

УДК 581.5+581.55+581.9(581.54)

doi: 10.26907/2542-064X.2019.4.571-589

**СТРАТЕГИЯ ЖИЗНИ И ДОЛГОСРОЧНАЯ
КЛИМАТОГЕННАЯ ДИНАМИКА ЭНДЕМИЧНОГО
КАВКАЗСКОГО ВИДА *Fritillaria Latifolia* Willd.**

*Р.Х. Пшегусов*¹, *В.А. Чадаева*¹, *И.В. Тания*²,
*Л.М. Абрамова*³, *А.Н. Мустафина*³

¹Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН,
г. Нальчик, 360051, Россия

²Рицинский реликтовый национальный парк, г. Гудаута, 384850, Республика Абхазия

³Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН,
г. Уфа, 450080, Россия

Аннотация

При произрастании в составе субальпийских лугов для редкого эндемичного кавказского вида *Fritillaria latifolia* Willd. характерна SR-стратегия жизни. Экологическая и фитоценотическая патентность позволяет виду длительно произрастать при воздействии лимитирующих факторов – высокой антропогенной нагрузки и межвидовой конкуренции. При умеренном выпасе скота и пониженной межвидовой конкуренции *F. latifolia* быстро осваивает свободные участки территории за счет увеличения численности особей (эксплерентная компонента стратегии жизни). Ограничивающими абиотическими факторами для вида являются средняя температура воздуха весной (ниже –8 °С и выше 4°С) и максимальная температура воздуха в феврале (ниже –4 °С и выше 0 °С). Поэтому в настоящее время центр обилия *F. latifolia* расположен высокогорных районах Западного Кавказа с более теплым климатом. В соответствии с прогнозируемыми тенденциями климатических изменений к 2050 г. возможно расширение общего ареала вида в 4.40 раз на территории Центрального и Восточного Кавказа. Площадь оптимальных для произрастания вида местообитаний, где вероятность его обнаружения составляет 80–100%, может увеличиться в 10.51 раз. На Западном Кавказе прогнозируется существенное сокращение ареала *F. latifolia*.

Ключевые слова: эндемик, Кавказ, горные территории, стратегия жизни, MaxEnt, пространственное моделирование, изменение климата, прогноз

Введение

В качестве основных угроз глобальному биоразнообразию исследователи традиционно рассматривают деградацию среды обитания, чрезмерную эксплуатацию видов, биологические инвазии. В настоящее время данный список все чаще дополняют современные климатические изменения ([1–3] и др.). Эта угроза способна существенно снизить эффективность любых местных и региональных действий по сохранению и восстановлению видов независимо от того, насколько они обоснованы и хорошо спланированы [4]. Экосистемы горных регионов особенно подвержены угрозе утраты биологического разнообразия при климатиче-

ских изменениях [5, 6]. При этом одним из наиболее уязвимых компонентов флоры, согласно данным многочисленных исследований [1, 4, 6–8], являются высокогорные эндемики. Небольшие размеры ареала и отдельных популяций, жесткая экологическая специализация, низкие темпы расселения делают их чрезвычайно чувствительными к изменениям факторов среды [3]. Исследованию адаптивного потенциала эндемичных видов растений в условиях климатических изменений в настоящее время уделяется значительное внимание [6, 9–11]. М.Дж. Кристмас с соавторами [8] выделяют три группы климатогенных реакций растений: миграция, адаптация на месте и элиминация. Изучение стратегий адаптации эндемичных видов, по мнению авторов, необходимо для разработки подходов к их сохранению.

Другой перспективный подход к разработке природоохранных программ для эндемичных видов растений основан на прогнозировании их потенциального распространения при изменении климата. Методы прогностического моделирования распространения эндемичных видов растений позволяют определить районы, в настоящее время пригодные для их произрастания, предсказать смещение ареалов видов [1, 2]. Кроме того, подобные исследования позволяют выявить ключевые биоклиматические особенности географического распределения эндемиков, определить факторы, оказывающие наибольшее влияние на их ареал [2, 12]. На основе карт потенциального расселения эндемиков в текущих и прогнозируемых условиях исследователи выделяют районы, перспективные для охраны видов [12, 13].

Актуальна проблема климатических изменений и для горных районов Кавказа, где увеличение средней годовой температуры воздуха за последние 45–50 лет (по данным на 2010 г.) составило 0.2–0.4 °C [14]. Среди последствий подобных температурных сдвигов отметим изменение границ, структуры, продуктивности лесов [15], видового состава луговых экосистем [16]. Наряду с современными климатическими изменениями, одной из основных причин, приводящих к деградации естественных экосистем, сокращению численности и ареала эндемичных видов растений в горах Кавказа, является развитие отгонного животноводства и туристической отрасли.

Fritillaria latifolia Willd. (рябчик широколистный) – редкий колхидско-кавказский эндемичный луговой вид, произрастающий в субальпийском и альпийском поясах Кавказа (преимущественно в западных и центральных районах) на высоте 1600–2800 м над ур. м. [17, 18]. Это декоративное луковичное многолетнее растение семейства Liliaceae L., геоэфемероид весеннего цикла цветения, включенный в региональные Красные книги. Произрастая вдоль туристических маршрутов, на высокогорных пастбищах, вид подвержен вытаптыванию и сбору на букеты.

Цель настоящего исследования – определить стратегии жизни *F. latifolia* в различных условиях произрастания, провести пространственное моделирование современного распространения вида на территории Кавказа, спрогнозировать возможное изменение ареала в соответствии с принятым сценарием развития климатических изменений в XXI в. Результаты исследования позволят выявить способы выживания *F. latifolia* при воздействии биотических и антропогенных факторов, установить абиотические факторы, лимитирующие распространение вида, определить характер его возможных климатогенных реакций, среди которых

выделим миграцию (сдвиг, расширение ареала) и постепенную элиминацию (сокращение ареала).

1. Материалы и методы исследований

Первая часть работы является обобщением полевых данных 2017–2018 гг. и данных более ранних исследований эколого-биологических особенностей *F. latifolia* [17, 18] на методологической основе концепции стратегий жизни растений. Исследования проведены на территории национального парка «Приэльбрусье» (Центральный Кавказ, Российская Федерация, Кабардино-Балкарская Республика) и Ричинского реликтового национального парка (Западный Кавказ, Республика Абхазия). Национальный парк «Приэльбрусье» расположен на северном макросклоне Центрального Кавказа в верховьях бассейнов рек Баксан и Малка. Климат умеренно континентальный, сравнительно холодный и влажный. На территории национального парка представлены субальпийский, альпийский, субнивальный и нивальный высотные пояса с характерной ксерофитизацией ландшафтов. В пределах субальпийского пояса наиболее распространены мезофильные и остепненные луга. Основные виды природопользования – пастбищное, сенокосное использование лугов и рекреационная деятельность (развитая инфраструктура альпинизма, туризма). Ричинский реликтовый национальный парк расположен на южном склоне Водораздельного хребта. На территории представлены разнообразные типы климата: умеренно влажный и теплый, умеренно холодный, высокогорный климат вечных снегов и ледников. Растительность субальпийского пояса сформирована субальпийским криволесьем и лугами. Наличие гидрологических памятников природы, традиционных мест отдыха местного населения обуславливает интенсивную рекреационную нагрузку. Высокогорные пастбища издавна используются под отгонное животноводство.

