

УДК 634.21: 574.3 (470.67)

## АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *PRUNUS ARMENIACA* L. В ДАГЕСТАНЕ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ КОМПЛЕКСА БИОКЛИМАТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

© 2025 г. Д. М. Анатов

Горный ботанический сад ДФИЦ РАН, ул. М. Гаджиева, 45, Махачкала, 367000 Россия  
e-mail: djalal@list.ru

Поступила в редакцию 27.03.2024 г.

После доработки 14.06.2024 г.

Принята к публикации 16.06.2024 г.

В статье представлены результаты сравнительного анализа основных мест произрастания природных популяций *Prunus armeniaca* L. в Дагестане на основе набора климатических данных и цифровых моделей рельефа. Показано группирование ареала вида на экогеографические единицы (ЭГЕ), и выделены основные биоклиматические предикторы, определяющие пространственную дифференциацию природных популяций. Определены основные закономерности распространения вида в высотном направлении. Выявлены оптимальные участки произрастания вида.

**Ключевые слова:** абрикос, природные популяции, экогеографические единицы, WorldClim2, SRTM, Дагестан

**DOI:** 10.31857/S1026347025010091

На территории России абрикосовые редколесья (*Prunus armeniaca* L.) распространены во внутренней горной части Дагестана по долинам рек Аварское Койсу, Кара Койсу, Казикумухское Койсу и Андийское Койсу, произрастаая в сильно гетерогенной среде с широкой клинальной изменчивостью в высотном направлении и экспозиций склонов (350–1500 м н. у. м., иногда (единично) по южным склонам – до 1900 м), а также широкой амплитудой крутизны склонов (5–70°) (Asadulaev *et al.*, 2014; Asadulaev, Anatov, 2019). Присутствие обширных природных популяций абрикоса обусловлено аридностью территории благодаря передовым хребтам (Андийский, Салатау, Гимринский, Чонкатау), создающим эффект «дождевой тени» (Асадулаев и др., 2020).

Абрикос формирует сообщества на известняковых склонах в нижнем и среднем горных поясах и на сланцевых склонах в высокогорной части Дагестана, образуя редколесья, так называемые «абрикосовые саванны», изредка формируя сплошные массивы (Asadulaev, Anatov, 2019). Во всех местообитаниях абрикосников почвенный покров, как правило, представлен сухими мало-мощными каменисто-щебнистыми на известняковых и сланцевых породах.

В настоящее время абрикосовые редколесья в Горном Дагестане, вероятно, еще не достигли

своего максимального ареала. В советский период сдерживающую роль в уменьшении площадей сыграл антропогенный фактор, связанный со значительной пастищной нагрузкой, вырубкой деревьев на хозяйственные нужды местным населением, строительством террас и распашкой склонов.

Пространственное распределение древесных видов может значительно измениться в ближайшем будущем под влиянием глобального потепления климата, наблюдавшегося в последние десятилетия. В этом контексте оценка пригодности местообитаний на основе моделирования становится ключевым инструментом для решения ряда фундаментальных проблем в области биогеографии, экологии, популяционной и эволюционной биологии, охраны окружающей среды и т.д. (Peterson *et al.*, 2011; Guisan *et al.*, 2017, Огурцов, 2023). Этот подход имеет широкий спектр применения, от изучения социальных проблем, истории, археологии и экономики до исследований окружающей среды (сохранение биоразнообразия, лесоведение, экология растений и ландшафтов и т.п.) и организации сельского хозяйства (управление ресурсами, рациональное природопользование, выбор оптимальных территорий для эффективного выращивания сельскохозяйственных культур) (Черниховский, 2017; Пшегусов

и др., 2019; Грекусис, 2021, Wang *et al.*, 2022; Пшегусов, 2023 а, б; Qasimi *et al.*, 2023).

Л.А. Животовский ввел понятие *экогеографические единицы* при изучении крупных блоков видовой структуры, объединенных как группы соседних популяций (ценопопуляций), занимающих относительно однородную территорию; имеющих сходство по морфологии, физиологии и другим биологическим характеристикам, связанных с адаптацией к этим градиентам; ограниченных от других совокупностей по градиентам среды обитания, географии, типам почв, климату, растительности, миграционным особенностям (генные потоки), ботанико-географическому районированию, геоботаническим характеристикам и т.д.; связанных друг с другом генными потоками в ряду поколений и значительно продуктивно изолированных от других популяций этого вида (Zhivotovsky *et al.*, 2015; Животовский, 2016, 2017; Животовский, Османова, 2020).

Широкое распространение и недостаточная изученность экологических условий произрастания абрикосовых редколесий в Дагестане требуют восполнения этого пробела.

Целью данной работы было выявление основных закономерностей пространственной локализации природных популяций *P. armenica* L. на основе анализа основных биоиндикационных показателей.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для оценки экологической характеристики пространственного распределения послужили данные 50 локальных мест (точек) произрастания абрикоса во внутригорной части Дагестана, выделенных нами в ходе экспедиционных выездов за 2013–2023 гг. (рис. 1). Точки отбирались на достаточном удалении друг от друга для лучшей экстраполяции результатов.

В качестве показателей окружающей среды (предикторов) были взяты климатические данные по 19 параметрам из базы WorldClim2 (Fick, Hijmans, 2017, WorldClim, 2022), имеющим наиболее важное значение как абиотические факторы в распространении живых организмов (Hijmans *et al.*, 2005).

