
БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

УДК 630*181.1: 630*181.41

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ *VACCINIUM MYRTILLUS* (ERICACEAE) В ГОРАХ КАБАРДИНО-БАЛКАРСКОЙ РЕСПУБЛИКИ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ)

© 2024 г. И. Э. Емузов¹, *, Х. М. Назранов¹, М. И. Малкандуева¹, А. А. Гадиева¹

¹Кабардино-Балкарский государственный аграрный университет
им. В. М. Кокова, г. Нальчик, Россия

*e-mail: igor.emuzov@mail.ru

Поступила в редакцию 16.04.2024 г.

После доработки 03.05.2024 г.

Принята к публикации 06.05.2024 г.

На основе 41 географической записи встречаемости черники обыкновенной *Vaccinium myrtillus* L. в горах Кабардино-Балкарской Республики (Центральный Кавказ) построены модели пространственного распределения вида в регионе, включая общее распространение, распространение лесных и луговых популяций. В качестве основного метода моделирования использован Maxent (Maxent software for species habitat modeling) как один из наиболее эффективных при построении моделей потенциального распространения биологических объектов на основе точек присутствия. Основными абиотическими предикторами пространственного распределения черники являются сезонность осадков (коэффициент вариации С – не более 30%) и количество осадков в летний квартал (300–370 мм), характеризующие оптимальные местообитания вида как участки с умеренной увлажненностью. Средняя минимальная температура наиболее холодного месяца в оптимальных местообитаниях *V. myrtillus* составляет не менее –13°C, что, вероятно, связано с чувствительностью вида к промерзанию почвы. Кругизна склона имеет наименьшее значение для распространения *V. myrtillus*: наиболее пригодные местообитания спрогнозированы как на пологих участках, так и на крутых склонах с уклоном в среднем до 40°С. Приоритетные для охраны участки с наибольшей вероятностью обнаружения *V. myrtillus* (80–100%) в Кабардино-Балкарской Республике сконцентрированы по облесенным речным террасам и склонам гор в субальпийском и альпийском поясе Баксанского, Чегемского, Черекского, Суканского и Хазнидонского ущелий.

Ключевые слова: *Vaccinium myrtillus*, пространственное распределение, SDM модели, Maxent., Кабардино-Балкарская Республика

DOI: 10.31857/S0033994624040056, **EDN:** PQUSOI

Черника обыкновенная *Vaccinium myrtillus* L. — невысокий, до 25–30 см, листопадный кустарничек семейства *Ericaceae* L. [1], имеющий большое ресурсное значение. Черно-фиолетовые шаровидные плоды с интенсивно окрашенной мякотью являются ценным источником микроэлементов, витаминов, сахаров и других биологически активных веществ [2, 3]. В горных районах Кабардино-Балкарской Республики (Кабардино-Балкария, КБР) плоды черники — популярный объект побочного лесопользования, традиционно заготавливаемый местным населением [4]. На фоне возрастающего туристического потока в КБР на местных рынках и в кафе значительно вырос также спрос на

фиточай и травяные сборы, включающие в состав побеги черники [5]. Заготовка побегов *V. myrtillus*, наряду с вырубкой лесов при строительстве объектов туристической инфраструктуры, привели к сокращению площади черничников и внесению вида в региональную Красную книгу [5].

Несмотря на активное использование ягодника, закономерности распространения *V. myrtillus* в регионе изучены слабо. В литературе представлены отдельные данные о фитоценотической приуроченности (сосновые и березово-сосновые леса, альпийские луга) и местах произрастания черники обыкновенной в КБР [4–6]. Указаны высотные границы (2000–2500 м над ур. м.) распростране-

ния сосновых лесов с доминированием *V. myrtillus* в живом напочвенном покрове (проективное покрытие вида в среднем 70–75%) [7]. Однако сведения об абиотических факторах, обуславливающих распространение вида в верховьях горных ущелий, практически отсутствуют. Вместе с тем эти сведения необходимы для выявления наиболее благоприятных для произрастания черники условий с последующим выделением территорий, приоритетных для охраны вида.

Учитывая сложный горно-долинный рельеф и труднодоступность многих территорий, характерных для произрастания *V. myrtillus* в КБР, для изучения пространственного распределения вида в горах целесообразно применение неинвазивных технологий, в том числе методов пространственного моделирования. Последние позволяют интегрировать данные наземных наблюдений с топографическими и климатическими моделями, экстраполировать полученные для отдельных участков результаты на всю анализируемую площадь [8, 9]. Использование пространственного моделирования снижает трудоемкость, повышает эффективность и объективность исследований в труднодоступных горных районах [10, 11]. Наукожемким методом пространственного моделирования, доказавшим свою эффективность в исследованиях компонентов горных экосистем Кавказа [11–13], является моделирование пространственного распределения видов (Species distribution modeling, SDM) [8, 9]. Этот метод позволяет выявить статистические зависимости между географическими данными о встречаемости биологических объектов (точками присутствия) и наборами экологических переменных (климатических, топографических, почвенных и т. п.) для прогнозирования пространственного распределения видов [8, 9]. Использование SDM моделей позволит выявить основные экологические предикторы потенциального распространения *V. myrtillus* в горах КБР и картировать оптимальные для произрастания вида территории, приоритетные для его охраны.

Цель исследования — изучить закономерности распространения *V. myrtillus* в горах Кабардино-Балкарской Республики и выделить оптимальные для произрастания вида территории с использованием методов пространственного моделирования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 2022–2023 гг. в верховьях горных ущелий Кабардино-Балкарии, занимающей центральную (наиболее высокогорную) часть северного макросклона Большого Кавказа. Район исследований, высотный диапазон которого составил 1860–2700 м над ур. м. (субальпийский и альпийский пояса), характеризуется континентальным климатом с прохладным летом и альпийским климатом (соответственно Dfc и ET по классификации Кеппена-Гейгера) с увеличением сухости и континентальности на высотном градиенте [11]. В пределах субальпийского и альпийского поясов наиболее характерным типом растительности является луговая (мезофильные и остепненные, редко влажные луга). Встречаются также редкостойные сосняки (*Pinus sylvestris* L.), бересковые (*Betula litwinowii* Doluch., *B. pendula* Roth и *B. raddeana* Trautv.) и смешанные леса, кобрезиевые и кустарниковые пустоши, скально-осыпные сообщества. Основу почвенного покрова района исследований составляют среднемощные (20–40 см), рыхлодернистые горно-луговые и горные лугово-степные субальпийские почвы.

