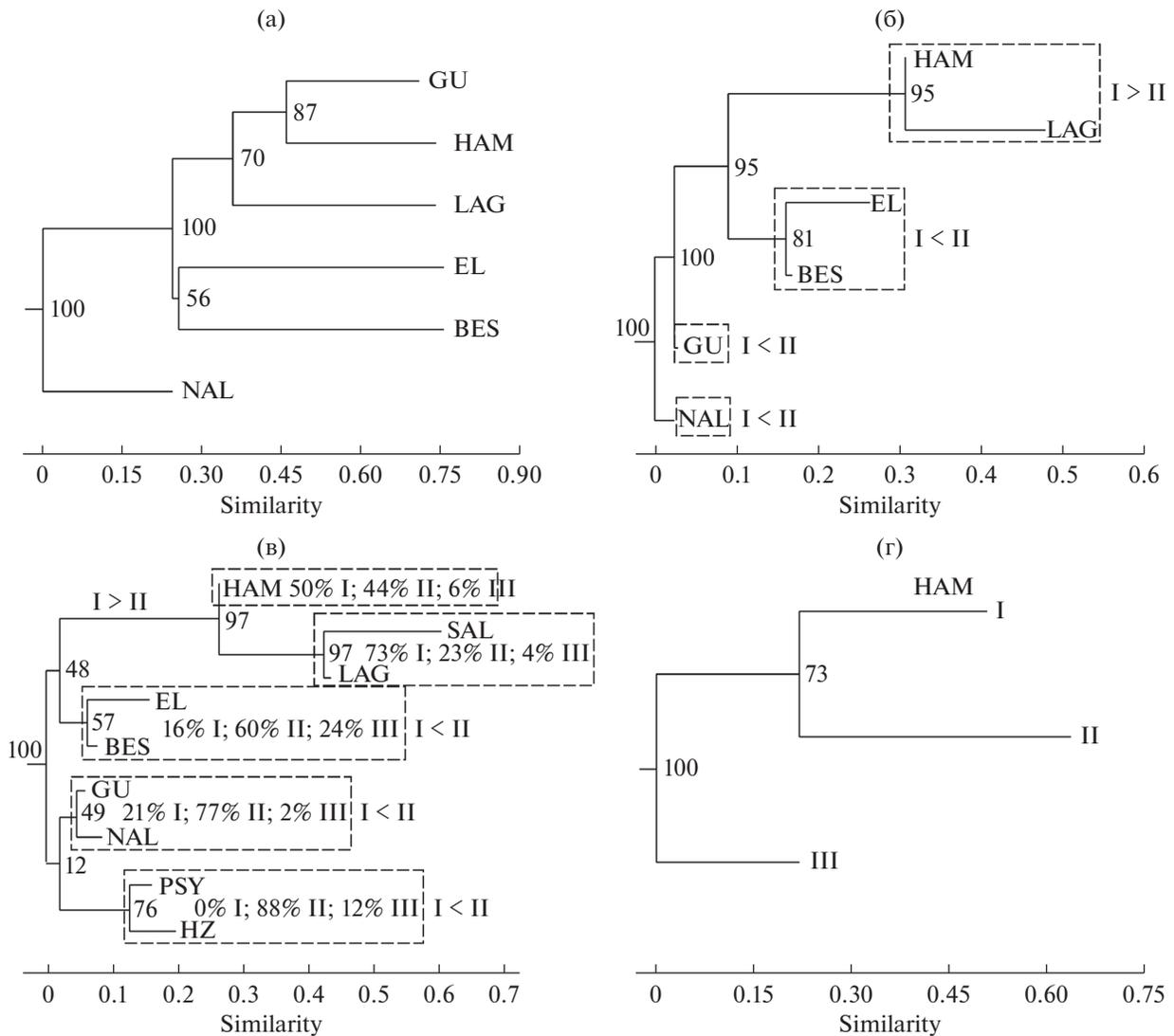
ческие группы (табл. 6): WNS, WCP, WPO, LCND, LUD. Используя эти промеры в линейном дискриминантном анализе и классификацию GMM на основе координат E2 и K1, в тестовых случайных выборках ( $1/3N = 86$ ) удалось правильно идентифицировать в среднем  $96.6 \pm 0.43\%$  (89%–100%) животных. Большинство “ошибочно” определенных экземпляров были из группы III (61%), а наименьшее их число – из группы II (12%).

## ОБСУЖДЕНИЕ

### Молекулярно-генетическая изменчивость

Результаты проведенного анализа последовательностей фрагмента гена *cytb* малых лесных мышей из 9 географических выборок Северного Кавказа свидетельствуют о низкой степени их генетической обособленности. Несмотря на разделение на Байесовском дереве гаплотипов на две группировки, генетические дистанции (Net distance) между ними оказались незначительными.

Следует также отметить, что не прослеживается четкой связи между положением гаплотипов на



**Рис. 8.** Классификация географических выборок (а–в) и морфологических групп I–III (г) *A. (S.) uralensis* (аббревиатуры названий выборок приведены в главе Материалы и методы; числа около узлов – бутстреп-поддержка (100 повторений) ветвления в %.). а – классификация географических выборок на основе распределений частот встречаемости в них разных гаплотипов: метод ближайшего соседа (NJ), метрика Брея-Кертиса, внешняя группа – выборка из окрестностей г. Нальчик, “NAL”. б – классификация географических выборок, для которых имелись генетические данные, на основе распределений частот встречаемости в них представителей морфологических групп I–III: метод ближайшего соседа (NJ), метрика Брея-Кертиса, внешняя группа – выборка из окрестностей г. Нальчик, “NAL”; показано соотношение групп I и II в кластерах, которые выделены пунктирной линией. в – классификация всех географических выборок на основе распределений частот встречаемости в них представителей морфологических групп I–III: метод ближайшего соседа (NJ), метрика Брея-Кертиса; приведена относительная встречаемость в процентах представителей групп I–III и соотношение групп I и II в каждом из кластеров, которые выделены пунктирной линией. г – классификация морфологических групп I–III распределений частот встречаемости разных гаплотипов у представителей разных групп: метод ближайшего соседа (NJ), метрика Брея-Кертиса.

дендрограмме и их географической приуроченностью. При попарном сравнении географических выборок дистанции между ними также оказались низкими и не превышали 0.65%. При этом наименьшую обособленность продемонстрировали западно-кавказские выборки, а наибольшая отмечалась при сравнении восточно- и централь-

но-кавказских выборок (Салда-Безенги, Салда-Железноводск).

Анализ литературных данных, полученных на основании анализа того же фрагмента мтДНК, для популяций в пределах разных видов р. *Apodemus (Sylvaemus)* показал, что нуклеотидное разнообразие составляет от 0.11 до 1.8% (Челомина,

Атопкин, 2010; Ялковская и др., 2018; Kryštufek et al., 2012; Balasanyan et al., 2018). Среднее значение  $h$  (0.886) оказалось ниже, чем в работе А.С. Богданова с соавторами (2012) (0.985) по анализу митохондриального гена первой субъединицы цитохромоксидазы (*COI*).

Полученные данные позволяют сформулировать две гипотезы о причинах формирования описанного регионального молекулярно-генетического паттерна. Во-первых, слабо выраженная пространственная структура этого паттерна может свидетельствовать в пользу гипотезы об относительно недавнем и быстром расселении и увеличении численности малой лесной мыши на Северном Кавказе. В рамках первой гипотезы предполагается расселение из одной популяции с низким эффективным размером при условии достаточного времени для восстановления разнообразия гаплотипов посредством мутации, но недостаточного времени для накопления различий в нуклеотидных последовательностях (Avice, 2000). Вторая, и на наш взгляд более вероятная гипотеза, предполагает недавнюю быструю экспансию из нескольких удаленных или разобщенных в течение некоторого времени популяций.

Отрицательные индексы нейтральности Таджимы и Фу поддерживает гипотезу быстрой экспансии популяции, поскольку действие отрицательного отбора крайне маловероятно (Бочкарев и др., 2020; Григорьева и др., 2015). Унимодальный характер нуклеотидных различий также свидетельствует в пользу гипотезы о быстром росте численности популяций или географической экспансии с высокой миграционной активностью соседних популяций при общей нестабильности демографической структуры населения (Rogers, Harpending, 1992; Ray et al., 2003).

Необходимы дальнейшие исследования генетической структуры малых мышей Северного Кавказа для проверки обеих гипотез. Эти исследования должны принять во внимание и морфологическую неоднородность населения мышей, продемонстрированную в этом исследовании.

**Морфологическое многообразие и изменчивость.** Изменчивость размеров черепа малой лесной мыши описывалась моделью с тремя координатами. Эта размерность типична для SZM морфопространств черепа млекопитающих (Пузаченко, 2016). В тоже время, размерность SHM морфопространства была очень велика – 8 при “инварианте” 4 (Пузаченко, 2016), что указывает на высокое разнообразие (evenness) формы черепа в нашей выборке. На графике “Std.Res.” (рис. 2B) кроме одного глобального минимума имеются еще два локальных. Таким образом, структура изменчивости проявляется нечетко. Можно, например, полагать, что SHM модель с 4 координатами была бы не существенно хуже модели с 8 координата-

ми. Соответствие распределений значений координат морфопространств гипотезе нормального распределения интерпретируется как признак однородности выборки или отсутствия структуры в изменчивости, которая в таком случае соответствует представлению о “равновесном” состоянии “морфологической системы” (Пузаченко, 2023). Распределения большинства компонент изменчивости как размеров, так и пропорций черепа соответствовали этой гипотезе. Однако распределения координат E2 и K1 сильно отклонялись от нормального. Этого достаточно, для того чтобы сделать вывод о “неравновесности” морфосистемы в целом. Содержательно отклонение от равновесия подразумевает действие факторов, влияющих на разнообразие. Это влияние может проявлять себя двояко: 1) как ограничение (уменьшение) разнообразия в смысле выравненности (evenness, balance) и 2) как ослабление таких ограничений, что приводит, соответственно, к противоположному результату. Первый вариант соответствует случаю с координатой E2, распределение которой отчетливо бимодально. Распределение K1 неотчетливо полимодальное, так что форма распределения становится ближе к равномерному, что больше соответствует случаю 2.

Мы показали, что “неравновесность” морфосистемы малой лесной мыши на Северном Кавказе есть следствие присутствия в регионе и, что особенно важно, в одних и тех же локальных популяциях трех морфологических форм животных.

По отдельным промерам различия между ними оказались неожиданно большими, позволяющими атрибутировать более 90% экземпляров. Интересный факт состоял в том, что эти морфологические группы различались в основном по промерам, изменчивость которых не связана с изменчивостью общих размеров черепа. Отметим, что по данным Е.П. Кононенко (2015), носовая ширина и ширина мозговой капсулы, играющие ключевое значение в дифференциации морфологических групп I и II, относятся к промерам, дифференцирующим малую лесную и кавказскую мышей. Аналогично, длина мозговой капсулы, которая у кавказской мыши непропорционально меньше, чем у малой лесной, отличает группу III от остальных двух групп (табл. 5, рис. 6г). Описанная нетривиальная морфологическая дифференциация северокавказских малых лесных мышей соответствовала существенным различиям в аллометрических паттернах, характеризующих специфические групповые особенности изменчивости черепа и его отдельных частей (табл. 5, рис. 7а и 7в).

Отметим, что наша выборка включала животных, отловленных в разные годы, преимущественно в осенний период, во время сезонного максимума численности популяций. Поэтому мы с высокой вероятностью исключаем влияние периода

сбора данных на присутствие разных морфологических групп в выборках из одних и тех же локальных популяций. Измерения черепов были проведены одним исследователем за относительно короткий промежуток времени. Поэтому также можно исключить смещения в измерениях, например, максимальной ширины носовых костей, обусловленные особенностями разных “измерителей”.

Мы отмечаем несовпадение нечеткой генетической структуры, описанной по изменчивости гена цитохрома *b*, с морфологическим многообразием черепа малых лесных мышей. На уровне гипотезы мы предполагаем, что распределение встречаемости гаплотипов в морфологических группах и между локальными географическими выборками не случайно (рис. 8). Однако требуются дополнительные данные по изменчивости цитохрома *b*, так и по другим возможным генетическим маркерам для проверки этой гипотезы.

Информация, которой мы располагаем на данный момент, не позволяет определить причины описанного феномена, но все-таки дает возможность для некоторых спекуляций. Во-первых, примем во внимание неслучайное распределение трех морфологических групп в локальных выборках и тенденцию к выбору разных экологических условий. Во-вторых, будем считать, что процесс заселения северного макросклона Большого Кавказа происходил исторически относительно быстро и недавно, как это следует из анализа генетической изменчивости.

Немногочисленные палеонтологические данные указывают на то, что в позднем плейстоцене (130–11.7 тыс. л. н.) представители подрода *Sylvvaemus* существовали на Северном Кавказе в нескольких рефугиумах. Они связаны со следующими местонахождениями: Краснодарский край, бассейн р. Белая, 44.18° СШ, 40.0° ВД, 1350 м над ур. м., Мезмайская пещера, слой 2-3, (≈71–33 тыс. кал. л. н.) (Baryshnikov *et al.*, 1996; Голованова и др., 1998); Краснодарский край, бассейн р. Мзымта, 43.52°СШ, 39.98°ВД, 185 м над ур. м., Ахштырская пещера, слой 2б, (23.55 ± 0.6 тыс. кал. л. н.) (Барышников, 2012), слой 4, Адыгея, бассейн р. Губс, 44.29° СШ, 40.59° ВД, 500 м над ур. м. Касожская пещера (≈17–12 тыс. кал. л. н.) (Golovanova *et al.*, 2014). Все перечисленные местонахождения расположены на западе региона в бассейне р. Кубань. На Центральном и Восточном Кавказе находок лесных мышей плейстоценового возраста пока нет, но нельзя исключать того, что центрально-кавказские и восточно-кавказские рефугиумы все же существовали в бассейнах Терека или Самура. Из одного или нескольких рефугиумов заселение видом Северного Кавказа произошло, вероятно, только в голоцене, не исключено, что в основном в интервале ≈10.3–5.75 тыс.

кал. л. н., т.е. между бореальным и атлантическим временем. Однако палеонтологические свидетельства этого процесса практически отсутствуют. Отметим мезолитическое местонахождение Сосруко в бассейне р. Баксан на высоте 800 м над уровнем моря, датируемое бореалом (≈8.5 тыс. кал. л. н.) (Верещагин, 1959). Горная местность могла замедлять этот процесс в направлении запад-восток или восток-запад. Поэтому мы не исключаем, что процесс расселения продолжился и в позднем голоцене, причем на него могла влиять хозяйственное освоение среднегорий человеком.

Наша гипотеза предполагает существование на Северном Кавказе в конце плейстоцена не менее двух разобнесенных рефугиумов малой лесной мыши. Первый, “западный” рефугиум, который, вероятно, располагался в среднегорьях Западного Кавказа (например, в районе Мезмайской пещеры), ассоциируется с морфологической группой I. Об относительно длительной изоляции малых лесных мышей на северном макросклоне Западного Кавказа (Лагонаки) свидетельствует дифференциация гаплотипов гена *cyt b* (Григорьева и др., 2018) между ними и мышами Европейской формы из низовьев Дона (Ростовской области). Обитание в течение длительного времени на относительно большой высоте могло способствовать адаптации мышей этой популяции к гипоксии и низким температурам. На такую возможность косвенно указывает “предпочтение” среднегорий животными из этой группы. Расселение животных из предполагаемого западного рефугиума происходило в восточном направлении. Известная на сегодняшний день наиболее восточная точка, где доминирует форма I расположена на 46.5°ВД на высоте более 1800 м над ур. м. Можно также предположить, что рефугиум, связанный с происхождением морфологической группы II, располагался в конце плейстоцена на Центральном Кавказе в условиях низкогорий. Животные этой группы могли расселяться как на запад, так и на восток в основном по низкогорьям. Имеющиеся данные позволяют предположить, что западное направление превалировало, но нужно больше данных из восточной части Северного Кавказа для проверки этой гипотезы. Происхождение морфологической группы III неопределенно. Она обнаружена во всех локальных выборках, но нигде не доминирует. Поскольку она чаще всего встречается на Центральном Кавказе, можно предположить, что рефугиум этой очень своеобразной формы располагался там же. В качестве альтернативы можно допустить восточное происхождение этой формы и даже ее происхождение в результате гибридизации форм I и II.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данную работу следует рассматривать как первое масштабное исследование генетической и морфологической изменчивости южной формы европейской хромосомной расы малой лесной мыши на Северном Кавказе. Его основной результат состоит в противоречивом сочетании относительно слабо выраженной в географическом пространстве генетической структуры населения и, одновременно, в присутствии морфологических групп, существенно дифференцированных относительно друг друга.

На основании косвенных свидетельств сформулированы гипотезы о возможных причинах наблюдаемых особенностей регионального разнообразия малых лесных мышей, требующие верификации в процессе дальнейших исследований.

В будущих исследованиях необходимо рассмотреть влияние сезонного фактора, т.е. изменчивости морфологических характеристик у разных генераций мышей в течение сезонного цикла. Самостоятельный интерес представляет изучение онтогенеза в разных морфологических группах, принимая во внимание описанные межгрупповые различия в аллометрии.

Мы обращаем внимание на потенциальную роль горных условий и хозяйственной деятельности человека на формировании современного паттерна изменчивости малой лесной мыши, которая требует специальных исследований. Возможные направления исследований для объяснения морфологического многообразия малых лесных мышей могут включать также изучение особенностей физиологии и биохимии морфологических форм в связи с экологическими градиентами в разных вариантах горной поясности Северного Кавказа (Темботов, 1972). Возможно, что именно горные условия как в прошлом, так и в настоящем в какой-то мере ограничивают свободную “дисперсию” животных, имевших разное происхождение, и, таким образом, способствуют сохранению в современном морфологическом разнообразии информации о истории вида на этой территории.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа частично выполнена по программе Государственного задания Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН (FMЕU-2023-0001 “Разнообразие (генетическое, морфологическое, таксономическое) позвоночных Северного Кавказа, структура их размещения в регионе как основа долгосрочного мониторинга природных и антропогенных экосистем”) и Института географии РАН (FMWS-2024-0007 “Биотические, географо-гидрологические и ландшафтные оценки окружающей среды для создания основ рационального природопользования”).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышников Г.Ф. Обзор ископаемых остатков позвоночных из плейстоценовых слоев Ахштырской пещеры (северо-западный Кавказ) // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2012. Т. 316. № 2. С. 93–138.
- Богданов А.С., Атонкин Д.М., Челомина Г.Н. Анализ генетической изменчивости и дифференциации малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) методом RAPD-PCR // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 3. С. 276–292.
- Богданов А.С., Розанов Ю.М. Изменчивость размера ядерного генома у малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) // Генетика. 2005. Т. 41. № 10. С. 1369–1376.
- Богданов А.С., Стахеев В.В., Зыков А.Е., Якименко В.В., Малькова М.Г. Анализ генетической изменчивости и дифференциации лесных мышей рода *Sylvaemus* по результатам секвенирования фрагмента гена первой субъединицы цитохромоксидазы // Генетика. 2012. Т. 48. № 2. С. 211–224.
- Бочкарёв Н.А., Зуйкова Е.И., Романов В.И., Черданцев И.А., Белецов О.А., Захаров Е.С., Ушницкая Л.А., Осипова Н.Н., Пестрякова Л.А. Морфологическая и генетическая изменчивость симпатрических сигов комплекса *Coregonus lavaretus pidschian* из оз. Кутарамакан Хантайской гидросистемы (п-ов Таймыр) // Генетика. 2020. Т. 56. № 5. С. 571–583.
- Верещагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.
- Вернадский В.И. Живое вещество. М.: Наука, 1978. 358 с.
- Голованова Л.В., Хоффекер Д.Ф., Харитонов В.М., Романова Г.П. Мезмайская пещера (результаты предварительного изучения 1987–1995 гг.) // Росс. арх. 1998. Т. 3. С. 85–98.
- Городилова Ю.В., Васильева И.А. Геометрическая морфометрия нижней челюсти хромосомных рас малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811): таксономический и экологический аспекты // Усп. совр. естествознания. 2014. № 11. С. 19–24.
- Григорьева О.О., Борисов Ю.М., Стахеев В.В., Балакирев А.Е., Кривоногов Д.М., Орлов В.Н. Генетическая структура популяций обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. 1758 (Mammalia, Lipotyphla) на сплошных и фрагментированных участках ареала // Генетика. 2015. Т. 51. № 6. С. 711–723.
- Григорьева О.О., Стахеев В.В., Орлов В.Н. Митохондриальные свидетельства прошлого рефугиального распространения малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* Pall. (Rodentia, Muridae) на Северо-Западном Кавказе // Генетика. 2018. Т. 54. № 3. С. 326–334.
- Гудова М.С., Берсекова З.А., Емжуева М.М., Боттаева З.Х., Чапаев А.Х., Дышекова Л.С. Популяционная изменчивость малой лесной мыши (Rodentia, Mammalia) в трех вариантах поясности Центрального и Западного Кавказа // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2017. Т. 19. № 5. С. 48–54.
- Кононенко Е.П. Идентификация близкородственных грызунов рода лесных мышей (*Apodemus*) в зоне симпатрии Северо-Западного Кавказа // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2015. Т. 17. № 4(2). С. 350–354.

- Кононенко Е.П., Пузаченко Ю.Г., Темботова Ф.А. Половой диморфизм черепа общественной полевки *Microtus socialis* (Cricetidae, Rodentia) на Кавказе / Млекопитающие горных территорий. Мат. Междунар. конф. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. С. 79–88.
- Куприянова И.Ф., Пузаченко А.Ю., Агаджанян А.К. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora) // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 7. С. 839–851.
- Окулова Н.М., Богданов А.С., Баскевич М.И., Орлов В.Н., Антонец Н.В., Попова Ю.В., Лавренченко Л.А. Размеры и пропорции черепа западно-палеарктических лесных мышей (*Sylvaemus*, Muridae, Rodentia) Восточной Европы. 1. Видовые различия // Зоол. журн. 2018а. Т. 97. № 11. С. 1418–1433. <https://doi.org/10.1134/S0044513418110065>
- Окулова Н.М., Богданов А.С., Баскевич М.И., Орлов В.Н., Попова Ю.В., Антонец Н.В., Лавренченко Л.А. Размеры и пропорции черепа западно-палеарктических лесных мышей (*Sylvaemus*, Muridae, Rodentia) Восточной Европы. 2. Внутривидовые различия // Зоол. журн. 2018б. Т. 97. № 12. С. 1544–1556. <https://doi.org/10.1134/S0044513418070139>
- Пузаченко А.Ю. Количественные закономерности морфологического разнообразия черепа млекопитающих. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 54. / Ред. Павлинов, И.Я., Калякин, М.В., Сысоев, А.В. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2016. С. 229–268.
- Пузаченко А.Ю. Фундаментальные ограничения самоорганизации на примерах высоко- и слабоинтегрированных очень сложных систем (элементы скелета млекопитающих и палеокомплексы млекопитающих): от эмпирики к теории // Изв. РАН. Сер. биол. 2023. Доп. вып. № 7. С. 39–53. <https://doi.org/10.31857/S1026347023600176>
- Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие в биосфере – системологический и семантический анализ // Биосфера. 2009. Т. 1. № 1. С. 25–38.
- Стахеев В.В., Богданов А.С., Водолажский Д.И. Уточнение видового состава лесных мышей рода *Sylvaemus* на территории Ростовской области посредством кариологического, аллозимного и молекулярно-генетического анализов // Генетика. 2011. Т. 47. № 5. С. 660–670.
- Темботов А.К. География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик, 1972. 189 с.
- Темботова Ф.А., Пузаченко Ю.Г., Кононенко Е.П. Изменчивость осевого скелета ежей (Erinaceidae, Insectivora) на Кавказе // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 4. С. 476–491.
- Челомина Г.Н., Атопкин Д.М. Молекулярно-генетические свидетельства глубокого филогенетического разрыва между европейской и азиатской расами малой лесной мыши по данным изменчивости гена цитохрома b мтДНК // Мол. биол. 2010. Т. 44. № 5. С. 792–803.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: Акад. наук СССР, 1968. 388 с.
- Ялковская Л.Э., Сибираков П.А., Зыков С.В. Генетическая изменчивость желтогорлой мыши (*Sylvaemus flavicollis* Melch., 1834, Muridae, Rodentia) на Восточной границе ареала // Генетика. 2018. Т. 54. № 6. С. 629–638. <https://doi.org/10.7868/S001667581806005X>
- Balasanjan V., Yavruyan E., Somerová B., Abramjan A., Landová E., Munclinger P., Frynta D. High diversity of mtDNA haplotypes confirms syntopic occurrence of two field mouse species *Apodemus uralensis* and *A. witherbyi* (Muridae: *Apodemus*) in Armenia // Russ. J. Genet. 2018. V. 54. № 6. P. 687–697. <https://doi.org/10.1134/S1022795418060030>
- Bandelt H.J., Forster P., Rohl A. Median-Joining Networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. № 1. P. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Baryshnikov G., Hoffecker J.F., Burges R.L. Palaeontology and zooarchaeology of Mezmaiskaya Cave (Northwestern Caucasus, Russia) // J. Archaeol. Sci. 1996. V. 23. № 3. P. 313–335. <https://doi.org/10.1006/jasc.1996.0030>
- Beer S. Cybernetics and Management. NY: John Wiley & Sons, Inc., 1959. 214 p.
- Clarke K.R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Aust. J. Ecol. 1993. V. 18. № 1. P. 117–143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Davison M.L., Jones L.E. Special issue: multidimensional scaling and its applications // Appl. Psych. Meas. 1983. V. 7. P. 373–514.
- Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Resour. 2010. V. 10. № 3. P. 564–567.
- Golovanova L.V., Doronichev V.B., Cleghorn N.E., Koulkova M.A., Sapelko T.V., Shackley M.S., Spasovski Y.N. The epipaleolithic of the Caucasus after the Last Glacial Maximum // Quat. Int. 2014. V. 337. P. 189–224. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.04.034>
- Gridgeman N.T. A comparison of Two Methods of Analysis of Mixtures of Normal Distributions // Technometrics. 1970. V. 12. № 4. P. 823–833. <https://doi.org/10.2307/1267328>
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symp. Ser. 1999. V. 41. P. 95–98.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Pal. Electr. 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Jolicœur P. Note: The Multivariate Generalization of the Allometry Equation // Biometrics. 1963. V. 19. № 3. P. 497–499. <https://doi.org/10.2307/2527939>
- Karger D.N., Conrad O., Böhner J., Kawohl T., Kreft H., Soria-Auza R.W., Zimmermann N.E., Linder H.P., Kessler M. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas // Sci. Data. 2017. V. 4. № 1. 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>