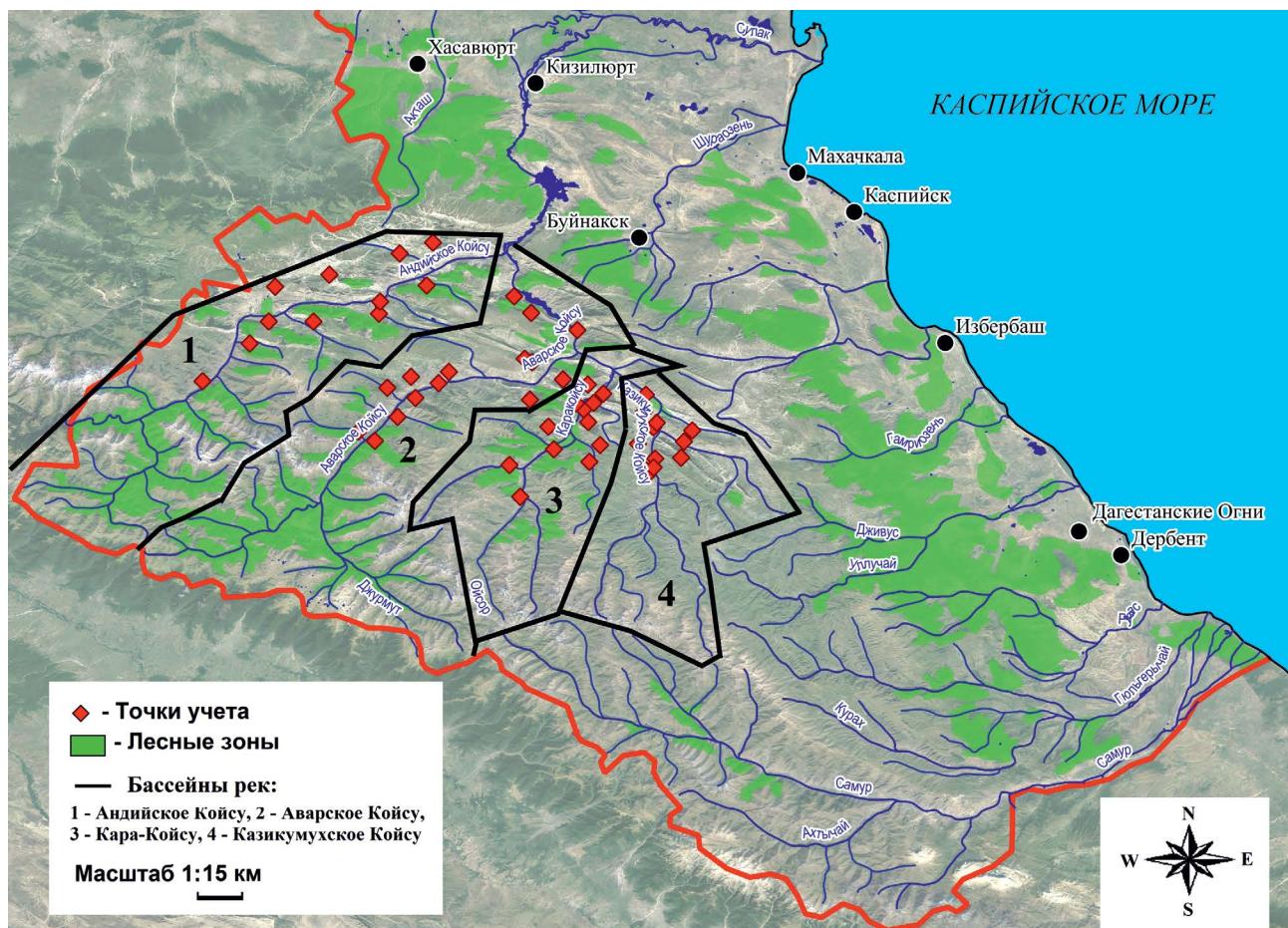


Рис. 1. Фрагмент цифровой карты Дагестана с расположенными учетными точками произрастания абрикоса.

Дополнительно были учтены: высота над уровнем моря, ГТК (гидротермический коэффициент Селянинова), сумма эффективных температур выше 5°C и сумма осадков за дни выше 5°C. Кроме климатических параметров также были задействованы данные трехмерных цифровых моделей рельефа – SRTM (Shuttle radar topographic mission) (SRTM, 2022), с пространственным разрешением 30''. Для каждого локалитета рассчитывались высота над уровнем моря, экспозиция и крутизна склонов. Полный набор предикторов и их условные обозначения представлены в табл. 1.

Цифровая обработка климатических показателей и наложение координатных точек осуществлялись в программе QGIS v.3.30. В основу объединения точек учета были положены описательные статистики, апостериорного сравнения, методы дисперсионного, кластерного анализа и многомерного шкалирования. Статистическая обработка данных и построение графиков осуществлены с использованием программы Statistica v.13.3.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Описательная статистика биоклиматических и топографических данных представлена в табл. 2. Размах высот составил 600–1560 м, со средним значением в 1213 м. Половина высот находится в диапазоне от 1070 до 1400 м, медиана располагается на высоте 1255 м. Основные места произрастания представлены пологими макросклонами крутизной 3–34°, со средним уклоном в 16°, где большинство растений этого вида произрастает в нижней и средней частях склонов. Тем не менее абрикос может встречаться и на более крутых склонах. Средняя сумма эффективных температур (СЭТ) для абрикосов в естественных массивах составила 1775°C, с диапазоном от 1356 до 2525°C. В целом природным популяциям требуется меньше СЭТ, чем для культурных сортов, оптимум которых считается значение 2500°C. (Драгавцев, Трусович, 1970; Агеева, 1984; Важов, 1987; Ахматова, Карданов, 2008 и др.). ГТК за летний период составил 0,8–1,9. Нижний порог соответствует

**Таблица 1.** Набор климатических переменных WorldClim и топографических переменных, использованных для анализа пространственной дифференциации природных популяций *P. armenica*

| Обозначения | Название, размерность   |
|-------------|---|
| gsp5        | Накопленное количество осадков за дни выше 5°C                    |
| shc         | Годовой гидротермический коэффициент Селянинова                   |
| shc_s       | Гидротермический коэффициент Селянинова летнего периода           |
| gdd5        | Сумма эффективных температур выше 5°C (СЭТ)                       |
| bio01       | Среднегодовая температура, °C                                     |
| bio02       | Среднесуточная амплитуда температур ( $t_{\max} - t_{\min}$ ), °C |
| bio03       | Изотермичность ( $\text{bio2}/\text{bio7}$ ) × 100, %             |
| bio04       | Сезонность температуры (стандартное отклонение × 100, %)          |
| bio05       | Максимальная температура наиболее теплого месяца, °C              |
| bio06       | Минимальная температура наиболее холодного месяца, °C             |
| bio07       | Годовая амплитуда температур (bio5-bio6), °C                      |
| bio08       | Средняя температура наиболее влажного периода, °C                 |
| bio09       | Средняя температура наиболее сухого периода, °C                   |
| bio10       | Средняя температура наиболее теплого периода, °C                  |
| bio11       | Средняя температура наиболее холодного периода, °C                |
| bio12       | Среднегодовое количество осадков, 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 период, мм                  |
| bio17       | Количество осадков в наиболее сухой период, мм                    |
| bio18       | Количество осадков в наиболее теплый период, мм                   |
| bio19       | Количество осадков в наиболее холодный период, мм                 |
| Rel         | Высота над уровнем моря, м  |
| Slope       | Крутизна склона, °  |
| Aspect      | Экспозиция склона, °  |