В пределах луговых фитоценозов субальпийского пояса обозначенных особо охраняемых природных территорий (ООПТ) на высоте 1720–2600 м над ур. м. исследованы 16 ценопопуляций (ЦП) *F. latifolia*. ЦП 2, 3, 6, 7, 16 подвержены интенсивной пастбищной нагрузке (в среднем более 40 голов мелкого рогатого скота на 10^4 м² (прямой подсчет в течение трех вегетационных сезонов)), определяющей снижение общего проективного покрытия травостоя (ОПП, %) до 70–75%. ЦП 8–11 подвержены умеренному выпасу скота (15–20 голов мелкого рогатого скота на 10^4 м²; ОПП – 80–85%). ЦП 1, 15 произрастают вдоль туристических маршрутов с высокой рекреационной нагрузкой (ОПП – 70%). ЦП 4, 5, 12, 13, 14 расположены в отдалении от туристических троп и пастбищ на ненарушенных луговых участках с плотным травостоем (ОПП – 100%).

Стратегию жизни *F. latifolia* оценивали на основе концепции Л.Г. Раменского, Ф. Грайма [19, 20] и разработанного ранее понятия о стратегии жизни растений как интегральной генетически обусловленной характеристике, определяющей способ выживания, положение и функциональную роль вида в фитоценозе [21]. В качестве счетной единицы использовали морфологическую особь. Возрастные состояния растений выделены по методике Т.А. Работнова и А.А. Уранова [22, 23]. Онтогенетическую структуру ЦП анализировали по критерию $\Delta - \omega$ [24] с использованием индексов восстановления и замещения (I_b и I_s) [25]. Оценка жизнестойкости ЦП дана на основе девяти морфометрических

параметров 30 генеративных особей с вычислением индекса виталитета IVC [26]. Для оценки внутривидовой (CV_{cp} , %) и межвидовой ($CV \bar{x}_{cp}$, %) изменчивости также измеряли по девять морфологических признаков 30 генеративных особей каждой ЦП. При изучении семенной продуктивности определяли потенциальную (ПСП, шт.) и реальную (РСП, шт.) семенную продуктивность, коэффициент семинафикации (КПС, %) ([22] и др.). Урожай оценивали по числу семян на 1 м^2 , реализацию урожая – по числу всходов на 1 м^2 , реализацию семенной продуктивности – по отношению числа проростков к числу жизнеспособных семян на единице площади [25, 27]. Первичный материал обработан с использованием пакетов программ Statistica 10, Excel.

Вторая часть работы посвящена прогностическому моделированию распространения *F. latifolia* на Кавказе с использованием автоматического метода Maxent (Maxent software for species habitat modeling) [28, 29]. Методы Maxent позволяют по распределениям значений свойств среды выделить местообитания, аналогичные тем, в которых обнаружен вид. Местообитания, определенные с наибольшей вероятностью обнаружения вида, являются наиболее благоприятными. Область моделирования охватила Кавказ в физико-географических границах: на востоке – по побережью Каспийского моря, на севере – от Каспийского моря по Кумо-Манычской впадине и далее по границе Краснодарского края до Черного моря, на западе – по побережью Черного моря, на юге – по Кура-Араксинской низменности и границам Азербайджана, Армении и Грузии. Общая площадь анализируемой территории составила 329854.7 км^2 . В первичный анализ включены GPS-координаты 45 выявленных в 2013–2018 гг. мест произрастания вида на территории Кабардино-Балкарской Республики, Республики Абхазия, Республики Адыгея, Краснодарского края, Карачаево-Черкесской Республики и Республики Северная Осетия-Алания.

Для моделирования пространственного распределения *F. latifolia* использовали материалы цифровой модели местности (ЦМР), построенной на базе Global Multi-resolution Terrain Elevation Data 2010 (GMTED2010) с разрешением 250 м. В работе применяли показатели глобальной базы климатических данных WorldClim2. Для получения адекватной модели использовали 10000 итераций по каждому пикселю всей анализируемой области. Из 45 дискретных точек 25% были выбраны случайным образом как проверочные. Графическое отображение результатов исследований выражается в создании карт распространения вида в среде ГИС. Визуализация вероятности встречаемости вида осуществляется по ранжированным значениям в градации цветов от белого (встречаемость «0») до черного (встречаемость «1»).

Для прогнозирования пространственного распределения *F. latifolia* с учетом изменений климата до 2050 г. использовали прогнозную модель, разработанную на основе наиболее оптимистичного варианта изменения концентрации парниковых газов (RCP2.6), принятого Межправительственной группой экспертов по изменению климата (МГЭИК, IPCC) при подготовке ее Пятого доклада (Fifth Assessment Report (AR5)). В рамках сценария RCP2.6 (модель IPSL-CM5) предполагается, что пик выбросов парниковых газов придется на 2010–2020 гг., после чего произойдет спад, а соответствующее увеличение глобальной средней поверхностной температуры в конце текущего столетия (2081–2100 гг.)

по сравнению с его началом (1986–2005 гг.) окажется в диапазоне 1.4–3.1 °С при среднем значении 2.2 °С. При моделировании брались в расчет только зависимости вида от климатических переменных и их связь с изменением климата; воздействие экстремальных и аномальных погодных явлений, биотических и антропогенных факторов не учитывалось.

2. Результаты и их обсуждение

Стратегии жизни *F. latifolia*. Для растительных организмов характерен неспецифический ответ на ухудшение условий роста: максимальное развитие растения получают в наиболее благоприятных условиях и уменьшают свой габитус в условиях стресса [26]. Для *F. latifolia* характерна как размерная дифференциация особей в ЦП, так и чувствительность морфологических признаков растений к изменению условий произрастания, о чем свидетельствует высокий, реже средний, уровень внутривидовой ($CV_{cp} = 15.28–28.13\%$) и межвидовой ($CV_{\bar{x}_{cp}} = 14.64–28.83\%$) изменчивости биометрических параметров растений. Соответственно, дифференциацию ЦП вида по степени благоприятствования условий произрастания проводили на основе биометрических параметров особей, для чего применяли два метода – дискриминантный анализ и вычисление индекса виталитета IVC.

Биометрические показатели морфологических признаков особей (независимые переменные: высота побега и диаметр его основания ($H_{поб.}$ и $D_{осн. поб.}$, см), число листьев ($N_{л.}$, шт), длина и ширина нижнего ($L_{ниж. л.}$ и $B_{ниж. л.}$, см) и верхнего ($L_{верх. л.}$ и $B_{верх. л.}$, см) листьев, длина и ширина долей околоцветника ($L_{оклв.}$ и $B_{оклв.}$, см)) были преобразованы в ортогональные оси (канонические корни) дискриминантного анализа. В качестве группирующей переменной использовали уровень антропогенной нагрузки с пределами 1–3 (1 – слабое, 2 – умеренное, 3 – сильное антропогенное давление). Выявлено дистанцирование трех групп ЦП друг от друга в пространстве осей дискриминантного анализа (рис. 1): ЦП 4, 5, 12–14 (группа 1), ЦП 8–11 (группа 2), ЦП 1–3, 6, 7, 15, 16 (группа 3). Полученные значения двух дискриминантных функций, в частности низкие показатели лямбда Уилкса (0.15 и 0.25 соответственно) при уровне значимости $p < 0.05$, свидетельствуют о корректности дискриминации. В качестве антропогенной нагрузки рассматривали выпас скота и рекреационное воздействие, определяющие уровень межвидовой конкуренции в фитоценозе. Показателем напряженности конкурентных отношений считали ОПП, %.