- Klingenberg C.P.* Multivariate Allometry / Marcus L.F., Corti M., Loy A., Naylor G.J.P., Slice D.E. (Eds.) *Advances in Morphometrics*. NY: Plenum Press, 1996. P. 23–49.  
[https://doi.org/10.1007/978-1-4757-9083-2\\_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4757-9083-2_3)
- Klingenberg C.P., Froese R.* A multivariate comparison of allometric growth patterns // *Syst. Biol.* 1991. V. 40. № 4. P. 410–419.  
<https://doi.org/10.1093/sysbio/40.4.410>
- Klingenberg C.P., Zimmermann M.* Static, ontogenetic, and evolutionary allometry: a multivariate comparison in nine species of water striders // *Am. Nat.* 1992. V. 140. № 4. P. 601–620.  
<https://doi.org/10.1086/285430>
- Kruskal J.B.* Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis // *Psychometrika*. 1964. V. 29. P. 1–27.  
<https://doi.org/10.1007/BF02289565>
- Kryštufek B., Lužnik M., Buzan E.V.* Mitochondrial cytochrome b sequences resolve the taxonomy of field mice (*Apodemus*) in the western Balkan refugium // *Acta theriol.* 2012. V. 57. P. 1–7.  
<https://doi.org/10.1007/s13364-011-0045-x>
- Ray N., Currat M., Excoffier L.* Intra-deme molecular diversity in spatially expanding populations // *Mol. Biol. Evol.* 2003. V. 20. № 1. P. 76–86.  
<https://doi.org/10.1093/molbev/msg009>
- Robinson N., Regetz J., Guralnick R.P.* EarthEnv-DEM90: A nearly-global, void-free, multi-scale smoothed, 90 m digital elevation model from fused ASTER and SRTM data // *ISPRS J. Photogramm. Remote Sens.* 2014. V. 87. P. 57–67.  
<https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2013.11.002>
- Rogers A.R., Harpending H.* Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences // *Mol. Biol. Evol.* 1992. V. 9. P. 552–569.
- Ronquist F., Huelsenbeck J.P.* MRBAYES3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // *Bioinformatics*. 2003. V. 19. P. 1572–1574.
- Scrucca L., Fop M., Murphy T.B., Raftery A.E.* Mclust 5: Clustering, classification and density estimation using Gaussian finite mixture models // *R J.* 2016. V. 8. № 1. P. 289–317.  
<https://doi.org/10.32614/rj-2016-021>
- Shepard R.N.* The analysis of proximities: Multidimensional scaling with an unknown distance function. I // *Psychometrika*. 1962. V. 27. P. 125–140.  
<https://doi.org/10.1007/BF02289630>
- Stirling A.* A general framework for analysing diversity in science, technology and society // *J. R. Soc. Interface*. 2007. V. 4. P. 707–719.  
<https://doi.org/10.1098/rsif.2007.0213>
- Villesen P.* FaBox: An online toolbox for FASTA sequences // *Mol. Ecol. Notes*. 2007. V. 7. № 6. P. 965–968.  
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01821.x>
- Yasuda S.P., Vogel P., Tsuchiya K., Han S.H., Lin L.K., Suzuki H.* Phylogeographic patterning of mtDNA in the widely distributed harvest mouse (*Micromys minutus*) suggests dramatic cycles of range contraction and expansion during the mid- to late Pleistocene // *Can. J. Zool.* 2005. V. 83. № 11. P. 1411–1420.  
<https://doi.org/10.1139/z05-139>

## Genetic and Morphological Variability of the Small Wood Mouse (*Apodemus (Sylvaemus) uralensis*, Rodentia) in the North Caucasus

F. A. Tembotova<sup>1</sup>, A. Yu. Puzachenko<sup>1, 2</sup>, A. Kh. Amshokova<sup>1</sup>,  
E. P. Kononenko<sup>1</sup>, and M. M. Emkuzheva<sup>1, #</sup>

<sup>1</sup> Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories Russian Academy of Science,  
I. Armand str., 37a, Nalchik, 360051 Russia

<sup>2</sup> Institute of Geography Russian Academy of Science, Staromonetny per. 29, Moscow, 119017 Russia

#e-mail: emkuzheva\_m@mail.ru

The genetic and morphological variability of the southern form of the European chromosomal race of the small wood mouse *Apodemus (Sylvaemus) uralensis* (Pallas, 1811) in the North Caucasus was studied. The results of the sequence analysis of the cytochrome b gene fragment from 9 geographical samples from the western, central and eastern parts of the North Caucasus indicate a low degree of their genetic isolation with a relatively high diversity of haplotypes. Analysis of morphological variability revealed high variety: three morphological groups were identified. Representatives of all three or two groups were found in the same geographical samples, but their distribution did not conform to the hypothesis of random occurrence. Based on indirect evidence, hypotheses about possible causes of the observed features of regional small forest mouse biodiversity are formulated, which require verification in the course of future studies. In particular, we hypothesised that in the Late Pleistocene (130–11.7 thousand cal yr BP) there were several isolated populations in the region that could have been sources of species diversity in the Holocene.

**Keywords:** small wood mouse, *Apodemus (Sylvaemus) uralensis*, cytochrome b (*cyt b*), mitochondrial DNA, skull, morphospace, biological diversity, North Caucasus

## ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ФИТОМАССЫ В ЗАПОВЕДНОМ СТЕПНОМ ЛАНДШАФТЕ (НА ПРИМЕРЕ БУРТИНСКОЙ СТЕПИ, ЗАПОВЕДНИК “ОРЕНБУРГСКИЙ”)

© 2023 г. А. В. Хорошев\*, А. П. Ашихмин\*, @

\* Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, географический факультет,  
Ленинские горы, д. 1, Москва, 119991 Россия

@E-mail: avkh1970@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.09.2023 г.

После доработки 11.10.2023 г.

Принята к публикации 12.10.2023 г.

По результатам применения метода “анализа горячих пятен” по материалам 51 космоснимка Landsat на примере участка “Буртинская степь” заповедника “Оренбургский” описана динамика ареалов положительных аномалий фитомассы относительно окрестности радиусом 300 м. Цель исследования – установить зависимость изменчивости ареалов повышенной фитомассы от ландшафтной структуры и гидротермических условий. Установлено, что переключение фитоценозов переходных зон от степного к луговому типу функционирования обеспечивается варьированием соотношения ксерофитов и мезофитов в зависимости от колебаний гидротермических условий. Повторяемость и площадь положительных аномалий фитомассы в днищах ложин коррелирует с их площадью на частично залесенных склонах, что указывает на позитивную роль лесной растительности в устойчивости притока влаги в днища. В обезлесенных водосборах солнечных склонов площадь положительных аномалий фитомассы определяется запасом снеговой влаги, а в водосборах северных склонов – осадками теплого периода. Решающее значение для наиболее устойчивых положительных аномалий фитомассы имеют показатели конвергенции влаги и вогнутость рельефа, а не площадь водосбора.

*Ключевые слова:* степь, NDVI, анализ горячих пятен, ареал, динамика, рельеф, гидротермические условия

DOI: 10.31857/S1026347023600796, EDN: GTSIWB

Трудоемкость определения фитомассы долгое время сдерживало исследование ее пространственной организации. Временные ряды были получены на серии модельных площадок в разных ландшафтных зонах, что позволило создать фундаментальные сводки как о балансе фитомассы, так и о ее географических различиях (Базилевич, 1993; Титлянова и др., 2018). Однако лишь с ростом доступности материалов космической съемки и с разработкой вегетационных индексов, прежде всего – нормализованного разностного вегетационного индекса (NDVI) как индикатора зеленой фитомассы, в последние два десятилетия появилась возможность оценивать тренды биопродуктивности и получить континуальную картину пространственного варьирования зеленой фитомассы в глобальном, региональном и локальном масштабах.

Традиционно основным направлением применения NDVI является исследование многолетней динамики продуктивности разных зон в связи с климатическими трендами (Михайлов и др.,

2010; Спивак и др., 2017; Гусев, 2020). Помимо интерпретации NDVI как индикатора собственно зеленой фитомассы с некоторыми поправками на сезонный и погодный аспекты его информативности и экранирующую роль мортмасс (Lyle *et al.*, 2013; Nagy *et al.*, 2018; Хорошев и др., 2023), растет интерес к информативности его сезонного хода и временной изменчивости. Например, установлена информативность сезонного хода NDVI для идентификации и классификации разных типов растительности (Senay, Elliott, 2000; Адамович и др., 2017; Терехин, 2017). Количественные показатели амплитуды изменчивости NDVI привлекались в качестве критерия секвестрационного потенциала экосистем (Мячина и др., 2022). Установлена зависимость фитопродукционного процесса от снегоудерживающей роли разных типов фитоценозов (Шинкаренко, 2015).

В то же время отмечено, что при оценках фитомассы (особенно на сельскохозяйственных угодьях) посредством вегетационных индексов редко учитываются ландшафтные особенности тер-

ритории (почвенный покров, морфометрические характеристики), которые существенно влияют на особенности развития растений (Рулев и др., 2015). Среди ландшафтных и геоботанических факторов варибельности сезонной динамики NDVI наиболее подробно исследовались экспозиция склона (Шинкаренко и др., 2019; Донгак и др., 2022) и проективное покрытие (Терехин, 2019). Показана индикативная роль NDVI для прогнозного цифрового картографирования химических и физических свойств почв, различающаяся в зависимости от условий рельефа (Гопп и др., 2017; Савин и др., 2015).

Динамика ареалов с различными запасами фитомассы исключительно важна для распознавания резких и постепенных, стабильных и пульсирующих границ ландшафтных комплексов (Хорошев, 2022). В ландшафтоведении традиционно при проведении границ между природными комплексами приоритет отдавался структурным признакам, которые часто фиксируются по единовременным полевым наблюдениям, т.е. по одному “кадру” из длинного «фильма» о жизни геосистемы (Сочава, 1978), что может приводить к ошибочным решениям. Добавление функционально-динамических признаков, в частности – о динамике различий фитомассы между смежными территориями, позволит более строго и аргументированно различать ядра типичности, экотоны, зоны пластичного функционирования (с переключением между режимами соседних комплексов).

Динамика ареалов повышенных или пониженных значений фитомассы и устойчивость к сезонным гидротермическим колебаниям обычно оценивается путем визуального анализа полей NDVI во временном ряду снимков (Колотухин и др., 2018); однако более достоверные результаты могут быть получены с помощью геостатистических методов. Одним из таковых является метод “анализа горячих (холодных) пятен” (Hot (Cold) Spots Analysis), который позволяет на основании статистики Гетиса-Орда выявлять достоверные скопления значений, отличающихся от некоторой определенной исследователем окрестности.

Метод Hot Spots Analysis довольно популярен в социально-географических и медико-географических исследованиях. Например, показана его эффективность для исследований кластеризованности заболеваемости и медицинских учреждений (Siljander *et al.*, 2022; Kuznetsov *et al.*, 2020; Архипова, Черногубова, 2019; Vallarta-Robledo *et al.*, 2021), демографических показателей (Khan *et al.*, 2017; Добрякова, Добряков, 2021), преступности (Liu *et al.*, 2023; Nemeth *et al.*, 2014). В геологии метод применяется при изучении кластеризации очагов землетрясений (Chandra *et al.*, 2023; Бондаренко, Любимова, 2020). В ландшафтных и экологических исследованиях метод пока применя-

ется редко. В частности, он апробирован в исследованиях скоплений морских млекопитающих (Девликамов, Тепляшина, 2022), гидрохимической обстановки (Добрякова и др., 2020). Метод применялся для исследований пространственно-временной организации фитопродукционного процесса в результате изменений водообеспеченности после сооружений дамб в области муссонного климата (Nallan *et al.*, 2015), динамики зеленых зон как фактора формирования городских островов тепла (Ranagalage *et al.*, 2018), для оценок неопределенности результатов моделирования потоков углерода по структуре землепользования (Li *et al.*, 2016). Была продемонстрирована результативность анализа горячих пятен для определения скорости восстановления степного режима фитопродукционного функционирования после прекращения распашки (Khoroshev, 2021) и для индикации ландшафтных экотонов с переменным режимом функционирования (Хорошев, 2022).

Положительные аномалии (“горячие пятна”) зеленой фитомассы (ПАФ) характеризуют положение, размеры и конфигурацию растительных сообществ, структура и функционирование которых в данный момент отличается от окружения повышенной фитомассы благодаря некоторым постоянным или временным локальным ландшафтными факторам. Хорошо известно, что в фитоценозе часто есть виды-пациенты, которые могут становиться доминантами или просто развивать большую фитомассу в отдельные благоприятные периоды (Работнов, 1992). Отсутствие (или исчезновение по сравнению с предшествующим периодом) “горячего пятна” – это необязательно индикатор малой фитомассы; это может означать примерно одинаковую фитомассу (большую или малую) в смежных сообществах. Например, мезофитное сообщество в днище лощины степной зоны может поздней весной и в начале лета не отличаться по фитомассе от соседних ксерофитных сообществ на склонах в силу достаточного почвенного увлажнения после снеготаяния. После пожара также на некоторое время может происходить выравнивание значений фитомассы между экологически контрастными геотопами; положительной аномалии нет. Важно, что статистика Гетиса-Орда, используемая для выделения “горячих” и “холодных” пятен, распознает не единичные “выдающиеся” точки, а их кластеры, т.е. близкое соседство высоких значений. Это позволяет рассматривать положительные аномалии фитомассы не как “точечное” биотическое явление (например, случайное пятно высокопродуктивной нитрофильной растительности после кратковременного нарушения), а как следствие некоторого фактора “географического” масштаба (фациального, урочищного и др.), который проявляется благодаря определенному сочетанию

нию геолого-геоморфологических и гидрологических условий.

В заповедной степи в качестве такого сильного локального фактора в летний период чаще всего выступает избыточное или достаточное почвенное увлажнение, а в весенний – раннее (по сравнению со смежными фитоценозами) прогревание почвы. При небольших площадях водосбора поверхностный сток возникает лишь в весенний период на короткий срок; в остальное время фитомасса контролируется почвенной влагой.

В статье проверяется гипотеза, что характеристики ареалов положительных аномалий фитомассы в степной зоне индицируют наличие или отсутствие (в зависимости от гидротермических условий) внутрпочвенных потоков влаги, т.е. латеральной связи между урочищами склонов и днища. Цель исследования – установить зависимость изменчивости ареалов повышенной фитомассы от ландшафтной структуры и гидротермических условий. Последовательно решались задачи: выявить зависимость повторяемости положительных аномалий фитомассы от видового состава фитоценоза; установить их ландшафтную приуроченность; выявить зависимость сезонного хода площади аномалий фитомассы от ландшафтных и гидротермических условий.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проведено на участке государственного заповедника “Оренбургский” “Буртинская степь” (рис. 1). На территории преобладает моноклиналиное залегание пластов осадочных пород. Современный денудационный холмисто-увалистый рельеф района начал формироваться в донеогеновое время на месте аккумулятивной равнины (Чибилёв, 1996). Абсолютные отметки на участке колеблются от 420.9 м (плато Муелды) до 230 м (отметка тальвега балки Белоглинка). Буртинская степь лежит в континентальном секторе подзоны типичных степей на междуречье левых притоков Урала рек Урга-Буртя и Бурля в ландшафте предгорной глубокорасчленённой структурно-эрозионной возвышенной равнины, сложенной пермо-триасовыми осадочными породами моласовой формации, в сочетании с карстовыми котловинами на месте соляно-гипсовой структуры, выполненными юрскими озерными суглинками, с типичными разнотравно-типчаково-залесско-ковыльными степями на южных черноземах (Еремеева, 2010; Хорошев и др., 2013). Заповедный режим существует с конца 1980-х гг. В растительном покрове наиболее распространены залесскоковыльные степи, часто встречаются сообщества овсецовой, степномятликовой, типчаковой, мохнато-грудницевой и ковыльковой формаций; нередки степи с кустарниками, кустарниковые степи и заросли кустарников, с участием *Amygdalus nana*,

*Cerasus fruticosa*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Caragana frutex*, *Spiraea crenata*, *Spiraea hypericifolia*; по берегам ручьев и в местах близкого залегания грунтовых вод формируются луга и черноольшанники; по балкам встречаются осиновые и березово-осиновые колки (Калмыкова, 2012).

Для получения информации о динамике пространственного варьирования зеленой фитомассы составлен временной ряд космических снимков с радиометрической коррекцией: всего 51 космоснимок Landsat 5 и Landsat 8 с разрешением 30 м за период с 2010 по 2020 годы с апреля по октябрь. Для каждого срока рассчитаны значения NDVI для 50418 пикселей, охватывающих 4538 га. Для даты в период полевых наблюдений (21.06.2022) рассчитан также влажностный индекс NDWI. Средствами ГИС ArcMap 3.0 растровое изображение NDVI для каждого срока переведено в векторный точечный формат. Для выявления и анализа областей с повышенной или пониженной (относительно некоторой фоновой окрестности) фитомассой в ГИС ArcMap 3.0 был применен метод анализа горячих пятен. По статистике Getis-Ord Gi для 51 срока для каждого пикселя была оценена достоверность возникновения положительных аномалий фитомассы (“горячих пятен”, ПАФ) относительно окрестности с радиусом 300 м при настройке Inverse Distance Squared, которая позволяет уменьшить вклад более дальних пикселей в расчет. По результатам расчета в программе Statistica 7.0 построены карты вероятностей (т.е. повторяемости в долях 1) возникновения горячих или холодных пятен при уровне значимости  $p = 0.10$  и менее.

Для каждого срока была рассчитана доля положительных аномалий фитомассы (ПАФ) от площадей днища ложины и склонов 20 малых водосборов, из которых 5 расположены на южном склоне массива Южный Кармен, а 15 – на северном и западном склонах массива Муелды. Рассчитаны коэффициенты корреляции Спирмена ( $K_{sp}$ ) в пределах каждого бассейна между долями положительных аномалий фитомассы в урочищах днищ и склонов, выделенных согласно ландшафтной карте А.П. Еремеевой (Хорошев и др., 2013). Рассчитаны описательные статистики повторяемости ПАФ для каждого типа фитоценоза и каждого вида урочищ.

Полевая верификация расчетов по дистанционным материалам включала комплексные описания заранее намеченных площадок. Выбирались смежные пиксели с различными вероятностями возникновения ПАФ. Выполнялось комплексное описание рельефа (генезис мезоформы, микроформы, уклон, экспозиция), почв (мощности, цвет гранулометрический состав горизонтов) и фитоценоза (видовой состав, обилие видов, проективное покрытие и высота ярусов), собирались укосы надземной рас-



**Рис. 1.** Положение в системе физико-географического районирования (красный квадрат) (а) и космический снимок (б) участка “Буртинская степь” государственного заповедника “Оренбургский” в Беляевском районе Оренбургской области. Источники: (а) – Национальный атлас России, (б) – портал Google Earth Pro.

тительной биомассы с площадки  $50 \times 50$  см, затем определялись сырая и сухая зеленая фитомасса и масса подстилки. Кроме того, проведены комплексные описания видового состава фитоценозов, почв и рельефа на 359 площадках, представляющих все виды фитоценозов и варианты форм рельефа Буртинской степи. Названия растений определялись по работе (Рябинина, Князев, 2009).

Путем построения линейных графиков в программе Statistica 7.0 установлен типичный годовой ход NDVI и площади аномалий фитомассы для типов фитоценозов. По цифровой модели рельефа с разрешением 30 м рассчитаны непараметрические коэффициенты корреляции Спирмена между повторяемостью ПАФ в пикселях и морфометрическими свойствами рельефа, рассчитанными в ГИС SAGA GIS 7.4 (топографические позиционные индексы TRI и индексы расчлененности TRI для окрестностей с радиусом 90, 150, 210, 270, 330, 390, 450 м, индексы конвергенции, площадь водосбора, топографический индекс влажности, уклон, вертикальная и плановая кривизны, относительная позиция на склоне, превышение над тальвегом).

По данным метеостанции Беляевка рассчитаны гидротермические показатели холодного сезона и теплого периода до даты съемки: среднемесячные температуры и осадки, сумма осадков холодного и теплого периодов, гидротермический коэффициент Селянинова (отношение удесятеренной суммы осадков к сумме активных температур за период. Зависимость повторяемости ПАФ от гид-

ротермических показателей оценивалась по коэффициентам корреляции Спирмена.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Зависимость повторяемости положительных аномалий фитомассы от видового состава фитоценоза*

Полевые наблюдения, проведенные в июне 2022 г., пришлось на месяц с пониженными относительно среднемноголетних значений температурами ( $18.9^\circ\text{C}$  при среднем  $20.2^\circ\text{C}$ ) и осадками (11 мм при среднем 32 мм). Предшествующий месяц также был более холодным, но значительно более влажным, по сравнению со среднемноголетними значениями. Значения NDVI в пределах Буртинской степи варьировали в интервале 0.05–0.53, что отражает широкий диапазон условий почвенного увлажнения в зависимости от рельефа, освещенности, расположения зон разгрузки грунтовых вод (табл. 1). NDVI и влажностный индекс NDWI содержат практически идентичную информацию (коэффициент корреляции Спирмена 0.95) при несколько меньшей тесноте связи в диапазоне NDVI менее 0.3 ( $K_{sp} = 0.85$ ) и очень высокой при NDVI более 0.3 ( $K_{sp} = 0.97$ ).

Полевая верификация и ландшафтно-геоботаническая интерпретация разной повторяемости положительных и отрицательных аномалий фитомассы проведена в переходной зоне между луговыми и степными урочищами в приустьевой части балки “Белоглинка”, расположенной в пределах низменной денудационно-аккумулятивной

**Таблица 1.** Средние значения и стандартное отклонение значений NDVI в видах сообществ Буртинской степи 21 июня 2022 г.

Вид сообщества	Средний NDVI	Стандартное отклонение NDVI
Степи петрофитные южных склонов инееватопырейно-залесскоковыльно-типчаковые со спиреей и эфедрой	0.25	0.04
Степи ксерофитные австрийскопопынно-грудницево-типчаково-залесскоковыльные пологоувалистых равнин	0.23	0.03
Степи мезоксерофитные плато и пологих подгорных шлейфов ковылково-попынно-типчаково-залесскоковыльные	0.24	0.03
Степи мезоксерофитные северных склонов ядовитоястребинково-типчаково-залесскоковыльные со спиреей и раkitником	0.26	0.03
Степи мезоксерофитные водосборных понижений и лощин мятликово-таволгово-типчаково-ковыльные со спиреей и раkitником	0.29	0.03
Степи мезоксерофитные водосборных понижений и слабоврезанных ложбин понтийскопопынно-кострецово-типчаково-залесскоковыльно со спиреей и раkitником	0.33	0.04
Луга днищ лощин марьянниково-девясилово-таволгово-кострецовые закустаренные, местами с порослью осины	0.35	0.04
Луга днищ лощин ползучепырейно-понтийскопопынно-солонечниково-вейниково-кострецовые	0.39	0.05
Колки днищ и нижних частей склонов глубоко врезанных лощин березово-осиновые таволгово-кострецово-вейниковые	0.44	0.05

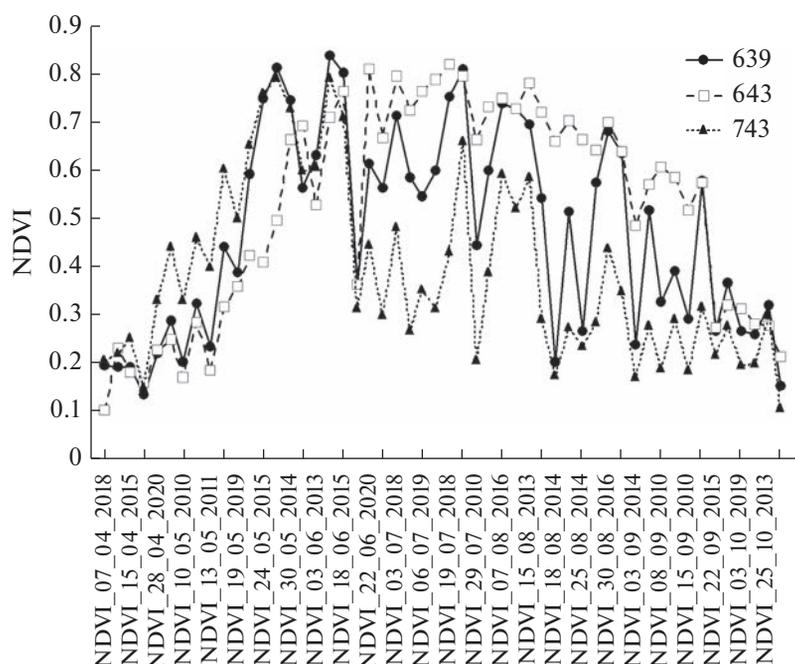
равнины с фоновыми значениями зеленой фитомассы 43–48 ц/га. Коэффициент корреляции между значениями NDVI и измеренной зеленой фитомассой в июне 2022 г. составил 0,58. Коэффициент корреляции Спирмена между сухой и влажной фитомассой составляет 0.78. В пределах пологоувалистой равнины в ксерофитных степях при сходных зеленых фитомассах NDVI существенно ниже (0.22–0.26), чем в мезоксерофитных степях приустьевой части балки Белоглинка (0.30–0.36), что обусловлено более низким проективным покрытием – 50–65% против 70–90%). Проективное покрытие вносит более существенный вклад в формирование NDVI, чем высота травостоя и видовое богатство. При одинаковых фитомассах завышению NDVI способствует повышенное обилие *Artemisia armeniaca*, *A. pontica*, *Agropyron repens*, *Galatella rossica*, *Sanguisorba officinalis*, *Fragaria viridis*, а занижению NDVI – повышенное обилие *Festuca valesiaca* и *Koeleria gracilis*. Предыдущими исследованиями в типичностепных сообществах было установлено, что в зависимости от месяца ведущий вклад в NDVI вносит фитомасса либо злаков, либо разнотравья, но показатель отражает не только зеленую фитомассу, но и ее соотношение с массой ветоши и подстилки (Хорошев и др., 2023).

Выявлены следующие особенности сезонного хода аномалий фитомассы.

В тростниковом сыролуговом сообществе “холодное пятно” пониженной фитомассы стабильно держится в течение мая и только в самом конце мая превращается в ПАФ (повторяемость в долях единицы – 0.57), которое сохраняется в течение всего лета и осени в годы с любой влажностью, включая экстремально сухой 2010 г. ПАФ на фоне смежных ксерофитных и мезоксерофитных сообществ сохраняется, несмотря на резкое падение NDVI от августа к октябрю (от 0.8 до 0.2).

Для кострецового (с *Agropyron repens*, *Sanguisorba officinalis*) лугового сообщества в годовом ходе NDVI характерен пик значений в конце мая и начале июня с медленным спадом к концу лета (рис. 2, т. 639). Ярко выраженное сильное межгодовое варьирование в течение всего теплого периода отражает колебание условий увлажнения от луговых до степных и соответствующее регулярное появление и исчезновение положительных аномалий. ПАФ на фоне окружающих степных сообществ (повторяемость 0.45) формируется во второй декаде мая и существует в течение лета и осени, изредка исчезая (например, в жарком сухом августе 2014 г.). В экстремально жарком 2010 г., несмотря на летнее сокращение фитомассы, площадка принадлежала “луговой” аномалии.

В хвощово-кострецово-ковыльном луговостепном сообществе переходной зоны холодное пятно, связанное с замедленным снеготаянием и прогреванием почвы, исчезает в третьей декаде мая. Летом



**Рис. 2.** Годовой ход вегетационного индекса NDVI для сообществ с разной повторяемостью положительных аномалий фитомассы: кострцевого лугового (точка описания 639), кострцево-типчаково-ковыльного (т. 643), тонконогово-типчаково-ковылкового (т. 743). Подписаны каждое второе измерение NDVI (из массива 51 снимка Landsat) в порядке возрастания номера суток от начала года.

наличие ПАФ (повторяемость 0.11) определяется гидротермическими условиями года: существует во влажном 2015 и 2016 (когда возрастает доля мезофитов), исчезает в сухом 2019 (когда возрастает доля ксерофитов). Однако в экстремально жаркий сухой 2010 г. продолжала существовать ПАФ как следствие близкого соседства с переувлажненной ложтиной.