**Таблица 2.** Суммарная статистика основных климатических и топографических параметров произрастания природных популяций абрикоса в Дагестане

| Параметры | $X \pm Sx$      | Ме   | Размах      | Q1-Q3       | CV, % |
|-----------|-----------------|------|-------------|-------------|-------|
| Rel       | $1213 \pm 33.8$ | 1255 | 600–1560    | 1070–1400   | 19.7  |
| Slope     | $16 \pm 1.0$    | 16   | 3–34        | 12–21       | 42.4  |
| gsp5      | $415 \pm 6.7$   | 404  | 318–534     | 385–440     | 11.4  |
| shc       | $2.4 \pm 0.07$  | 2.5  | 1.4–3.3     | 2.1–2.7     | 19.6  |
| shc_s     | $1.4 \pm 0.03$  | 1.4  | 0.8–1.9     | 1.2–1.5     | 17.5  |
| gdd5      | $1775 \pm 36.2$ | 1733 | 1356–2525   | 1581–1924   | 14.4  |
| bio01     | $7.1 \pm 0.17$  | 7.0  | 5.0–10.5    | 6.2–7.8     | 16.7  |
| bio02     | $8.7 \pm 0.03$  | 8.7  | 8.3–9.1     | 8.6–9.0     | 2.8   |
| bio03     | $26.9 \pm 0.06$ | 26.9 | 26.1–27.7   | 26.6–27.3   | 1.6   |
| bio04     | $819 \pm 0.7$   | 820  | 808–827     | 815–823     | 0.6   |
| bio05     | $23.5 \pm 0.16$ | 23.3 | 21.5–26.6   | 22.7–24.3   | 4.9   |
| bio06     | $-8.9 \pm 0.17$ | -9.0 | -11.1– -5.5 | -9.7– -8.3  | 13.2  |
| bio07     | $32.4 \pm 0.06$ | 32.4 | 31.6–33.1   | 32.2–32.8   | 1.2   |
| bio08     | $15.1 \pm 0.26$ | 14.7 | 12.3–18.8   | 13.4–16.6   | 12.2  |
| bio09     | $-3.8 \pm 0.16$ | -3.9 | -5.9– -0.6  | -4.6 – -3.2 | 30.2  |
| bio10     | $18.3 \pm 0.17$ | 18.2 | 16.2–21.6   | 17.4–19.0   | 6.4   |
| bio11     | $-3.8 \pm 0.16$ | -4.0 | -5.9 – -0.6 | -4.6 – -3.2 | 29.8  |
| bio12     | $532 \pm 9.8$   | 533  | 386–705     | 487–576     | 13.1  |
| bio13     | $83 \pm 1.4$    | 82   | 58–101      | 77–90       | 12.3  |
| bio14     | $16 \pm 0.5$    | 15   | 11–26       | 13–17       | 21.4  |
| bio15     | $53 \pm 0.7$    | 54   | 40–65       | 49–57       | 9.9   |
| bio16     | $240 \pm 4.3$   | 237  | 169–299     | 222–260     | 12.6  |
| bio17     | $49 \pm 1.4$    | 47   | 35–79       | 41–54       | 20.5  |
| bio18     | $201 \pm 4.9$   | 195  | 140–285     | 179–227     | 17.2  |
| bio19     | $51 \pm 1.3$    | 48   | 37–79       | 44–56       | 18.3  |

Примечание. Здесь и далее  $X \pm Sx$  – среднее арифметическое и ошибка средней; Ме – медиана; Размах – минимальное и максимальное значение; Q1-Q3 – межквартильный диапазон; CV,% – коэффициент вариации.

слабозасушливым условиям, верхний – территории с достаточным увлажнением. Основная часть ареала вида характеризуется умеренным увлажнением с медианным значением, равным 1.4. С высотой над уровнем моря ГТК возрастает, т.е. самые низкие показатели в основном отмечены в нижнем горном поясе на высотах до 1000 м (0.8–1.1). Среднегодовое количество осадков в природных местообитаниях – 532 мм, с минимумом 386 мм и максимумом 705 мм. Основная часть осадков выпадает в теплое время года (до 45%). Эти данные указывают на предпочтение природными популяциями абрикоса участков с достаточным уровнем влагообеспечения, частично нивелируемым крутизной склонов, способствующей стоку воды. В целом это характеризует вид как мезофит с высоким адаптивным потенциалом засухоустойчивости. Такие характеристики свидетельствуют о высоком потенциале вида к расширению ареала в Дагестане.

Изменчивость климатических параметров в целом характеризовалась низким варьированием, при этом индексные показатели температур показали очень высокую стабильность значений (bio02, bio03, bio04, bio07). Наиболее лабильным показателем внешней среды являлась крутизна склонов.

Если рассматривать выявленные природные комплексы как обособленные эколого-географические районы с длительным историческим развитием, то ценопопуляции, произрастающие в этих районах, можно рассматривать как экогеографические единицы в пределах дагестанской популяции абрикоса как одного из возможных путей определения их эколого-исторического формирования.

Анализ биоклиматических параметров, характеризующих экогеографические единицы выделенных бассейнов основных рек, проведен с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ДА) и попарных сравнений на основе критерия Тьюки для неравных выборок (табл. 3).

Результаты представлены как доля объясненной дисперсии фактора (ЭГЕ) от общей дисперсии для зависимых переменных. По результатам ДА были установлены различия между бассейнами рек по 11 переменным. Наибольший вклад в межгрупповую дисперсию вносили переменные bio02, bio03, bio04 и bio07. По ним же выявлено наибольшее число пар различий по критерию Тьюки. Выявлены достоверные различия всех пар сравнений по двум показателям – bio02 и bio03, а также для 5 из 6 возможных пар по bio04 и bio07. Основные различия выявлены по температурным показателям, с более высокими значениями в бассейнах Андийского и Аварского Койсу по сравнению с Кара-Койсу и Казикумухским Койсу. Эти различия могут быть объяснены распределением

популяций абрикоса на большие высоты в последних двух речных системах.