При умеренной пастбищной нагрузке (ЦП 8–11), способствующей снижению ОПП до 80–85%, для *F. latifolia* характерна интенсификация ростовых процессов растений с максимальным повышением значений IVC (1.20–1.30). В подобных благоприятных для роста условиях при пониженной межвидовой конкуренции наблюдается также активное вегетативное размножение растений с формированием моноцентрической партикулирующей биоморфы. За счет образования луковичек-деток в пазухах наружных пленчатых чешуй уже на иматурной стадии формируется партикула из материнского растения и 1–5 ювенильных дочерних особей. В генеративном периоде при материнском растении формируются как иматурные, так и ювенильные дочерние особи в числе 15–25 шт. Для ЦП 8–11

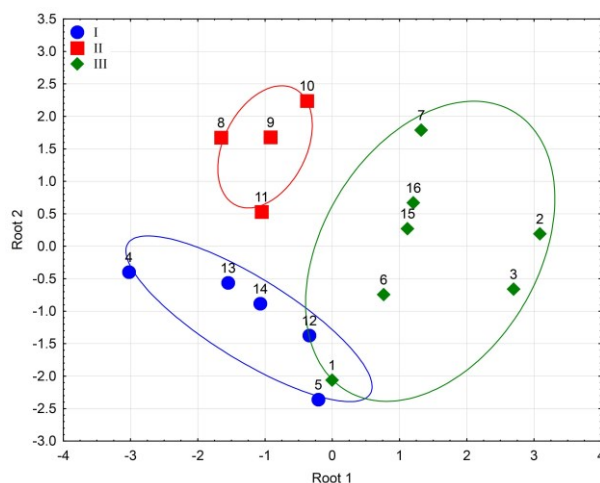


Рис. 1. Диаграмма рассеяния ценопопуляций *Fritillaria latifolia* по данным дискриминантного анализа биометрических параметров растений в плоскости системы координат осей канонических корней двух дискриминантных функций (Root 1 и Root 2). I, II, III – группы ценопопуляций, произрастающих в условиях соответственно слабой, умеренной, сильной антропогенной нагрузки

отмечены также наибольшие значения потенциальной и реальной семенной продуктивности, коэффициента семенификации, определяющие максимальное повышение параметров семенного возобновления (урожай семян и его реализация, реализация семенной продуктивности) (табл. 1) в отсутствие выраженного угнетения проростков со стороны сопутствующих видов.

Активное вегетативное размножение растений с омоложением рамет и эффективное семенное самоподдержание определяют увеличение доли проростков (15.72–22.09%) и ювенильных особей (43.06–54.76%) в возрастных спектрах ЦП 8–11 (рис. 2), повышение индексов возобновления и замещения (I_v и I_z), возрастной тип ЦП (молодые), а также максимальные значения плотности (52.23–88.16 особ./м²) и численности особей (табл. 2).

Интенсификация процессов роста и развития, партикуляции и семенного размножения в условиях пониженной межвидовой конкуренции определяет способность *F. latifolia* быстро осваивать благоприятные для жизни свободные участки местообитаний, что можно рассматривать как проявление эксплерентной R-составляющей стратегии жизни вида. Сходные результаты были получены для видов рода *Fritillaria* L. с аналогичной жизненной формой и смешанным способом самоподдержания ЦП в составе луговых фитоценозов. Так, для *F. meleagroides* Patr. ex Schult. & Schult. f. на территории Луганской области при значениях ОПП 80–90% отмечены высокие показатели численности и плотности особей, увеличение доли прегенеративных растений до 61% [30]. В условиях пониженной межвидовой конкуренции (ОПП – 40–45%) возрастные спектры ЦП *F. sonnikovae* Shauro & Erst (Западный Саян) имеют инвазионный характер (доля прегенеративной фракции – 86.7%) [31]. За счет активного вегетативного и семенного размножения для *F. ruthenica* Wikstr. в Саратовской области также отмечено значительное, до 38–57%, увеличение процента представленности ювенильных особей в ЦП, во многом определяющее их молодой возрастной тип [32].

Табл. 1

Показатели семенного размножения и семенного возобновления ценопопуляций *Fritillaria latifolia*

ЦП	ПСП		РСП		КПС	N_g	У	рУ	рСП
	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	CV, %	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	CV, %					
ЦП с умеренной пастбищной нагрузкой									
8	156.13±17.99	20.65	137.27±16.68	24.31	87.92	2.64	362.39	11.87	3.27
9	141.87±14.56	17.15	140.01±14.63	18.75	98.69	4.68	655.25	9.05	1.38
10	185.74±18.49	14.82	171.10±15.31	15.65	92.12	6.91	1182.30	11.93	1.01
11	162.75±16.26	18.27	157.39±12.36	14.34	96.71	4.55	716.12	16.95	2.37
ЦП в фитоценозах с высокой рекреационной и пастбищной нагрузкой									
1	116.51±14.76	20.21	84.97±7.21	14.98	72.94	0.47	39.93	0.33	0.83
15	124.62±15.44	22.14	94.91±12.85	17.35	76.16	0.82	77.83	0.51	0.65
2	126.32±16.26	24.62	104.85±14.37	25.71	83.01	0.72	75.49	0.55	0.73
3	123.81±10.65	19.91	92.39±8.25	13.87	74.63	0.94	86.85	0.53	0.61
6	125.14±8.258	17.45	90.35±9.46	16.76	72.12	1.18	106.61	0.92	0.86
7	121.44±15.33	21.32	84.34±8.34	15.31	69.45	0.73	61.57	0.46	0.75
16	123.67±6.48	14.14	95.67±11.66	16.76	77.34	0.90	86.10	0.46	0.53
ЦП на участках ненарушенных субальпийских лугов									
4	107.66±14.77	23.81	78.53±8.26	20.35	72.94	2.15	168.84	0.07	0.04
5	108.64±14.58	22.02	83.45±6.48	12.53	76.81	2.73	227.82	0.10	0.04
12	103.16±10.24	18.64	68.21±8.69	22.17	66.12	2.74	186.89	0.09	0.05
13	108.76±12.19	20.92	68.42±10.34	24.21	62.91	3.20	218.94	0.09	0.04
14	104.67±15.81	27.78	57.06±6.49	18.38	54.51	2.80	118.68	0.14	0.12

Примечание. $\bar{x} \pm S\bar{x}$ – среднее значение признака и его стандартное отклонение; CV, % – коэффициент изменчивости; ПСП и РСП, шт. – потенциальная и реальная продуктивность семян, КПС, % – коэффициент продуктивности семян; N_g , особ./м² – число генеративных особей на 1 м²; У, шт./м² – урожай семян; рУ, особ./м² – реализация урожая; рСП, % – реализация семенной продуктивности.

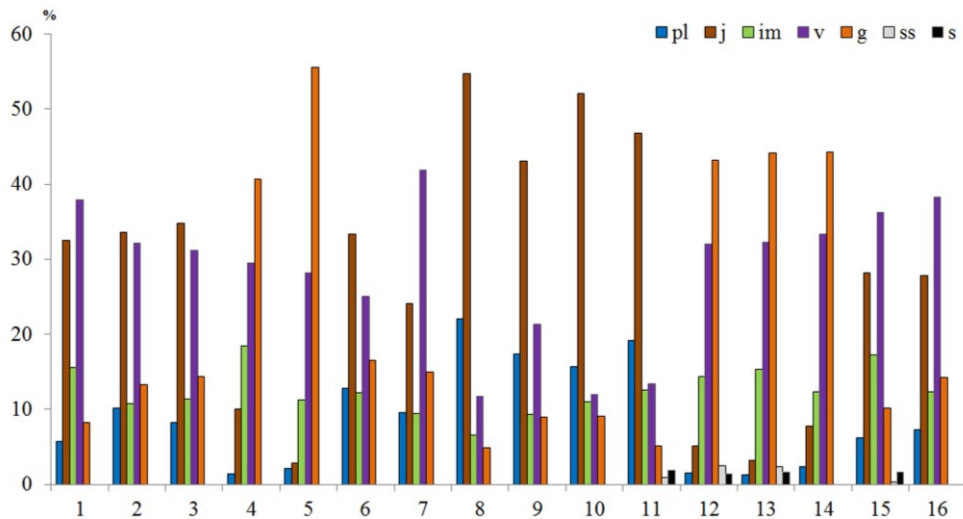


Рис. 2. Возрастные спектры ценопопуляций (1–16) *Fritillaria latifolia*. pl – s – онтогенетические состояния; по оси ординат – процент представленности возрастных групп в ценопопуляциях