В ходе экспедиционных исследований выявлена 41 точка присутствия (GPS-координаты) *V. myrtillus*. Географические записи были проверены на наличие дубликатов (более одной точки на 30 м²) с помощью функции «clean duplicate» в пакете ntBox ver. 0.6.6.6 в R [14]. В отсутствие дубликатов координаты всех точек включены в анализ. Из них 21 точка выявлена в границах сосновых и бересково-сосновых лесов, образованных *Pinus sylvestris* с примесью *Betula litwinowii* и *B. pendula*: две точки у подножия г. Чегет, две точки в окр. селения Терскол, пять — в ущелье р. Адыл-Су (1950–2350 м над ур. м.), две — в ущелье Шхельда, по одной точке на склонах г. Когутай, в районе Поляны Нарзанов (долина р. Баксан), в окр. альплагеря «Безенги», в ущельях Ирик-Чат, Кыртык, Сылтран, Башиль, Гара-Аузусу, Тютюсу, в урочище Харбаз. Соответственно 20 географических записей выполнено в границах альпийских лугов: по три точки — на склонах г. Чегет и в урочище Уштулу, по две — в верховьях ущелий Тютюсу и Уллу-Тау, в урочище Джилы-Су, в окр. альплагеря «Безенги», по одной точке в ущельях Юсеньги, Адыл-Су, Ирик-Чат, Кыртык, Думала, Жюрюшкусу.

В качестве экологических предикторов использовали набор биоклиматических характеристик

BioClim из базы WorldClim2 [15]: bio1 — среднегодовая температура, °C; bio2 — среднемесячная амплитуда температур, °C; bio3 — изотермальность ((bio2/bio7) × 100), %; bio4 — температурная сезонность (стандартное отклонение температуры), %; bio5 — максимальная температура наиболее теплого месяца, °C; bio6 — минимальная температура наиболее холодного месяца, °C; bio7 — годовая амплитуда температур, °C; bio8 — средняя температура наиболее влажного квартала, °C; bio9 — средняя температура наиболее сухого квартала, °C; bio10 — средняя температура наиболее теплого квартала, °C; bio11 — средняя температура наиболее холодного квартала, °C; bio12 — годовые осадки, мм; bio13 — количество осадков в наиболее влажный месяц, мм; bio14 — количество осадков в наиболее сухой месяц, мм; bio15 — сезонность осадков (коэффициент вариации), %; bio16 — количество осадков в наиболее влажный квартал, мм; bio17 — количество осадков в наиболее сухой квартал, мм; bio18 — количество осадков в наиболее теплый квартал, мм; bio19 — количество осадков в наиболее холодный квартал, мм. Для характеристики рельефа в местах потенциального распространения *V. myrtillus* использовали топографические переменные цифровой модели рельефа SRTM [16].

Проблема мультиколлинеарности переменных (линейная связь между параметрами не выявлена, но выражена сопряженность в их динамике) приводит к невозможности точного описания

и оценки значимости отдельных факторов при моделирования пространственного распределения видов. Одним из эффективных способов оценки и устранения коллинеарности предикторов является коэффициент инфляции дисперсии (Variance Inflation Factor) [17]. Это статистическая мера, оценивающая степень мультиколлинеарности переменных в модели множественной регрессии. VIF оценивает, насколько увеличивается дисперсия расчетного коэффициента регрессии, если независимые переменные взаимосвязаны. Значение VIF, равное 1, указывает на отсутствие корреляции; значение VIF, превышающее 1, указывает на проблематичный уровень мультиколлинеарности, когда новые переменные не предоставляют дополнительной информации, помимо той, что уже представлена независимыми переменными в модели. Для проведения теста VIF использовали пакет usdm ver. 2.1–6. в R [18]. После устранения высоко коррелирующих переменных (порог VIF ≤ 5) в анализ включены четыре предиктора — три биоклиматических и одна топографическая характеристики (табл. 1). Разрешение слоев для SDM моделей *V. myrtillus* составило 30 м/пиксель.

Для построения SDM моделей *V. myrtillus* использовали программу Maxent (Maxent software for species habitat modeling) ver. 3.4.3 [19] в пакете dismo в R [20], одну из наиболее простых и эффективных при моделировании по точкам присутствия [19, 21]. Суть алгоритма MaxEnt состоит в том, что модель

Таблица 1. Не коррелирующие (умеренно коррелирующие) переменные WorldClim2 и SRTM, отобранные с помощью теста VIF (порог VIF ≤ 5)

Table 1. Non-correlating (moderately correlating) WorldClim2 and SRTM variables selected by the VIF test (VIF threshold ≤ 5)

Кодировка переменной Variable code	Полное название, единицы измерения параметра Complete name, units	VIF
WorldClim2		
bio6	Минимальная температура наиболее холодного месяца, °C The minimum temperature of the coldest month, °C	3.12
bio15	Сезонность осадков (коэффициент вариации), % Precipitation seasonality (coefficient of variation), %	2.42
bio18	Количество осадков в наиболее теплый квартал, мм Precipitation in the warmest quarter, mm	2.68
SRTM		
Slope	Крутизна склона, ° Slope (steepness), °	1.34

Примечание. VIF (Variance Inflation Factor) — метод устранения коллинеарности между переменными, оценивающий мультиколлинеарность предикторов [17].

Note. VIF (Variance Inflation Factor) — a method for eliminating collinearity between variables, estimating multicollinearity [17].

берет за основу геопривязанные точки местонахождения вида и растровые слои значимых для вида факторов среды. Далее генерируется распределение вероятностей появления объекта по распределениям значений предикторов, аналогичным для местообитаний, в которых обнаружен объект. На основании анализа распределений для каждого пикселя территории рассчитывается Байесовская вероятность и строится модель ареала с характеристиками земной поверхности, удовлетворяющими модели. На следующем этапе вероятность обнаружения вида экстраполируется на анализируемую территорию. Местонахождения с установленной наибольшей вероятностью обнаружения считаются наиболее пригодными для объекта исследований. Maxent, по сути, осуществляет процедуру экстраполяции за пределы многомерной подобласти, занятой объектом, определяя его потенциально возможное распространение. Экстраполяция вероятностей обнаружения объекта на территорию исследования приводит к получению карты с прогнозами вероятности присутствия в каждом пикселе в диапазоне от 0 (объект отсутствует) до 1 (объект присутствует) [19].