В кострцево-типчаково-ковыльном мезоксерофитном степном сообществе, в отличие от кострцевого, пик вегетации смещается на вторую половину июня с последующим более медленным спадом при меньшем диапазоне межгодового варьирования (рис. 2, т. 643). ПАФ (повторяемость 0,06) может возникать в апреле и мае за счет эфемероидов. Летом в большинстве случаев не отличается от степного фона.

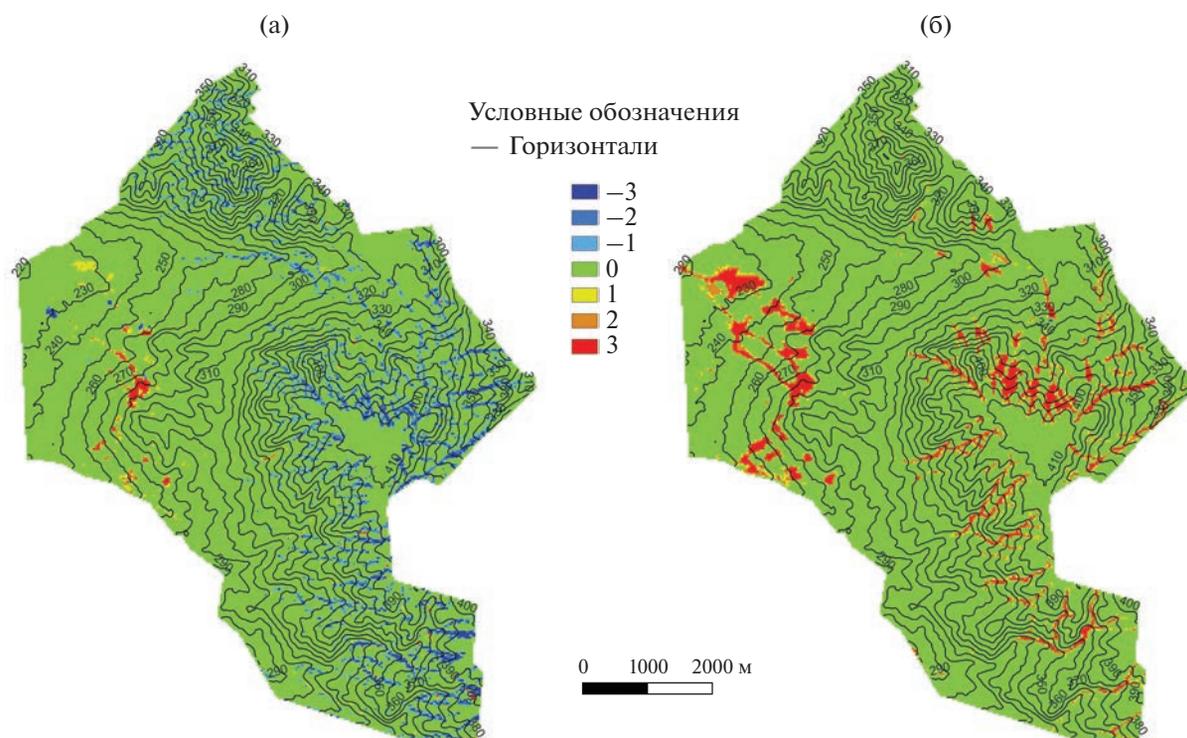
В тонконогово-типчаково-ковылковом разреженном ксерофитностепном сообществе наиболее хорошо выражен типично степной ход NDVI с пиком в начале июня и резким последующим спадом (рис. 2, т. 743). ПАФ может возникать в самом начале апреля, но в мае-июле и сентябрь-октябре устойчиво “холодное пятно” пониженной фитомассы. В конце августа фитомасса может не отличаться от фоновой.

Сопоставление данных о видовом составе фитоценозов 359 площадок и повторяемости ПАФ в соответствующих пикселях показало, что пластич-

ный режим функционирования с повторяемостью положительных аномалий зеленой фитомассы 0.4–0.6 (т.е. с чередованием степного и лугового режима) характерен для фитоценозов с повышенным обилием следующих видов (необязательно встречающихся совместно): *Spiraea crenata*, *Artemisia armeniaca*, *Artemisia pontica*, *Bromopsis inermis*, *Dianthus andrzejowskianus*, *Elytrigia repens*, *Festuca valesiaca*, *Filipendula vulgaris*, *Galium boreale*, *Hieracium virosum*, *Poa transbaikalica*, *Sanguisorba officinalis*, *Seseli libanotis*, *Serratula gmelinii*, *Stipa zalesskii*, *Xanthoselinum alsaticum*.

#### *Распространение и ландшафтная приуроченность положительных аномалий фитомассы*

Особенностью территории является значительная удаленность двух групп сообществ с постоянно повышенным увлажнением, контрастных по отношению к степному фону: березово-осиновых колков в глубоковрезанных ложинах низкогорного массива Муелды и вейниково-кострцевых и тростниковых лугов в приустьевой части балки Белоглинка. Это хорошо видно по расположению положительных аномалий зеленой фитомассы в летний период (рис. 3б). Положительные аномалии фитомассы в летний период ожидаемо наблюдаются в днищах ложин и водосборных понижениях, реже — на пологих склонах (рис. 3б). Согласно непараметрическим коэффи-



**Рис. 3.** Пространственное распределение положительных (“горячие пятна”) и отрицательных (“холодные пятна”) аномалий зеленой фитомассы 15 апреля 2015 г. (а) и 19 июля 2015 г. (б). Индексы “1”, “2”, “3” – уровни значимости 0,10, 0,05 и 0,01 соответственно, для положительных аномалий; индексы “–1”, “–2”, “–3” – то же для отрицательных аномалий; “0” – отсутствие аномалий.

циентам корреляции Спирмена повторяемость ПАФ определяется индексом конвергенции ( $K_{sp}$  до  $-0.42$ ), который коррелирует с топографическим позиционным индексом ТРІ. Во всех бассейнах определяющее значение имеет рельеф в окрестности 210–270 м ( $K_{sp}$  до  $-0.46$ ), что примерно соответствует расстоянию от тальвега до локального водораздела с соседним бассейном. При этом не обнаружена ожидаемая зависимость от площади водосбора и топографического индекса влажности.

Наиболее устойчивые положительные аномалии свойственны тростниковым и осоковым лугам, а также черноольшанникам и березово-осиновым колкам. На склонах и выровненных поверхностях вероятность заметно ниже, а на гребнях вероятность приближается к 0. Характерной чертой ландшафта являются разрывы в полосе положительных аномалий фитомассы в лощинах, что означает непостоянство латеральных связей между верхними и нижними их течениями. Бассейны южного склона массива Кармен отличаются гораздо более слабой зависимостью повторяемости ПАФ от рельефа, по сравнению с северным склоном массива Муелды.

Отрицательные аномалии фитомассы наиболее характерны для разреженных разнотравно-

типчачково-залесскоковыльных степей низкой слаборасчлененной денудационно-аккумулятивной равнины.

#### *Зависимость сезонного хода площади ареалов положительных аномалий фитомассы от ландшафтных и гидротермических условий*

Площади положительных и отрицательных аномалий зеленой фитомассы варьируют в течение года. В апреле (рис. 3а) после обычной по температурам малоснежной зимы положительные аномалии наблюдаются в основном на субгоризонтальных и выпуклых формах рельефа, где снег уже сошел, почва быстро прогрелась, и началась вегетация. Перепад высот почти в 200 м проявляется в более раннем начале вегетации в низменных позициях, где формируются первые положительные аномалии, в основном за счет эфемероидов (*Pulsatilla patens*, *Adonis volgensis*, *Fritillaria ruthenica*, *Gagea minima*, *Tulipa biebersteiniana*). В вогнутых позициях, в частности в глубоковрезанных лощинах массивов Муелды и Южный Кармен, в это время еще лежит снег или полностью отсутствует зеленая фитомасса, что соответствует отрицательным аномалиям (рис. 3а). В летний период по мере иссушения возвышенных позиций, закономерность меняется. В увлажняемых грунтовыми водами и

частично затененных лощинах или в местах разгрузки грунтовых вод с лесными, кустарниковыми, луговыми или луговостепными фитоценозами формируются ПАФ, а в выпуклых позициях с типичными или петрофитными степями – отрицательные аномалии (в некоторые засушливые годы) или, в обычные по увлажнению и температурам годы, фитомасса в пределах фонового диапазона, (рис. 3б).

В августе, когда вклад злаков в фитомассу уменьшается, контрасты между более влагообеспеченными лощинами и более иссушенными пригребневыми позициями увеличиваются, что объясняет рост площади ПАФ. В ксерофитных сообществах выпуклых позиций рельефа в это время увеличивается фитомасса грудницы шерстистой (*Galatella villosa*) и полыней (*Artemisia marschalliana*, *Artemisia austriaca* и т.д.), т.е. видов с меньшей яркостью листьев (с сизоватым оттенком).

Наиболее стабильными участками с ПАФ являются урочища с березово-осиновыми колками в вогнутых позициях рельефа и в нижней части склонов. Однако площадь этих ПАФ может летом увеличиваться, что может быть интерпретировано как рост фитомассы смежных мезоксерофитных степей на склонах. С другой стороны, этот эффект может быть связан и с уменьшением фитомассы в сообществах верхних выпуклых частей склонов. В любом случае сообщества склонов, смежные с колками, функционируют в такие периоды иначе, чем степные сообщества выше по склону, т.е. отклоняются от обычного степного режима.

Ареалы ПАФ в лощинах могут во влажные периоды “расползаться” от днищ на склоны. Фитоценозы нижних и средних частей склонов увеличивают свою фитомассу и становятся по зеленой фитомассе больше похожими на луг, чем на степь. В водосборе 103 (рис. 4) площадь ПАФ довольно велика за счет березово-осиновых колков. Однако в некоторые годы это правило нарушается, в частности весной. Весной 2010 и 2011 гг. ареалы ПАФ возникали на степных гребнях при одновременно большой фитомассе в днище лощины. Весной 2015 года ПАФ на гребнях отсутствовали. Анализ гидротермических параметров показал, что ПАФ в выпуклых приводораздельных позициях возникают в годы с низким количеством осадков холодного периода (малоснежная зима), что способствует быстрому прогреву почв и ранней вегетации по сравнению с вогнутыми и затененными позициями. При влажной весне (2015 г.) и после многоснежной зимы (2020 г.) фитомасса формировалась относительно равномерно на гребнях и склонах, и ПАФ на гребнях не возникали, а существовали только в притальвеговых позициях. К концу мая (24.05.2015) зеленая фитомасса степей

уже примерно одинакова на гребнях и склонах, поэтому ПАФ отсутствует.

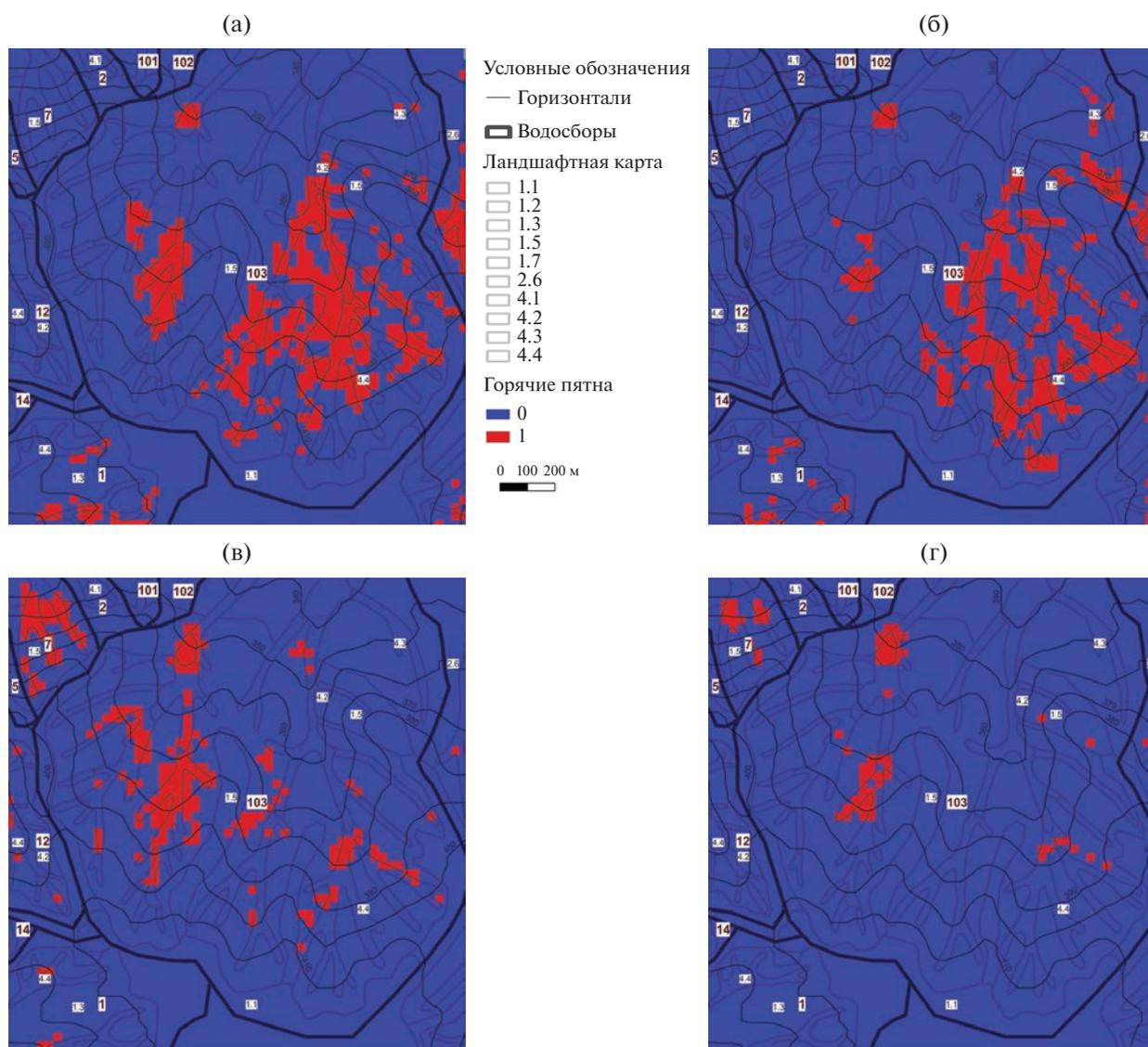
Водосборы склонов противоположащих массивов Кармен и Муелды неодинаково чувствительны к гидротермическим параметрам. Длина полосы ПАФ в водосборах №№ 11 и 15 (южный склон массива Кармен) достоверно коррелирует с количеством осадков холодного периода, а в водосборах северного склона Муелды №№ 8, 9 и 12 – от суммы осадков теплого периода. ГТК Селянинова не имеет достоверных связей с длиной полосы ПАФ.

Отличительной особенностью водосборов южного склона массива Кармен (№№ 11, 17), в отличие от северного склона Муелды, является отсутствие достоверной корреляции между площадью ПАФ на склонах и в днище: наблюдались изменения в площадях и конфигурации ПАФ в днище при практически отсутствующих изменениях в водосборе. В то же время водосборы с сильной положительной достоверной корреляцией ( $K_{sp} > 0.75$ ) площадей ПАФ на склонах и в днище сосредоточены на северном и западном склонах склона массива Муелды. Они выделяются наибольшей долей (около 12%) лесных колков с мезофитными сообществами. В водосборах с недостоверной связью доля колков не превышает 7%.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наличие положительных аномалий фитомассы объясняется двумя группами причин. Во-первых, на фоне степных сообществ площадь и конфигурация положительных аномалий и длительность их существования в теплый период указывают на отсутствие дефицита почвенного увлажнения вследствие притока грунтовых вод. С этим связано сохранение или наращивание фитомассы мезофитными или ксеромезофитными сообществами в типичный для степей период летнего перерыва вегетации. Во-вторых, положительные аномалии могут индцировать асинхронность начала вегетации в зависимости от снежности зимы и температуры весны: на выпуклых водоразделах и южных склонах из-за раннего таяния снега развивается значительная фитомасса эфемероидов, в то время как в днищах лощин и на теневых склонах долго лежит и тает снег. Задержке вегетации способствует и кустарниковый покров в вогнутых позициях рельефа, который задерживает снег, сдуваемый метельным переносом с возвышенных поверхностей и способствует формированию устойчивого запаса влаги в почвах.

По повторяемости положительных и отрицательных аномалий фитомассы на фоне типичных степей можно идентифицировать сообщества, которые обладают устойчивостью-пластичностью, т.е. способностью переходить из одного устойчивого состояния структуры и функционирования в



**Рис. 4.** Межгодовая динамика положительных аномалий фитомассы в водосборе. Даты съемки: а – 10.05.2010, б – 13.05.2011, в – 24.05.2015, г – 05.05.2020. 0 – территории с фоновой фитомассой, 1 – положительные аномалии фитомассы (“горячие пятна”). Черными линиями показаны границы водосборов. Номера урочищ даны по Хорошеву и др. (2013: 1.1 – плоская поверхность плато, сложенная элювиальными суглинками под разнотравно-типчачково-ковыльковыми степями на маломощных и среднемощных южных черноземах; 1.2 – плоские и слабонаклонные поверхности гребней, сложенных элювиальными и делювиальными суглинками под разнотравно-типчачково-залесскоковыльнo-степномятликовыми степями на черноземах южных очень маломощных суглинистых сильнокаменистых; 1.3 – узкие гребни, склоны и водосборы ложбин, сложенные суглинистым с щебнем и галькой элювием и делювием под разнотравно-типчачково-залесскоковыльными степями на черноземах южных маломощных сильнокаменистых; 1.5 – гребни, склоны и водосборы ложбин, сложенные суглинистым элювием под разнотравно-типчачково-степномятликово-залесскоковыльными степями на маломощных южных черноземах каменистых; 1.7 – узкие гребни, склоны и водосборы ложбин, сложенные суглинистым с щебнем и галькой элювием и делювием под ковыльковыми, степномятликовыми и овсецовыми степями на черноземах южных очень маломощных суглинистых сильнокаменистых; 2.6 – увалисто-волнистая наклонная равнина с разнотравно-типчачково-залесскоковыльными и разнотравно-степномятликовыми степями на очень маломощных черноземах южных суглинистых каменистых; 4.1 – неглубокие ложбины, выполненные суглинистым делювием, под разнотравно-типчачково-ковыльными с вейником закустаренными степями на маломощных и среднемощных черноземах южных суглинистых; 4.2 – ложбины, выполненные суглинистым делювием, под разнотравными, злаково-разнотравными и разнотравно-злаковыми степями и кустарниками на среднемощных черноземах южных суглинистых; 4.3 – ложбины, выполненные суглинистым делювием и аллювием, под кустарниками с березовым и осиновым подростом на лугово-черноземных суглинистых почвах; 4.4 – балки, выполненные суглинистым делювием и ложковым аллювием под березово-осиновыми байрачными колками на лугово-черноземных суглинистых почвах.

другое (Гродзинский, 2014): они могут “переключаться” со степного типа функционирования (с потерей фитомассы и летним перерывом в вегетации) на луговой (с наращиванием или сохранением фитомассы) в более влажные периоды.

Статистический анализ связей между повторяемостью положительных аномалий фитомассы и морфометрическими характеристиками рельефа показал, что лесные и кустарниковые сообщества с устойчивыми положительными аномалиями относительно степного фона формируются не там, где собирается много влаги с водосбора, а там, где существует наиболее вогнутый глубоковрезанный сектор долины. По всей видимости, основное значение имеет возможность накопления снега и медленное его таяние и испарение летней влаги ввиду затененности. Слабые корреляции повторяемости положительных аномалий с площадью водосбора и топографическим индексом влажности свидетельствуют об отсутствии накопительного механизма для влагообеспеченности почв к нижней части бассейна. Причинами могут служить: фильтрация в водопроницаемые наклонные пласты, перехват влаги лесными сообществами среднего течения и нижних частей склонов, усиленное испарение с пологих незатененных поверхностей при выходе за пределы возвышенных массивов.

Существенное различие в тесноте связи между повторяемостью ПАФ и рельефом следует связывать с более сильным испарением с южных склонов массива Кармен, по сравнению с северным склоном массива Муелды. Кроме того, исследование показало возможность перетекания влаги между бассейнами по наклонным пластам. Об этом свидетельствуют слабые корреляции между площадями ПАФ на склонах и в днище водосборных бассейнов. Более сильное летнее испарение в водосборах южного склона массива Кармен практически исключает сток влаги со склонов, и поэтому летние осадки никак не влияют на длину сплошной полосы ПАФ в днища лощин. В то же время зимние осадки становятся единственным фактором изменчивости полосы ПАФ. На северном склоне массива Муелды с частичной залесенностью водосборов, наоборот, летние осадки более активно участвуют в подземном стоке и поэтому определяют интенсивность разгрузки в днищах и, соответственно длину полосы ПАФ. При уменьшении доли лесных сообществ уменьшается подземный сток и ослабевает латеральная связь между склонами и днищами.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Метод “анализа горячих (холодных) пятен”, опирающийся на статистику Гетиса-Орда, позволяет эффективно выявлять сезонную и межгодовую динамику площади, конфигурации и дли-

тельности существования аномалий фитомассы, индицирующих локальные отклонения режима фитопродукционного функционирования от фоновых условий.

2. Переключение фитоценозов переходных зон со степного на луговой тип функционирования, что соответствует повторяемости положительных аномалий 40–60% от количества сроков, обеспечивается варьированием соотношения ксерофитов и мезофитов в зависимости от колебаний гидротермических условий.

3. Повторяемость возникновения и площадь положительных аномалий фитомассы в днищах лощин и частично залесенных водосборах теневых склонов коррелирует с площадью таковых на склонах, что указывает на позитивную роль лесной растительности в формировании латерально-го внутриводосборного притока влаги в днища.

4. В обезлесенных водосборах южных склонов площадь положительных аномалий фитомассы определяется в основном запасом снеговой влаги, а в водосборах северных склонов — осадками теплого периода.

5. Решающее значение для формирования лесных и кустарниковых сообществ, формирующих наиболее устойчивые положительные аномалии фитомассы, имеют показатели конвергенции влаги и вогнутость рельефа, а не площадь водосбора.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках Госзадания географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова № 121051300176-1 “Факторы и процессы пространственно-временной организации природных и антропогенных ландшафтов”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адамович Т.А., Кантор Г.Я., Ашихмина Т.Я., Савиных В.П. Анализ сезонной и многолетней динамики вегетационного индекса NDVI на территории государственного природного заповедника “Нургуш” // Теоретическая и прикладная экология 2018. № 1. С. 18–24.
- Архипова О.Е., Черногубова Е.А. “Горячие точки” заболеваемости злокачественными новообразованиями в Ростовской области: пространственно-временной анализ // Экология. Экономика. Информатика. Серия: Системный анализ и моделирование экономических и экологических систем. 2019. Т. 1. № 4. С. 207–211
- Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с.
- Бондаренко Н.А., Любимова Т.В. Линеаментный анализ пространственного поля сейсмичности Северо-Западного Кавказа // Региональные географические исследования: Сборник научных трудов. Т. 13. Краснодар: Кубанский государственный университет, 2020. С. 31–38.