Табл. 2

Демографические показатели ценопопуляций *Fritillaria latifolia*

№ ЦП	Δ	ω	M	S	N	I_v	I_z	Тип ЦП
1	0.19	0.24	5.72	600	3.43	7.94	7.94	Молодая
2	0.28	0.31	5.43	350	1.90	6.04	6.04	Молодая
3	0.31	0.35	6.51	420	2.73	4.44	4.44	Молодая
4	0.42	0.67	5.30	800	4.24	0.78	0.78	Переходная
5	0.53	0.79	4.92	300	1.48	0.57	0.57	Зрелая
6	0.34	0.38	7.13	150	1.07	3.98	3.98	Молодая
7	0.32	0.36	4.85	80	0.39	4.18	4.18	Молодая
8	0.15	0.18	53.74	500	26.87	19.37	19.37	Молодая
9	0.22	0.26	52.23	650	33.95	10.25	10.25	Молодая
10	0.24	0.27	75.90	420	31.88	10.06	10.06	Молодая
11	0.17	0.19	88.16	75	6.61	17.84	15.45	Молодая
12	0.48	0.73	6.34	200	1.27	0.69	0.65	Зрелая
13	0.50	0.76	7.27	550	3.99	0.66	0.61	Зрелая
14	0.45	0.72	6.17	820	5.06	0.72	0.72	Зрелая
15	0.25	0.28	8.12	120	0.97	6.48	5.38	Молодая
16	0.31	0.34	6.34	520	3.30	4.72	4.72	Молодая

Примечание. Δ и ω – индексы возрастности и эффективности; M , особ./м² – плотность особей, S , м² – площадь ЦП, N , тыс. особ. – численность особей в ЦП; I_v и I_z – индексы восстановления и замещения; возрастная тип ЦП установлен по соотношению индексов Δ и ω .

В условиях интенсивного выпаса скота (ЦП 2, 3, 6, 7, 16) и вытаптывания при рекреации (ЦП 1, 15) для *F. latifolia* характерно выраженное угнетение ростовых процессов особей (минимальные значения $IVC = 0.74–0.82$). При низком уровне межвидовой конкуренции (ОПП – 70–75%) в биоморфологической структуре ЦП преобладают особи моноцентрической партикулирующей биоморфы. Вегетативное размножение вносит основной вклад в накопление в возрастных спектрах ЦП 1–3, 6, 7, 15, 16 ювенильных растений (24.10–34.72%) на фоне низкой эффективности семенного самоподдержания ЦП. В целом переход на преимущественно вегетативный способ возобновления ЦП характерен для видов рода *Fritillaria* со смешанным способом самоподдержания. Примером может служить *F. camschatcensis* (L.) Ker Gawl. (субальпийский пояс гор Японии), численность ЦП которого поддерживается главным образом путем вегетативного размножения [33].

Минимальные показатели урожая семян (39.93–106.61 шт./м²) при средних значениях параметров семенной продуктивности обусловлены небольшим числом генеративных особей (0.47–1.18 особ./м²). Последнее объясняется как общей низкой плотностью ЦП, так и, вероятно, задержкой развития виргинильных растений в неблагоприятных условиях произрастания. Повышение в возрастных спектрах ЦП 1–3, 6, 7, 15, 16 доли виргинильных особей до 25.04–41.89% во многом определяет молодой тип ЦП, но не является свидетельством эффективного самоподдержания. Низкий урожай семян и гибель молодых растений при вытаптывании, переуплотнении почвы обуславливают невысокую долю проростков в спектрах (5.74–12.86%). Реализация урожая по сравнению с ЦП, развивающимися при умеренной пастбищной нагрузке, снижается в 10–51 раз, показатели I_v и I_z – в 1.27–4.87 раз, плотность особей ЦП не превышает 4.85–8.12 особ./м².

Таким образом, в условиях высокой пастбищной и рекреационной нагрузки выживание *F. latifolia* обеспечивают защитные механизмы пациентной S-компоненты стратегии жизни (экологическая пациентность): это экономия ресурсов растений (формирование низкорослых особей), поддержание плотности и численности растений за счет интенсивной партикуляции и средних показателей семенной продуктивности. Данные результаты соответствуют закономерностям реакции на перевыпас скота *F. meleagroides* Patr. ex Schult. & Schult. f. (Республика Башкортостан), для которого выявлены затрудненное семенное возобновление, снижение биометрических показателей особей, доли генеративных растений в ЦП, уменьшение численности и плотности особей [34].

При произрастании в условиях повышенной межвидовой конкуренции на ненарушенных участках субальпийских лугов (ОПП – 100%) для *F. latifolia* характерны средние значения биометрических параметров растений ($IVC = 0.99–1.19$). Снижение интенсивности вегетативного размножения при сильной задержанности почвы приводит к преобладанию в биоморфологической структуре ЦП 4, 5, 12–14 растений с моноцентрической слабо партикулирующей (3–5 рамет при материнском растении) и непартикулирующей биоморфой. Доля ювенильных особей в возрастных спектрах при этом не превышает 2.89–10.03%. Несмотря на плотность генеративных растений 2.15–3.20 особ./м², определяющую при невысоких параметрах семенной продуктивности урожай семян 118.68–227.82 шт./м², гибель проростков при угнетении со стороны сопутствующих видов приводит к резкому снижению реализации урожая (в 64–242 раз ниже, чем при умеренной пастбищной нагрузке) и реализации семенной продуктивности. Соответственно, для ЦП отмечена крайне низкая доля проростков в онтогенетических спектрах (1.23–2.34%) и минимальные значения индексов I_v и I_3 . С другой стороны, ослабление возобновления сопровождается увеличением процента представленности генеративных особей в спектрах до 40.70–55.52%, соответственно, возрастной тип этих ЦП 4, 5, 12–14 (зрелые) не является показателем их устойчивости. Как и в условиях пастбищной и рекреационной нагрузок, для данных ЦП характерна низкая плотность (4.92–7.27 особ./м²) и численность особей. Перечисленные адаптивные реакции *F. latifolia* (снижение биометрических параметров особей, интенсивности партикуляции и семенного размножения) являются способом выживания фитоценотического пациента под прессом у виолентов: экономия ресурсов растений для обеспечения базового уровня ростовых и репродуктивных процессов и поддержания численности ЦП. К основным признакам пациентности *F. latifolia* можно отнести также жизненную форму вида (геофит с аллокацией запасных питательных веществ в луковице), подчиненное положение в фитоценозах, раннюю вегетацию в наиболее благоприятный по температурно-водному режиму период, медленное разрастание с низкой скоростью захвата и длительным удержанием территории.