Различия по осадкам были отмечены для переменных bio14, bio15 и bio17 с достоверными различиями в трех попарных сравнениях. Количество осадков сухого периода года (bio14 и bio17) больше в бассейне Андийского Койсу, а в самый влажный период (bio15) – в бассейнах Аварского Койсу и Кара-Койсу. В целом, для остальных переменных не было обнаружено значимых различий между четырьмя бассейнами рек. По комплексу биоиндикационных показателей наибольшие контрасты отмечены между бассейнами рек Аварское Койсу и Казикумухское Койсу (9 из 26 параметров), наименьшие – между бассейнами рек Аварское Койсу и Кара-Койсу (3 параметра). Это может быть связано

**Таблица 3.** Достоверность различий между бассейнами рек по результатам дисперсионного анализа и критерия Тьюки

| Параметры  | $\eta^2, \%$ | Критерий Тьюки |         |         |         |         |         | $\Sigma_2$ |
|------------|--------------|----------------|---------|---------|---------|---------|---------|------------|
|            |              | Ав / Ан        | Ав / Кр | Ав / Кз | Ан / Кр | Ан / Кз | Кр / Кз |            |
| Rel        | –            | –              | –       | –       | –       | –       | –       | 0          |
| Slope      | –            | –              | –       | –       | –       | –       | –       | 0          |
| Aspect     | –            | –              | –       | –       | –       | –       | –       | 0          |
| gsp5       | 16.8*        | –              | –       | *       | –       | –       | –       | 1          |
| shc        | –            | –              | –       | –       | –       | –       | –       | 0          |
| shc_s      | –            | –              | –       | –       | –       | –       | –       | 0          |
| gdd5       | –            | –              | –       | –       | –       | –       | –       | 0          |
| bio01      | –            | –              | –       | –       | –       | –       | –       | 0          |
| bio02      | 75.9***      | **             | **      | ***     | ***     | ***     | ***     | 6          |
| bio03      | 80.1***      | ***            | ***     | ***     | ***     | ***     | ***     | 6          |
| bio04      | 68.7***      | –              | *       | ***     | ***     | ***     | ***     | 5          |
| bio05      | –            | –              | –       | –       | –       | –       | –       | 1          |
| bio06      | –            | –              | –       | –       | –       | –       | –       | 0          |
| bio07      | 69.8***      | *              | –       | ***     | ***     | ***     | ***     | 5          |
| bio08      | –            | –              | –       | –       | –       | –       | –       | 0          |
| bio09      | –            | –              | –       | –       | –       | –       | –       | 0          |
| bio10      | –            | –              | –       | –       | –       | –       | –       | 0          |
| bio11      | –            | –              | –       | –       | –       | –       | –       | 0          |
| bio12      | –            | –              | –       | –       | –       | –       | –       | 0          |
| bio13      | 17.2*        | –              | –       | *       | –       | –       | –       | 1          |
| bio14      | 27.4**       | –              | –       | *       | **      | **      | –       | 3          |
| bio15      | 34.3***      | **             | –       | *       | **      | –       | –       | 3          |
| bio16      | –            | –              | –       | –       | –       | –       | –       | 0          |
| bio17      | 25.6**       | *              | –       | –       | **      | *       | –       | 3          |
| bio18      | 15.9*        | –              | –       | *       | –       | –       | –       | 1          |
| bio19      | 17.5*        | –              | –       | –       | *       | –       | –       | 1          |
| $\Sigma_1$ |              | 5              | 3       | 9       | 8       | 6       | 4       | 36         |

Примечание. Сумма достоверных различий по бассейнам рек ( $\Sigma_1$ ) и параметрам ( $\Sigma_2$ ); \* – уровни значимости (\*- $P < 0.05$ , \*\*-  $P < 0.01$ , \*\*\*-  $P < 0.001$ );  $\eta^2$  – компоненты дисперсии; Ав – Аварское Койсу; Ан – Андийское Койсу; Кр – Кара-Койсу и Кз – Казикумухское Койсу; прочерк – отсутствие достоверных различий.

с уменьшением осадков с запада на восток из-за проникновения влажных воздушных масс из Закавказья через “Бежтинскую депрессию”, представляющую собой опущенный срединный участок Кавказского хребта до 2300 м.

Недостоверные различия по остальным показателям, вероятно, объясняются значительным экологическим разнообразием в пределах бассейнов по высотам, экспозициям и крутизне склонов. Частично на это указывают относительно высокие значения коэффициента вариации при небольших объемах выборок ( $n = 11–15$ ).

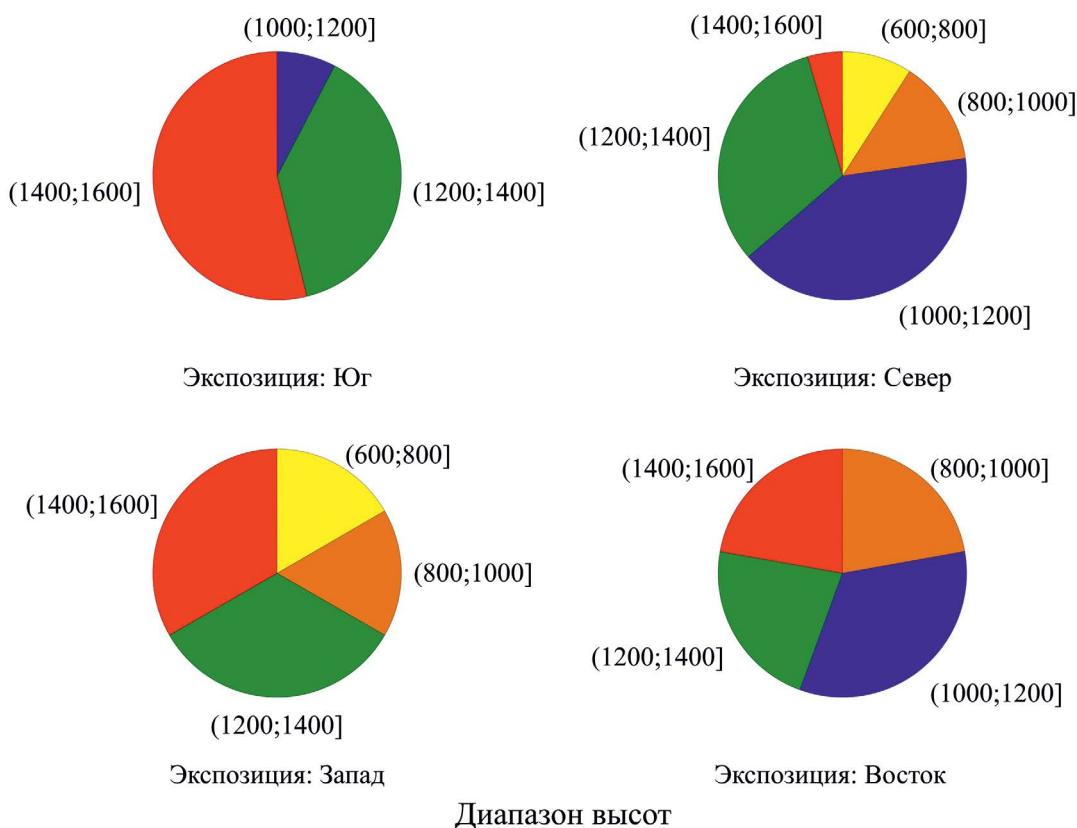
Таким образом, выделение экogeографических единиц по температуре и количеству осадков по указанным выше речным бассейнам может быть вполне обоснованно. Эти климатические различия могут служить основанием для микроэволюционной дифференциации популяций абрикоса в Дагестане.