- Гопп Н.В., Нечаева Т.В., Савенков О.А., Смирнова Н.В., Смирнов В.В. Индикационные возможности NDVI в прогнозом картографировании свойств пахотного горизонта почв склоновых позиций на юге Западной Сибири // Почвоведение. 2017. № 11. С. 1377–1389.
- Гродзинский М.Д. Ландшафтная экология. К.: Знання, 2014. 550 с.
- Гусев А.П. Изменения NDVI как индикатор динамики экологического состояния ландшафтов (на примере восточной части Полесской провинции) // Вестник ВГУ, Серия: География. Геоэкология. 2020. № 1. С. 101–107.
- Девликамов Э.Р., Тепляшина М.А. Горячие точки морских млекопитающих в приполярной Арктике // Современная наука, общество и образование: актуальные вопросы, достижения и инновации. Т. 1. Пенза: Наука и просвещение, 2022. С. 232–234.
- Добрякова В.А., Добряков А.Б. Анализ миграционных процессов в Тюменской области // Географический вестник. 2021. № 1(56). С. 42–52.
- Добрякова В.А., Москвина Н.Н., Жегалина Л.Ф. Статистика Getis-Ord  $G_i^*$  при обработке многолетних данных содержания углеводов в бассейне реки Большой Балык // Геодезия и картография. 2020. Т. 81. № 5. С. 54–64.
- Донгак Д.А.-С., Монгуш А.В., Монгуш Ч.Б., Чулдум Ш.О. Дистанционное изучение сезонной динамики вегетационного индекса (NDVI) растительного покрова массива Монгун-Тайга // Самарский научный вестник. 2022. Т. 11. № 4. С. 22–29.
- Еремеева А.П. Пространственные масштабы проявления факторов дифференциации ландшафтов Буртинской степи (Оренбургье) // Вестник Московского университета, серия 5 география. 2012. № 4. С. 48–53.
- Калмыкова О.Г. О растительном покрове Госзаповедника “Оренбургский” // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14. № 1(4). С. 1024–1026.
- Колотухин А.Ю., Бармин А.Н., Валов М.В., Синцов А.В. Исследование сезонной динамики индекса NDVI на территории Богдинско-Баскунчакского заповедника // Ученые записки Крымского федерального университета им. В.И. Вернадского. География. Геология. Т. 4 (70). 2018. № 1. С. 131–140.
- Михайлов Н.Н., Михайлова Л.А., Харламова Н.Ф., Лхагвасурэн Ч. Использование временных рядов вегетационного индекса NDVI для мониторинга растительного покрова степной зоны Западной Сибири // Научные ведомости. Серия Естественные науки. 2010. № 15 (86). Вып. 12. С. 25–33.
- Мячина К.В., Керимов И.А., Дубровская С.А., Ряхов Р.В., Щавелев А.Н. Безбородникова Р.М. Анализ секвентрационного потенциала геосистем на основе расчетов NDVI по спутниковым данным // Известия вузов “Геодезия и аэрофотосъемка”. 2022. Т. 66. № 5. С. 60–72.
- Работнов Т.А. Фитоценология. Москва: Изд-во МГУ, 1992. 350 с.
- Рулев А.С., Юферев В.Г., Юферев М.В. Геоинформационное картографирование и моделирование эрозионных ландшафтов. Волгоград: ВНИАЛМИ, 2015. 153 с.
- Рябинина З.Н., Князев М.С. Определитель сосудистых растений Оренбургской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 268 с.
- Савин И.Ю., Танов Э.Р., Харзинов С. Использование вегетационного индекса NDVI для оценки качества почв пашни (на примере Баксанского района Кабардино-Балкарии) // Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 2015. Вып. 77. С. 51–65.
- Сочава В.Б. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 320 с.
- Спивак Л.Ф., Батырбаева М.Ж., Витковская И.С., Муратова Н.Р., Исламгулова А.Ф. Пространственно-временные особенности изменения состояния степной растительности Казахстана по данным спутниковой съемки // Экосистемы: экология и динамика. 2017. Т. 1. № 3. С. 116–145.
- Терехин Э.А. Распознавание залежных земель на основе сезонных значений вегетационного индекса NDVI // Компьютерная оптика. 2017. Т. 41. № 5. С. 719–725.
- Терехин Э.А. Сезонная динамика проективного покрытия растительности агроэкосистем на основе спектральной спутниковой информации // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2019. Т. 16. № 4. С. 111–123.
- Титлянова А.А., Базилевич Н.И., Шмакова Е.И., Снытко В.А., Дубынина С.С., Магомедова Л.Н., Нефедьева Л.Г., Семенов Н.В., Тишков А.А., Ти Тран, Хакимзянова Ф.И., Шатохина Н.Г., Кыргыс Ч.О., Самбуу А.Д. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. Новосибирск: ИПА СО РАН, 2018. 110 с.
- Хорошев А.В. Функционально-динамический подход к исследованию ландшафтных границ // Региональные исследования. 2022. № 3. С. 60–70.
- Хорошев А.В., Еремеева А.П., Мерекалова К.А. Оценка межкомпонентных связей в Степном и таежном ландшафтах с учетом изменяемой пространственной единицы // Известия Русского географического общества. 2013. Т. 145. № 3. С. 32–42.
- Хорошев А.В., Калмыкова О.Г., Дусаева Г.Х. Оценка индекса NDVI как источника информации о наземной фитомассе в степях // Исследование Земли из космоса. 2023. № 3. С. 27–43.  
<https://doi.org/10.31857/S020596142303003X>
- Чибилёв А.А., Паршина В.П., Мусихин Г.Д., Рябинина З.Н., Самигуллин Г.М., Немков В.А., Классен Д.В., Павлейчик В.М., Сергеев А.Д. Степной заповедник “Оренбургский”. Екатеринбург: Уральское отделение РАН, 1996. 76 с.
- Шинкаренко С.С. Анализ динамики пастбищных ландшафтов в аридных условиях на основе нормализованного вегетационного индекса (NDVI) // Известия Нижневолжского агроуниверситетского комплекса: наука и высшее профессиональное образование. 2015. № 1 (37). С. 110–114.
- Шинкаренко С.С., Бодрова В.Н., Сидорова Н.В. Влияние экспозиции склонов на сезонную динамику вегетационного индекса NDVI посевных площадей //

- Известия Нижневолжского агроуниверситетского комплекса: Наука и высшее профессиональное образование. 2019. № 1(53). С. 96–105.
- Chandra S.P., Saha A., Chowdhuri I., Ruidas D., Chakraborty R., Roy P., Shit M. Earthquake hotspot and coldspot: Where, why and how? // *Geosystems and Geoenvironment*. V. 2. Issue 1. 2023. 100130.
- Khan D., Rossen L.M., Hamilton B.E., He Y., Wei R., Dienes E. Hot spots, cluster detection and spatial outlier analysis of teen birth rates in the U.S., 2003–2012 // *Spatial and Spatio-temporal Epidemiology*. V. 21. 2017. P. 67–75.
- Khoroshev A.V. Dynamics of phytoproductive functioning of low-mountain steppe landscapes of the Southern Urals // *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 2021. V. 817. 012046.
- Kuznetsov A., Sadovskaya V. Spatial variation and hotspot detection of COVID-19 cases in Kazakhstan, 2020 // *Spatial and Spatio-temporal Epidemiology*. 2021. V. 39. 100430.
- Li Z., Liu S., Zhang X., West T.O., Ogle S.M., Zhou N. Evaluating land cover influences on model uncertainties – A case study of cropland carbon dynamics in the Mid-Continent Intensive Campaign region // *Ecological Modelling*. 2016. V. 337. P. 176–187.
- Liu Y., Cheng Z., Li X. How to prevent and control community risks? Identifying community burglary risk hotspots based on time-space characteristics // *J. Safety Science and Resilience*. 2023. V. 4. Issue 2. P. 130–138.
- Lyle G., Lewis M., Ostendorf B. Testing the temporal ability of Landsat imagery and precision agriculture technology to provide high resolution historical estimates of wheat yield at the farm scale // *Remote Sensing*. 2013. V. 5. P. 1549–1567.
- Nagy A., Fehér J., Tamás T. Wheat and maize yield forecasting for the Tisza river catchment using MODIS NDVI time series and reported crop statistics // *Computers and Electronics in Agriculture*. 2018. V. 151. P. 41–49.
- Nallan S.A., Armstrong L.J., Tripathy A.K., Teluguntla P. Hot spot analysis using NDVI data for impact assessment of watershed development // 2015 International Conference on Technologies for Sustainable Development (ICTSD-2015), Feb. 04–06, 2015, Mumbai, India. P. 1–6.
- Nemeth S.C., Mauslein J.A., Stapley C. The primacy of the local: Identifying terrorist hot spots using geographic information systems // *J. Politics*. 2014. V. 76. № 2. P. 304–317.
- Ranagalage M., Estoque R.C., Zhang X., Murayama Y. Spatial changes of urban heat island formation in the Colombo District, Sri Lanka: implications for sustainability planning // *Sustainability*. 2018. V. 10. 1367.
- Senay G.B., Elliott R.L. Combining AVHRR-NDVI and landuse data to describe temporal and spatial dynamics of vegetation // *Forest Ecology and Management*. 2000. V. 128. P. 83–91.
- Siljander M., Uusitalo R., Pellikka P., Isosomppi S., Vapalahti O. Spatiotemporal clustering patterns and sociodemographic determinants of COVID-19 (SARS-CoV-2) infections in Helsinki, Finland // *Spatial and Spatio-temporal Epidemiology*. 2022. V. 41. 100493.
- Vallarta-Robledo J.R., Sandoval J.L., De Ridder D., Ladoy A., Marques-Vidal P., Humair J.-P., Cornuz J., Probst-Hensch N., Schaffner E., Stringhini S., Joost S., Guessous I. Spatial clusters of daily tobacco consumption before and after a smoke-free policy implementation // *Health & Place*. 2021. V. 70. 102616.

## Dynamics of Phytomass Spatial Organization in a Reserved Steppe Landscape: Case Study of Burtynskaya Steppe, Orenburg Reserve

A. V. Khoroshev<sup>1</sup> and A. P. Ashikhmin<sup>1, #</sup>

<sup>1</sup> *Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Leninskiye gory, 1, Moscow, 119991 Russia*

<sup>#</sup> *e-mail: avkh1970@yandex.ru*

The “hot spot analysis” was applied to materials from 51 Landsat satellite images using the example of the “Burtynskaya Steppe” area of the Orenburgsky Nature Reserve, to study the dynamics of areas of positive phytomass anomalies relative to a neighborhood with a radius of 300 m. The purpose of the study was to establish the dependence of the variability of areas of increased phytomass on the landscape structure and hydrothermal conditions. We concluded that the switching of phytocenoses in transition zones from steppe to meadow type of functioning is ensured by varying the ratio of xerophytes and mesophytes depending on fluctuations in hydrothermal conditions. The frequency and area of positive phytomass anomalies in the bottoms of gullies correlates with their area on partially forested slopes, which indicates the positive role of forest vegetation in the stabilization of moisture influx into the bottoms. In deforested catchment areas of the south-facing slopes, the area of positive phytomass anomalies is determined by the supply of snow moisture, and in the catchment areas of north-facing slopes, by warm-period precipitation. The binding factors for the most stable positive anomalies of phytomass are the moisture convergence and the landform concavity rather than the catchment area.

**Keywords:** steppe, NDVI, hot spot analysis, area, dynamics, relief, hydrothermal conditions

## ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ГОРНЫХ ЛЕСОВ ПРИХУБСУГУЛЬЯ (ХР. ХОРЬДОЛ-САРЬДАГ, МОНГОЛИЯ)

© 2023 г. Р. Б. Сандлерский\*, @, Н. М. Петржик\*, Т. Жаргалсайхан\*\*, И. И. Широная\*

\* Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
Ленинский проспект, д. 33, Москва, 119071 Россия

\*\* Ботанический сад-институт АНМ, проспект Энхтайван, д. 54а, Улан-Батор, 13330 Монголия

@E-mail: srobert\_landy@mail.ru

Поступила в редакцию 07.10.2023 г.

После доработки 10.10.2023 г.

Принята к публикации 10.10.2023 г.

Изложены результаты применения термодинамического подхода для исследования функционирования горных лесных биогеоценозов на основе мультиспектральной сканерной съемки Landsat 8 OLI TIRS для ландшафтов северо-западного Прихубсугулья. На примере участка хр. Хорьдол-Сарьдаг рассмотрено пространственно-временное варьирование термодинамических характеристик, рассчитанных в рамках неравновесной модели термодинамики Тсаллиса. На основе метода главных компонент выделены параметры порядка термодинамической системы – инвариантные состояния каждой переменной. Для каждого инварианта оценен вклад рельефа и выделены ведущие морфометрические характеристики, определяющие его пространственное варьирование. Оценен вертикальный градиент температуры в различные сезоны. Показано, что в условиях резко континентального климата термодинамическая система горных лесов имеет три функциональных подсистемы, отвечающие за испарение, тепловое поле и продуктивность. Рост массы древесной растительности увеличивает поглощение энергии и эвапотранспирацию, но уменьшает неравновесность преобразования солнечной энергии.

*Ключевые слова:* поглощенная солнечная энергия, эксергия, приращение информации, рельеф, вертикальный градиент температуры, q-индекс

**DOI:** 10.31857/S1026347023600851, **EDN:** GPNTXA

### ВВЕДЕНИЕ

Сложившаяся практика использования мультиспектральной дистанционной информации подразумевает либо дешифрирование природных комплексов на основе коэффициентов спектральной яркости и их сезонной динамики, либо расчет индексов (вегетационные, почвенные, влажностные) через соотношения отражения в различных каналах. В то же время, любая мультиспектральная съемочная система является инструментом для прямого измерения потоков приходящей и отраженной солнечной радиации, что дает возможность количественной оценки составляющих энергетического баланса биогеоценозов: затрат энергии на эвапотранспирацию, потока тепла в атмосферу, затрат на производство биологической продукции и накопление энергии в виде органического вещества. В мировой и отечественной науке эти потоки и регулирующие их процессы, исследуются на гео- и биофизических стационарах, что позволяет верифицировать полученные оценки на реальных объектах, и используя широкий пространственный охват дистанционной информации

с новых позиций исследовать механизмы взаимодействия биогеоценологического покрова и климата. Многообразие мультиспектральных данных позволило решить последнюю задачу на различных уровнях: от локального (Puzachenko *et al.*, 2013) и регионального (Puzachenko *et al.*, 2016a) до глобального (Puzachenko *et al.*, 2011, 2016б), а накопленные за последние 30 лет ряды съемок дали возможность рассмотреть сезонную (Сандлерский, 2012) и многолетнюю (Сандлерский, Пузаченко, 2014) динамику измеряемых параметров.

Энергетические параметры преобразования солнечной энергии (термодинамические переменные), рассчитываемые по мультиспектральной дистанционной информации имеют функциональные связи с измеримыми свойствами биогеоценозов, установленные для различных ландшафтных условий при натуральных исследованиях: южно-таежные ландшафты Тверской области (Sandler'skiy, Krenke, 2020), горно-таежные леса северо-восточного Прибайкалья (Вантеева и др., 2017), степные ландшафты Белгородской области (Sandler'skiy *et al.*, 2010), сезонно-влажные тропиче-

ские леса южного Вьетнама (Sandlerskiy, 2020). Для Центрально-лесного заповедника (ЦЛГЗ) оценен вклад в термодинамические переменные и их устойчивые состояния (параметры порядка/инварианты) морфометрических характеристик рельефа (Сандлерский и др., 2017), погодных и климатических параметров (например, Сандлерский, 2012), возраста и состава растительности (Сандлерский, Пузаченко, 2014). Полученные переменные и их производные в ряде работ использованы как основа для оценки и картографирования свойств ландшафтного покрова (Пузаченко и др., 2014а), ресурсов (Пузаченко и др., 2012), экосистемных услуг и функций (Пузаченко и др., 2014б). Таким образом, разработанная методология анализа мультиспектральных данных дистанционной информации нашла широкое применение не только в научных исследованиях, но и в теории и практике управления природными ресурсами (Желтухин и др., 2011; Пузаченко и др., 2012), лесном хозяйстве (Пузаченко и др., 2014а), мониторинге окружающей среды (Пузаченко и др., 2014б; Сандлерский, 2017; Мерекалова и др., 2023). В работах Б. И. Горного с соавторами отдельные термодинамические переменные, рассчитываемые в рамках этого подхода, используются в качестве индикатора нарушенности и масштаба экологического ущерба экосистем (Горный и др., 2011, 2013, 2019).

В конечном итоге, развитие дистанционных мультиспектральных измерительных систем должно привести к созданию алгоритмов для интеграции значений термодинамических характеристик между различными сроками съемки и различными сенсорами, включая установленные на БПЛА, измерениями наземных спектрометров (Пузаченко и др., 2016), а также данными измерительных комплексов потоков парниковых газов и энергетических потоков Eddy covariance (flux-tower). С другой стороны, развитие предложенного подхода, по-видимому, должно опираться на переход к неэкстенсивной термодинамике Тсаллиса (Tsallis, 2009), подразумевающей нелинейность и скоррелированность взаимодействия элементов системы и, следовательно, потенциальную возможность количественной оценки устойчивости эко- геосистем. Первые такие оценки осуществлены в наших работах для лесных ландшафтов Русской равнины в локальном (Пузаченко и др., 2019) и среднем (Sandlerskiy *et al.*, 2020) масштабе. Исследования реальных объектов показали, что модель расширенной неаддитивной термодинамики соответствует теоретическим представлениям о работе биогеоценозов, как неравновесных открытых систем, обладающих свойствами самоорганизации и эмерджентности. Таким образом, анализ дистанционной информации на основе информационно-термодинамического подхода позволяет оценить основные особенности про-

странственно-временной динамики биогеоценозов.

В настоящем исследовании рассмотрены термодинамические параметры редких и труднодоступных биогеоценозов – горных лесных ландшафтов северной Монголии, в частности, участок хребта Хорьдол-Сарьдаг, рассчитанные по серии сцен мультиспектральной сканерной съемки Landsat 8 OLI TIRS с пространственным разрешением  $30 \times 30$  м в период 2013–2021. Резко континентальный климат исследуемой территории способствует регулярности и накоплению дистанционной информации, которая в сочетании с экспедиционными исследованиями, осуществляемыми в рамках работ Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ, создают уникальную возможность для расширения наших представлений о работе растительного покрова. Таким образом, целью настоящего сообщения является выделение специфичных черт преобразования солнечной энергии горными лесными биогеоценозами в условиях резко континентального климата. Использование дистанционной информации позволит сравнить динамику термодинамических переменных в разных регионах и, соответственно, выявить специфичность их функционирования в широком диапазоне ороклиматических условий. Соответственно, основными задачами исследования являются: 1) обобщение пространственно-временного варьирования термодинамических переменных путем выделения инвариантов (параметров порядка); 2) количественная оценка вклада рельефа в параметры порядка, как ключевого фактора дифференциации исследуемой территории; 3) оценка зависимости параметров порядка от собственных свойств биогеоценозов.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена для строго охраняемой территории (СОТ) Хорьдол-Сарьдаг ( $50.90^\circ$  с.ш.,  $99.88^\circ$  в.д.), расположенной в пределах одноименного хребта, разделяющего котловину озера Хубсугул и Дархадскую котловину (рис. 1а). Данная охраняемая территория входит в комплекс Улаан-Тайга, состоящий из трех ООПТ (входят также СОТ Тенгиз-Шишгед и Улаан-Тайга) и расположена в самом северном аймаке (области) Монголии – Ховсголе. Высоты в пределах исследуемой территории колеблются в пределах от 1600 м (Дархадская котловина) до 3000 м (гора Хуерн Уул). Коренные подстилающие породы представлены в основном известняками кембрийского периода (Мооге *et al.*, 2017). Данная местность подвергалась оледенению по меньшей мере дважды в течение позднего плейстоцена (Почвенный покров..., 1984). Область характеризуется экстремально континентальным климатом с теплым,

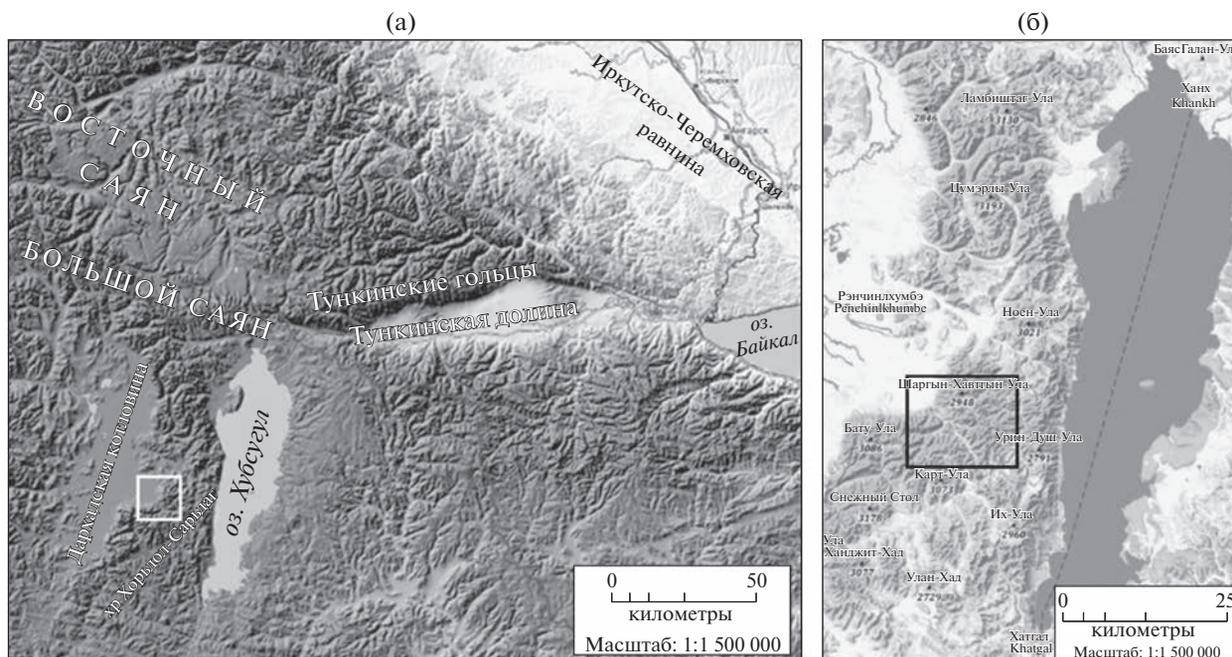


Рис. 1. Географическое положение ключевого участка в мелком (а) и среднем (б) масштабе.

коротким влажным летом и холодной, сухой зимой. Низкая влажность воздуха в весенний период наряду с вымораживанием влаги из верхних горизонтов почв зимой и ветренной погодой в период распада антициклональной области с высоким давлением обуславливает их медленное прогревание (там же). Согласно данным ближайшей метеостанции, расположенной в сомоне Рэнчинлхумбэ (1573 м над ур.м.), в 30 км от участка исследований (рис. 1б) за период с 1975 по 2015 год, среднегодовая температура составляет 6.9°C. Средняя температура января –32.3°C, июля – 13.8°C. Годовое количество осадков равно 263 мм и сильно варьирует от года к году, доходя до 400 мм/год (Энхжаргал, 2020). До 80% осадков поступает в летний период – с июля по август. Территория исследований относится к Прихубсугульскому горно-таежному району (Грубов, 1955). Соответственно, растительные сообщества представляют собой горно-таежные подгольцовые кедровые леса, переходящие в высокогорные луга, в основном на органогенных почвах с многолетнемерзлыми горизонтами. Согласно карте растительности Монгольской республики 1979 года (Карамышева, 1981) для территории характерны “Лиственничные (*Larix sibirica*) и кедрово-лиственничные (*L. sibirica*, *Pinus sibirica*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*) горно-таежные леса на мерзлотно-таежных торфянисто-глееватых почвах”.

Термодинамические параметры преобразования солнечной энергии биогеоценозами рассчитывались по мультиспектральной съемке Landsat 8 OLI TIRS с пространственным разрешением 30 × 30 м по 23-м безоблачным сценам, полученным в период 2013–2021 гг. Параметры использованных сцен, в частности, средние значения приходящей солнечной радиации в каналах съемки сенсора, альbedo и температуры деятельной поверхности для исследуемой территории приведены в табл. 1.

Расчет составляющих энергетического баланса поглощенной солнечной энергии и структурно-информационных характеристик, осуществлялся по методике, предложенной Ю.Г. Пузаченко с соавторами (Пузаченко и др., 2019) в рамках модели неэкстенсивной статистической механики Тсаллиса (Tsallis, 1988, 2009). В ее основе лежит оценка энтропии отраженной солнечной радиации и приращения информации по Кульбаку, которые характеризуют неравномерность спектра отраженной солнечной радиации, зафиксированной сенсором съемочной системы, гипотетическому спектру приходящей солнечной радиации.

Классическая статистическая механика базируется на предположении о линейности взаимодействия между элементами термодинамической системы, то есть, смена состояний описывается как

$$\frac{dy}{dx} = a, \text{ при } y = a + x, \text{ и, соответственно, обратное } x = a - y.$$

Таблица 1. Параметры использованных сцен Landsat 8 OLI TIRS

Месяц	Число	Год	День от начала года (DOY)	Приходящая радиация, Вт/м <sup>2</sup>	Альбедо	Температура, °С
Январь	4	2018	4	28.19	0.46	-16.1
	12	2015	12	29.86	0.38	-10.1
Февраль	5	2018	36	39.96	0.43	-9.6
	14	2018	45	47.31	0.42	-9.1
	16	2016	47	46.02	0.43	-7.5
	24	2019	55	51.16	0.34	-2.3
Март	10	2021	69	62.47	0.39	2.6
Май	28	2018	148	92.37	0.16	29.6
Июнь	30	2015	181	93.99	0.13	34.6
Июль	13	2014	194	92.63	0.12	34.6
	20	2020	202	90.35	0.11	29.6
Август	28	2019	240	80.92	0.11	28.7
	29	2017	241	78.80	0.11	26.7
Сентябрь	15	2014	258	73.05	0.12	20.2
	22	2020	266	67.38	0.20	17.9
	27	2016	271	64.70	0.15	15.2
Октябрь	11	2015	284	57.14	0.25	13.5
	27	2021	300	47.49	0.40	6.9
Ноябрь	5	2015	309	45.16	0.43	-6.0
	17	2017	321	36.47	0.40	-9.3
Декабрь	6	2018	340	29.65	0.38	-20.3
	24	2013	358	27.39	0.44	-14.6
	30	2021	364	27.58	0.42	-9.9

Неэкстенсивная термостатика подразумевает, что в областях далеких от равновесия, в сложных неста-

ционарных системах их элементы могут взаимодействовать нелинейно, в частности экспоненциально:

$$\frac{dy}{dx} = y, \text{ где } y = e^x, \text{ и, соответственно, обратное } x = \ln y.$$

Константино Тсаллис (Tsallis, 1988) ввел в эти соотношения так называемый параметр деформации, определяющий степень нелиней-

ности взаимодействия между элементами и предложил следующее описание динамики системы:

$$\frac{dy}{dx} = y^q, \text{ где } y = (1 + 1 - q)x)^{\frac{1}{(1-q)}} \equiv e_q^x, \quad e_{q=1}^x = e^x \text{ и, обратное}$$

$$y = \frac{x^{1-q} - 1}{1 - q} \equiv \ln_q x, \quad \ln_1 x = \ln x \text{ при } x > 0.$$

В динамической системе параметр  $q = 1 - 1/\rho$ , где  $\rho > 0$  коэффициент корреляции. То есть, чем больше  $q$  превышает единицу, тем больше внутренние корреляции и более организована система. При  $q < 1$  система находится в состоянии дезорганизации. Энтропия в заданной таким образом системе – энтропия Тсаллиса – является обобщенным случаем энтропии Больцмана–Гиббса–Шеннона, в котором вместо классического логарифма введен параметрический логарифм Тсаллиса с индексом  $q$ , который представляет собой вещественное число:

$$S_q = \frac{1 - \sum_{i=1}^n p_i^q}{q - 1},$$

где  $p_i$  – вероятность состояния  $i$ ,  $S_q^{\max} = \ln_q n$  – максимум энтропии при  $p_i = \frac{1}{n}$ , при числе классов  $n$ . При этом для  $q < 0$  необходимо исключить случаи с отрицательной вероятностью. При  $q > 0$   $q$ -энтропия (как и энтропия Больцмана) тем больше, чем меньше разность логарифмов вероятностей соседних энергетических уровней, а при  $q < 0$  – наоборот. В результате максимум энтропии, отвечающей условию равновесия достигается при полном доминировании одного энергетического уровня.

Приращение информации Кульбака, оценивающее расстояние между равновесным и неравновесным состояниями в системе Тсаллиса, есть

$$K_q = \sum_{i=1}^k p_i \frac{(p_i^{\text{out}}/p_i^{\text{in}})^{q-1} - 1}{q - 1}.$$

Исходя из общих представлений, как в классической термодинамике Больцмана-Гиббса, так и в неэкстенсивной термодинамике Тсаллиса баланс системы, поглощающей энергию состоит из свободной энергии (потенциал для совершения полезной работы в системе или эксергия), связанной энергии (энергия не способная совершать работу) и приращения внутренней энергии системы:

$$Bq = EXq + STWq + DUq,$$

где  $Bq$  – баланс поглощенной энергии,  $EX$  – свободная энергия Гиббса/эксергия,  $STWq$  – связанная энергия,  $DUq$  – внутренняя энергия.

Эксергия солнечной радиации в системе Тсаллиса ( $EXq$ ) рассчитывается на основе  $K_q$  также, как и в модели классической термодинамики:

$$EXq = E^{\text{out}} \left( K_q + \frac{(E^{\text{out}}/E^{\text{in}})^{1-q} - 1}{1 - q} \right),$$

где  $E^{\text{out}}$  – отраженная солнечная радиация,  $E^{\text{out}}/E^{\text{in}}$  – альбедо,  $E^{\text{out}} = \sum_{i=1}^k e_i^{\text{out}}$  – сумма отраженной солнечной радиации в каналах,  $E^{\text{in}} = \sum_{i=1}^k e_i^{\text{in}}$  – сумма пришедшей радиации в каналах съемки.

Связанная энергия ( $STW$ ) рассчитывается как

$$STWq = S_q^{\text{out}} TW,$$

$S_q^{\text{out}}$  – энтропия отраженной солнечной радиации,  $TW$  – тепловой поток от деятельности, зафиксированный сенсором съемочной системы (длинноволновый съемочный канал).

Приращение внутренней энергии рассчитывается как:

$$DUq = Bq - EXq - STWq.$$

Таким образом, для каждого пикселя съемки были рассчитаны следующие переменные: поглощенная и отраженная солнечная энергия, альбедо, эксергия солнечной радиации – затраты энергии на эвапотранспирацию ( $\text{вт/м}^2$ ), связанная энергия – диссипация энергии в атмосферу с тепловым потоком и энтропией ( $\text{вт/м}^2$ ), приращение внутренней энергии – аккумуляция энергии в системе в виде углерода ( $\text{вт/м}^2$ ), приращение информации в системе, преобразующей солнечную энергию (нит), энтропия отраженной солнечной радиации (нит),  $q$ -индекс. Также был рассчитан стандартный индекс, характеризующий биологическую продуктивность растительности –  $NDVI$ .