Пространственное моделирование ареала *F. latifolia*. Без учета климатических изменений SR-стратегия жизни *F. latifolia* может обеспечить виду длительное произрастание на занимаемой им территории с сохранением ареала. Анализ современного ареала вида на Кавказе на основе маршрутно-рекогносцировочных исследований 2013–2018 гг. показал, что основной район его распространения – высокогорья Западного Кавказа (Республика Абхазия, Республика Адыгея,

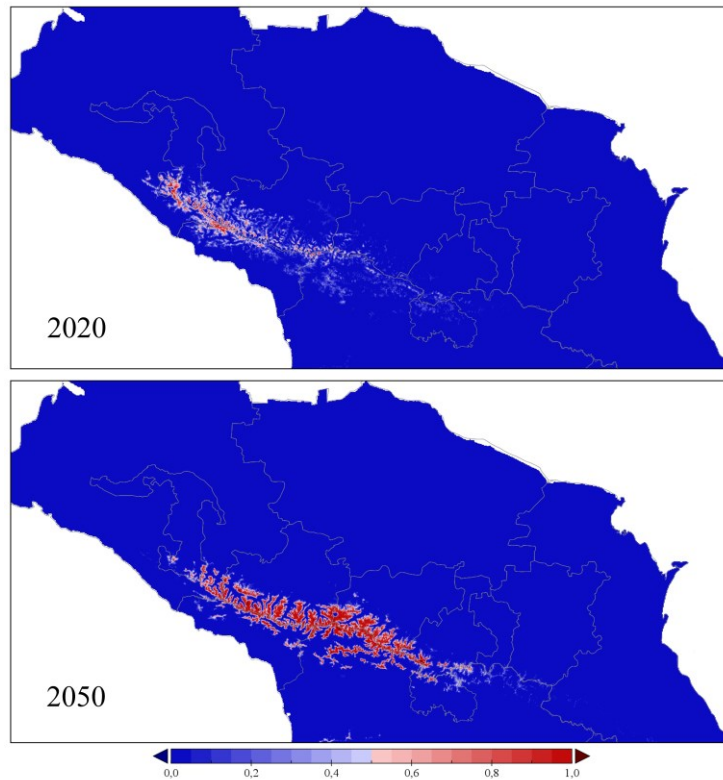


Рис. 3. Картограмма распределения пригодных для *Fritillaria latifolia* мест произрастания на Кавказе в настоящее время (сверху) и к 2050 г. с учетом климатических изменений (снизу). 0–0.4 – значения вероятности нахождения вида для непригодных мест произрастания, 0.5–0.8 и свыше 0.8 – соответственно вероятность для пригодных и оптимальных местообитаний

Краснодарский край, Карачаево-Черкесская Республика), где наблюдается наибольшее число местонахождений *F. latifolia*. Высокогорные участки ареала на Центральном и Восточном Кавказе (Кабардино-Балкарская Республика, Республика Северная Осетия-Алания) представлены в основном единичными изолированными местонахождениями. Моделирование распространения вида с использованием программы MaxEnt подтвердило данные наземных наблюдений (рис. 3). В целом площадь потенциально пригодных для произрастания *F. latifolia* местообитаний с вероятностью обнаружения вида 50–100% в границах исследуемой территории в настоящее время составляет 1160.67 км² (0.35% анализируемой территории), из которых 341.24 км² (0.10%) – площадь оптимальных местообитаний с вероятностью обнаружения вида 80–100%.

Статистический анализ полученных результатов показал высокую точность определения. Стандартная ошибка, выражающаяся в виде оценки площади под кривой (Area Under the Curve), характеризуется высоким показателем (AUC = 0.997). При этом основными факторами, в комплексе максимально влияющими на распространение *F. latifolia* на Кавказе, являются четыре климатических параметра, из которых наибольший вклад в построение модели вносят bio8, °C (средняя температура воздуха наиболее влажного квартала (весенний период):

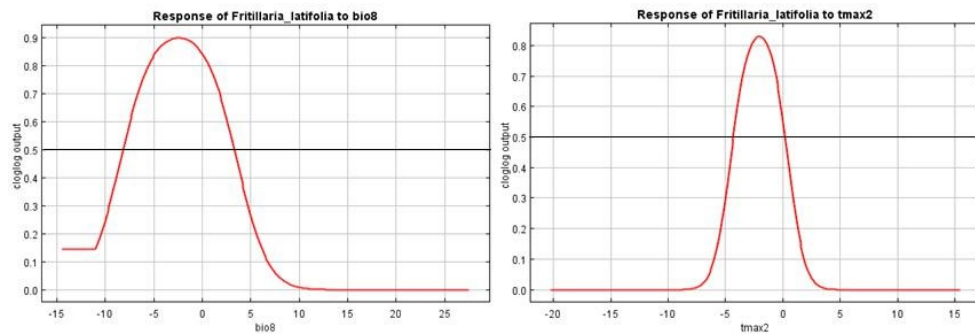


Рис. 4. Значения факторов, вносящих наибольший вклад в формирование пространственного распределения *F. latifolia* на Кавказе. По оси ординат – предсказанная вероятность подходящих условий для произрастания вида в логистическом формате вывода, по оси абсцисс – значение переменной. Черная прямая обозначает минимальное значение вероятности нахождения вида для пригодных и оптимальных местообитаний (0.5). Графики отражают зависимость прогнозируемой пригодности местообитаний от выбранной переменной с учетом ее скоррелированности с другими переменными

процентный вклад – 1.5%, коэффициент пермутации – 60.6%) и t_{max2} , °C (максимальная температура воздуха в феврале: 2.8 и 18.6% соответственно). Параметры t_{avg11} , °C (средняя температура воздуха в ноябре: 0.3 и 5.1%) и $grad10$, $\text{кДж}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ (поток приходящей солнечной энергии в октябре: 0.3 и 4%) оказывают меньшее влияние. В то же время процентный вклад каждого из этих факторов достаточно небольшой. Анализ зависимости распространения *F. latifolia* от двух наиболее значимых абиотических факторов показал, что предсказанная пригодность местообитания для вида в целом снижается при средней температуре воздуха весеннего, наиболее влажного, квартала менее -8 °C и более 4 °C, а приемлемый диапазон максимальной температуры воздуха в феврале составляет от -4 °C до 0 °C (рис. 4).

Таким образом, ареал *F. latifolia* как геоэфимероида весеннего цикла цветения во многом определяется температурными показателями во время активизации процессов морфогенеза и роста в луковице в феврале (выход из латентного состояния, появление первых всходов), а затем в весенний период активного роста надземных органов растений, цветения. При этом благоприятный диапазон как максимальной температуры февраля, так и средней температуры наиболее влажного весеннего квартала довольно узкий, оптимальные значения этих параметров варьируют в пределах нескольких единиц около отметки 0 °C. Учитывая, что в феврале и весной подобные условия в большей степени характерны для высокогорных районов Западного Кавказа, этим можно объяснить концентрирование пригодных в настоящее время местообитаний вида на данной территории.

Прогнозирование динамики пространственного распределения *F. latifolia* на фоне изменений климата до 2050 г. показало возможное увеличение площади потенциально пригодных и оптимальных для произрастания вида местообитаний соответственно в 4.40 и 10.51 раз. Так, площадь территории с вероятностью обнаружения вида 50-100% может увеличиться до 5108.27 км^2 (1.55% анализируемой территории), с вероятностью обнаружения 80-100% – до 3587.96 км^2 (1.09%). Одновременно отмечено выраженное смещение как центра естественного

ареала (центра обилия) *F. latifolia*, так и экологических границ ареала в восточном направлении. Так, в настоящее время центр обилия вида расположен на территории Республики Адыгея, Краснодарского края, Республики Абхазия, западных и центральных районов Карачаево-Черкесской Республики, где максимально сконцентрированы пригодные и оптимальные по биоклиматическим условиям местообитания. В Кабардино-Балкарской Республике приемлемые для произрастания *F. latifolia* участки ограничены локальными изолированными территориями. Восточная граница естественного ареала проходит по Республике Северная Осетия-Алания, причем выявленные в регионе потенциальные местообитания вида характеризуются вероятностью его обнаружения не более 80%. На фоне климатических изменений прогнозируемый центр естественного ареала *F. latifolia* сместится на территорию Карачаево-Черкесской Республики и Кабардино-Балкарской Республики. В Республике Северная Осетия-Алания увеличится площадь пригодных для вида местообитаний, появятся участки, на которых вероятность его обнаружения по биоклиматическим параметрам составит 80–100%. Восточная граница ареала вида, согласно прогнозной модели, пройдет по территории Чеченской Республики. Некоторое смещение границ ареала вида в восточном направлении прогнозируется также для южных склонов Большого Кавказа (территория Грузии и Республики Южная Осетия). На Западном Кавказе, напротив, вероятно значительное сокращение площади распространения *F. latifolia* в Республике Адыгея, Краснодарском крае, Республике Абхазия, в том числе на территории Ризинского реликтового национального парка.