Сравнительная характеристика высот произрастания абрикоса с учетом экспозиций склонов показала, что с высотой над уровнем моря природные популяции смещаются с северных экспозиций на нижних точках произрастания (600–800 м) к западным, восточным в среднем горном поясе (1000–1300 м)

и на южные склоны в верхнем пределе своего произрастания ( $>1500$  м), графически представленное на рис. 2. Так, на северных экспозициях абрикос встречается на высотных уровнях до 1400 м, после чего их частота резко снижается. Природных массивов на южных склонах ниже 1000 метров не обнаружено, они в основном сосредоточены выше 1400 м. На восточных и западных склонах абрикос встречается на высотах начиная от 700 м, концентрация которых приходится на интервал 1000–1400 м.

Таким образом, распространение природных популяций абрикоса в высотном направлении подчинено известному правилу предварения Алехина, а именно: более теплолюбивый вид абрикоса при распространении в высотном направлении постепенно смещается с северных склонов на более прогреваемые склоны южной экспозиции. Отсюда и отмеченная относительная стабильность экологических параметров при довольно высоком диапазоне высот произрастания (~1000 м). Соответственно зонами-пессимумами для абрикоса ниже 600 метров над уровнем моря будут исключительно северные склоны, а выше 1600 м – южные.

Результаты кластеризации 50 локалитетов представлены на рис. 3 и проведены по параметрам



**Рис. 2.** Распределение высот произрастания абрикоса в зависимости от экспозиции склонов (в скобках – диапазон высот).

Дендрограмма для 50 перемен.  
Метод Варда  
Евклидово расстояние

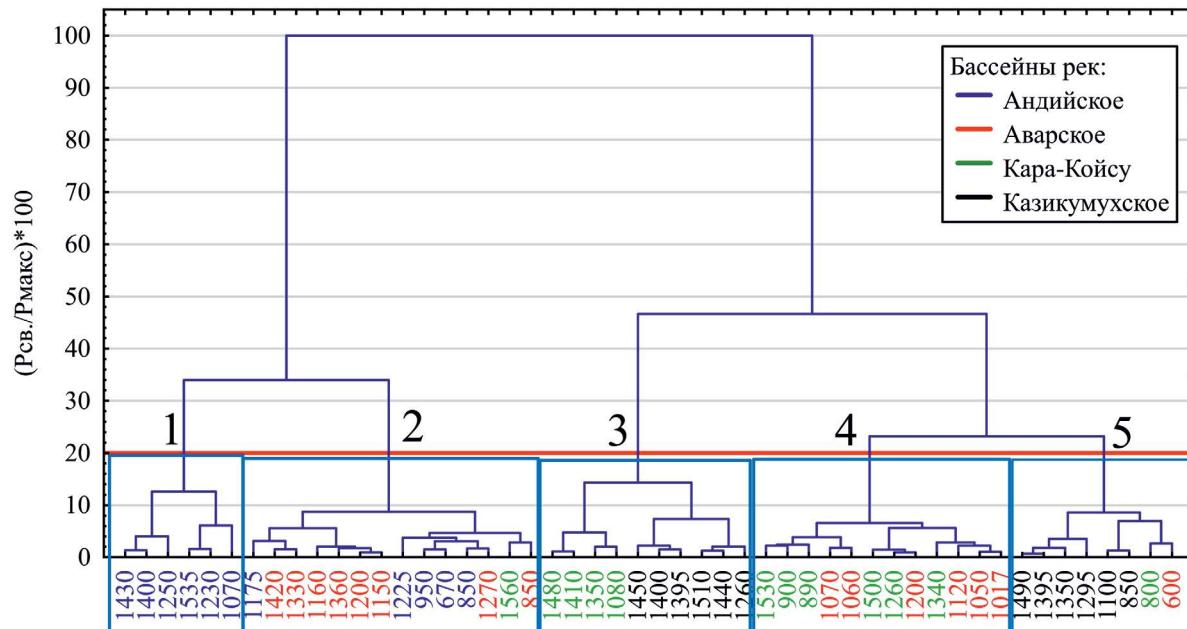


Рис. 3. Кластеризация мест произрастания абрикоса с учетом наиболее дифференцирующих параметров.

окружающей среды с наибольшей разрешающей способностью при анализе ЭГЕ (*bio02*, *bio03*, *bio04*, *bio07*, *bio14*, *bio15* и *bio17*). Для данной модели заметный порог межклusterных расстояний составляет 20 единиц, что соответствует 5 кластерам.