Анализ пространственно-временного варьирования термодинамических переменных осуществлялся на основе представлений об инвариантах или параметрах порядка, согласно которым состояние системы описывается ограниченным числом факторов. Концепция параметров порядка, предложенная в синергетике Германом Хакеном в 1980 году (Хакен, 1980), получила свое развитие в его работе 2001 года “Принципы работы головного мозга” (Хакен, 2001), в которой было обосновано использование для выделения параметров порядка методом главных компонент. Ю.Г. Пузаченко в 2010 г. продемонстрировал тождественность понятия “параметр порядка” понятию “ландшафтный инвариант” по В.Б. Соchau (1978). В дальнейшем методология выделения инвариантов по сериям мультиспектральной съемки, как в виде термодинамических переменных, так и в виде исходных значений отражения в каналах, многократно использовалась для выделения устойчивых во времени пространственных структур термодинамической системы или системы отражения (Сандлерский, 2012; Пузаченко и др., 2019; Байбар и др., 2023). Пространственно-временное варьирование переменных обобщалось методом главных компонент (PCA, varimax normalization) для каждой переменной за 23 срока от-

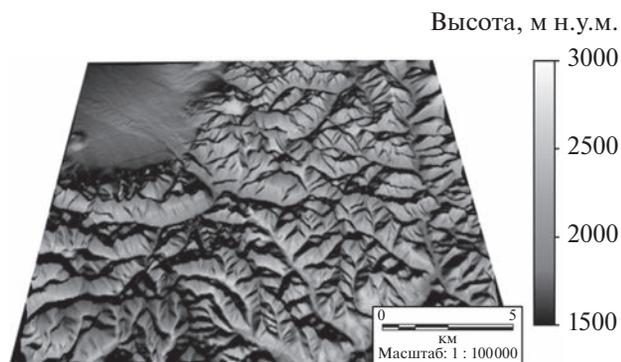


Рис. 2. Цифровая модель рельефа ключевого участка.

дельно, и далее исходя из полученной факторной структуры обобщались в сезонные инварианты термодинамической системы.

Согласно теории, варьирование параметров порядка термодинамической системы в свою очередь определяется так называемыми управляющими параметрами – внешними факторами, под которыми обычно подразумеваются климат, погода, рельеф и состояние растительного покрова. В настоящей работе в качестве управляющих параметров рассмотрены морфометрические характеристики рельефа на различных иерархических уровнях организации и некоторые свойства растительности, полученные в ходе полевых исследований. Иерархические уровни выделялись на основе спектрального анализа цифровой модели рельефа открытого доступа SRTM (USGS EROS Archive..., 2018) с пространственным разрешением  $30 \times 30$  м (рис. 2) по методике, предложенной Ю.Г. Пузаченко с соавторами (2002). Были выделены иерархические уровни с линейными размерами структур: 150, 570, 1110, 1380, 1890, 3030 м. Для каждого из этих уровней были рассчитаны стандартные морфометрические характеристики, отражающие перераспределение тепла влаги рельефом: крутизна, аспект, освещенность с юга/востока, максимальная кривизна, минимальная кривизна, профильная выпуклость, плановая выпуклость, продольная выпуклость, поперечная выпуклость. Влияние рельефа на преобразование энергии оценивалось с помощью множественной регрессии полученных инвариантов от морфометрических характеристик. Полевые измерения свойств биогенезов (комплексные описания почвы и растительности, измерения сумм площадей сечений древостоя и индекса листовой поверхности (leaf area index, LAI) осуществлялись на трансекте длиной 1100 м (с шагом опробования 20 м), заложенном вдоль крутого склона южной экспозиции от 2000 до 2380 м над ур. м. (рис. 3). Трансект в основной своей части проходит через кедровый среднесомкнутый лес (2000–2200 м над ур. м.) и в верхней части склона (2200–2350 м над ур. м.) пе-

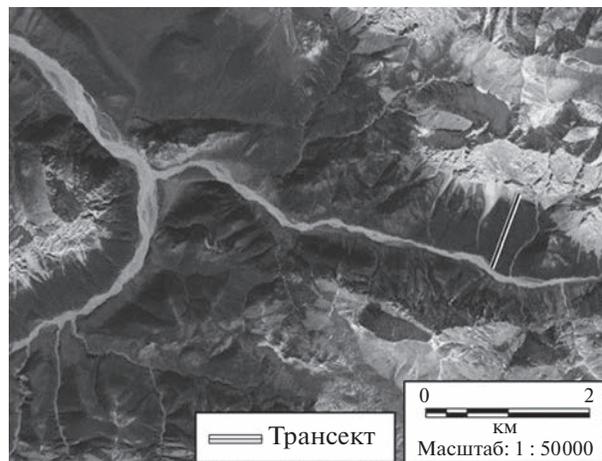


Рис. 3. Положение трансекта с регулярным шагом опробования на фрагменте снимка (Google Maps).

ресекает участок осоково-разнотравно-злаковой пустоши и заканчивается на каменной осыпи.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

На рис. 4а приведен сезонный ход приходящей и поглощенной солнечной энергии, а также составляющих энергетического баланса. В целом баланс и его составляющие соответствуют сезонному ходу приходящей радиации. Таким же образом ведет себя температура деятельной поверхности (табл. 1). На рис. 4б приведен сезонный ход структурно-информационных характеристик, который демонстрирует тот факт, что период активной работы растительного покрова составляет всего порядка ста дней, с начала июня по середину сентября. Индексы, отражающие неравновесность преобразования солнечной энергии, демонстрируют тот факт, что период активной работы растительного покрова начинается в конце мая и заканчивается в конце сентября. Четким количественным показателем, индицирующим сезонные начало и окончание работы биогенеза можно считать переход значения  $q$ -параметра через 1 (рис. 4б).

Метод главных компонент позволил выделить для каждой термодинамической переменной три инвариантных состояния, отражающих зимнее (ноябрь–март), летнее (июнь–сентябрь) и переходное (апрель и октябрь) состояния. Для температурного поля переходного состояния не выделяется. В табл. 2 приведены доли (в процентах) варьирования, описываемого факторами метода главных компонент для поглощенной солнечной энергии и составляющих ее баланса. Естественно, что распределение описываемой доли варьирования между факторами зависит от количества сцен для того или иного сезона. Для всех переменных, кроме связанной энергии, основная доля описываемого инвариантами варьирования

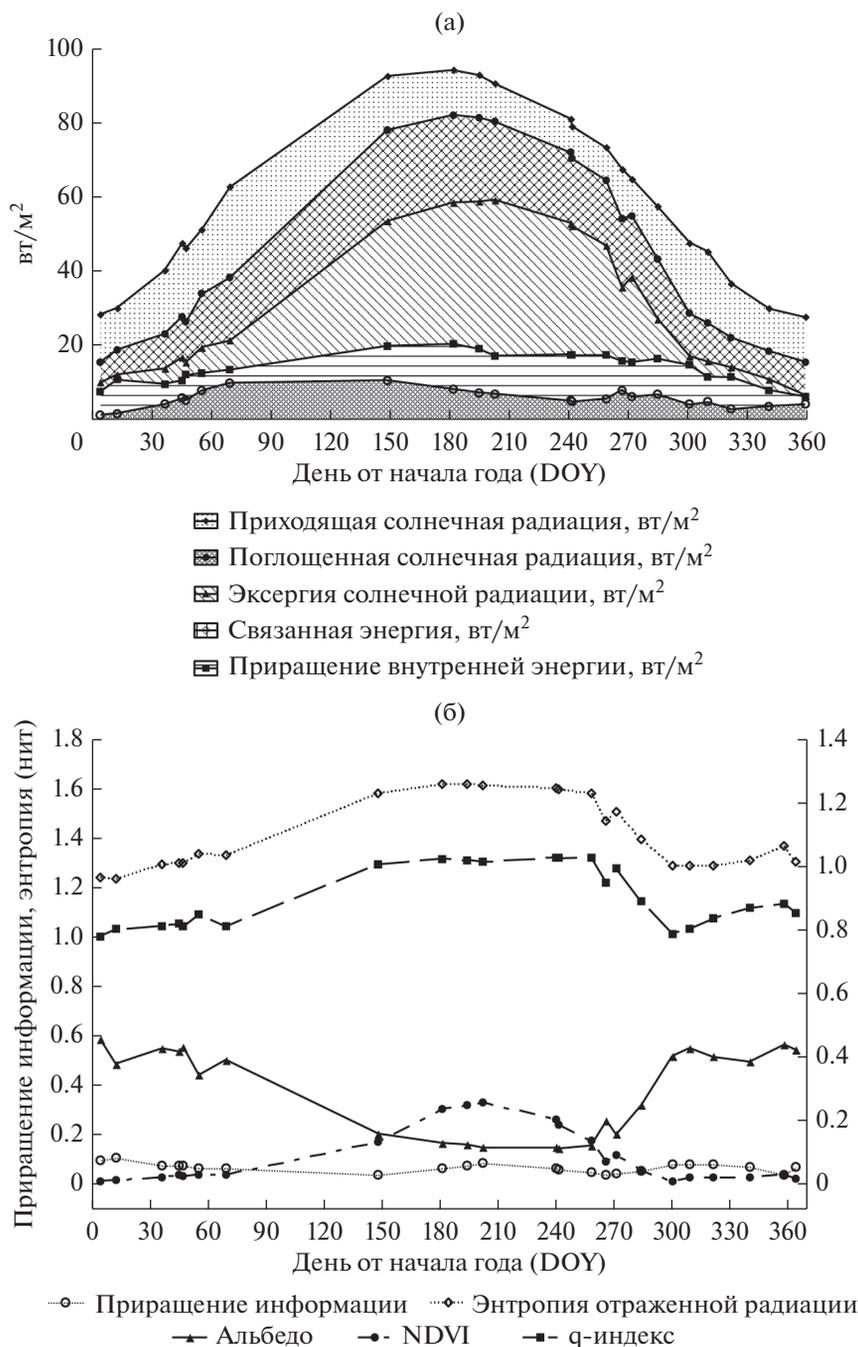


Рис. 4. Сезонный ход термодинамических переменных (средние значения для территории): а – входящая энергия, поглощенная энергия и составляющие ее баланса, б – структурно-информационные характеристики.

переменных (65–70%) приходится на холодный (зимний) период. Летний инвариант описывает 13–16%, инвариант переходного периода – 5–6%. Для приращения внутренней энергии картина несколько иная: зимний инвариант определяет 54% варьирования, а летний – 25%. В целом же три сезонных параметра порядка описывают порядка 85–90% варьирования составляющих баланса поглощенной солнечной радиации.

Доли, описываемого инвариантами варьирования для информационных индексов, индекса продуктивности и температуры приведены в табл. 3. В целом, распределение долей описываемого компонентами варьирования переменных сходно с составляющими баланса поглощенной радиации. При этом для приращения информации и q-индекса доля варьирования, описываемая летним инвариантом значительно выше, чем для остальных

**Таблица 2.** Доли описания сезонными инвариантами поглощенной солнечной энергии и ее составляющих

Инвариант	Поглощенная энергия	Составляющие баланса		
		эксергия	связанная энергия	приращение внутренней энергии
Зимний (октябрь—март)	67.39	65.29	70.65	54.07
Летний (июнь—сентябрь)	13.78	16.71	13.73	25.52
Переходный (март, сентябрь)	5.88	5.37	5.59	4.80
В целом	87.05	87.37	89.97	84.39

**Таблица 3.** Доли описания сезонными инвариантами структурно-информационных характеристик и температуры

Инвариант	Приращение информации	Энтропия	q-индекс	NDVI	Температура
Зимний (октябрь—март)	50.43	64.28	40.65	69.87	67.10
Летний (июнь—сентябрь)	25.35	15.65	22.10	16.59	17.66
Переходный (март, сентябрь)	7.62	5.69	9.00	5.42	—
В целом	83.40	85.62	71.75	91.88	84.76

переменных — 25 и 22%. Также доля описываемого тремя инвариантами варьирования информационно-термодинамических характеристик, в среднем несколько ниже, чем для составляющих баланса.

Для выделения функциональных подсистем термодинамической системы исследуемой территории мы подвергли анализу методом главных компонент сразу все переменные за вегетационный сезон (конец мая—конец сентября). Анализ показал, что выделяются три подсистемы: “поглощенная энергия и затраты энергии на эвапотранспирацию”, “температура, связанная энергия и энтропия” и “структурно-продукционная” (приращение информации, q-индекс и NDVI). Аналогичная картина наблюдается при обобщении летних инвариантов для каждой переменной: получены те же три параметра порядка термодинамической системы.

В зимний период растительный покров минимально активен, поэтому влияние рельефа рассматривалось только для летних инвариантов термодинамических переменных. В табл. 4 обобщены результаты регрессионных моделей инвариантов от морфометрических характеристик. Для альбедо, поглощенной солнечной радиации и составляющих ее баланса уровень детерминации составляет 30–40% и наиболее высок он для эксергии ( $R^2 = 0.48$ ), приращения внутренней энергии ( $R^2 = 0.51$ ) и температуры деятельной поверхности ( $R^2 = 0.63$ ). Вклад рельефа в пространственное варьирование энтропии отраженной солнечной радиации практически отсутствует ( $R^2 = 0.1$ ). Основной вклад рельеф вносит на мезоуровне с линейными размерами структур 570–1380 м, что, в целом соот-

ветствует средней длине склона. Затраты на эвапотранспирацию и производство биологической продукции максимальны на вогнутых низких позициях, а рассеяние тепловой энергии в атмосферу — на выпуклых и высоких. С ростом освещенности растет прежде всего связанная энергия (рассеяние энергии в атмосферу).

Наличие цифровой модели рельефа и серии измерений температуры в тепловом канале позволяет напрямую оценить вертикальный градиент температуры. На рис. 5 приведены типичные сезонные зависимости температуры от высоты для конкретных сроков. Зимой температура с высотой достаточно равномерно возрастает (5а), а поздней весной — равномерно падает (5б). Летом — падает, но более полого чем весной (5в) и, во второй половине осени (5г) относительно не связаны. На рис. 6 приведен сезонный ход вертикального градиента ( $^{\circ}\text{C}/100\text{ м}$ ): летом он близок к 0, весной и осенью — близок к стандартным значениям (1.1 в конце мая и 0.8 во второй половине сентября). В целом полученные оценки и сезонный ход вертикального градиента вполне сопоставим с оценками, полученными путем сопоставления метеорологических данных для сходных климатических условий (Гордеев, 2011).

В табл. 5 приведены коэффициенты корреляции ( $r$ ) между летними инвариантами термодинамических характеристик и отдельными свойствами растительного и почвенного покрова, измеренными на трансекте (даны только характеристики с наиболее высокими и значимыми связями). Масса растительности (в первую очередь древесной, выраженной через сумму площадей сечений древостоя

**Таблица 4.** Вклад морфометрических характеристик рельефа в описание летних инвариантов термодинамических переменных ( $R^2$  – коэффициент детерминации множественной регрессии, в ячейках – знак влияния и линейные размеры иерархических уровней)

Переменная	$R^2$	Высота (знак влияния)	Крутизна	Кривизна		Освещенность	
				мин	макс	юг	восток
Альbedo	0.33	+	570, –1890	– 570		1110	
Поглощенная энергия	0.31	–		570			
Эксергия	0.48	–			570		
Связанная энергия	0.33				–570, –1380	570	1380
Приращение внутренней энергии	0.51	+	– 1890				150
Температура	0.63	–	1110			1110	
NDVI	0.37	–			–1110	570	
Приращение информации	0.30	–	570, –1890			150	
Энтропия	0.09				–570	570	1890
q-индекс	0.31	+	150		570	–570	

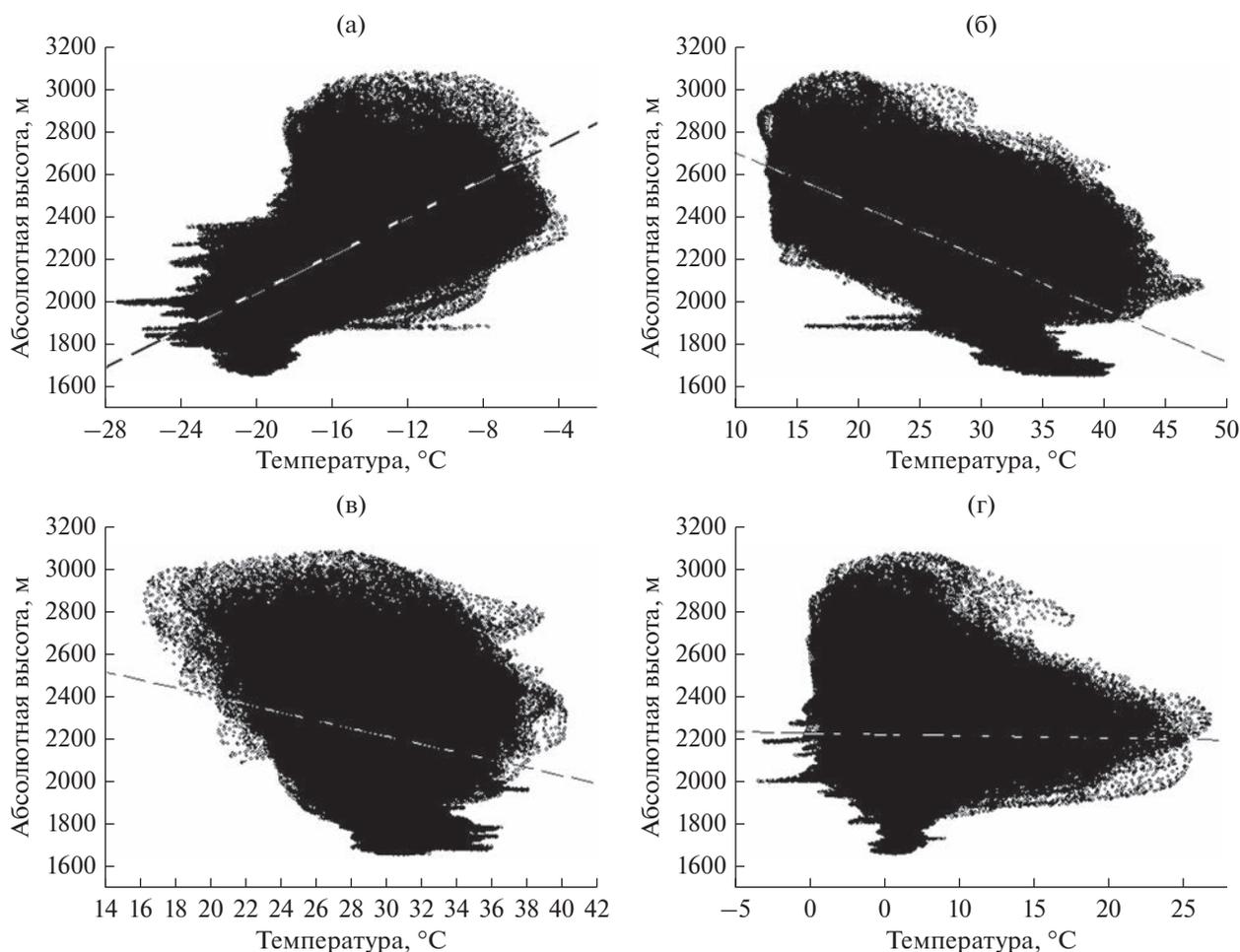
(BSA), индекс листовой поверхности (LAI), сомкнутость древостоя и фитомассу), увеличивает поглощение солнечной энергии, затраты на эвапотранспирацию и соответственно уменьшают связанную энергию и приращение внутренней энергии. С продуктивностью (NDVI) связан только индекс листовой поверхности (чем выше LAI, тем выше NDVI). В то же время, масса древесной растительности увеличивает приращение информации и уменьшает энтропию и q-индекс. Температура деятельной поверхности связана отрицательно с проективным покрытием мохово-лишайникового яруса и, в меньшей степени, с сомкнутостью и фитомассой. С ростом водородного показателя растет поглощение, затраты на испарение, NDVI, и, соответственно, уменьшаются связанная энергия и приращение внутренней энергии, энтропия и q-индекс. Влияние мощности органогенного горизонта в целом не велико ( $r = 0.3$ ) и сходно с влиянием суммы площадей сечений и листового индекса.

**ОБСУЖДЕНИЕ**

Специфика преобразования солнечной энергии в горных биогеоценозах была рассмотрена в рамках термодинамического подхода в работе Ю.В. Вантеевой, Ю.Г. Пузаченко и Р.Б. Сандлерского (2017) для северо-восточного Прибайкалья. Прихубсугулье и Прибайкалье имеют сходный резко континентальный климат, но во втором случае влияние Байкала существенно его смягчает, увеличивая количество зимних осадков. Раститель-

ный покров двух ключевых участков несколько различается. Во-первых, пространственный охват в Прибайкалье меньше, во-вторых, амплитуды высот: для Прибайкалья – 480–1240 м над ур. м., для Прихубсугулья – 1600–3000 м над ур. м. Также стоит отметить, что расчеты для Прибайкалья осуществлялись в рамках модели классической термодинамики, без оценки q-индекса. Впрочем, сравнение термодинамических характеристик, рассчитанных в рамках классической и неэкстенсивной (Тсаллисовской) моделей по одним и тем же сценам для различных территорий (ЦЛГЗ и данный участок), показало, что соотношения между переменными и их пространственно-временное варьирование принципиально не меняются. Различия между ними конечно существуют, что было показано в нашей работе по Центрально-лесному заповеднику (Пузаченко и др., 2019), но представляют собой предмет отдельного исследования на обширном полевом материале, которым для Прихубсугулья мы пока не располагаем (но располагаем для ЦЛГЗ).

В целом, пространственно-временное варьирование составляющих энергетического баланса и отношения между его составляющими подобно для всех территорий, включая и южно-таежные биогеоценозы ЦЛГЗ. Сезонный ход составляющих баланса подчиняется сезонному ходу приходящей солнечной радиации (рис. 4а). Однако взаимоотношения между структурно-информационными характеристиками в существенной степени различаются. Для южно-таежных биогеоценозов характерна прямая обратная зависимость между энтропией



**Рис. 5.** Зависимость температуры деятельной поверхности от абсолютной высоты по цифровой модели рельефа: а – 04.01.2018, б – 28.05.2018, в – 20.07.2020, г – 27.10.2021.

отраженной солнечной радиации и приращением информации по Кульбаку и тесная положительная связь последнего с индексом биологической продуктивности NDVI, а для горно-таежных биогеоценозов такой жесткой связи не наблюдается. Сравнение летних параметров порядка для этих трех типов также демонстрирует различия в их работе. Так, для ЦЛГЗ и Прибайкалья выделяются две подсистемы: “тепловое рассеяние – испарение” и “неравновесность – продуктивность”, а для Прихубсугулья три: “испарение”, “неравновесность – продуктивность” и “тепловое рассеяние”. Таким образом можно утверждать, что температурный режим Прихубсугулья в значительно меньшей степени определяется приходом солнечной радиации, чем для остальных сообществ, а в большей степени господствующей воздушной массой. Эту гипотезу подтверждает сравнение вклада рельефа в инвариант летнего теплового поля для Прихубсугулья и Прибайкалья, которое показало их тождественность, то есть, в обоих случаях коэффициент детерминации составил

0.63. Для оценки влияния теплового режима на преобразование солнечной радиации в 2022 г. на различных участках трансекта нами были заложены пять термолоттеров. Результаты их работы будут получены в 2024 г. Очевидно, что влажность воздуха и количество осадков так же играют важную роль в преобразовании солнечной энергии, однако для оценки их долговременной динамики инструментальными возможностями мы пока не располагаем.

Зависимость термодинамических переменных от свойств растительности Прихубсугулья (табл. 5) в целом соответствует закономерностям, наблюдаемым на других территориях: рост массы древесной растительности увеличивает затраты энергии на эвапотранспирацию, но, как ни странно, практически не влияет на температуру деятельной поверхности. В то же время приращение информации и продуктивность для равнинных ландшафтов обычно уменьшаются с запасом древесины. В рассматриваемом же случае происходит обратное. Отрицательная связь q-индекса с массой

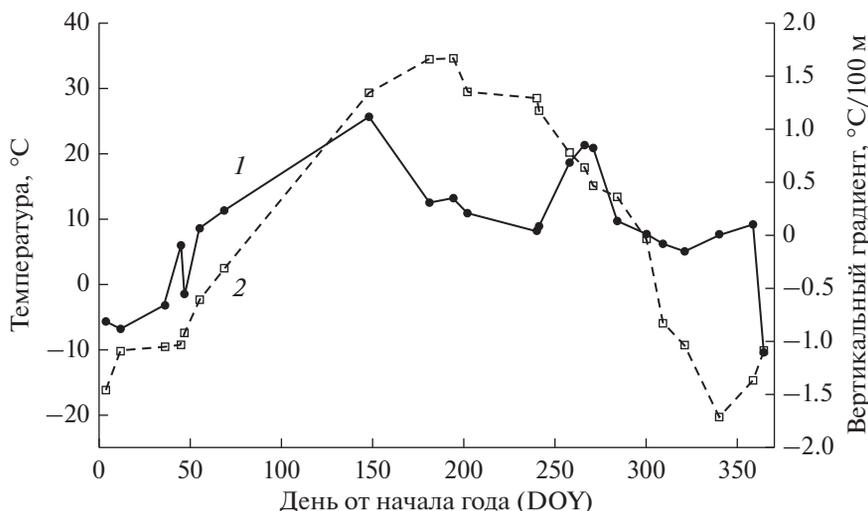


Рис. 6. Сезонный ход вертикального градиента температур: 1 – градиент, 2 – средняя температура для сцены.

древесной растительности в целом соответствует отношениям, наблюдаемым для южно-таежного ландшафта, где он максимален на лугах и минимален в старых еловых лесах (Пузаченко и др., 2019). Учитывая, что при анализе факторной структуры (выделении летних параметров порядка на основе инвариантов всех переменных),  $q$ -индекс, приращение информации и индекс продуктивности определяются одним параметром порядка, который противопоставляет NDVI и приращение информации  $q$ -индексу, возможно все они описы-

вают различные механизмы реакции растительности на изменение погодных условий.