Так как использование настроек «по умолчанию» в программе Maxent является одной из распространенных ошибок пространственного моделирования, оптимальные настройки Maxent выявляли в пакете ENMeval ver. 2.0.4 в R [22]. Данный пакет запускает модели для всех комбинаций заданных пользователем настроек и выполняет оценку построенных моделей, позволяя выбрать оптимальные настройки, обеспечивающие баланс между точностью подгонки и сложностью моделей. В работе были рассчитаны популярные оценоч-

ные метрики качества моделей — информационный критерий Акаике для малых выборок AICc (позволяет сравнивать несколько статистических моделей друг с другом для того, чтобы определить, какая из моделей лучше соответствует данным) [23] и площадь под операционной кривой приемника по тестовым данным AUCTest (оценивает специфичность и чувствительность моделей в отличии от точек присутствия от случайных точек) [24]. Оптимальные настройки для целей данного исследования выбраны по наибольшим значениям AUCTest при наименьших значениях AICc (табл. 2), характеризующим модели с наилучшими специфичностью и чувствительностью, сложностью и точностью подгонки. Данные настройки использованы для построения итоговых моделей, к которым применяли метод пятикратной кросс-валидации [19]: пять репликаций (повторных вычислений) при 80% точек присутствия в качестве обучающей выборки и 20% точек в качестве тестовой выборки. Метод позволяет поочередно включать все 100% данных о встречаемости в 20% тестовых точек, что обеспечивает относительную независимость наборов данных. Качество итоговых моделей оценивали по усредненному для пяти репликаций значению AUCTest.

Значимость экологических предикторов оценивали по процентному вкладу в модели Maxent, оптимальные значения предикторов получены из кривых отклика [19]. Для построения прогностических карт распределения *Vaccinium myrtillus* в границах района исследований выходные файлы Maxent преобразовали в файлы netCDF (Network Common Data Form — двоичный формат файлов, являющийся стандартом для обмена научными данными,

Таблица 2. Прогностическая эффективность и настройки оптимальных моделей Maxent пространственного распределения *Vaccinium myrtillus* в Кабардино-Балкарии
Table 2. Predictive performance and settings of optimal Maxent models of *Vaccinium myrtillus* spatial distribution in the Kabardino-Balkarian Republic

Модели Models	AICc	AUCTest	Типы функций Features	Множитель регуляризации Regularization multiplier
SDM_1	383.45	0.96	LQH	0.5
SDM_2	312.06	0.98	LQH	1
SDM_3	454.89	0.95	LQ	0.5

Примечание. SDM_1 – модель, основанная на полном наборе точек присутствия, SDM_2 – модель пространственного распределения лесных популяций, SDM_3 – модель пространственного распределения луговых популяций; AICc – информационный критерий Акаике для малых выборок (модель с наименьшим значением считается оптимальной), AUCTest – площадь под операционной кривой приемника по тестовым данным (оптимальные значения близки к 1).

Note. SDM_1 – the model based on a complete set of presence points, SDM_2 – the model of spatial distribution of forest populations, SDM_3 – the model of spatial distribution of alpine meadow populations; AICc – Akaike's information criterion corrected (the model with the lowest value is considered optimal), AUCTest – area under the curve (AUC) from test data (optimal values close to 1).

в основном в климатологии, при прогнозировании погоды, изучении изменения климата и геоинформационных системах [25]) и визуализировали в специализированной R-библиотеке для построения тематических карт tMap [26]. Для анализа карт применяли шкалу вероятности обнаружения вида в диапазоне от 0 (синий цвет) до 1 (красный цвет). В качестве оптимальных местообитаний отобраны территории с вероятностью встречаемости черники 80% и выше (порог пригодности 0.8), в качестве пригодных — территории с вероятностью выше 50% (порог пригодности 0.5).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

С использованием выявленных оптимальных настроек Maxent (табл. 2) были построены три SDM модели потенциального распределения *V. myrtillus* в горах Кабардино-Балкарии. Модель SDM_1 построена с использованием всего набора точек присутствия и характеризует влияние абиотических факторов в целом на распространение черники. Модели SDM_2 и SDM_3 построены с использованием географических записей соответственно лесных и луговых популяций вида и дополнительно характеризуют влияние типа местообитаний на потенциальное распространение.

Влияние *V. myrtillus* в границах района исследований. Согласно усредненным значениям AUCtest (табл. 3), все три модели характеризуются высокой прогностической точностью.

Основными абиотическими предикторами пространственного распределения *V. myrtillus* в горах Кабардино-Балкарии в целом (модель SDM_1) являются климатические параметры — сезонность осадков (bio15), количество осадков в наиболее теплый квартал (bio18) и минимальная температура наиболее холодного месяца — bio6 (табл. 3). Процентный вклад каждой из этих переменных в построение модели превышает 10%, а их суммарный вклад — более 95%. При этом наиболее значимыми для распространения *V. myrtillus* являются параметры, характеризующие выпадение осадков. Для местообитаний с вероятностью обнаружения вида более 80% характерны стабильные осадки (коэффициент вариации менее 30%), количество которых в наиболее теплый летний квартал составляет 300–370 мм. Эти результаты подтверждают полученные ранее сведения о требовательности *V. myrtillus* к фактору увлажнения, выражющейся в тяготении к местообитаниям со средней (умеренной) степенью увлажненности почвы. Согласно данным Л. Г. Раменского с соавторами [27], в фитоценоз-

Таблица 3. Вклад экологических переменных в модели Maxent пространственного распределения *Vaccinium myrtillus* в Кабардино-Балкарии

Table 3. Contribution of environmental variables to the Maxent models of *Vaccinium myrtillus* spatial distribution in the Kabardino-Balkarian Republic

Параметры Parameters	SDM_1		SDM_2		SDM_3	
	PC	OV	PC	OV	PC	OV
bio15	60.5	< 30	58.1	< 30	66.9	< 22
bio18	20.2	300–370	25.9	300–370	3.8	330–350
bio6	14.6	-13...-11	10.6	-13...-11	12.7	-14...-12
Slope	4.7	< 40	5.4	< 30	15.6	< 50
AUCtest ± SD	0.95 ± 0.03		0.97 ± 0.05		0.95 ± 0.03	

Примечание. SDM_1 — модель, основанная на полном наборе точек присутствия; SDM_2 — модель пространственного распределения лесных популяций; SDM_3 — модель пространственного распределения луговых популяций; bio6 — минимальная температура наиболее холодного месяца, °C; bio15 — сезонность осадков (коэффициент вариации), %; bio18 — количество осадков в наиболее теплый квартал, мм; Slope — крутизна склона, °C; PC — вклад переменной в построение модели, %; OV — оптимальные значения переменной (вероятность обнаружения вида выше 0.8), полученные из кривых отклика; AUCtest ± SD — площадь под операционной кривой приемника по тестовым данным ± стандартное отклонение (значения усреднены по пяти репликациям).