Первый кластер состоит из участков бассейна реки Андийское Койсу с высотами от 1070 до 1535 м. Особенностью этой группы является расположение участков на склонах северной и западной экспозиции. Группа характеризуется самыми низкими значениями годовых температур (6.0°C), СЭТ (1558°C) и самыми высокими значениями годовых (614 мм) и сезонных осадков (221 мм), ГТК (2.8). Кластер сформирован за счет наибольших значений *bio2*, *bio3*, *bio14*, *bio17* и самым низким значением *bio15*. Зона характеризуется повышенным увлажнением за счет увеличения количества осадков на северных склонах средних высот и западных экспозиций на более высоких уровнях.

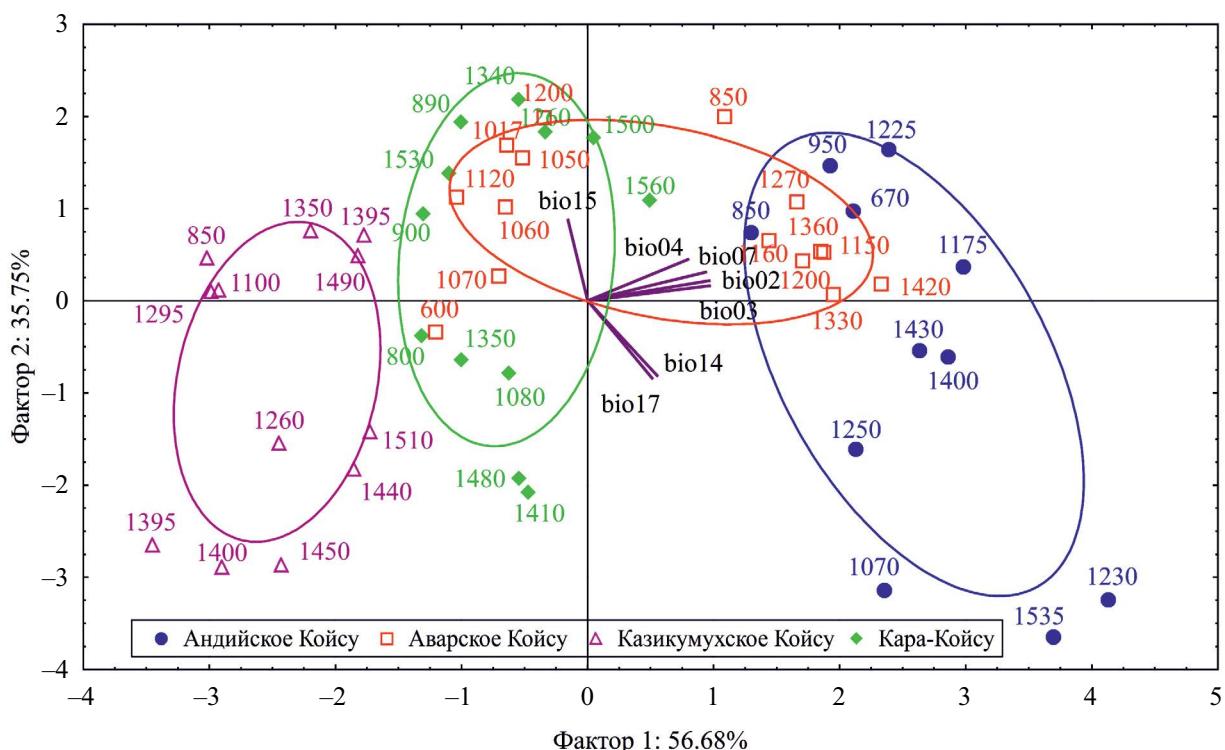
Второй кластер образовали участки в основном из бассейнов Андийского Койсу и Аварского Койсу с охватом высот 670–1560 м. Особенностями этой группы являются: расположение участков на склонах различных экспозиций (северные и западные на низких–средних высотах, южные и восточные на верхних уровнях), среднегодовая температура (7.3°C) и СЭТ (1837°C) выше средних значений, более низкое количество годовых (521 мм) и сезонных осадков (205 мм) и средние значения ГТК

(2.4). Кластер характеризуется наиболее высокими значениями *bio4*. Зона характеризуется низким увлажнением за счет уменьшения количества осадков и относительно высокими значениями температур.

В третий кластер вошли локалитеты из Казикумухского Койсу и Кара-Койсу с высотами 1080–1510 м. Параметры среды этих участков следующие: склоны по крутизне пологие, по солярности преобладают южные и западные экспозиции, количество осадков среднее (553 мм), годовое ГТК (2.6) и ГТК летнего периода (1.4), низкие значения СЭТ (1588°C), что связано с их расположением на верхнем высотном пределе произрастания (в среднем 1378 м). Кластер выделился наиболее низкими значениями *bio2* и *bio4*. Оптимум произрастания на этих участках обеспечивается достаточным увлажнением при меньшей испаряемости из-за более низких температур верхнего горного пояса.

Четвертый кластер составили участки из Аварского Койсу и Кара-Койсу с высотным диапазоном 890–1530 м. Данная группа объединяет участки почти исключительно северных экспозиций на низких и средних высотах. Значения ГТК ниже средних (2.3), с минимальными значениями *bio14* и *bio17* и максимальными *bio15*. Значения годовых и сезонных температур и СЭТ выше средних (1852°C), а осадков – ниже средних (513 мм).

Пятый кластер почти полностью составили участки из Казикумухского Койсу с северных экспозиций



**Рис. 4.** Двумерная проекция точек произрастания абрикоса с учетом наиболее дифференцирующих параметров. Цифрами указаны высотные отметки точек сбора; эллипсы – область 95%-ного доверительного интервала среднего.

на нижних высотах и восточных южных на средних склонах. Зона характеризуется максимальными значениями температур ( $7.9^{\circ}\text{C}$ ), СЭТ ( $1947^{\circ}\text{C}$ ) и минимальными значениями осадков (474 мм), ГТК (2.0 в годовом выражении и 1,2 летнего периода). Кластер выделился наиболее низкими значениями bio3 и bio7.

Двумерная проекция точек сбора по результатам многомерного шкалирования показала их в целом близкое расположение друг другу (рис. 4). Наиболее автономно выделяются бассейны рек Андийское Койсу и Казикумухское Койсу, наименее – Аварское Койсу и Кара-Койсу. При этом расположение участков вдоль оси X показывает их распределение по температурным показателям, а по оси Y – осадкам. Т.е. прослеживается частичное расслоение по бассейнам рек с учетом микроклиматических особенностей. Также обращает на себя внимание разделение бассейнов рек подгруппы по сочетанию тепла и увлажнения условно на «нижнегорную» и «высокогорную» зоны произрастания природных популяций абрикоса.