Таким образом анализ пространственно-временного варьирования термодинамических переменных позволяет сделать следующие выводы: 1) термодинамическая система в целом может находиться в трех принципиально устойчивых состояниях – летнем, зимнем и переходном; 2) в системе действуют три функциональные подсистемы: “испарение”, “неравновесность – продуктивность” и “тепловое рассеяние”, в отличие от ис-

Таблица 5. Коэффициенты корреляции ( $r$ ) между летними инвариантами термодинамических характеристик и основными свойствами биогеоценозов, измеренными на трансекте с шагом 20 м (54 точки). BSA – сумма площадей сечений древостоя, LAI – индекс листовой поверхности (leaf area index)

Переменная	BSA	LAI	Сомкнутость древостоя	Сухая фитомасса	Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса	pH	Мощность органогенного горизонта
Альбедо	-0.81	-0.49	-0.72	-0.44	-0.13	-0.48	-0.30
Поглощенная энергия	0.83	0.50	0.72	0.42	0.11	0.49	0.30
Эксергия	0.85	0.51	0.73	0.39	0.08	0.50	0.31
Связанная энергия	-0.85	-0.48	-0.67	0.05	0.32	-0.56	-0.18
Приращение внутренней энергии	-0.85	-0.47	-0.76	-0.37	-0.15	-0.51	-0.33
Температура	0.07	0.26	-0.28	-0.32	-0.59	0.25	-0.28
NDVI	0.18	0.50	0.08	0.22	0.20	0.41	0.03
Приращение информации	0.81	0.63	0.53	0.06	-0.20	0.59	0.16
Энтропия	-0.79	-0.29	-0.78	-0.09	0.07	-0.51	-0.28
$q$ -индекс	-0.85	-0.61	-0.64	-0.11	0.11	-0.58	-0.21

следованных нами ранее регионов; 3) уровень детерминации рельефом термодинамических параметров составляет 30–40% и основной вклад рельеф вносит на мезоуровне; 4) в летний период продуктивность увеличивается с ростом индекса листовой поверхности, а в переходные периоды – с ростом суммы площадей сечений древостоя.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на общую воспроизводимость по сравнению с нашими предыдущими исследованиями, применение методики расчета термодинамических характеристик для резко континентального климата продемонстрировало специфику работы горных биогеоценозов Прихубсугулья. По-видимому, они обусловлены тремя факторами: погодными условиями, орографией и собственно климатом. Последний позволил накопить длинный ряд безоблачных сцен Landsat 4.5 и 7 за период с 1986 по 2011 год (62 сцены), что дает нам возможность в дальнейшем не только попытаться оценить долговременную динамику переменных, но и попытаться на основе данных ближайшей метеостанции подробно исследовать зависимость термодинамических переменных от погоды. Информация с термодатчиков поможет нам оценить, насколько данные метеостанции, расположенной в котловине, соотносятся с варьированием температуры по склону. Для равнинных южно-таежных ландшафтов показано (Пузаченко и др., 2019), что измерения температуры со спутника хорошо коррелируют с данными по метеостанции.

Поскольку в конечном итоге “определенное сочетание термодинамических переменных связано со структурой геосистем, определяемой свойствами растительности, почв и гидротермическим режимом” (Вантеева и др., 2017, стр. 115). Применение информационно-термодинамического подхода для оценки работы биогеоценологического покрова как сложной самоорганизующейся системы в различных ландшафтно-климатических условиях позволит нам в единой системе оценить особенности их функционирования. В этой связи именно исследование ландшафтов Монголии как достаточно репрезентативного региона для Центральной Азии представляется нам весьма информативным как с методической, так и с практической точки зрения.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Коллективу Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ, Зоёо Дамдинжав (Ботанический сад-институт ботаники АНМ), Ксени Ермохиной (ИПЭЭ РАН) за помощь в сборе полевого материала.

Работа выполнена при поддержке РНФ № 22-27-00781.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Байбар С., Пузаченко М.Ю., Сандлерский Р.Б., Кренке А.Н.* Ландшафтные инварианты – параметры порядка динамической системы // Изв. РАН Сер. геогр. 2023. Т. 87. № 3. С. 370–390.  
<https://doi.org/10.31857/S2587556623030056>
- Вантеева Ю.В., Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б.* Оценка термодинамических переменных геосистем северо-восточного Прибайкалья на основе мультиспектральной дистанционной информации // Изв. РАН. Сер. геогр. 2017. № 6. С. 157–174.  
<https://doi.org/10.7868/S0373244417060093>
- Герасимов И.П., Лавренко Е.М.* Основные черты природы Монгольской народной республики // Изв. АН СССР. Сер. Геогр. 1952. № 1. С. 27–48.
- Гордеев И.Н.* Вертикальные градиенты температуры воздуха в бассейне Саяно-Шушенского водохранилища // Вестн. Том. гос. ун-та. 2011. № 346. С. 181–184.
- Горный Б.И., Киселев А.Б., Крицук С.Г., Латыпов И.Ш., Тронин А.А.* Термодинамический подход к спутниковому картированию накопленного экологического ущерба лесных экосистем // Совр. пробл. дист. зонд. Земли из космоса. 2019. Т. 16. № 4. С. 124–136.  
<https://doi.org/10.21046/2070-7401-2019-16-4-124-136>
- Горный В.И., Крицук С.Г., Латыпов И.Ш.* Термодинамический подход для дистанционного картографирования нарушения экосистем // Совр. пробл. дист. зонд. Земли из космоса. 2011. Т. 8. № 2. С. 179–194.
- Горный В.И., Крицук С.Г., Латыпов И.Ш., Храмов В.Н.* Верификация крупномасштабных карт термодинамического индекса нарушения экосистем // Совр. пробл. дист. зонд. Земли из космоса. 2013. Т. 10. № 4. С. 201–212.
- Грубов В.И.* Конспект флоры Монгольской Народной Республики // Тр. монгольской комиссии. Вып. 67. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 308 с.
- Желтухин А.С., Котлов И.П., Кренке А.С., Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б.* Информационное обеспечение устойчивого регионального развития на основе заповедников (опыт Центрально-лесного государственного природного биосферного заповедника) // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2011. Т. 13. № 1(6). С. 1508–1516.
- Карамышева З.В.* Карта растительности монгольской народной республики // Геобот. картогр. 1981. 3–22.  
<https://doi.org/10.31111/geobotmap/1981.3>
- Мерекалова К.А., Харитонова Т.И., Сандлерский Р.Б., Дьяконов К.Н.* Изменение экосистемных функций и их взаимоотношений при развитии постмелиоративного ландшафта Мещёрской низменности // Феномен ландшафтно-географического исследования / Отв. ред. Д.В. Черных. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2023. С. 30–41.  
[https://doi.org/10.53954/9785604788929\\_30](https://doi.org/10.53954/9785604788929_30)

- Мурзаев Э.М.* Монгольская Народная Республика: физико-географическое описание. М.: Географгиз, 1952. 472 с.
- Почвенный покров и почвы Монголии / Ред. И.П. Герасимов, Н.А. Ногина. М.: Наука, 1984. 191 с.
- Пузаченко Ю.Г.* Инварианты динамической геосистемы // Изв. РАН. Сер. геогр. 2010. № 5. С. 6–16.
- Пузаченко Ю.Г.* Ранговые распределения в экологии и неэкстенсивная статистическая механика // Аспекты биоразнообразия: Сб. тр. Зоологического музея МГУ. Т. 54(1). Ч. 1. М.: Т-во научных изданий КМК, 2016. С. 42–71.
- Пузаченко Ю.Г., Байбар А.С., Варлагин А.В., Кренке А.Н., Сандлерский Р.Б.* Тепловое поле южно-таежного ландшафта Русской равнины // Изв. РАН. Сер. геогр. 2019. № 2. С. 51–68.
- Пузаченко Ю.Г., Котлов И.П., Сандлерский Р.Б., Кренке А.Н., Пузаченко М.Ю.* Оценка состояния возобновимых природных ресурсов и окружающей среды на основе дистанционной информации // Использование и охрана природных ресурсов в России. 2012. № 3(123). С. 55–59.
- Пузаченко Ю.Г., Кренке А.Н., Пузаченко М.Ю., Сандлерский Р.Б., Широия И.И.* Оценка термодинамических параметров ландшафтного покрова по мультиспектральным измерениям отраженной солнечной радиации Landsat на основе неэкстенсивной статистической механики // Докл. Акад. наук. 2019. Т. 487(3). С. 310–316. <https://doi.org/10.31857/S0869-56524873310-316>
- Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б., Кренке А.Н., Пузаченко М.Ю.* Мультиспектральная дистанционная информация в исследовании лесов // Лесоведение. 2014. № 5. С. 13–29.
- Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б., Санковский А.Г., Кренке А.Н., Пузаченко М.Ю.* Оценка потенциала обеспечивающих, поддерживающих и регулирующих экосистемных услуг с использованием мультиспектральной дистанционной информации (глобальный и региональный уровни) // Учет и оценка экосистемных услуг (ЭУ) – Опыт, особенно Германии и России / сост. К. Груневальд, О. Бастиан, А. Дроздов, В. Грабовский. Dresden: Bundessamt für Naturschutz, 2014. С. 118–134 (русс./англ.).
- Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б., Широия И.И.* Долговременные мультиспектральные измерения растительных сообществ // Стационарные экологические исследования: Опыт, цели, методология, проблемы организации / Материалы всероссийского совещания. ЦЛГПБЗ. 15–19 августа 2016. М.: Т-во научных изданий КМК, 2016. С. 144–149.
- Сандлерский Р.Б.* Динамика термодинамических характеристик ландшафта Центрально-Лесного заповедника в зависимости от погодных условий // Динамика многолетних процессов в экосистемах Центрально-лесного заповедника / Ред. А.С. Желтухин / Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Вып. 6. Великие Луки: Великолукская городская типография, 2012. С. 40–55.
- Сандлерский Р.Б.* Многомерный анализ термодинамических переменных южнотаежных биогеоценозов по данным дистанционного зондирования // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2012. Т. 14. № 1(5). С. 1363–1366.
- Сандлерский Р.Б., Кренке А.Н., Пузаченко М.Ю.* Мультиспектральная информация в исследовании энергетического баланса биогеоценозов // Биогеоценология в XXI веке: идеи и технологии. XXIV чтения памяти академика В.Н. Сукачева / Ред. Ю.А. Курбатова. М.: Т-во научных изданий КМК, 2017. С. 181–209.
- Сандлерский Р.Б., Пузаченко Ю.Г.* Термодинамика ландшафта на основе данных дистанционного зондирования // Горизонты ландшафтоведения / Ред. К.Н. Дьяконов, В.М. Котляков / Вопр. геогр. № 138. М.: Кодекс, 2014. С. 185–214.
- Сочава В.Б.* Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 319 с.
- Хакен Г.* Синергетика. М.: МИР, 1980. 405 с.
- Хакен Г.* Принципы работы голоногого мозга: Синергетический подход к активности мозга, поведению и когнитивной деятельности. М.: ПерСЕ, 2001. 351 с.
- Энхжаргал Э.* Дополнение к флоре печеночных мхов хребта Хорьдол-Сарьдаг (Северная Монголия) // Пробл. Бот. Юж. Сибири и Монголии. 2020. Т. 19(1). С. 208–212.
- Moore P.E., Meyer J.B., Chow L.S.* Natural resource inventory and monitoring for Ulaan Taiga Specially protected areas – An assessment of needs and opportunities in northern Mongolia // U.S. Geological Survey Open-File Report 2017–1025. 2017. 35 p. <https://doi.org/10.3133/ofr20171025>
- Puzachenko Y., Sandlersky R., Sankovski A.* Methods of evaluating thermodynamic properties of landscape cover using multispectral reflected radiation measurements by the Landsat satellite // Entropy. 2013. V. 15. P. 3970–3982. <https://doi.org/10.3390/e15093970>
- Puzachenko Y.G., Sandlersky R.B., Krenke A.N., Olchev A.* Assessing the thermodynamic variables of landscapes in the southwest part of East European plain in Russia using the MODIS multispectral band measurements // Ecol. Model. 2016. V. 319. P. 255–274. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.06.046>
- Puzachenko Y.G., Sandlersky R.B., Sankovski A.G.* Analysis of spatial and temporal organization of biosphere using solar reflectance data from MODIS satellite // Ecol. Model. 2016. V. 341. P. 27–36. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.09.022>
- Puzachenko Y.G., Sandlersky R.B., Svirejeva-Hopkins A.* Estimation of thermodynamic parameters of the biosphere, based on remote sensing // Ecol. Model. 2011. V. 222(16). P. 2913–2923. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.05.011>
- Sandlerskiy R., Puzachenko Y.* Dynamic of landscape energetic characteristics based on remote sensing data // The probl. of Landscape Ecol. 2011. V. 30. P. 125–132.
- Sandlerskiy R.B., Stefanov S.V., Puzachenko Y.G., Puzachenko M.Y.* Multifunctional landscape assessment // Implementation of landscape ecological knowledge in practice / The 1-st EALE-Europe thematic symposium proceedings. Poznan, June 16-19.06.2010. Poznan: Wydawnictwo Naukowe UAM, 2010. P. 178–182.

*Sandlersky R., Puzachenko Y., Krenke A., Shironya I.* Land cover thermodynamic characteristics defined by remote multispectral data based on nonextensive statistical mechanics // Landscape patterns in a range of spatio-temporal scales / Landscape series. 2020. V. 26. P. 111–118.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-030-31185-8\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-030-31185-8_7)

*Tsallis C.* Introduction to nonextensive statistical mechanics. N.Y.: Springer, 2009. 382 p.

*Tsallis C.* Possible generalization of Boltzmann-Gibbs statistics // J. Stat. Phys. V. 52. 1988. P. 479–487.

USGS EROS Archive – Digital Elevation – Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) Void Filled / Earth resources observation and science (EROS) center. 2018 [https://www.usgs.gov/centers/eros/science/usgs-eros-archive-digital-elevation-shuttle-radar-topography-mission-srtm-void?qt-science\\_center\\_objects=0#qt-science\\_center\\_objects](https://www.usgs.gov/centers/eros/science/usgs-eros-archive-digital-elevation-shuttle-radar-topography-mission-srtm-void?qt-science_center_objects=0#qt-science_center_objects) [01.10.2023].

## **Thermodynamical Parametr of Khubsugul Mountain Forests (Khordol-Sardag, Mongolia)**

**R. B. Sandlerskiy<sup>1, #</sup>, N. M. Petrzhek<sup>1</sup>, T. Jargalsaikhan<sup>2</sup>, and I. I. Shironiya<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>*Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Leninskiy prospect, 33, Moscow, 119071 Russia*

<sup>2</sup>*Botanic Garden and Research Institute MAS, Peace av., 54a, Ulaanbaatar, 13330 Mongolia*

<sup>#</sup>*e-mail: srobert\_landy@mail.ru*

Presented results of using a thermodynamic approach to study the functioning of mountain forest biogeocenoses based on Landsat 8 OLI TIRS multispectral scanner survey for the landscapes of the northwestern Khubsugul region. Using the example of a section of the ridge. Khordol-Sardag considers the spatiotemporal variation of thermodynamic characteristics calculated within the framework of the nonequilibrium Tsallis thermodynamics model. The order parameters of the thermodynamic system (invariant states) are identified based on the principal component method. For each invariant, we assessed the contribution of relief and the leading morphometric characteristics that determine its spatial variation identified. The vertical temperature gradient in different seasons estimated. Shown that in conditions of a sharply continental climate, the thermodynamic system of mountain forests has three functional subsystems responsible for evaporation, thermal field and productivity. Shown that an increase in the mass of woody vegetation increases energy absorption and evapotranspiration, but reduces the disequilibrium of solar energy conversion.

*Keywords:* absorbed solar energy, exergy, information increment, relief, vertical temperature gradient, q-index

## ОТОБРАЖЕНИЕ СВОЙСТВ ЛЕСНЫХ ПОЧВ ЮЖНОЙ ТАЙГИ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА В ДИСТАНЦИОННЫХ ГИПЕРСПЕКТРАЛЬНЫХ ИЗМЕРЕНИЯХ

© 2023 г. М. Ю. Пузаченко\*, @, А. С. Байбар\*, \*\*, Ю. Г. Пузаченко\*

\* Институт географии РАН, Старомонетный пер., 29, Москва, 119017 Россия

\*\* Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
Ленинский проспект, д. 33, Москва, 119071 Россия

@E-mail: [t.yu.puzachenko@igras.ru](mailto:t.yu.puzachenko@igras.ru)

Поступила в редакцию 14.10.2023 г.

После доработки 18.10.2023 г.

Принята к публикации 18.10.2023 г.

Исследовано отображение гранулометрического состава и цвета почвы по шкале Манселла, измеренных до глубины 135 см с интервалом 5 см на трансекте (длина 6 км) с шагом 20 м, в гиперспектральных данных прибора Гиперион (Huregion) для 9 сроков измерений с января по сентябрь. Получено, что съемка за 24 мая наиболее связана со всеми рассматриваемыми характеристиками. Для гранулометрического состава наибольшие связи отмечаются для глубин 7–15, 45, 75 и 120 см; для оттенка цвета – 3–10 и 95–135 см; для яркости цвета – 7–15, 25–30 и 65–70 см; для насыщенности цвета – 7–10, 40–50, 75 и 100 см. Гранулометрический состав почвы наиболее связан с длинами волн 579–702 и 529 нм, оттенок цвета – 641–691 нм, яркость цвета – 569–702 и 518–539 нм, насыщенность цвета – 569–702, 508–529 и 732–763 нм.

**Ключевые слова:** гиперспектральное дистанционное зондирование, гранулометрический состав почв, цвет почв по шкале Манселла, дисперсионный анализ

**DOI:** 10.31857/S1026347023600887, **EDN:** GULCEF

### ВВЕДЕНИЕ

Мультиспектральные и гиперспектральные данные дистанционного зондирования (ГДДЗ) можно рассматривать как характеристики функционирования экосистем в принятом масштабе измерения. В визуальной области электромагнитного спектра поглощение солнечной радиации отражает работу экосистемы по синтезу АТФ, в ближней инфракрасной области – содержание мезофилла и внутриклеточной воды, в коротковолновой инфракрасной – содержание свободной воды, крахмала, лигнина, углеводов и др. (Asner, 1998, 2009; Asner *et al.*, 2011; Blackburn, Steele, 1999; Brauns, Brauns, 1960; Carter, Knapp, Daughtry *et al.*, 2001, 2004; Fourty *et al.*, 1996; Kiang *et al.*, 2007; Neill, Gould, 1999).

Можно принять, что конкретные значения отражения (поглощения) в спектральных каналах описывают состояние конкретной экосистемы в конкретный момент времени. Очевидно, что это состояние определяется не только характеристиками самой растительности, но и условиями среды и, в первую очередь, состоянием почвы и погоды. Оценка свойств почв на основе ГДДЗ является интенсивно развивающимся направлением

(Das *et al.*, 2015; Wójtowicz *et al.*, 2016). В основном оно опирается на непосредственное измерение отражения солнечной радиации от самой почвы (DeTar *et al.*, 2008; Gmur *et al.*, 2012; Hively *et al.*, 2011; Luo *et al.*, 2008), при этом из общего отражения стремятся исключить вклад растительности (Gomez *et al.*, 2015; Summers, 2009). Исследования свойств лесных почв с помощью ГДДЗ практически отсутствуют. В предлагаемом сообщении рассматривается отражение гиперспектральной информацией гранулометрического состава и цвета почвы по трем составляющим почвенной шкалы Манселла (Munsell Soil Color Charts, 1994).

Решаются две задачи: выделение слоев (глубин) почвы, в наибольшей степени определяющих отражение солнечной радиации от растительности, и каналов и сроков съемки ГДДЗ, наиболее связанных со свойствами почвы. Решение первой задачи позволяет выделить слои почвы, наиболее определяющие состояние растительности. Решение второй задачи – оценить, какие особенности функционирования растительности в существенной степени связаны с состоянием почвы. Такой подход можно с полным основанием определить,

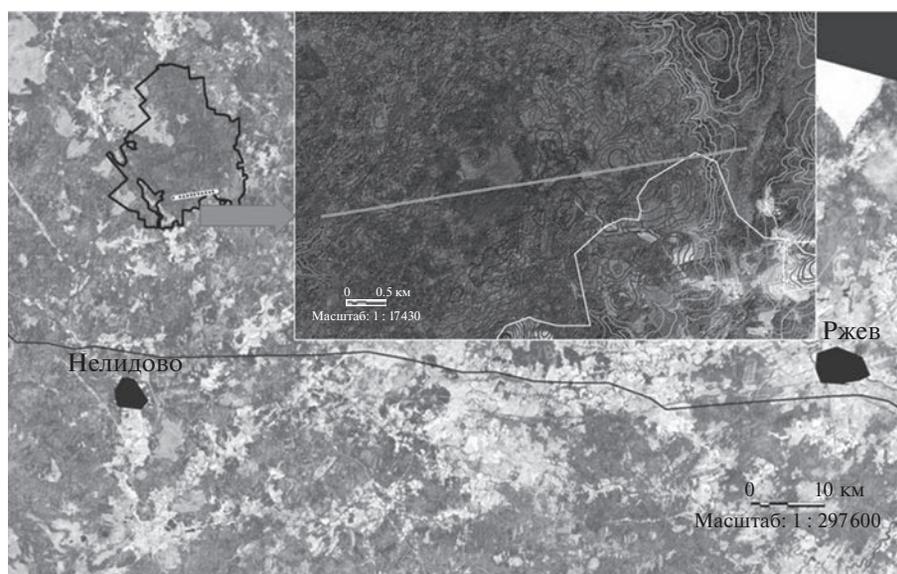


Рис. 1. Положение района исследований.

как экосистемный. Использование ГДДЗ для различных периодов вегетации позволяет выделить время с наиболее активной функциональной связью растительности и почвы, а также элементы динамики этих отношений. Очевидно, что если некоторые свойства почвы хорошо воспроизводятся дистанционной информацией, то их состояния могут быть интерполированы для территории на основе обучающей выборки (Пузаченко и др., 2006).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на территории южного лесничества Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника на водоразделе Волжского и З. Двинского бассейнов (рис. 1). Рассматриваемая территория расположена на юге Валдайской возвышенности с средними высотами 250–260 м над ур.м. и координатами 32.91463 в.д., 56.46121 с.ш. Территория представлена грядами, в основе сформированными мореной рисского (московского) оледенения, частично перекрытой вюрмской (валдайской) мореной, плоскими равнинами на месте приледниковых озер и волнистыми равнинами на флювиогляциальных отложениях. Морены и озерные отложения перекрыты легкосуглинистыми или супесчаными сильно пылеватыми покровными отложениями со средними мощностями 40–80 см. Климат территории умеренно континентальный, в среднем, с избыточным уровнем увлажнения. Для моренных гряд характерны широколиственно-еловые леса и их производные на дерново-палевоподзолистых, иногда глееватых почвах, для озерных и флювиогляциальных рав-

нин — бореальные еловые леса на дерново- и торфяно-подзолистых глееватых и глеевых почвах. Верхние части склонов моренных гряд в вогнутых позициях рельефа заняты верховыми открытыми и сосновыми болотами на торфяных залежах. На пологих склонах моренных гряд и в отдельных понижениях озерных равнин развиты лесные болота на торфяных почвах. На озерных отложениях в составе древесного полога единично или небольшими группами встречаются сосны. Естественными факторами динамики растительного покрова являются ветровалы, охватывающие большие площади. Последний массовый ветровал для рассматриваемой территории произошел в 1996 г. Локальные выпадения отдельных крупных деревьев, а также их групп, открывающие окна в полог с линейными размерами от 10 до 100 м, происходят постоянно. Следы более ранних массовых ветровалов достаточно типичны.

Для исследования были выбраны одни из основных легко измеряемых в поле характеристик почвенного профиля — гранулометрический состав (грансостав) и цвет (Soil Taxonomy, 1999). Грансостав почвы определяет ее водный и воздушный режимы, а также процессы, происходящие в почвенном профиле (Field Book for Describing and Sampling Soils, 2002, Field manual for describing terrestrial ecosystems, 2010, McKenzie *et al.*, 2008). Цвет почвы отражает основные процессы физико-химического перераспределения по профилю органического углерода, железа и его форм и др. (Konen *et al.*, 2003; Moritsuka *et al.*, 2014; Shum, L.M. Lavkulich, 1999; Viscarra Rossel *et al.*, 2005; Viscarra Rossela, Fouada, 2008; Wills *et al.*, 2007).

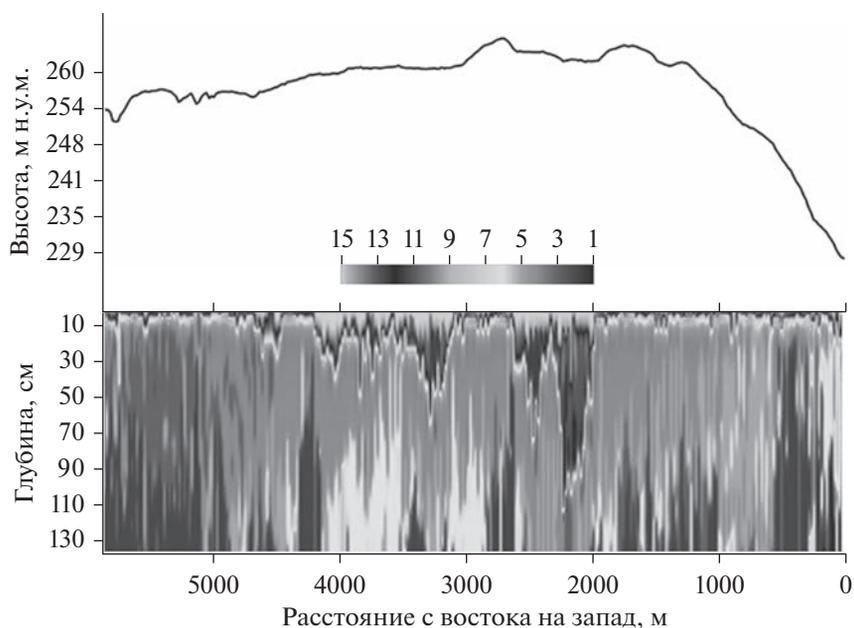


Рис. 2. Рельеф и грансостав по точкам трансекта (обозначения легенды см. в тексте).

Непосредственные измерения характеристик почвы проводились на трансекте с регулярным шагом опробования 20 м и длиной 5900 м (рис. 2), пересекающем водораздел с запада на восток. В рамках трансекта высоты рельефа меняются от 230 м над ур.м. в его восточной части, приуроченной к долине реки Межи, до 265 м в его центральной части. Центральная часть трансекта представлена преимущественно еловыми лесами с отдельными массивами сосновых лесов по заболоченным западинам. Западная и особенно восточная части трансекта пострадали от последнего массового ветровала. В результате здесь преобладают леса с доминированием березы и осины, а также встречаются небольшие участки липовых и кленовых лесов. Для исследуемой территории (кроме края восточной части трансекта) отсутствуют свидетельства антропогенного воздействия (рубки, с/х), что позволяет исследовать экосистемы в их естественном состоянии.

Характеристики почвы измерены для глубин 2, 3, 4, 5, 7, 10, 15, 20...135 см (31 слой) с помощью почвенного бура Eijkelkamp. Таким образом, в анализе используется 124 переменных, описывающих рассматриваемые характеристики почвы. Определение грансостава проводилась перцепци-

онно (Thien, 1979), цвета – по шкале Манселла. Для грансостава выделено 14 градаций (1 – глина, суглинков: 2 – тяжелый, 3 – средний, 4 – легкий, 5 – супесь, песок: 6 – мелко, 7 – средне, 8 – крупно и 9 – разноразмерный, торф: 10 – слабо, 11 – средне и 12 – сильно разложившийся, 13 – гумус, 14 – минерализованная подстилка); для оттенка цвета (Hue) – 10 градаций (1-5YR, 2-7.5YR, 3-10YR, 4-2.5Y, 5-10Y, 6-5GY, 7-10GY, 8-5G, 9-5BG, 10-5B); для яркости цвета (Value) – 8 градаций (1-2, 2-2.5, 3-3, 4-4, 5-5, 6-6, 7-7, 8-8); для насыщенности цвета (Chroma) – 6 градаций (1-1, 2-2, 3-3, 4-4, 5-6, 6-8). Отсутствие цвета для горизонта минерализованной подстилки и очень слабо разложившегося торфа обозначено нулевым значением.