Note. SDM_1 — the model based on a complete set of presence points; SDM_2 — the model of spatial distribution of forest populations; SDM_3 — the model of spatial distribution of alpine meadow populations; bio6 — the minimum temperature of the coldest month, °C, bio15 — precipitation seasonality (coefficient of variation), %; bio18 — precipitation in the warmest quarter, mm; Slope — slope steepness, °C; PC — contribution of the variable to the model development, %; OV — the optimal values of the variable (species occurrence probability above 0.8) obtained from the response curves; AUCtest ± SD — area under the curve from test data ± standard deviation (values averaged over five replications).

зах вид достигает наибольшего обилия при увлажнении почвы 68–88% (влажно- и сыролуговое увлажнение). Небольшое обилие (покрытие 0.1–0.2%) и единичное произрастание характерно для *V. myrtillus* в условиях сухолугового, а также болотно-лугового и болотистого увлажнения. По шкале переменности увлажнения обильное произрастание вида отмечено авторами при среднеобеспеченном водном питании (5–6 ступени), характерном для влажного климата лесной зоны или для менее влажных местообитаний, но с близко расположенными к поверхности почвы грунтовыми водами [27]. Так, в условиях Кировской области черника обыкновенная предпочитает средневлажные почвы и отсутствует в сухих и сырьих экотопах [28]. В хвойных лесах Иркутской области проективное покрытие *V. myrtillus* также снижается с нарастанием застойного увлажнения [29]. В условиях северной тайги Европейской России приемлемые для произрастания черники значения увлажненности по шкале Цыганова соответствуют увлажнению от сухо-лесолугового и влажно-лесолугового до сырь-лесолугового и болотно-лесолугового [30], в условиях южной тайги — от средне-степного и лугово-степного до влажно-лесолугового [31]. Исследователями показано отрицательное влияние избыточно влажных и засушливых условий не только на обилие вида в фитоценозах, но и на параметры урожайности черники [28, 29, 32], которые также могут влиять на распространение вида.

На примере Западной Сибири было показано, что требования *V. myrtillus* к влажности почв значимо не отличаются для равнинных (Западно-Сибирская равнина) и горных (Кузнецкий Алатау, Горный Алтай) местообитаний [33]. Наряду с увлажненностью почв (оптимальные значения по

шкале Раменского — 63–69 баллов), распространение черники в горных районах Западной Сибири (до 2200 м над ур. м.) ограничивает фактор промерзания почвы зимой [33]. Согласно нашим исследованиям, для распространения вида в горах оптимальные значения средней минимальной температуры наиболее холодного месяца не должны опускаться ниже –13°C (табл. 3).

Согласно литературным данным, черника предпочитает склоновые части и повышения рельефа [28]. Однако в горах Кабардино-Балкарии рельеф местности оказывает слабое влияние на пространственное распределение *V. myrtillus* в целом (SDM_1) (табл. 3). При этом оптимальными для вида можно считать местообитания с широким диапазоном крутизны — от абсолютно пологих участков (например, сосняки в долинах рек) до склонов с крутизной до 40°С (альпийские луга).

В соответствии с выявленными оптимальными значениями основных абиотических предикторов распространения *V. myrtillus*, местообитания с наибольшей вероятностью обнаружения вида сконцентрированы в долинах крупных рек среднегорий и высокогорий Кабардино-Балкарии — как по речным террасам, так и на склонах Баксанского, Чегемского, Черекского, Суканского и Хазнидонского ущелий (рис. 1а). В меньшей степени территории, потенциально пригодные для произрастания черники обыкновенной, представлены в юго-западной части республики — на обезлесенной территории Северного Приэльбрусья. Площадь прогнозируемых пригодных местообитаний *V. myrtillus* в регионе составляет в целом 472.5 км² (SDM_1), из которых 33% оптимальны для произрастания вида (табл. 4).

Общие закономерности влияния абиотических

Таблица 4. Площади потенциально пригодных и оптимальных местообитаний *Vaccinium myrtillus* в Кабардино-Балкарии согласно моделям Maxent

Table 4. Areas of acceptable and optimal habitats of *Vaccinium myrtillus* in the Kabardino-Balkarian Republic by the Maxent distribution models

Модели Models	Пригодные территории, км ² Suitable areas, km ²	Оптимальные территории, км ² Optimal areas, km ²
SDM_1	472.5	154.9
SDM_2	288.4	99.0
SDM_3	533.3	201.9

Примечание. SDM_1 — модель, основанная на полном наборе точек присутствия; SDM_2 — модель пространственного распределения лесных популяций; SDM_3 — модель пространственного распределения луговых популяций.

Note. SDM_1 — the model based on a complete set of presence points, SDM_2 — the model of spatial distribution of forest populations, SDM_3 — the model of spatial distribution of alpine meadow populations.