Подобное возможное расширение и, одновременно, смещение границ пригодных и оптимальных для произрастания *F. latifolia* территорий, исходя из установленной зависимости распространения вида от биоклиматических параметров, объясняется вероятным увеличением температурных показателей в зимне-весенний период до оптимальных значений на Центральном и частично на Восточном Кавказе. На Западном Кавказе показатели максимальной температуры февраля и средней температуры весеннего квартала, вероятно, превысят оптимальные для произрастания вида значения.

Заключение

При произрастании в составе луговых экосистем *F. latifolia* обладает смешанной SR-стратегией жизни, обеспечивающей виду возможность длительно произрастать в неблагоприятных условиях высокой антропогенной нагрузки, выживать под прессом у виолентов, сохраняя свое место в фитоценозе, быстро осваивать свободные участки территории. Установленные закономерности во многом совпадают с результатами ранее проведенных популяционных исследований видов рода *Fritillaria* с аналогичной жизненной формой и способами размножения, что может свидетельствовать об их относительной универсальности.

Помимо антропогенных (пастбищной и рекреационной нагрузок) и биотических (высокого уровня межвидовой конкуренции в фитоценозе) основными лимитирующими факторами для *F. latifolia* являются средняя температура воздуха весной и максимальная температура воздуха в феврале. Приемлемые для произрастания *F. latifolia* значения этих параметров варьируют в диапазоне от -8°C до 4°C и от -4°C до 0°C соответственно. В связи с этим в настоящее

время центр обилия вида расположен в высокогорных районах Западного Кавказа с более теплым климатом. Климатические условия горных территорий Центрального и Восточного Кавказа менее благоприятны для распространения *F. latifolia*, здесь ареал вида сильно фрагментирован, представлен небольшими локальными местообитаниями.

В соответствии с прогнозируемыми тенденциями климатических изменений (наиболее оптимистичным вариантом изменения концентрации парниковых газов RCP2.6, принятым МГЭИК при подготовке Пятого доклада (Fifth Assessment Report (AR5), 2014)) к 2050 г. возможно существенное расширение общего ареала *F. latifolia* за счет увеличения площади потенциально пригодных (в 4.40 раз), в том числе оптимальных (в 10.51 раз), для произрастания вида местообитаний на территории Центрального и Восточного Кавказа. При этом на Западном Кавказе (Республика Адыгея, Краснодарский край, Республика Абхазия) на фоне увеличения температурных показателей воздуха прогнозируется выраженное сокращение площади распространения вида. Представленный прогноз изменения ареала *F. latifolia* направлен на выявление потенциально пригодных для произрастания территорий при сохранении современных тенденций изменения климата и не учитывает такую биологическую особенность вида, как низкая расселительная способность. Соответственно, необходимо проведение дальнейших наземных мониторинговых исследований для отслеживания реальной картины динамики границ распространения *F. latifolia* на Кавказе.

Мерами по сохранению редкого эндемичного вида *F. latifolia* является недопущение чрезмерной пастбищной и рекреационной нагрузки, поддержание режима умеренного выпаса скота в местах произрастания. Регулирование хозяйственной деятельности возможно на территории как имеющихся, так и вновь созданных ООПТ. Организация ООПТ (например, микрозаказников) для сохранения *F. latifolia* в настоящее время целесообразна на территории Западного Кавказа с учетом концентрирования здесь пригодных и оптимальных по биоклиматическим параметрам местообитаний вида. В дальнейшем, при сохранении современных тенденций изменений климата для поддержания численности *F. latifolia* возможно искусственное расселение вида в регионах Центрального и Восточного Кавказа.

Литература

1. Banag C., Thrippleton T., Alejandro G.J., Reineking B., Liede-Schumann S. Bioclimatic niches of selected endemic *Ixora* species on the Philippines: Predicting habitat suitability due to climate change // *Plant Ecol.* – 2015. – V. 216, No 9. – P. 1325–1340. – doi: 10.1007/s11258-015-0512-6.
2. Mazangi A., Ejtehad H., Mirshamsi O., Ghassemzadeh F., Hosseiniyousefkhani S.S. Effects of climate change on the distribution of endemic *Ferula xylorhachis* Rech. f. (Apiaceae: Scandiceae) in Iran: Predictions from ecological niche models // *Russ. J. Ecol.* – 2016. – V. 47, No 4. – P. 349–354. – doi: 10.1134/S1067413616040123.
3. Khanum R. Rarity of endemic medicinal plants and role of herbaria for their conservation against environmental challenges // Ghorbanpour M., Varma A. (Eds.) *Medicinal Plants and Environmental Challenges.* – Cham: Springer, 2017. – P. 49–68. – doi: 10.1007/978-3-319-68717-9_3.
4. Dyke F.V. *Conservation Biology. Foundations, Concepts, Applications.* – Dordrecht: Springer, 2008. – 459 p. – doi: 10.1007/978-1-4020-6891-1_5.