Гиперспектральные данные представлены снимками со спутника EO-1 с прибором “Гиперион” (Jay, 2003), содержащими 220 каналов исходной съемки. Ширина каждого спектрального канала 10 нм. Непрерывная полоса измеряемого отраженного солнечного спектра от 400 до 2500 нм. Пространственная разрешающая способность составляет 30 м. Отобраны безоблачные снимки, полученные в период с 2012–2015 гг. за следующие дни от начала года:

- 1) 14 – 14 января 2014 года (EO1N1810212014014110T2\_MTL\_L1T),
- 2) 66 – 7 марта 2015 года (EO1N1810212015066110T2\_MTL\_L1T),
- 3) 107 – 17 апреля 2013 года (EO1N1810212013107110T2\_MTL\_L1T),
- 4) 120 – 30 апреля 2015 года (EO1N1810212015120110T2\_MTL\_L1T),
- 5) 136 – 16 мая 2013 года (EO1N1810212013136110T2\_MTL\_L1T),
- 6) 145 – 24 мая 2012 года EO1N1810212012145110T4\_MTL\_L1T,

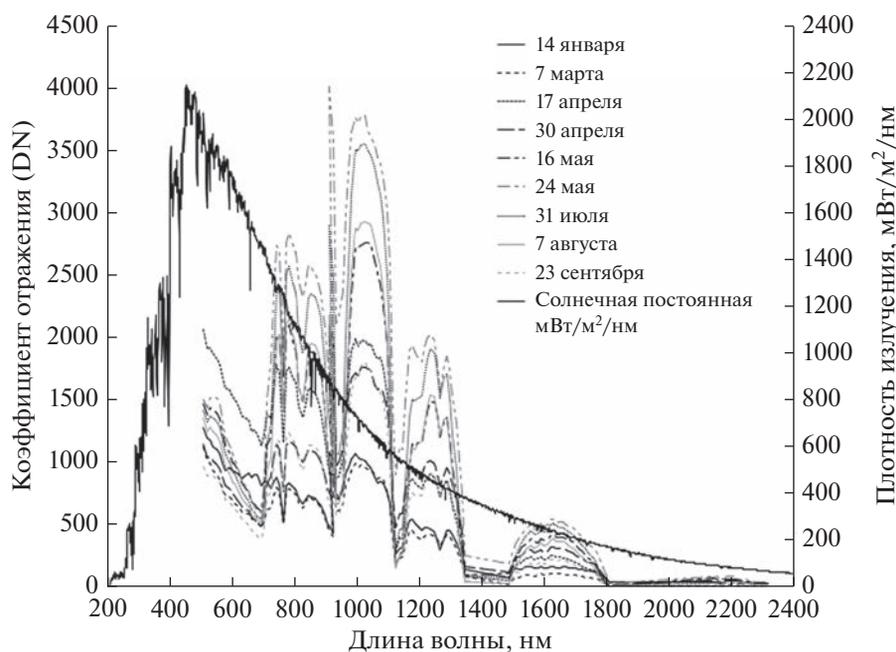


Рис. 3. Отражение солнечной радиации по всем срокам и каналам.

- 7) **213** – 31 июля 2012 года (EO1H1810212012213110T4\_MTL\_L1T),  
 8) **219** – 7 августа 2014 года (EO1H1810212014219110T2\_MTL\_L1),  
 9) **266** – 23 сентября 2015 года (EO1H1810212015266110T4\_MTL\_L1T).

Предварительный анализ каналов снимков показал, что значительная их часть не содержит информации или содержит большую долю дефектов, особенно в краевых частях снимка. В результате выделены 137 каналов (508–2315 нм), не содержащих явных дефектов. Таким образом, всего в анализе используется 1233 канала за девять сроков съемки.

Оценка качества геопозиционирования снимков показала, что смещения относительно снимка Landsat 8 (LC81820212014100LGN00, верифицированная геометрическая среднеквадратическая ошибка привязки – 3.2 м) составляют от 20 м в центре, увеличиваясь до 100 м к краям снимков, являясь индивидуальными для каждого из них. Для улучшения геопозиционирования снимков проведена геометрическая коррекция каждого из них методом локальных линейных полиномов на основе базовых точек, полученных по снимку Landsat, и достигнута приемлемая точность позиционирования с невязкой не более 15 м.

На рис. 3 показано отражение солнечной радиации по всем срокам наблюдения для всех каналов в сравнении с солнечной постоянной. Здесь наглядно отображается перераспределение энергии входе прохождения солнечного излучения через атмосферу Земли и преобразования ее ландшафтным покровом и, в первую очередь,

растительностью, создающей область поглощения спектра в видимом диапазоне длин волн и отражения в ближней инфракрасной и коротковолновой инфракрасной частях спектра. Отчетливо проявляется сезонный ход отражения, не смотря на разные годы съемки. Исключением является апрель из-за межгодовых различий в сроках наступления снеготаяния.

Большой объем данных по каждому сроку наблюдений определяет на первом этапе использование простейшего метода статистического анализа – однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). В нем рассчитывается критерий Фишера (F-критерий) для каждого слоя характеристики почвы, представленной в дискретном виде, от всех каналов и сроков съемки. Чем больше значение критерия, тем больше информации о свойстве почвы содержится в соответствующем канале и сроке его съемки. Рассматривая F-критерии отдельно по слоям почвы, по срокам наблюдения и по спектральным каналам для всех исследуемых характеристик почвы, получаем обобщенное представление об информативности в отображении свойств почвы по данным переменным и о вкладе в нее каждого почвенного слоя для каждой переменной. Детализация этих отношений приводится в трехмерных рисунках для наиболее информативных сроков наблюдения, отражающих

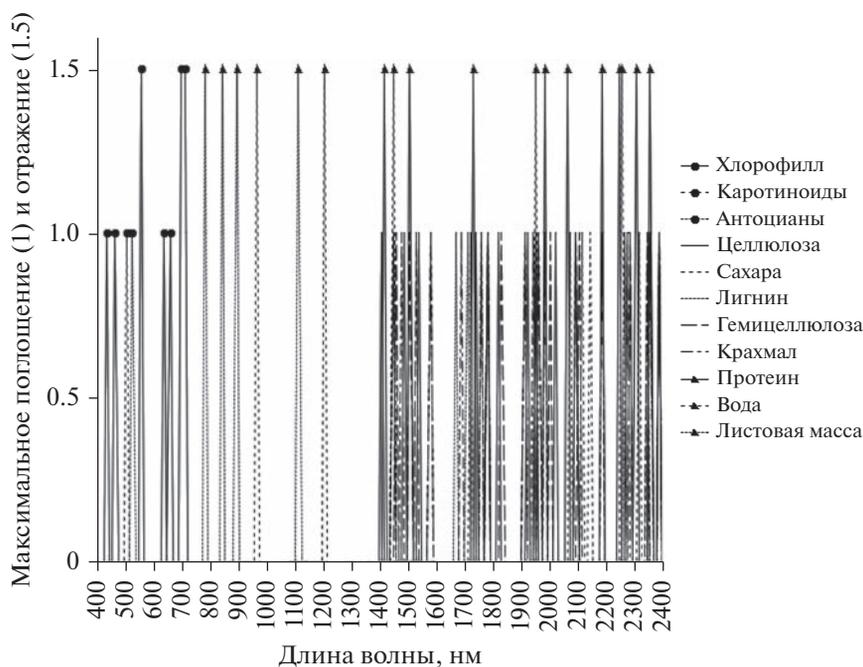


Рис. 4. Диапазоны спектра с максимальным поглощением и отражением компонентами листьев солнечной радиации.

зависимость F-критерия от полосы частот и глубины слоя. Для того чтобы показать характер связи между состояниями свойств почвы и отражением в наиболее связанных с ними каналах для наиболее информативных сроков используем средние значения отражения и стандартные ошибки. Так как каждый спектральный канал связан с содержанием различных пигментов, крахмала, сахаров и целлюлозы (рис. 4), то получаем некоторые основания для определения физического смысла наблюдаемых отношений.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Наибольшие значения F-критерия для грансостава (рис. 5) отмечаются на глубинах 7–15 см (максимум 15 см), 45, 75 и 120 см; для оттенка цвета — 3–10 см (максимум 4 см) и 95–135 см (максимум 120 см); для яркости цвета — 7–15 см (максимум 7 см), 25–30 см (максимум 30 см) и 65–70 см (максимум 65 см); для насыщенности цвета — 7–10 см (максимум 7 см), 40–50 см (максимум 45 см), 75 и 100 см. В результате, у каждой характеристики почвы выделяются собственные глубины с максимальной связью с ГДДЗ при наличии общих глубин для некоторых из характеристик. Высокие значения F-критерия для глубин 7–10 см характерны для всех свойств почвы. Для глубин 15, 45, 75 и 120 см отмечаются высокие значения F-критерия для двух из характеристик почв. Исходя из максимальных значений F-критерия, минимальный уровень связи с ГДДЗ у оттенка почвы. Детальный анализ связи ГДДЗ и

рассматриваемых характеристик почвы проводится для глубин, показавших наибольшие значения F-критерия.

Для грансостава (рис. 6) средний и суммарный F-критерий наибольший для 145-ого дня при максимальном значении F-критерия для 136-ого дня. В целом высокие значения связи грансостава и ГДДЗ характерны со 120-ого по 219-ый дни года. Все оценки F-критерия для оттенка цвета наибольшие для 145 дня при высокой связи этой характеристики с ГДДЗ за 213 и 14 дни. Яркость цвета имеет наибольшую связь со 145 днем, а также с 213, 219 и 107 днями. Насыщенность цвета наиболее связана со 145 днем, а также с 213 днем.

В результате, гиперспектральные данные за 145 день имеют наибольшую связь со всеми характеристиками почвы, в меньшей степени с ними связан 213 день. Наименьшие связи с характеристиками почв демонстрируют 266 и 66 дни года.

Таким образом, наибольшая информация о состоянии рассматриваемых характеристик почвы через отражение солнечной радиации от ландшафтного покрова может быть получена с конца весны по начало августа.

Грансостав почвы наиболее связан с длинами волн 579–702 и 529 нм (рис. 7). Остальные длины волн имеют намного меньшие уровни связи при минимуме для 2143–2315 нм. Отенок цвета наиболее связан с диапазоном длин волн 641–691 нм, при относительно высокой связи со всем рассматриваемым спектром длин волн, за исключением диапазона 2143–2315 нм. Яркость цвета поч-

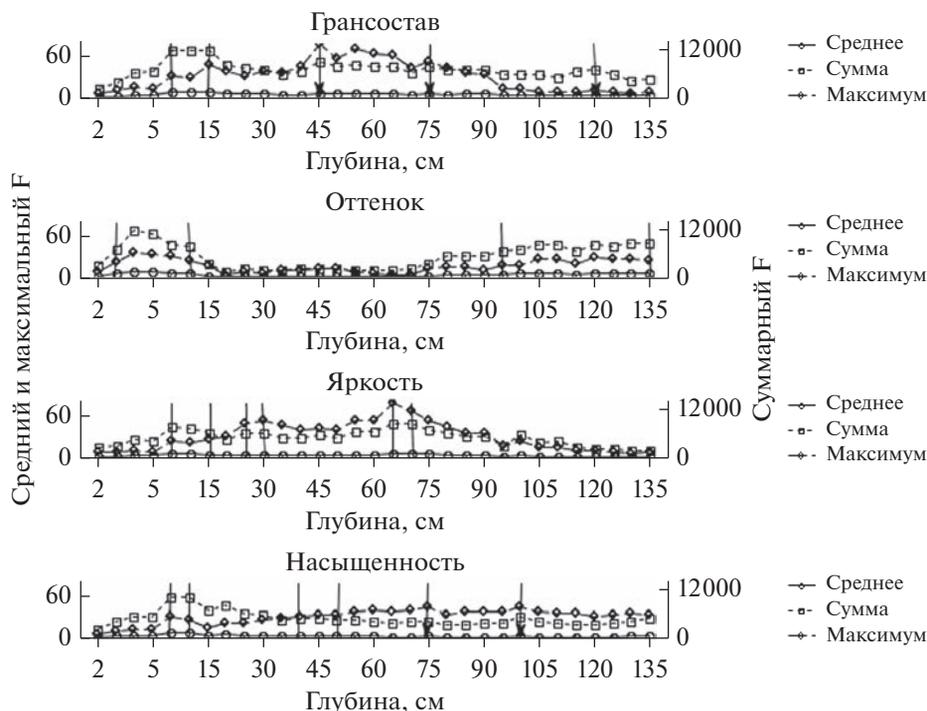


Рис. 5. Среднее, суммарное и максимальное значение F-критерия для характеристик почвы по глубинам.

вы наиболее связана с диапазонами 569–702 и 518–539 нм, тогда как для остальных длин волн связь значительно ниже. Насыщенность цвета наиболее связана с диапазоном 569–702 и 508–529 нм при наименьшей связи для длин волн 2143–2315 нм.

Таким образом, наибольшая связь для всех характеристик почв отмечается с диапазоном длин волн 641–691 нм, а также 529 нм. Для остальной части рассматриваемого спектра длин волн отмечаются связи только с некоторыми характеристиками при более низких значениях F-критерия в целом с минимумом для диапазона 2143–2315 нм. Для оттенка цвета отмечается отсутствие выраженного максимума связи с диапазоном 641–691 нм при наименьшем уровне связи из всех рассматриваемых характеристик почвы.

Более детальную картину связи значений характеристик почвы для различных глубин и каналов гиперспектральной съемки можно получить для наиболее связанного со всеми характеристиками срока измерений. В нашем случае таким сроком является 24 мая (145 день) 2012 г.

Для грансостава (рис. 8) получено, что максимальные значения F-критерия характерны для глубин 5–95 см при наибольшей связи с интервалом длин волн 580–690 нм с максимумом на 680 нм. Для глубин 5–20 см так же высокий уровень F-критерия отмечается в диапазонах 710–1420 нм при максимуме на 1120, 1500–1790 и 2150–2260 нм при максимумах 1740 и 2160 нм соответственно. Для глубины 120 см выделяется относи-

тельно повышенная область значений F-критерия практически во всем рассматриваемом диапазоне длин волн с максимумом при 1145 и 1510 нм.

Для оттенка цвета выделяется две группы глубин с высокими значениями F-критерия: 1) 4–15 см при высокой связи с диапазонами длин волн 590–690 нм при максимуме 680, 720–1420 нм с максимумами на 920 и 1145, 1520–1800 нм с максимумом на 1780 и 2150–2260 нм при максимуме на 2160 нм; 2) 95–135 см при наибольшей связи с диапазонами длин волн 650–690 нм с максимумом на 670, 720–1420 нм с максимумом на 1115 нм и 1520–1800 нм.

Яркость цвета имеет наибольшие значения F-критерия для глубин 7–105 см для диапазона 580–690 нм с максимумом при 670 нм. Также для глубин 7–20 см высокие значения F-критерия отмечаются для диапазонов 720–1420 нм с максимумом при 920 и 1115 и 1520–1800 нм.

Насыщенность цвета имеет высокие связи с ГДДЗ практически для всего диапазона глубин, за исключением самого верха профиля. На глубинах 7–25 см наибольшие связи отмечаются для диапазонов длин волн 620–690 нм при максимуме на 680, 750–1350 нм при максимумах на 930 и 1115 и 1600–1790 нм при максимуме на 1740 нм. Для остальных глубин наибольшие F-критерии соответствуют области 590–690 нм при максимуме 670 нм.

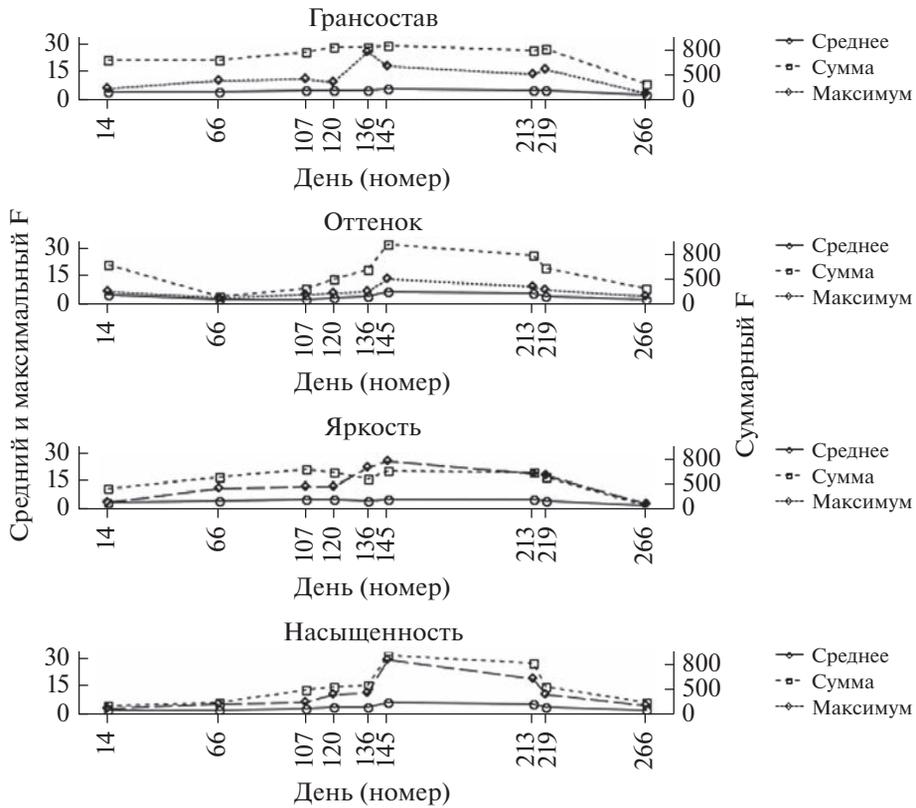


Рис. 6. Среднее, суммарное и максимальное значение F-критерия для характеристик почвы по дням года.

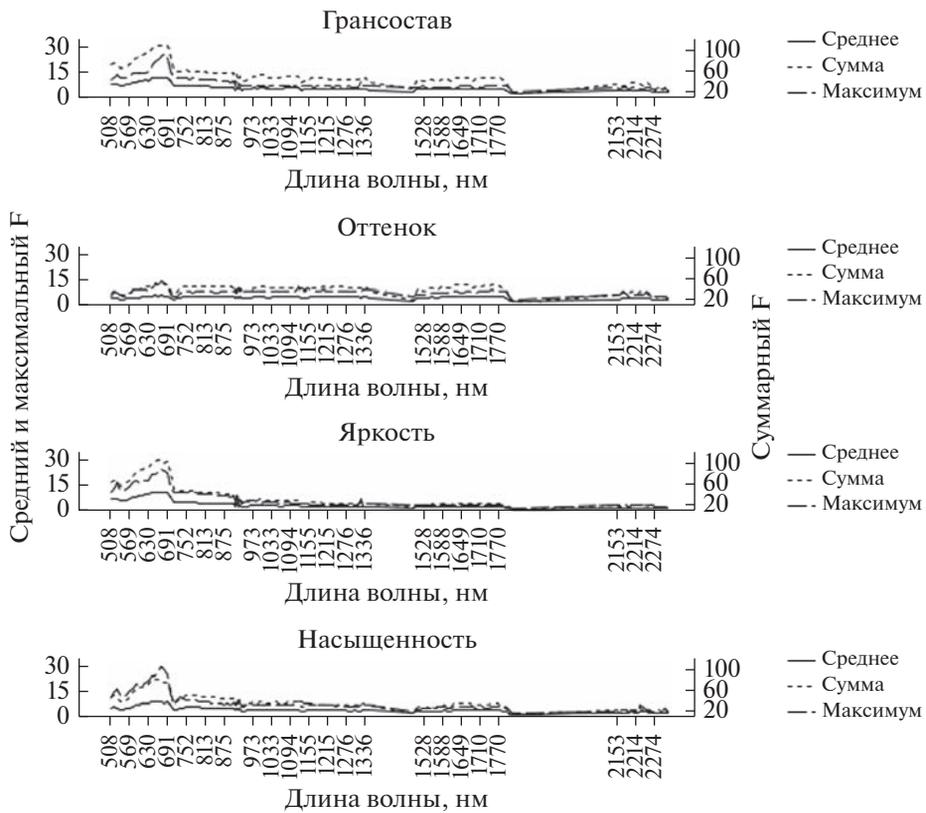


Рис. 7. Среднее, суммарное и максимальное значение F-критерия для характеристик почвы по длинам волн.

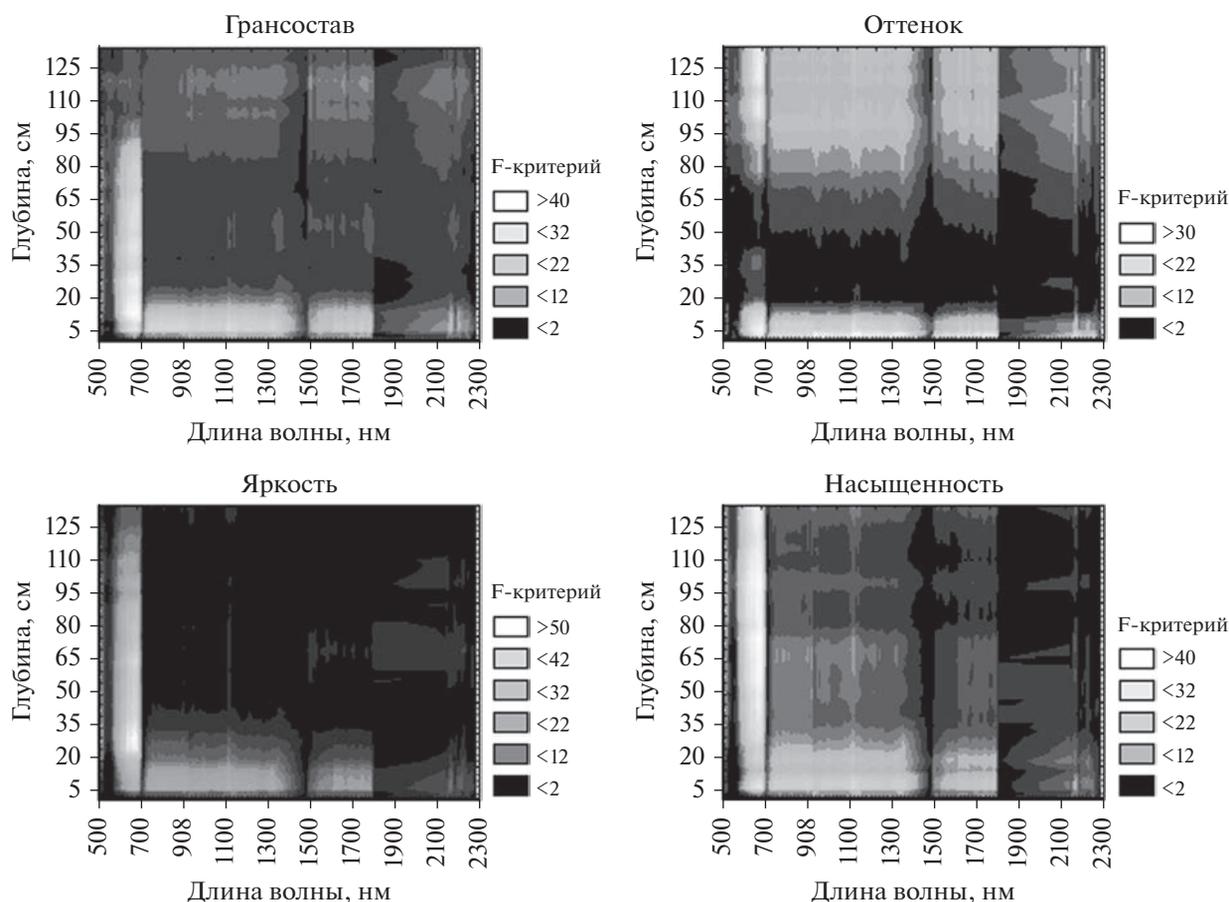


Рис. 8. Значения F-критерия для характеристик почвы по глубинам и длинам волн за 24 мая 2012 года.

Таким образом, получено, что для рассматриваемого срока съемки связи характеристик почвы с каналами гиперспектральной съемки значительно различаются, выделяя различные глубины с максимальными связями для различных характеристик. При этом области спектра, наиболее связанные с характеристиками почвы, в основном являются общими с наибольшими значениями в красном, ближнем и начале коротковолнового инфракрасного диапазонов спектра для глубин до 20 см и с максимумом в красной области спектра для средней и нижних частей профиля почвы. Каналы гиперспектральной съемки, показавшие наибольшие связи с характеристиками почв, чувствительны к поглощению хлорофиллом, целлюлозой, гемицеллюлозой, сахарами и крахмалом и отражению листовой фитомассой, водой и протеинами. В результате, изменение содержания в растительности этих компонентов отражает некоторые аспекты варьирования рассматриваемых характеристик почвы.

Для отражения характера взаимосвязи измеряемых характеристик почвы и ГДДЗ проводится построение графиков средних значений и стандартных ошибок наиболее информативных кана-

лов съемки за 24 мая (145 день) 2012 для глубин, имеющих наибольшие с ними уровни связи.

Для грансостава на глубине 15 см (рис. 9) характерно уменьшение отражения для органических горизонтов для всех рассматриваемых каналов, кроме канала с длиной волны 680 нм, для которого отражение увеличивается. Таким образом, при наличии органических отложений на глубине 15 см уменьшается листовая масса со снижением содержания хлорофилла, целлюлозы и сахаров. Для глубин 45 и 75 см характерно высокое отражение для органических отложений в канале поглощения хлорофилла, что показывает его снижение при наличии таких отложений для этих глубин. Для глубины 120 см характерно высокое отражение в канале поглощения гемицеллюлозой, отражения протеинами и канале отражения листовой массой для средних суглинков и среднезернистых песков при наибольшем поглощении для мелко- и разнозернистых песков и глины. Таким образом, наибольшая листовая масса растительности при высоком содержании протеинов и низком гемицеллюлозы характерна при средне-суглинистых и среднезернистых песчаных отложениях в нижней части профиля. Тогда как, для

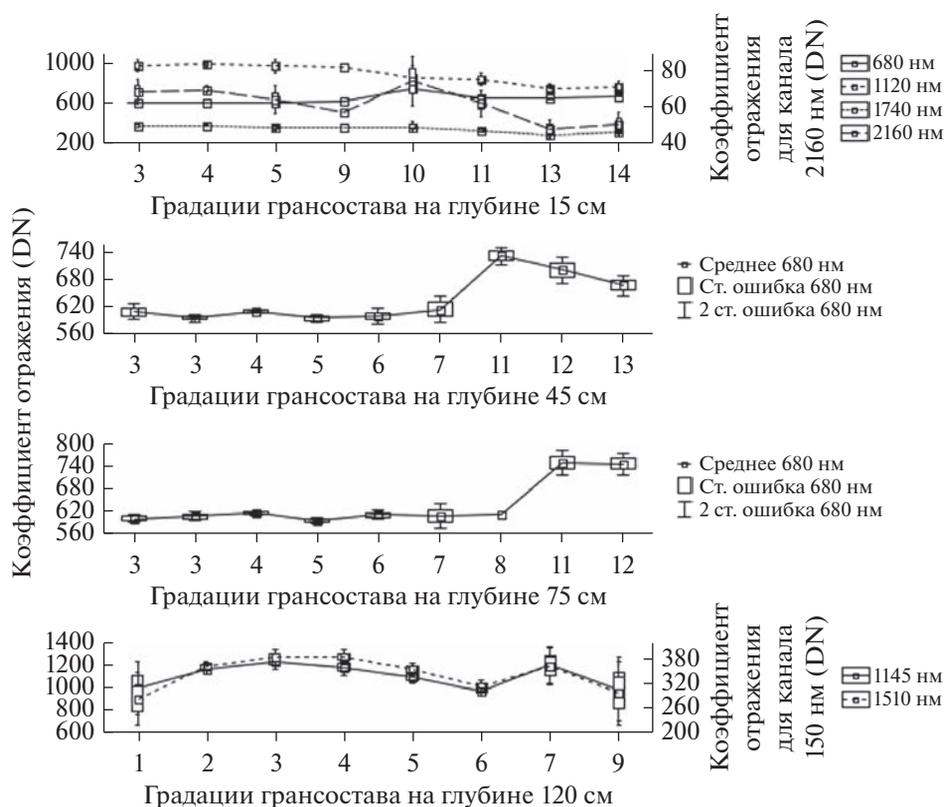


Рис. 9. Среднее, ст. ошибка (боксы) и 2 ст. ошибки (усы) для градаций грансостава по наиболее связанным глубинам и каналам гиперспектральной съемки за 24 мая 2012 года.