Для иллюстрации выделенных экogeографических единиц в бассейнах рек в табл. 4 представлены краткие результаты по фенотипической изменчивости массы плодов и листьев, которые являются наиболее зависимыми от экологических параметров. Для сравнительного анализа было выбрано по одной

локации из каждого речного бассейна на северной экспозиции при сходных высотах (950–1100 м). В каждой точке было проанализировано 30 деревьев, результаты представлены средними значениями каждого дерева.

Результаты сравнительного анализа показали, что наиболее крупные плоды и листья абрикоса формируются в бассейнах Аварского Койсу и Кара-Койсу, а наименьшие – в бассейнах Андийского и Казикумухского Койсу. Различия между локалитетами подтверждены на самом высоком уровне значимости по данным однофакторного дисперсионного анализа и попарных сравнений критерия Тьюки. Полученные результаты могут быть интерпретированы с помощью результатов однофакторного регрессионного анализа с использованием параметра ГТК. Данные, приведенные в табл. 4, показывают, как происходит изменение от пессимумов в Андийском Койсу и Казикумухском Койсу, связанное с низким соотношением увлажнения, к оптимумам в Аварском Койсу и Кара-Койсу, где наблюдаются наибольшие значения ГТК. Зависимость массы плодов и листьев от ГТК достоверно на самом высоком уровне значимости. Незначительная разница между компонентами дисперсии и регрессии говорит о заметном линейном вкладе учтенного параметра в изменчивости изученных

**Таблица 4.** Средние значения массы плода и листа по речным бассейнам Внутригорного Дагестана

| Бассейн             | Масса плода, г |       | Масса листа, мг |       |
|---------------------|----------------|-------|-----------------|-------|
|                     | X ± Sx         | CV, % | X ± Sx          | CV, % |
| Андийское Койсу     | 9.9 ± 0.06     | 31.4  | 187.7 ± 1.02    | 29.9  |
| Аварское Койсу      | 12.0 ± 0.06    | 27.1  | 219.3 ± 1.17    | 29.5  |
| Кара-Койсу          | 12.8 ± 0.06    | 24.0  | 200.8 ± 0.74    | 20.4  |
| Казикумухское Койсу | 10.9 ± 0.04    | 22.1  | 195.6 ± 0.85    | 24.2  |

| Компоненты дисперсии, регрессии и попарных сравнений Тыюки |         |  |         |  |
|--|---------|--|---------|--|
| η, %   | 12.1*** |  | 4.6***  |  |
| r <sup>2</sup> , %   | 9.8***  |  | 3.3***  |  |
| r <sub>xy</sub>  | 0.31*** |  | 0.18*** |  |
| Av / Ah  | ***     |  | ***     |  |
| Av / Kr  | ***     |  | ***     |  |
| Av / Kz  | ***     |  | ***     |  |
| Ah / Kr  | ***     |  | ***     |  |
| Ah / Kz  | ***     |  | ***     |  |
| Kr / Kz  | ***     |  | ***     |  |

Примечание. η<sup>2</sup> – компоненты дисперсии; r<sup>2</sup> – коэффициент детерминации; r<sub>xy</sub> – коэффициент корреляции между ГТК и изучаемым признаком; \* – уровни значимости (\*- P < 0.05, \*\*- P < 0.01, \*\*\*- P < 0.001); Av – Аварское Койсу; Ah – Андийское Койсу; Kr – Кара-Койсу и Kz – Казикумухское Койсу.

признаков. С возрастанием значения ГТК увеличивается средняя масса плодов ( $r = 0.31$ ) и листьев ( $r = 0.18$ ).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный сравнительный анализ основных мест произрастания природных популяций *P. armenica* L. в Дагестане показал, что параметры окружающей среды в целом имеют относительно узкую норму реакции при значительном разнообразии диапазона высот, что обусловлено известным правилом предварения Алехина, а именно: абрикос, как более теплолюбивый вид, при распространении в высотном направлении постепенно смещается с северных склонов низких высот на более прогреваемые склоны южной экспозиции. В настоящее время основные массивы абрикоса сосредоточены в среднегорной части Внутригорного Дагестана на высотах 1000–1400 м. Большая часть мест произрастания представляет собой пологие макросклоны в основном северных экспозиций крутизной 12–21°, где основная часть растений этого вида сосредоточена в нижней и средней частях. Оптимальными участками обитания вида являются места, где СЭТ в диапазоне 1581–1924°C, при среднегодовой сумме осадков 480–580 мм с основной частью осадков, выпадающих в теплый период года, и ГТК летнего периода в пределах 1.2–1.6, что соответствует умеренно увлажненным.

Разделение всего ареала вида на экogeографические единицы по бассейнам рек выявило наибольшие достоверные различия по температурным показателям bio02 и bio03, bio04, bio07. Различия по осадкам в целом ниже, из которых можно выделить (bio14, bio15 и bio17) достоверные по трем парам сравнения.

Кластеризация и многомерное шкалирование участков произрастания по параметрам окружающей среды показали, что участки произрастания группируются в долготном направлении от Казикумухского Койсу к Андийскому Койсу. Основными параметрами среды, влияющими на распространение абрикоса в Дагестане, оказываются: годовая сумма осадков, осадки во влажный (май–июнь) и сухой (декабрь–февраль) периоды, максимальная температура наиболее теплого месяца (июль) и средняя температура наиболее сухого периода, приходящаяся на зимний период. Эти показатели лучше всего иллюстрируют слабо изменчивые индексные показатели (bio02, bio03, bio04, bio07 и bio15).

Сравнение ЭГЕ по фенотипической изменчивости плодов и листьев показало, что оптимальным сочетанием экологических параметров на одних и тех же высотах и экспозициях выделяются Аварское Койсу и Кара-Койсу, наименее благоприятные сочетания – по Андийскому Койсу и Казикумухского Койсу.

Таким образом, выделение экogeографических единиц для природных популяций абрикоса по речным бассейнам может быть вполне

обоснованно. Ученные климатические различия могут служить основанием для дальнейшей микроЭволюционной дифференциации популяций абрикоса в Дагестане.