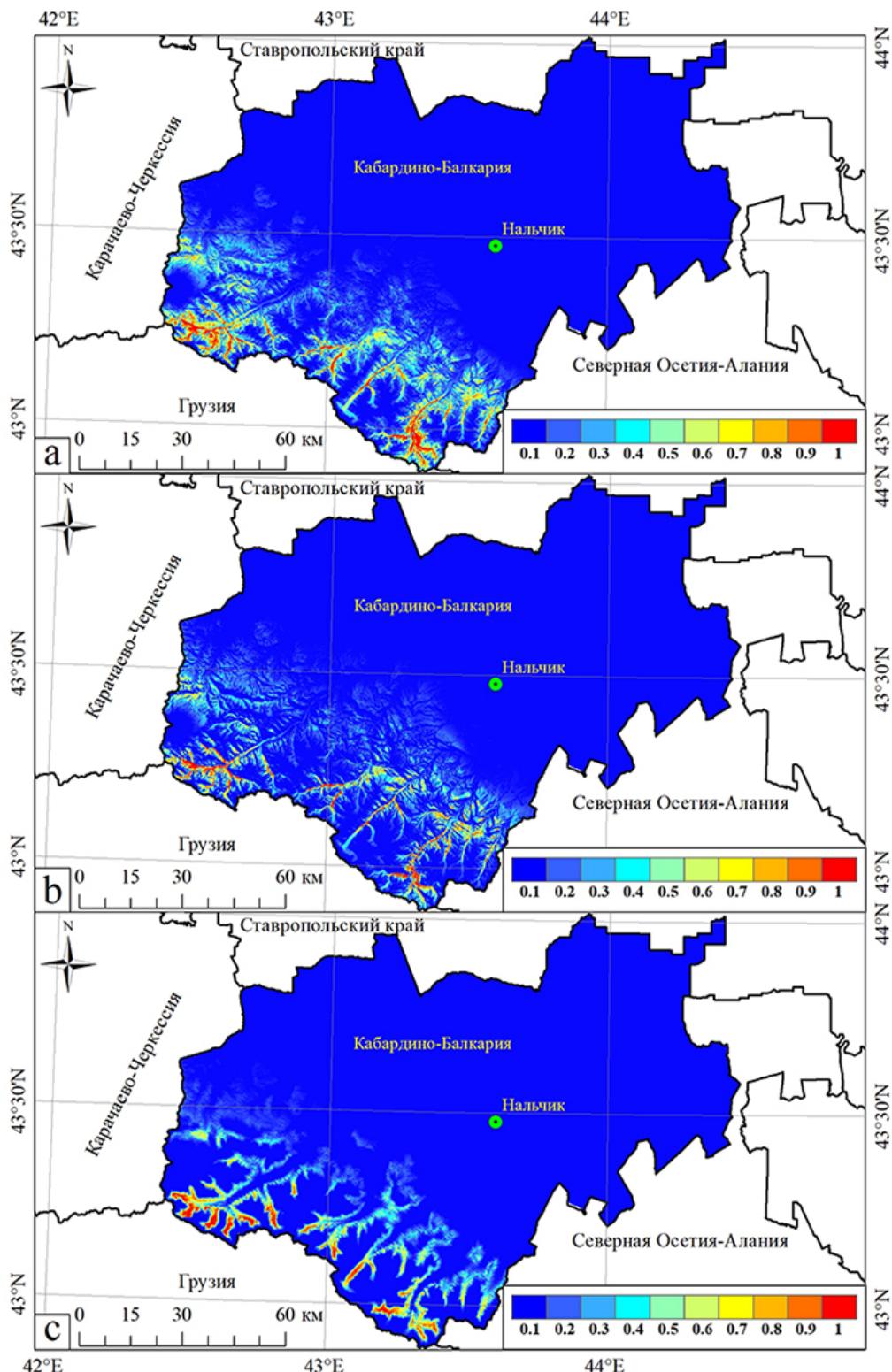


Рис. 1. Карты потенциального распространения *Vaccinium myrtillus* в Кабардино-Балкарии согласно модели, основанной на полном наборе точек присутствия (а), модели распределения лесных популяций (б) и модели распределения луговых популяций (с). 0.1–1 – вероятность обнаружения вида.

Fig. 1. Distribution maps of *Vaccinium myrtillus* potential habitats in the Kabardino-Balkarian Republic according to the model based on a complete set of presence points (a), the model of spatial distribution of forest populations (b) and the model of spatial distribution of alpine meadow populations (c). 0.1–1 – probability of the species occurrence.

факторов на пространственное распределение черники сохраняются при моделировании отдельно лесных местообитаний вида (SDM_2) (табл. 3). Исключение составляет фактор уклона местности, верхняя граница оптимальных значений которого соответствует 30° , что характерно для мест произрастания сосновых лесов на склонах гор Кабардино-Балкарии [7]. Площадь потенциально пригодных и оптимальных местообитаний для лесных популяций *Vaccinium myrtillus* в регионе составляет соответственно 61 и 64% от соответствующих показателей, установленных по полной модели SDM_1 (табл. 4). Карта потенциального распространения лесных популяций черники характеризуется более выраженным концентрированием прогнозируемых местообитаний в сосновых лесах по долинам рек (рис. 1б). Тяготение черники обыкновенной к лесным местообитаниям, вероятно, обусловлено теневыносливостью вида и его способностью к микоризообразованию [28, 34]. Так, в Иркутской области оптимальными для произрастания *V. myrtillus* являются горнотаежные лиственничные и сосновые леса с нормальной степенью увлажнения [29]. В горах Западной Сибири (высокогорный Алтай и Кузнецкий Алатау) вид встречается как в высокополнотных, так и в разреженных лесах — хвойных (пихта, лиственница, сибирская каменная сосна) или лиственочно-хвойных (с участием берескы). Оптимум черники в данном регионе приходится на субальпийские редкостойные лесные сообщества гумидных районов высокогорий [33].

Модель SDM_3 пространственного распределения луговых популяций *V. myrtillus* отличается меньшим диапазоном оптимальных значений сезонности осадков и их количества в наиболее теплый квартал при большем диапазоне крутизны склонов. В целом модель характеризует более специфичные климатические условия альпийского пояса гор с выраженной пересеченностью рельефа. Распространение по открытым луговым участкам высокогорий характерно для черники обыкновенной в границах всего ареала [33, 34]. Учитывая обширность альпийских лугов Центрального Кавказа, площадь потенциально пригодных местообитаний *V. myrtillus* согласно модели SDM_3 превышает таковую для первых двух моделей (табл. 4). Участки, пригодные и оптимальные для произрастания вида, прогнозируются не только по долинам основных рек республики,

но и по обширным водоразделам, высокогорным плато, в том числе у северного подножия Эльбруса в юго-западной части Кабардино-Балкарии (рис. 1с).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Главными абиотическими предикторами пространственного распределения черники обыкновенной *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae) в горах Кабардино-Балкарской Республики (Центральный Кавказ) являются параметры осадков, оптимальные значения которых соответствуют умеренно увлажненным местообитаниям (300–370 мм осадков в летний квартал) с достаточно стабильным увлажнением (коэффициент вариации не более 30%). Меньшее значение для распространения *V. myrtillus* имеют температурные показатели. В частности, средняя минимальная температура наиболее холодного месяца не должна опускаться ниже -13°C . В построение модели, основанной на распространении только луговых популяций этого вида, достаточно большой вклад (около 16%) вносит также фактор уклона местности, при этом крутизна склонов может варьировать в широком диапазоне: от самых низких значений (практически ровные участки) до 50° (крутые склоны, характерные для альпийского пояса гор). Местообитания, потенциально пригодные для лесных популяций *V. myrtillus*, локализованы в речных долинах и на склонах крутизной до 30° .