5. Pauli H., Gottfried M., Dirnböck T., Dullinger S., Grabherr G. Assessing the long-term dynamics of endemic plants at summit habitats // Nagy L., Grabherr G., Körner C., Thompson D.B.A. (Eds.) *Alpine Biodiversity in Europe. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*. – Berlin; Heidelberg: Springer, 2003. – V. 167. – P. 195–207. – doi: 10.1007/978-3-642-18967-8_9.
6. Guerrina M., Conti E., Minuto L., Casazza G. Knowing the past to forecast the future: A case study on a relictual, endemic species of the SW Alps, *Berardia subacaulis* // *Reg. Environ. Change*. – 2016. – V. 16, No 4. – P. 1035–1045. – doi: 10.1007/s10113-015-0816-z.
7. Grabherr G., Gottfried M., Pauli H. Long-term monitoring of mountain peaks in the Alps // Burga C., Kratochwil A. (Eds.) *Biomonitoring: General and Applied Aspects on Regional and Global Scales. Tasks for Vegetation Science*. – Dordrecht: Springer, 2001. – V. 35. – P. 153–177. – doi: 10.1007/978-94-015-9686-2_10.
8. Christmas M.J., Breed M.F., Lowe A.J. Constraints to and conservation implications for climate change adaptation in plants // *Conserv. Gen.* – 2016. – V. 17, No 2. – P. 305–320. – doi: 10.1007/s10592-015-0782-5.
9. Noël F., Maurice S., Mignot A., Glémin S., Carbonell D., Justy F., Guyot I., Olivieri I., Petit Ch. Interaction of climate, demography and genetics: A ten-year study of *Brassica insularis*, a narrow endemic Mediterranean species // *Conserv. Genet.* – 2010. – V. 11, No 2. – P. 509–526. – doi: 10.1007/s10592-010-0056-1.
10. Shapcott A., Hutton I., Baker W.J., Auld T.D. Conservation genetics and ecology of an endemic montane palm on Lord Howe Island and its potential for resilience // *Conserv. Genet.* – 2012. – V. 13, No 1. – P. 257–270. – doi: 10.1007/s10592-011-0282-1.
11. Maděra P., Habrová H., Šenfeldr M., Kholová I., Lvončík S., Ehrenbergerová L., Roth M., Nadezhdina N., Němec P., Rosenthal J., Pavliš J. Growth dynamics of endemic *Dracaena cinnabari* Balf. f. of Socotra Island suggest essential elements for a conservation strategy // *Biologia*. – 2018. – V. 4. – P. 1–11. – doi: 10.2478/s11756-018-0152-0.
12. Irfan-Ullah M., Amarnath G., Murthy M.S.R., Peterson A.T. Mapping the geographic distribution of *Aglaia bourdillonii* Gamble (Meliaceae), an endemic and threatened plant, using ecological niche modeling // Hawksworth D.L., Bull A.T. (Eds.) *Plant Conservation and Biodiversity*. – Dordrecht: Springer, 2006. – P. 343–351. – doi: 10.1007/s10531-006-9110-1.
13. Rana S.K., Rana H.K., Ghimire S.K., Shrestha K.K., Ranjitkar S. Predicting the impact of climate change on the distribution of two threatened Himalayan medicinal plants of Liliaceae in Nepal // *J. Mt. Sci.* – 2017. – V. 14, No 3. – P. 558–570. – doi: 10.1007/s11629-015-3822-1.
14. Атаев З.В., Братков В.В. Реакция ландшафтов Северного Кавказа на современные климатические изменения // *Юг России: экология, развитие*. – 2014. – № 1. – С. 141–157.
15. Шарый П.А., Шарая Л.С. Изменение N_{dvi} лесных экосистем Северного Кавказа как функция рельефа и климата // *Лесоведение*. – 2014. – № 5. – С. 83–90.
16. Акатов В.В., Акатова Т.В. Изменения фитоценозов высокогорных лугов и пустошей Лагонакского нагорья (Западный Кавказ) за последние 15–20 лет // *Растительность России*. – 2012. – № 21. – С. 3–12.
17. Тхазаплизева Л.Х., Чадаева В.А. Стратегии выживания некоторых видов геофитов Кабардино-Балкарской Республики // *Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки*. – 2012. – Т. 154, кн. 4. – С. 199–205.
18. Тания И.В., Абрамова Л.М. Редкие виды высших растений Рицинского реликтового национального парка (Республика Абхазия) // *Изв. Сам. науч. центра РАН*. – 2013. – Т. 15, № 3–5. – С. 1457–1461.
19. Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель // *Соврем. ботаника*. – 1935. – № 4. – С. 25–42.

20. *Grime J.P.* Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. Second Edition. – N. Y.: Wiley, 2001. – 417 p.
21. *Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А.* Механизмы устойчивости видов растений на примере *Allium albidum* Fisch. ex Vieb. Центрального Кавказа // Экология. – Т. 46, № 2. – 2015. – С. 103–109. – doi: 10.7868/S0367059715010163.
22. *Работнов Т.А.* Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 352 с.
23. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
24. *Животовский Л.А.* Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.
25. *Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
26. *Иибирдин А.Р., Ишмуратова М.М.* Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Сб. тр. VII Всерос. популяционного семинара «Методы популяционной биологии». – Сыктывкар: Коми науч. центр УРО РАН, 2004. – С. 113–120.
27. *Левина П.Е.* Репродуктивная биология семенных растений. – М.: Наука, 1981. – 96 с.
28. *Baldwin R.A.* Use of maximum entropy modeling in wildlife research // Entropy. – 2009. – V. 11, No 4. – P. 854–866. – doi: 10.3390/e11040854.
29. *Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudi'k M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R.J., Huettmann F., Leathwick J.R., Lehmann A., Li J., Lohmann L.G., Loiselle B.A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J.M., Peterson A.T., Phillips S.J.* Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data // Ecography. – 2006. – V. 29, No 2. – P. 129–151. – doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x.
30. *Соколова Е.И., Бережной М.В., Бутылкина Н.Ю.* Новые местонахождения видов рода *Tulipa* L. и *Fritillaria* L. (Liliaceae) на Луганщине // Вестн. Воронеж. гос. ун-та. Сер. Химия. Биология. Фармация. – 2016. – № 4. – С. 89–98.
31. *Леонова Т.В., Барсукова И.Н., Анкипович Е.С.* Некоторые аспекты изучения популяционной биологии *Fritillaria sonnikovae* Schaulo et A. Erst (Liliaceae) на территории Западного Саяна // Вестн. Краснояр. гос. агр. ун-та. – 2016. – № 2. – С. 3–7.
32. *Шановалова А.А.* Возрастной спектр ценопопуляций рябчика русского (*Fritillaria ruthenica* Wikstr.) в Балашовском районе в 2016 г. // Современ. наука: акт. проблемы теории и практики. Сер. Естеств. и техн. науки. – 2017. – № 11. – С. 31–35.
33. *Shimizu T., Hatanaka Y., Zentoh H., Takeshi Y., Eiichiro K., Yasuyuki W., Tatemi Sh.* The role of sexual and clonal reproduction in maintaining population in *Fritillaria camtschatsensis* (L.) Ker-Gawl. (Liliaceae) // Ecol. Res. – 2002. – V. 13, No 1. – P. 27–39. – doi: 10.1046/j.1440-1703.1998.00245.x.
34. *Мулдашев А.А., Маслова Н.В., Галеева А.Х., Елизарьева О.А., Абрамова Л.М.* Характеристика популяций рябчика малого *Fritillaria meleagroides* (Liliaceae) в Предуралье Республики Башкортостан // Изв. Оренбург. гос. агр. ун-та. – 2010. – № 3. – С. 205–207.

Поступила в редакцию
23.04.19

Пшегусов Рустам Хаталевич, кандидат биологических наук, зав. лабораторией по мониторингу лесных экосистем

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН
ул. И. Арманд, д. 37а, г. Нальчик, 360051, Россия
E-mail: p_rustem@inbox.ru

Чадаева Виктория Александровна, доктор биологических наук, заведующий лабораторией геоботанических исследований

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН
ул. И. Арманд, д. 37а, г. Нальчик, 360051, Россия
E-mail: balkarochka0787@mail.ru

Тания Инга Васильевна, кандидат географических наук, заместитель директора по научной работе

Рицинский реликтовый национальный парк
ул. Лакрба, д. 1а, г. Гудаута, 384850, Республика Абхазия
E-mail: agnaainat@mail.ru

Абрамова Лариса Михайловна, доктор биологических наук, заведующий лабораторией дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений

Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН
ул. Менделеева, д. 195/3, Республика Башкортостан, г. Уфа, 450080, Россия
E-mail: abramova.lm@mail.ru

Мустафина Альфия Науфалевна, кандидат биологических наук, младший научный сотрудник лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений

Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН
ул. Менделеева, д. 195/3, Республика Башкортостан, г. Уфа, 450080, Россия
E-mail: alfYcrtaV7.mail.ru

ISSN 2542-064X (Print)
ISSN 2500-218X (Online)

UCHENYE ZAPISKI KAZANSKOGO UNIVERSITETA. SERIYA ESTESTVENNYE NAUKI
(Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series)

2019, vol. 161, no. 4, pp. 571–589

doi: 10.26907/2542-064X.2019.4.571-589

**Life Strategies and the Long-Term Climate-Driven Dynamics
of the Endemic Caucasian Plant *Fritillaria latifolia* Willd.**