глин и мелко- и разнотернистых песков характерно уменьшение листовой массы и протеинов при увеличении содержания гемицеллюлозы.

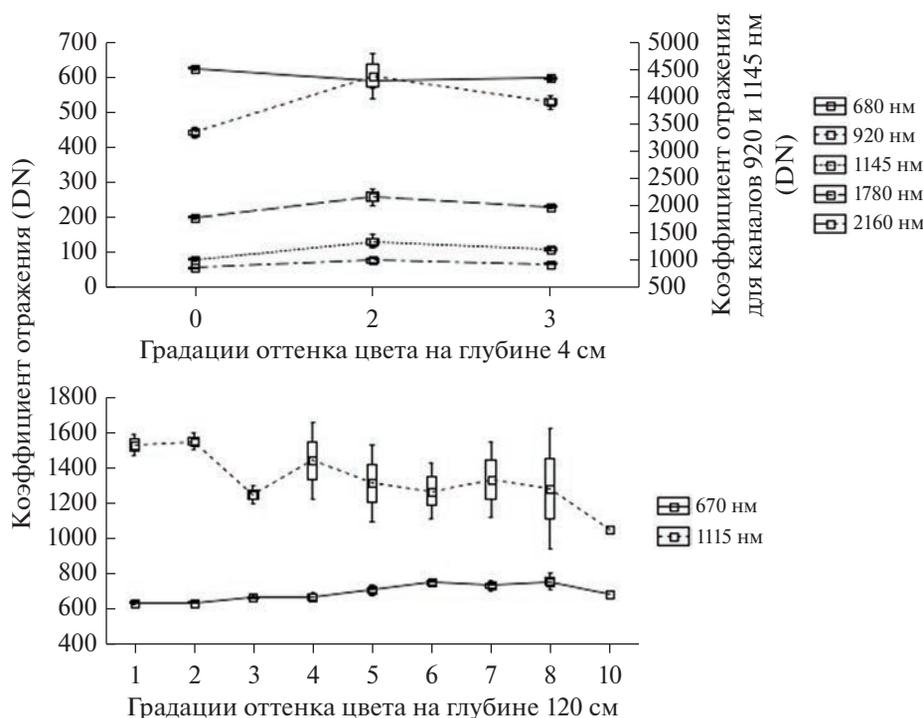
Оттенок цвета на глубине 4 см (рис. 10) имеет значимые связи с большим числом каналов при наличии двух градаций цвета с большим и меньшим соотношением красного и желтого цветов и его отсутствием. Для всех рассматриваемых каналов характерно падение отражения при уменьшении доли красного цвета, кроме канала 680 нм, для которого характерно его увеличение. Таким образом, при увеличении доли желтого в цвете почвы на глубине 4 см происходит падение листовой массы, содержания хлорофилла и протеинов при росте содержания целлюлозы, гемицеллюлозы, сахаров и воды. Подобным образом реагирует отражение в рассматриваемых каналах и при наличии на глубине 4 см минерализованного подстилочного горизонта. На глубине 120 см с ростом градации оттенка цвета происходит увеличение отражения в канале поглощения хлорофиллом при увеличении поглощения в канале отражения листовой массой. В результате, смещение оттенка цвета почвы на глубине 120 см в зелено-голубые тона приводит к падению листовой массы и содержанию в ней хлорофилла.

С ростом яркости цвета почвы на глубине 7 см (рис. 11) происходит уменьшение отражения в канале поглощения хлорофиллом при росте отражения в остальных каналах. Таким образом, с ростом яркости цвета почвы происходит увеличение листовой массы, содержания хлорофилла и воды. Для глубин 30 и 65 см характерно общее падение отражения в канале поглощения хлорофиллом с увеличением яркости цвета почвы.

С увеличением насыщенности цвета почвы на глубине 7 см (рис. 12) происходит падение отражения в канале поглощения хлорофиллом на фоне роста отражения для остальных рассматриваемых каналов. Таким образом, с ростом насыщенности цвета почвы увеличивается листовая масса, содержание хлорофилла, протеина и воды, а также уменьшается содержание целлюлозы и лигнинов. Для глубин 45, 75 и 100 см с ростом насыщенности цвета почвы уменьшается отражение в канале поглощения хлорофиллом.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного анализа для рассматриваемых характеристик почвы выделены глубины, а для ГДДЗ дни года и диапазоны длин



**Рис. 10.** Среднее, ст. ошибка (боксы) и 2 ст. ошибки (усы) для градаций оттенка цвета по наиболее связанным глубинам и каналам гиперспектральной съемки за 24 мая 2012 года.

волн, имеющие наибольший уровень совместной связи.

Наибольший уровень связи для большинства рассматриваемых характеристик почвы с ГДДЗ отмечается для глубин 7–10 см, что совпадает с интервалом глубин с максимальным развитием корневой массы древостоя и переходом между органоаккумулятивным и элювиальным горизонтами. Для яркости цвета максимальный уровень связи соответствует глубинам 65–75 см, что соотносится с граничной областью между иллювиальным горизонтом и почвообразующей породой, а также к глубинам 25–30 см, относящимся к области развития переходного горизонта между элювиальным и иллювиальным. Для большинства характеристик, кроме оттенка цвета, так же отмечается высокий уровень связи для глубины 75 см и 45 см, соответствующей развитию иллювиального горизонта. Для оттенка цвета и грансостава, и в меньшей степени насыщенности почвы выделяется диапазон глубин 95–135 см с относительно высоким уровнем связи с ГДДЗ относящийся к почвообразующей породе. Таким образом, наибольшую связь с ГДДЗ имеют глубины, в первую очередь соответствующие переходным горизонтам, а также иллювиальному горизонту и почвообразующей породе.

По срокам съемки наибольшую связь со всеми характеристиками почвы показывают ГДДЗ за середину – конец мая, при высоком уровне связи до

конца августа. Таким образом, максимальная чувствительность состояния растительности относительно рассматриваемых характеристик почв достигается в период формирования листового покрова древостоя и активного фотосинтеза хвойных пород и сфагновых болот наряду с активным развитием эфемероидов, требующих высокого освещения. К августу уровень связи характеристик почвы и растительного покрова снижается, по всей видимости, за счет набора его максимальной биомассы и снижения пространственной дифференциации. В зимний период высокую связь с ГДДЗ показывают грансостав и оттенок цвета, что выделяет мезотрофные болота с разреженным древостоем на торфяных глеевых почвах, а также леса с отсутствием или малым участием ели, обычно на дерново-слабо палевоподзолистых почвах. В результате, наибольшую связь с рассматриваемыми характеристиками почвы демонстрируют сроки съемки начала вегетации, в меньшей степени – вегетационного периода и зимы. Съемка конца сентября имеет наименьший уровень связи со всеми характеристиками почвы. Таким образом, при деградации листового и наземного растительного покрова связь растительности с состоянием почв фактически исчезает.

Каналы ГДДЗ, наиболее связанные со всеми характеристиками почвы, охватывают преимущественно красный и зеленый диапазоны электромагнитного спектра (518–691 нм). Таким обра-

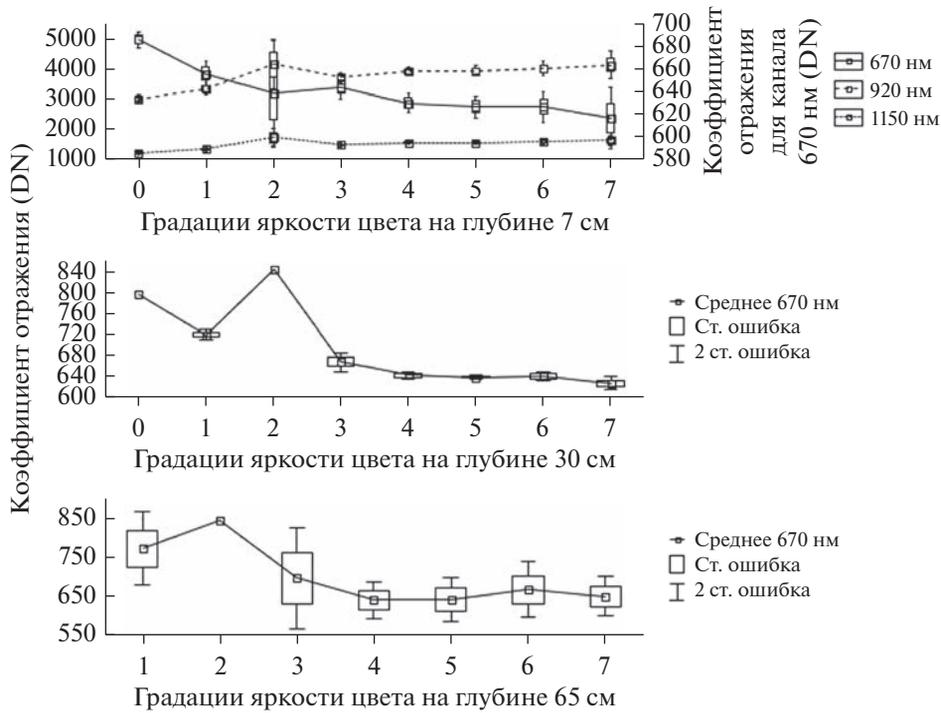


Рис. 11. Среднее, ст. ошибка (боксы) и 2 ст. ошибки (усы) для градаций яркости цвета по наиболее связанным глубинам и каналам гиперспектральной съемки за 24 мая 2012 года.

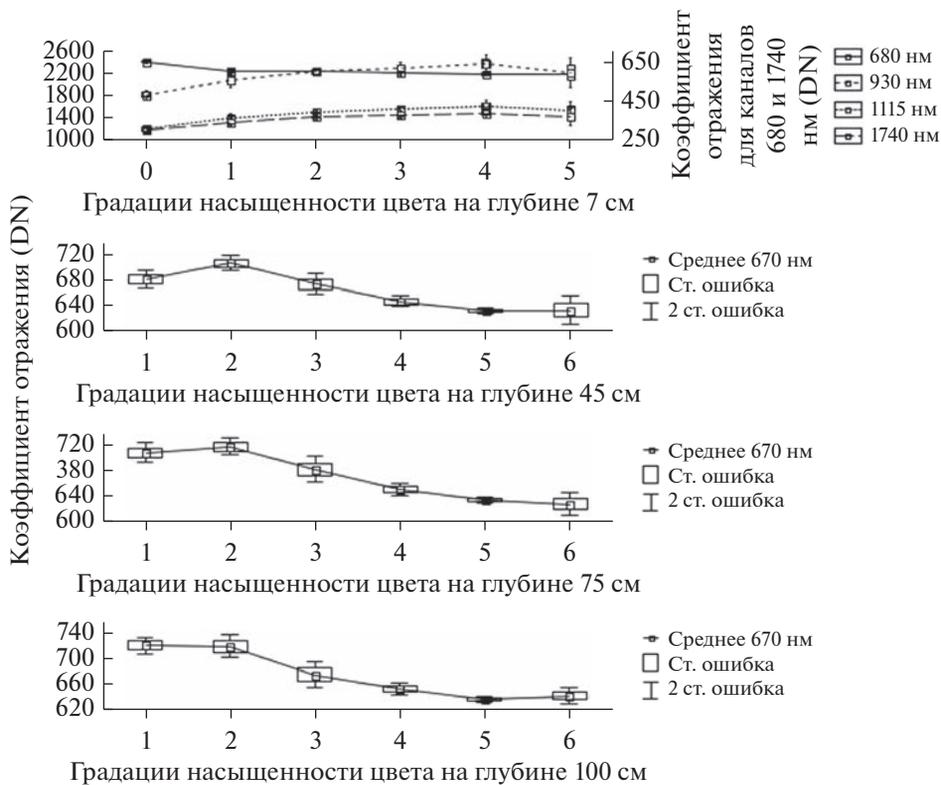


Рис. 12. Среднее, ст. ошибка (боксы) и 2 ст. ошибки (усы) для градаций насыщенности цвета по наиболее связанным глубинам и каналам гиперспектральной съемки за 24 мая 2012 года.

зом, наибольшее отражение в растительности находят рассматриваемые характеристики почвы через содержание хлорофилла, антоцианов и каротиноидов. Для грансостава и яркости цвета относительно высокий уровень связи с ГДДЗ характерен для ближней к видимому спектру области ближнего инфракрасного диапазона (700–940 нм), соответствующей области спектра отражения хлорофиллом, листовой массой и водой. Относительно высокий уровень связи ГДДЗ для интервала длин волн 1500–1800 нм отмечается для грансостава и оттенка цвета. К этому диапазону длин волн относятся области поглощения спектра целлюлозой, гемицеллюлозой, сахарами, лигнином и крахмалом и отражения протеинами. Также для этих характеристик отмечается повышенная связь с диапазоном длин волн 2150–2170 нм, относящейся к области поглощения спектра целлюлозой, гемицеллюлозой, сахарами, лигнином и крахмалом и отражения протеинами и водой. В результате, основная связь базовых характеристик почвы, т.е. ее состояния, наблюдается для диапазона длин волн, соответствующего максимальной продукционной активности растительности и, в меньшей степени, содержанию различных компонентов листа, воды и общей листовой массы.

При рассмотрении F-критериев, рассчитанных для срока съемки ГДДЗ наиболее связанного со всеми характеристиками почвы, для всех глубин и каналов, выделяются основные сочетания диапазонов глубин и длин волн: 1) 4–20 см – 580–1800 нм и 2) 580–690 нм – 4–110 см с их наибольшими значениями для всех характеристик почвы. Таким образом, получено, что состояние приповерхностного горизонта почвы связано с состоянием ландшафтного покрова в широком диапазоне отражения и поглощения основных составляющих компонентов зеленой биомассы. При этом для нижней части профиля наибольшие связи характерны для диапазона спектра с максимумом поглощения хлорофиллом.

Рассмотрение градиций характеристик почвы для наиболее связанных с ГДДЗ глубин и длин волн ГДДЗ за срок съемки, наиболее связанный со всеми характеристиками, по средним значениям и стандартным ошибкам коэффициентов отражения каналов показал, что для грансостава основная дифференциация отражения в области спектра поглощения хлорофиллом связана с наличием в средней части профиля органогенных отложений. Для верхней части профиля с наибольшей плотностью корней характерны высокие связи с несколькими каналами ГДДЗ, в рамках которых также дифференцируются минеральные и органогенные отложения через содержание воды, целлюлозы, протеинов и сахаров. В нижней части профиля наличие среднесуглинистых либо песчаных среднезернистых отложений приводит к падению содержания гемицеллюлозы и повы-

шению содержания протеинов. Таким образом, в первую очередь выделяются заболоченные позиции на торфянистых и торфяных почвах с низким содержанием хлорофилла, протеинов и высоким содержанием целлюлозы и сахаров в зеленой фитомассе.

Градации оттенка цвета в первую очередь имеют высокие связи с ГДДЗ для нижней части профиля, представленной почвообразующей породой, где с уменьшением красного и желтого оттенка в цвете и с увеличением зеленого и голубого, происходит снижение содержания хлорофилла и листовой массы, что выделяет заболоченные позиции с оглееными и глеевыми почвами.

При увеличении яркости цвета почвы в верхней части профиля происходит понижение отражения в канале поглощения хлорофиллом при росте листовой массы. Для средней части профиля также с ростом яркости цвета почвы происходит понижение отражения в канале поглощения хлорофиллом. Таким образом, увеличение яркости цвета почвы в верхней и средних частях профиля приводит к увеличению концентрации хлорофилла и листовой массы, что выделяет относительно дренированные позиции с развитием элювиального горизонта и развитой растительностью.

С ростом насыщенности цвета почвы уменьшается отражение для канала поглощения хлорофилла по всему почвенному профилю, при росте листовой фитомассы и концентрации протеинов и уменьшении концентрации целлюлозы для верхней части профиля. Таким образом, выделяются дренированные позиции с дерново-палевоподзолистыми почвами и хорошо развитой растительностью.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ показал высокий уровень связи между грансоставом, цветом почвы, с одной стороны, и гиперспектральными дистанционными измерениями с другой. В целом наибольший уровень связи демонстрирует грансостав почв и глубины, в первую очередь соответствующие переходным горизонтам, а также иллювиальному горизонту, почвообразующей породе и верхней части профиля.

Конец мая – июль являются сроками съемки, показавшими наибольшую связь с характеристиками почвы.

Наиболее связанная с характеристиками почвы область электромагнитного спектра – красная, отражающая фотосинтетическую активность растительности, а также ближняя инфракрасная, в первую очередь отражающая листовую фитомассу и содержание воды. Для отдельных глубин характеристик почвы, в основном находящихся в приповерхностном или нижнем частях профиля,

характерны связи с коротковолновыми инфракрасными каналами, что отражается через концентрацию составляющих листа таких как целлюлоза, гемицеллюлоза, протеин, сахара, лигнин и крахмал.

Большинство существующих систем спутникового зондирования Земли не имеют спектральных характеристик, сопоставимых с используемыми гиперспектральными данными. В результате наиболее близкими по характеристикам каналов, соответствующим выделенным диапазонам электромагнитного спектра с наибольшими связями между свойствами почвы и ГДДЗ, являются спутники Sentinel 2.

Ограниченность объема дистанционных данных для большей части территории не позволяет получить информацию для всего вегетационного периода в течении одного года. Однако, как показало проведенное исследование, охватывающее ГДДЗ за четыре года, сезонная изменчивость отражательной способности ландшафтного покрова намного выше, чем межгодовая, что подтверждается выраженным сезонным ходом отражения за разные годы, за исключением периода снеготаяния в апреле.

Несмотря на разномасштабность сопоставляемых в исследовании почвенных характеристик, полученных в локальной точке, и ГДДЗ, измеренных с разрешением 30 м на местности, но за счет использования трансектного метода опробований с регулярным шагом меньшим, чем пространственное разрешение снимка, и использования достаточного числа измерений, получены статистически достоверные и семантически интерпретируемые связи, показывающие, что точечные измерения почвенных характеристик для исследуемой территории репрезентативны в радиусе 10–30 м.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по теме № FMGE-2019-0007 Государственного задания Института географии РАН (в части сбора и подготовки данных) и гранта РФФ № 22-27-00781 (в части анализа данных).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Пузаченко М.Ю., Пузаченко Ю.Г., Козлов Д.Н., Федяева М.В. Картографирование мощности органогенного и гумусового горизонтов лесных почв и болот южно-таежного ландшафта (юго-запад Валдайской возвышенности) на основе трехмерной модели рельефа и дистанционной информации (Landsat 7) // Исследование Земли из космоса, 2006. № 4. С. 70–79.
- Asner G.P. Biophysical and biochemical sources of variability in canopy reflectance // Remote Sensing of Environment, 1998. V. 64. P. 234–253.
- Asner G.P., Martin R.E., Ford A.J., Metcalfe D.J., Liddell M.J. Leaf chemical and spectral diversity in Australian tropical forests // Ecological App. 2009. V. 19(1). P. 236–253.
- Asner G.P., Martin R.E., Knapp D.E., Tupayachi R., Anderson C., Carranza L., Martinez P., Houcheime M., Sinca, F.P. Weiss spectroscopy of canopy chemicals in humid tropical forests // Remote Sensing of Environment, 2011. V. 115. P. 3587–3598.
- Blackburn G.A., Steele C.M. Towards the remote sensing of Matorral vegetation physiology: relationships between spectral reflectance, pigment, and biophysical characteristics of semiarid bushland canopies // Remote Sensing of Environment, 1999. V. 70. P. 278–292.
- Brauns F.E., Brauns D.A. The chemistry of lignin. N.Y.: Academic Press., 1960. 703 p.
- Carter G.A., Knapp A.K. Leaf optical properties in higher plants. Linking spectral characteristics to stress and chlorophyll concentration // Am. J. Botany, 2001. V. 88(4). P. 677–684.
- Das B.S., Sarathjith M.C., Santra P., Sahoo R.N., Srivastava R., Routray A., Ray S.S. Hyperspectral remote sensing: opportunities, status and challenges for rapid soil assessment in India // Special section: hyperspectral remote sensing current science, 2015. V. 108(5). P. 860–868.
- Daughtry, C., Hunt E., McMurtrey J. Crop Residue Cover Using Shortwave Infrared Reflectance // Remote Sensing of Environment, 2004. V. 90. P. 126–134.
- DeTar W.R., Chesson J.H., Penner J.V., Ojala J.C. Detection of soil properties with airborne hyperspectral measurements of bare fields // Am. Soc. of Agricultural and Biological Engineers, 2008. V. 51(2). P. 463–470.
- Field Book for Describing and Sampling Soils. Version 3.0. National Soil Survey Center. Natural Resources Conservation Service. U.S. Department of Agriculture, 2012. 298 p.
- Field manual for describing terrestrial ecosystems. -2nd ed. Co-Published by Research Branch B.C. Ministry of Forests and Range, B.C. Ministry of Environment Province of British Columbia, 2010. 266 p.
- Fourty T., Baret F., Jacquemoud S., Schmuck G., Verdebout J. Leaf optical properties and biochemical composition // Remote Sensing of Environment, 1996. V. 56. P. 104–117.
- Gomez C., Gholizadeh A., Borùvka L., Lagacherie P. Using legacy soil data for standardizing predictions of topsoil clay content obtained from vnir/swir hyperspectral airborne images. The International Archives of the Photogrammetry // Remote Sensing and Spatial Information Sci. ISPRS Geospatial Week 2015. V. XL-3/W3. P. 439–444.
- Gmur S., Vogt D., Zabowski D., Moskal L.M. Hyperspectral Analysis of Soil Nitrogen, Carbon, Carbonate, and Organic Matter Using Regression Trees // Sensors. 2012. V. 12. P. 10639–10658.
- Hively W.D., McCarty G.W., James B. Reeves III J.B., Lang M.W., Oesterling R.A., Delwiche S.R. Use of Airborne Hyperspectral Imagery to Map Soil Properties in Tilled Agricultural Fields // Applied and Environmental Soil Science, Hindawi Publishing Corporation. 2011. V. 2011. 13 p.

- Kiang N.Y., Govindjee J.S., Blankenship R.E.* Spectral signatures of photosynthesis // *Rev. of earth organisms. Astrobiology*, 2007. V. 7(1). P. 223–251.
- Konen M.E., Burras C.L., Sandor J.A.* Organic Carbon, Texture, and Quantitative Color Measurement Relationships for Cultivated Soils in North Central Iowa Published // *Soil Sci. Soc. Am. J.* 2003. V. 67. P. 1823–1830.
- McKenzie N.J., Grundy M.J., Webster R., Ringrose-Voase A.J.* Guidelines for surveying soil and land resources – 2nd ed. Australian Soil and Land Survey Handbook Series. Melbourne: CSIRO Publishing, 2008. 557 p.
- Moritsuka N., Matsuoka K., Katsura K., Sano S., Yanai J.* Soil color analysis for statistically estimating total carbon, total nitrogen and active iron contents in Japanese agricultural soils *Soil Science and Plant Nutrition // Japanese Society of Soil Science and Plant Nutrition*, 2014. V. 60. P. 475–485.
- Munsell Soil Color Charts, Revised Edition. N.Y.: Gretag-macbeth Division of Kollmorgen Instruments Corp. 1994.
- Neill S., Gould K.S.* Optical properties of leaves in relation to anthocyanin concentration and distribution // *Canadian J. Botany*, 1999. V. 77. P. 1777–1782.
- Jay S.* Pearlman Hyperion Validation Report. Boeing Report Number 03-ANCOS-001. Phantom Works. The Boeing Company Kent, WA 98032 NASA/GSFC, 2003.
- Soil Taxonomy. A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys Second Edition, United States Department of Agriculture Agriculture Handbook Natural Resources Conservation Service, 1999. № 436. 886 p.
- Shum M., Lavkulich L.M.* Use of sample color to estimate oxidized Fe content in mine waste rock // *Environmental Geology*, 1999. V. 37(4). P. 281–289.
- Summers D.* Discriminating and mapping soil variability with hyperspectral reflectance data. Thesis presented for the degree of PhD, Faculty of Science, School of Earth and Environmental Science, The University of Adelaide, 2009. 122 p.
- Thien S.J.* A flow diagram for teaching texture by feel analysis // *J. of Agronomic Education*, 1979. V. 8. P. 54–55.
- Viscarra Rossel R.A., Minasny B., Roudier P., McBratney A.B.* Colour space models for soil science // *Geoderma*, 2006. V. 133. P. 320–337.
- Viscarra Rossel R.A., Fouada Y., Walter C.* Using a digital camera to measure soil organic carbon and iron contents // *Biosystems engineering*, 2008. V. 100. P. 149–159.
- Wills S.A., Burras C.L., Sandor J.A.* Prediction of soil organic carbon content using field and laboratory measurements of soil colour // *Soil Sci. Soc. of Am. J.* 2007. V. 71(2). P. 380–388.
- Wójtowicz M., Wójtowicz A., Piekarczyk J.* Application of remote sensing methods in agriculture // *Communications in Biometry and Crop Sci.* 2016. V. 11. P. 31–50.
- Luo Z., Yaolin L., Jian W., Jing W.* Quantitative mapping of soil organic material using field spectrometer and hyperspectral remote sensing // *The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, 2008. V. XXXVII. Part B8. P. 901–906.

## Representation the Properties of the Central-Forest Reserve Southern Taiga Forest Soils in Remote Hyperspectral Measurements

M. Yu. Puzachenko<sup>1, #</sup>, A. S. Baibar<sup>1, 2</sup>, and **Y. G. Puzachenko**<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Staromonetny lane, 29, Moscow, 119017 Russia*

<sup>2</sup>*Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Leninsky prospect, 33, Moscow, 119071 Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: m.yu.puzachenko@igras.ru*

It is studied the representation of the texture and color of the soil on the Mansell scale, measured to a depth of 135 cm with an interval of 5 cm on the transect (length 6 km) with a step of 20 m, in hyperspectral data of the Hyperion instrument for 9 measurement periods from January to September. It was found that satellite image for May 24 is most closely related to all the characteristics under consideration. For the soil texture – the largest relationships are observed for depths of 7–15 cm, 45 cm, 75 cm and 120 cm; for color hue – 3–10 cm and 95–135 cm; for color value – 7–15 cm, 25–30 cm and 65–70 cm; for color chroma – 7–10 cm, 40–50 cm, 75 cm and 100 cm. The texture of soil is most related with wavelengths 579–702 nm and 529 nm, color hue – 641–691 nm, color value – 569–702 nm and 518–539 nm, color chroma – 569–702 nm, 508–529 nm and 732–763 nm.

**Keywords:** hyperspectral remote sensing, soil texture, Munsell soil color charts, ANOVA