Оптимальные для произрастания черники территории, приоритетные для охраны вида, сконцентрированы в среднегорьях и высокогорьях Баксанского, Чегемского, Черекского, Суканского и Хазнидонского ущелий Кабардино-Балкарии — по речным террасам, покрытым сосновыми лесами, и на склонах гор в субальпийском и альпийском поясах. При этом картографическая модель, основанная на полном наборе точек, по площади прогнозируемым местонахождений представляет собой средний вариант между территориально более строгой моделью распространения лесных популяций и моделью луговых популяций, предсказывающей более широкое распространение *V. myrtillus* в горах Кабардино-Балкарии. В дальнейшем планируется проведение полевой верификации полученных моделей на участках, которые прогнозируются как оптимальные по условиям для произрастания вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Галущко А. И. 1980. Флора Северного Кавказа: определитель: в 3-х т. Т. 3. Ростов-на-Дону. 328 с.
2. Старицын В. В., Полякова Е. В. 2022. Содержание аскорбиновой кислоты в плодах черники (*Vaccinium myrtillus*) в пределах холмогорского тектонического узла Архангельской области. — Успехи современного естествознания. 6: 77–82.
<https://doi.org/10.17513/use.37844>
3. Määttä-Riihinens K. R., Kähkönen M. P., Törrönen A. R., Heinonen I. M. 2005. Catechins and procyanidins in berries of *Vaccinium species* and their antioxidant activity. — J. Agricult. Food Chem. 53(22): 8485–8491.
<https://doi.org/10.1021/jf050408l>
4. Цепкова Н. Л., Гадиева А. А., Гадиев А. Р. 2015. Объекты побочного лесопользования в национальном парке «Приэльбрусье» (Центральный Кавказ). — Аграрный научный журнал. 11: 26–29. <https://elibrary.ru/vctzvl>
5. Красная книга Кабардино-Балкарской Республики. 2018. Нальчик. 496 с. <https://zapovednik-kbr.ru/krasnaya-kniga/>
6. Чадаева В. А., Моллаева М. З., Саблирова Ю. М. 2018. Продуктивность *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) и интенсивность возобновления *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в сосновых лесах национального парка «Приэльбрусье». — Раст. ресурсы. 54(2): 190–200. <https://elibrary.ru/tuijel>
7. Темботова Ф. А., Пшегусов Р. Х., Тлупова Ю. М. 2012. Леса северного макросклона Центрального Кавказа (эльбрусский и терский варианты поясности) — В сб.: Биологическое разнообразие лесных экосистем. Т. 1. М. С. 242–259.
8. Elith J., Franklin J. 2013. Species distribution modeling. Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition). Oxford. P. 692–705.
9. Duarte A., Whitlock S. L., Peterson J. T. 2013. Species Distribution Modeling. Encyclopedia of biodiversity (Second Edition). Oxford. P. 189–198.
10. Пшегусов Р. Х. 2023. От пространственного распределения к экологической нише: вопросы моделирования в рамках корреляционного подхода. — Известия Российской академии наук. Серия Биологическая. 8: S16–S24.
<https://doi.org/10.31857/S1026347023600802>
11. Pshegusov R., Tembotova F., Chadaeva V., Sablirova Y., Mollaeva M., Akhomgotov A. 2022. Ecological niche modeling of the main forest-forming species in the Caucasus. — Forest ecosystems. 9: 100019.
<https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100019>
12. Chadaeva V., Pshegusov R. 2022. Identification of degradation factors in mountain semiarid rangelands using spatial distribution modelling and ecological niche theory. — Geocarto International. 37(27): 15235–15251.
<https://doi.org/10.1080/10106049.2022.2096701>
13. Pshegusov R., Chadaeva V. 2023. Modelling the nesting-habitat of threatened vulture species in the Caucasus: an ecosystem approach to formalising environmental factors in species distribution models. — Avian Research. 14: 100131.
<https://doi.org/10.1016/j.avrs.2023.100131>
14. Osorio-Olvera L., Lira-Noriega A., Soberón J., Peterson A. T., Falconi M., Contreras-Díaz R. G., Martínez-Meyer E., Barve V., Barve N. 2020. ntbox: An r package with graphical user interface for modeling and evaluating multidimensional ecological niches. — Methods Ecol. Evol. 11(10): 1199–1206.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13452>
15. WorldClim2: WorldClim Climate Data base. 2024. <https://worldclim.org/version2> (Accessed 12.01.24).
16. SRTM: Shuttle Radar Topography Mission. 2024. <https://srtm.csi.cgiar.org/> (Accessed 9.01.24).
17. Dormann C., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré G., García Márquez J. R., Gruber B., Lafourcade B., Leitão P., Münkemüller T., McClean C., Osborne P. E., Reineking B., Schröder B., Skidmore A. K., Zurell D., Lautenbach S. 2013. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. — Ecography. 36(1): 27–46.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
18. Naimi B., Hamm N., Groen T. A., Skidmore A. K., Toxopeus A. G. 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling. — Ecography. 37(2): 191–203.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
19. Phillips S. J., Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: New Extensions and a Comprehensive Evaluation. — Ecography. 31(2): 161–175.
<https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
20. Hijmans R. J., Phillips S. J., Leathwick J., Elith J. 2017. dismo: Species Distribution Modeling. R Package Version 1.3-3. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>