Полученные данные по экологическим условиям распространения абрикоса могут послужить основой для моделирования вероятного дальнейшего распространения абрикоса в Дагестане и на сопредельных территориях, а также с учетом глобального изменения климата.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания ГорБС ДФИЦ РАН (№ 1021032423798-8-1.6.11).

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет об отсутствии конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агеева Н.Г.* Температурные потребности абрикоса // Бюллетень Никитского ботанического сада. 1984. Вып. 54. С. 49–53.
- Асадулаев З.М., Анатов Д.М., Османов Р.М.* Абрикос в Дагестане: Монография. Махачкала: Типография А4. 2020. 312 с.
- Ахматова З.П., Карданов А.Р.* Абрикос и значение экологических факторов при его выращивании. Нальчик: Полиграфсервис и Т, 2008. 164 с.
- Важсов В.И.* Агроклиматические аспекты оценки территории Крыма для абрикоса // Бюлл. гос. Никитск. ботан. сада. 1987. Вып. 62. С. 85–90.
- Грекусис Дж.* Методы и практика пространственного анализа. Описание, исследование и объяснение с использованием ГИС. М.: ДМК Пресс, 2021. 500 с.
- Драгавцев А.П., Трусевич Г.В.* Южное плодоводство. М.: Колос, 1970. 490 с.
- Животовский Л.А.* Две ветви исследований популяционной структуры вида – экологическая и генетическая: история, проблемы, решения // Генетика. 2017. Т. 53. С. 1244–1253.  
DOI: 10.7868/S0016675817110133
- Животовский Л.А.* Популяционная структура вида: Экогеографические единицы и генетическая

дифференциация популяций // Биология моря. 2016. Т. 42. С. 323–333.

*Животовский Л.А., Османова Г.О.* Экогеографические единицы и охрана внутривидового разнообразия // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 124–136. DOI: 10.31857/S0002332920020149

*Огурцов С.С.* Моделирование пригодности местообитаний бурого медведя *Ursus arctos* (*Linnaeus*, 1758) на основе функции выбора ресурсов в мозаичных ландшафтах южной тайги // Дисс. на соиск. ученой степени канд. биол. наук. М., 2023. 350 с.

*Пшегусов Р.Х.* Модели компонентов горных экосистем Кавказа: пространственный анализ и теория экологической ниши // Дисс. на соиск. ученой степени докт. биол. наук. Нальчик, 2023а. 409 с.

*Пшегусов Р.Х.* От пространственного распределения к экологической нише: вопросы моделирования в рамках корреляционного подхода // Изв. РАН. Сер. биол. 2023б. № 8. С. 16–24.  
DOI: 10.31857/S1026347023600802

*Пшегусов Р.Х., Темботова Ф.А., Сабирова Ю.М.* Основные закономерности пространственной локализации различных типов хвойных и хвойно-широколиственных лесов северного макросклона Западного Кавказа по материалам дистанционного зондирования Земли // Вопросы лесной науки. 2019. Т. 2. № 3. С. 1–11.  
DOI: 10.31509/2658-607x-2019-2-3-1-11

*Черниховский Д.М.* Автоматическая классификация поверхности рельефа для изучения количественных и качественных характеристик лесов // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2017. Вып. 219. С. 74–95.  
DOI: 10.21266/2079-4304.2017.219.74-95

*Asadulaev Z.M., Anatov D.M.* Spatial structure of *Prunus armeniaca* L. populations in the arid woodlands of Mountaineous Dagestan // Arid Ecosystems. 2019. V. 9. № 2. P. 104–110.  
DOI: 10.1134/S2079096119020021

*Asadulaev Z.M., Anatov D.M., Gaziev M.A.* Genetic resources of *Prunus armeniaca* L. natural populations in Mountainous Dagestan // Acta Hort. 2014. V. 1032. P. 183–190.  
DOI: 10.17660/ActaHortic.2014.1032.24

*Fick S., Hijmans R.* WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2017. V. 37. P. 1–14.  
DOI: 10.1002/joc.5086

*Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.* Habitat suitability and distribution models: with applications in R. Cambridge: University Printing House, 2017. 467 p.  
DOI: 10.1017/9781139028271

*Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A.* Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2005. V. 25. P. 1965–1978.  
DOI: 10.1002/joc.1276

*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, 316 p.  
DOI: 10.1111/aec.12121
- Qasimi A.B., Isazade V., Berndtsson R.* Flood susceptibility prediction using MaxEnt and frequency ratio modeling for Kokcha River in Afghanistan // Natural Hazards. 2023. V. 123. P. 1–28.  
DOI: 10.1007/s11069-023-06232-2
- SRTM. Shuttle Radar Topography Mission [Electronic resource]. 2022. Accessed: <https://srtm.csi.cgiar.org/>
- Wang M., Chen H., Lei M.* Identifying potentially contaminated areas with MaxEnt model for petrochemical industry in China // Environmental Science and Pollution Research. 2022. V. 29. P. 54421–5443.  
DOI: 10.1007/s11356-022-19697-8
- WorldClim. WorldClim climate data base [Electronic resource]. 2022. Accessed: <https://worldclim.com/version2>
- Zhivotovsky L.A., Yurchenko A.A., Nikitin V.D. et al.* Eco-geographic units, population hierarchy, and a two-level conservation strategy with reference to a critically endangered salmonid, Sakhalin taimen Parahucho perryi // Conservation Genetics. 2015. Vol. 16. P. 431–441.  
DOI: 10.1007/s10592-014-0670-4

## Analysis of spatial differentiation of natural populations of *Prunus armeniaca* L. in Dagestan using a complex of bioclimatic indicators

© 2024 D. M. Anatov

*Mountain Botanical Garden, Division of the DFSC RAS,  
M. Gadzhiev st., 45, Makhachkala, 367000 Russia  
e-mail: djalal@list.ru*

The article presents the results of a comparative analysis of the main habitats of natural populations of *Prunus armeniaca* L. in Dagestan based on a set of climate data and digital elevation models. The grouping of the species' range into ecogeographical units (EGE) is shown and the main bioclimatic predictors that determine the spatial differentiation of natural populations are identified. The main patterns of distribution of the species in the altitudinal direction have been determined. The optimal growing areas for the species have been identified.

*Key words:* apricot, natural populations, ecogeographic units, WorldClim2, SRTM, Dagestan