21. Iverson L. R., Rebbeck J., Peters M. P., Hutchinson T., Fox T. 2019. Predicting *Ailanthus altissima* presence across a managed forest landscape in southeast Ohio. — For. Ecosyst. 6: 41.
<https://doi.org/10.1186/s40663-019-0198-7>
22. Muscarella R., Galante P. J., Soley-Guardia M., Boria R. A., Kass J. M., Uriarte M., Anderson R. P. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MaxEnt ecological niche models. — Methods Ecol. Evol. 5(11): 1198–1205.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
23. Akaike H. A. 1974. New look at the statistical model identification. — IEEE Trans. Automat. Contr. 19(6): 716–723.
<https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
24. Fielding A. H., Bell J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. — Environmental Conservation. 24(1): 38–49.
<https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>
25. Unidata: NetCDF User's Guide (NUG): version 1.1. Boulder, CO: UCAR/Unidata, 2024.
<https://doi.org/10.26024/nw73-vm64> (Accessed 12.01.24).
26. Tennekes M. 2018. tmap: Thematic maps in R. — J. Stat. Softw. 84(6): 1–39.
<https://doi.org/10.18637/jss.v084.i06>
27. Раменский И. А., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 472 с.
28. Кислицына А. В., Егошина Т. Л. 2016. Основные ресурсные и популяционные параметры *Vaccinium myrtillus* L. в южно-таежных лесных экосистемах Кировской области. — Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия Лес. Экология. Природопользование. 3(31):77–86.
<https://doi.org/10.15350/2306-2827.2016.3.77>; <https://elibrary.ru/wvovnn>
29. Лузан А. А. 2014. Особенности произрастания и плодоношения *Vaccinium myrtillus* L. в верхнем течении р. Ия (Тулунский район Иркутской области). — Вестник ИрГСХА: научно-практический журнал. 64: 42–49. <https://elibrary.ru/teswyh>
30. Попов С. Ю. 2019. Биотопическая и экологическая приуроченность черники, брусники и голубики в Пинежском заповеднике. — Лесоведение. 3: 215–227.
<https://doi.org/10.1134/S0024114819030070>
31. Егорова Н. Ю., Егошина Т. Л., Ярославцев А. В. 2021. *Vaccinium myrtillus* L. в Кировской области (южно-таежная подзона): фитоценотическая приуроченность, экологические предпочтения. — Вестник Томского государственного университета. Биология. 53: 68–88.
<https://doi.org/10.17223/19988591/53/4>
32. Гром И. И. 1967. Урожайность дикорастущих ягодников северных районов Коми АССР. — Раст. ресурсы. 3(2):193–198.
33. Timoshok E. E. 2000. The Ecology of Bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) and cowberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) in Western Siberia. — Rus. J. Ecol. 31(1): 8–13.
<https://doi.org/10.1007/BF02799719>.
34. Тимошок Е. Е. 2000. Экология черники (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в Западной Сибири. — Экология. 1: 11–16.
35. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. 1983. М. 340 с.

Modelling of the Spatial Distribution of *Vaccinium Myrtillus* (Ericaceae) in the Mountains of the Kabardino-Balkarian Republic (Central Caucasus)

© 2024. I. E. Emuzov¹, * , H. M. Nazranov¹, M. I. Malkandueva¹, A. A. Gadieva¹

¹*Kabardino-Balkarian State Agrarian University named after V.M. Kokov, Nalchik, Russia*

*e-mail: igor.emuzov@mail.ru

Abstract — Based on 41 occurrence points, the models of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) spatial distribution in the mountains of the Kabardino-Balkarian Republic (Central Caucasus) were developed. The models predicted the total potential distribution of the species and the distribution of forest and grassland populations separately.

Maxent (Maxent software for species habitat modelling) was used as the main modelling method due to its efficiency in constructing distribution models based on presence points of biological objects. The main abiotic predictors of bilberry spatial distribution were precipitation seasonality (less than 30 %) and the amount of precipitation in the summer quarter (300–370 mm), which characterized the optimal habitats of the species as areas with moderate humidity. The average minimum temperature of the coldest month in optimal habitats of *V. myrtillus* was at least –13°C, which is probably related to the species sensitivity to soil freezing. Terrain was of the least importance for the distribution of bilberry in the mountains. The most suitable habitats of the species were predicted both on gentle (e.g. river terraces covered with pine forests) and steep slopes with average angles up to 40°C (up to 30°C for forest populations, and up to 50°C for meadow populations). Priority protection areas, where *V. myrtillus* is most likely to be found (80–100 %) are located on wooded river terraces and mountain slopes in the subalpine and alpine belts of the Baksan, Chegem, Cherek, Sukan and Khaznidon gorges of the Kabardino-Balkarian Republic.

Keywords: *Vaccinium myrtillus*, spatial modelling, SDM models, Maxent, Kabardino-Balkar Republic

REFERENCES

1. Galushko A. I. 1980. [Flora of the North Caucasus: Determinant. Vol. 3]. Rostov-on-Don. 328 p. (In Russian)
2. Staritsyn V. V., Polyakova E. V. 2022. The content of ascorbic acid in blueberry fruits in the Kholmogorsky tectonic knot of the Arkhangelsk region. — Advances in Current Natural Sciences. 6: 77–82.
<https://doi.org/10.17513/use.37844> (In Russian)
3. Määttä-Riihinen K. R., Kähkönen M. P., Törrönen A. R., Heinonen I. M. 2005. Catechins and procyandins in berries of *Vaccinium* species and their antioxidant activity — J. Agricult. Food Chem. 53(22): 8485–8491.
<https://doi.org/10.1021/jf050408l>
4. Tsepkova N. L., Gadiyeva A. A., Gadiyev A. R. 2015. The objects of secondary forest exploitation in the national park "Prielbrusye" (the Central Caucasus). — The Agrarian Scientific Journal. 11: 26–29. <https://elibrary.ru/vctzyl> (In Russian)
5. [Red Book of the Kabardino-Balkarian Republic]. 2018. Nalchik. 496 p. <https://zapovednik-kbr.ru/krasnaya-kniga/> (In Russian)
6. Chadaeva V. A., Mollayeva M. Z., Sablyrova Yu. M. 2018. *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) production and *Pinus sylvestris* ssp. *kochiana* (Pinaceae) renewal in pine forests of national park «Prikebrusye». — Rastitelnye Resursy. 54(2): 190–200. <https://elibrary.ru/tijel> (In Russian)
7. Tembotova F. A., Pshegusov R. Kh., Tlupova Yu. M. 2012. [Forests of the northern macroslope of Central Caucasus (Elbrus and Tersk zone variants)]. — In: [Biological diversity of forest ecosystems. Vol. 1.]. Moscow. P. 242–259. (In Russian)
8. Elith J., Franklin J. 2013. Species distribution modeling. — In: Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition). Oxford. P. 692–705. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00318-X>
9. Duarte A., Whitlock S. L., Peterson J. T. 2018. Species distribution modeling. — In: Encyclopedia of Ecology (Second edition). Oxford. P. 189–198.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.10572-X>
10. Pshegusov R. Kh. 2023. From spatial distribution to ecological niche: modeling issues within the correlation approach. — Izvestiya Rossiyskoy Akademii Nauk. Seriya Biologicheskaya. 8: 16–24.
<https://doi.org/10.31857/S1026347023600802> (In Russian)
11. Pshegusov R., Tembotova F., Chadaeva V., Sablirova Y., Mollaeva M., Akhomgotov A. 2022. Ecological niche modeling of the main forest-forming species in the Caucasus. — Forest ecosystems. 9: 100019.
<https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100019>
12. Chadaeva V., Pshegusov R. 2022. Identification of degradation factors in mountain semiarid rangelands using spatial distribution modelling and ecological niche theory. — Geocarto International. 37(27): 15235–15251.
<https://doi.org/10.1080/10106049.2022.2096701>
13. Pshegusov R., Chadaeva V. 2023. Modelling the nesting-habitat of threatened vulture species in the Caucasus: an ecosystem approach to formalising environmental factors in species distribution models. — Avian Research. 14: 100131.
<https://doi.org/10.1016/j.avrs.2023.100131>
14. Osorio-Olvera L., Lira-Noriega A., Soberón J., Peterson A.T., Falconi M., Contreras-Díaz R.G., Martínez-Meyer E., Barve V., Barve N. 2020. ntbox: An r package with graphical user interface for modeling and evaluating multidimensional ecological niches. — Methods Ecol. Evol. 11(10): 1199–1206.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13452>
15. WorldClim2: WorldClim Climate Data base. 2024. <https://worldclim.org/version2> (Accessed 12.01.24).

16. SRTM: Shuttle Radar Topography Mission. 2024. <https://srtm.csi.cgiar.org/> (Accessed 9.01.24).
17. Dormann C., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré G., García Márquez J. R., Gruber B., Lafourcade B., Leitão P., Münkemüller T., McClean C., Osborne P. E., Reineking B., Schröder B., Skidmore A. K., Zurell D., Lautenbach S. 2013. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. — *Ecography*. 36(1): 27–46.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
18. Naimi B., Hamm N., Groen T. A., Skidmore A. K., Toxopeus A. G. 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling. — *Ecography*. 37(2): 191–203.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
19. Phillips S. J., Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. — *Ecography*. 31(2): 161–175.
<https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
20. Hijmans R. J., Phillips S. J., Leathwick J., Elith J. 2017. dismo: Species Distribution Modeling. R Package Version 1.3-3. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>
21. Iverson L. R., Rebbeck J., Peters M. P., Hutchinson T., Fox T. 2019. Predicting *Ailanthus altissima* presence across a managed forest landscape in southeast Ohio. — *For. Ecosyst.* 6: 41.
<https://doi.org/10.1186/s40663-019-0198-7>
22. Muscarella R., Galante P. J., Soley-Guardia M., Boria R. A., Kass J.M., Uriarte M., Anderson R. P. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MaxEnt ecological niche models. — *Methods Ecol. Evol.* 5(11): 1198–1205.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
23. Akaike H. A. 1974. New look at the statistical model identification. — *IEEE Trans. Automat. Contr.* 19(6): 716–723.
<https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
24. Fielding A. H., Bell J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. — *Environmental Conservation*. 24(1): 38–49.
<https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>
25. Unidata: NetCDF User's Guide (NUG): version 1.1. Boulder, CO: UCAR/Unidata, 2024.
<https://doi.org/10.26024/nw73-vm64> (Accessed 12.01.24).
26. Tennekes M. 2018. tmap: Thematic maps in R. — *J. Stat. Softw.* 84(6): 1–39.
<https://doi.org/10.18637/jss.v084.i06>
27. Ramensky I. A., Tsatsenko I. A., Chizhikov O. N., Antipin N. A. 1956. [Ecological assessment of fodder lands by vegetation cover]. Moscow. 472 p. (In Russian)
28. Kislytsyna A. V., Egoshina T. L. 2016. Key resource and population parameters of *Vaccinium myrtillus* L. in south taiga forest ecosystem of the Kirov Region. — *Vestnik of Volga State University of Technology. Series: Forest. Ecology. Nature Management.* 3(31): 77–86.
<https://doi.org/10.15350/2306-2827.2016.3.77>; <https://elibrary.ru/wvovnn> (In Russian)
29. Luzan A. A. 2014. Features of *Vaccinium myrtillus* L. growing and fruiting in upper stream of the Iya River (Tulun District of Irkutsk Region). — *Vestnik IrGSKHA*. 64: 42–49. <https://elibrary.ru/teswyh> (In Russian)
30. Popov S. Yu. 2019. Biotopic and ecological preferences of blueberry, cow berry and bilberry in Pinega Nature Reserve. — *Lesovedeniye*. 3: 215–227.
<https://doi.org/10.1134/S0024114819030070> (In Russian)
31. Egorova N. Yu., Egoshina T. L., Yaroslavtsev A. V. 2021. *Vaccinium myrtillus* L. in Kirov region (southern taiga subzone): phytocoenotic confinement and ecological preferences. — *Tomsk state University Journal of Biology*. 53: 68–88.
<https://doi.org/10.17223/19988591/53/4> (In Russian)
32. Grom I. I. 1967. [Yield of wild berries in the northern districts of the Komi ASSR]. — *Rastitelnye Resursy*. 3(2):193–198. (In Russian)
33. Timoshok E. E. 2000. The ecology of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) and cowberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) in Western Siberia. — *Rus. J. Ecol.* 31(1): 8–13.
<https://doi.org/10.1007/BF02799719>
34. [Atlas of natural ranges and resources of medicinal plants of the USSR]. 1983. Moscow. 340 p. (In Russian)