R.H. Pshegusov^{a*}, *V.A. Chadaeva*^{a**}, *I.V. Taniya*^{b***},
L.M. Abramova^{c****}, *A.N. Mustafina*^{c*****}

^a*Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories, Russian Academy of Sciences,
Nalchik, 360051 Russia*

^b*Ritsa Relict National Park, Gudauta, 384850 Republic of Abkhazia*

^c*Botanical Garden-Institute of the Ufa Scientific Center, Russian Academy of Sciences,
Ufa, 450080 Russia*

E-mail: *p_rustem@inbox.ru, **balkarochka0787@mail.ru, ***agnaainat@mail.ru,
****abramova.lm@mail.ru, *****alfveta@mail.ru

Received April 23, 2019

Abstract

The rare endemic plant *Fritillaria latifolia* Willd. growing in subalpine meadows of the Western and Central Caucasus has the SR life strategy of life. The ecological and phytocenotic patience enables this species to withstand the impact of limiting factors, such as high anthropogenic load and interspecific competition, for a long period of time. *F. latifolia* rapidly invades free territories by increasing the number of its individuals (an explet component of the life strategy) in case of moderate grazing and low interspecific competition. The mean air temperature in spring (below –8°C and above 4°C) and the maximum air temperature in February (below –4 °C and above 0 °C) are the major limiting abiotic factors for the species. Therefore, the abundance of *F. latifolia* is highest in mountainous areas of the Western Caucasus with a warmer climate. In accordance with the predicted trends of climate change by 2050, the geographical range of the species may expand by 4.40 times in the Central and Eastern Caucasus. The area of optimum

habitats for the species, where the chance to find it is 80–100%, may increase by 10.51 times. A significant habitat reduction is also predicted for *F. latifolia* in the Western Caucasus.

Keywords: endemic species, Caucasus, mountain areas, life strategy, MaxEnt, spatial modeling, climate change, forecast

Figure Captions

Fig. 1. Scatterplot of *Fritillaria latifolia* cenopopulations according to the discriminant analysis of plants biometric parameters in the coordinate system of axes of the canonical roots of two discriminant functions (Root 1 and Root 2). I, II, III – groups of cenopopulations subjected to the low, moderate, and high anthropogenic load.

Fig. 2. Age spectra of *Fritillaria latifolia* cenopopulations (1–16). pl – s – ontogenetic states; Y-axis – the percentage of age groups in cenopopulations.

Fig. 3. Distribution map of suitable habitats of *Fritillaria latifolia* at the present time (above) and by 2050, according to climate change (below). 0–0.4 – probability of finding the species for unsuitable habitats, 0.5–0.8 and over 0.8 – probability for suitable and optimal habitats, respectively.

Fig. 4. Values of the factors having the greatest contribution to the spatial distribution of *F. latifolia*. Y-axis – the predicted probability of suitable conditions for the species growth in the logistic output format, X-axis – the value of the variable. The black line represents the minimum probability of finding the species for suitable and optimal habitats (0.5). The graphs show the dependence of the predicted habitat suitability on the selected variable, according to its correlation with other variables.

References

1. Banag C., Thrippleton T., Alejandro G.J., Reineking B., Liede-Schumann S. Bioclimatic niches of selected endemic *Ixora* species on the Philippines: Predicting habitat suitability due to climate change. *Plant Ecol.*, 2015, vol. 216, no. 9, pp. 1325–1340. doi: 10.1007/s11258-015-0512-6.
2. Mazangi A., Ejtehadi H., Mirshamsi O., Ghassemzadeh F., Hosseinianousefkhani S.S. Effects of climate change on the distribution of endemic *Ferula xylorrhachis* Rech. f. (Apiaceae: Scandiceae) in Iran: Predictions from ecological niche models. *Russ. J. Ecol.*, 2016, vol. 47, no. 4, pp. 349–354. doi: 10.1134/S1067413616040123.
3. Khanum R. Rarity of endemic medicinal plants and role of herbaria for their conservation against environmental challenges. In: Ghorbanpour M., Varma A. (Eds.) *Medicinal Plants and Environmental Challenges*. Cham, Springer, 2017, pp. 49–68. doi: 10.1007/978-3-319-68717-9_3.
4. Dyke F.V. *Conservation Biology. Foundations, Concepts, Applications*. Dordrecht, Springer, 2008. 459 p. doi: 10.1007/978-1-4020-6891-1_5.
5. Pauli H., Gottfried M., Dirnböck T., Dullinger S., Grabherr G. Assessing the long-term dynamics of endemic plants at summit habitats. In: Nagy L., Grabherr G., Körner C., Thompson D.B.A. (Eds.) *Alpine Biodiversity in Europe. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*. Vol. 167. Berlin, Heidelberg, Springer, 2003, pp. 195–207. doi: 10.1007/978-3-642-18967-8_9.
6. Guerrina M., Conti E., Minuto L., Casazza G. Knowing the past to forecast the future: A case study on a relictual, endemic species of the SW Alps, *Berardia subacaulis*. *Reg. Environ. Change*, 2016, vol. 16, no. 4, pp. 1035–1045. doi: 10.1007/s10113-015-0816-z.
7. Grabherr G., Gottfried M., Pauli H. Long-term monitoring of mountain peaks in the Alps. In: Burga C., Kratochwil A. (Eds.) *Biomonitoring: General and Applied Aspects on Regional and Global Scales. Tasks for Vegetation Science*. Dordrecht, Springer, 2001, vol. 35, pp. 153–177. doi: 10.1007/978-94-015-9686-2_10.
8. Christmas M.J., Breed M.F., Lowe A.J. Constraints to and conservation implications for climate change adaptation in plants. *Conserv. Genet.*, 2016, vol. 17, no. 2, pp. 305–320. doi: 10.1007/s10592-015-0782-5.
9. Noël F., Maurice S., Mignot A., Glémin S., Carbonell D., Justy F., Guyot I., Olivieri I., Petit Ch. Interaction of climate, demography and genetics: A ten-year study of *Brassica insularis*, a narrow endemic Mediterranean species. *Conserv. Genet.*, 2010, vol. 11, no. 2, pp. 509–526. doi: 10.1007/s10592-010-0056-1.

10. Shapcott A., Hutton I., Baker W.J., Auld T.D. Conservation genetics and ecology of an endemic montane palm on Lord Howe Island and its potential for resilience. *Conserv. Genet.*, 2012, vol. 13, no. 1, pp. 257–270. doi: 10.1007/s10592-011-0282-1.
11. Maděra P., Habrová H., Šenfeldr M., Kholová I., Lvončík S., Ehrenbergerová L., Roth M., Nadezhdina N., Němec P., Rosenthal J., Pavliš J. Growth dynamics of endemic *Dracaena cinnabari* Balf. f. of Socotra Island suggest essential elements for a conservation strategy. *Biologia*, 2018, vol. 4, pp. 1–11. doi: 10.2478/s11756-018-0152-0.
12. Irfan-Ullah M., Amarnath G., Murthy M.S.R., Peterson A.T. Mapping the geographic distribution of *Aglaia bourdillonii* Gamble (Meliaceae), an endemic and threatened plant, using ecological niche modeling. In: Hawksworth D.L., Bull A.T. (Eds.) *Plant Conservation and Biodiversity*. Dordrecht, Springer, 2006, pp. 343–351. doi: 10.1007/s10531-006-9110-1.
13. Rana S.K., Rana H.K., Ghimire S.K., Shrestha K.K., Ranjitkar S. Predicting the impact of climate change on the distribution of two threatened Himalayan medicinal plants of Liliaceae in Nepal. *J. Mt. Sci.*, 2017, vol. 14, no. 3, pp. 558–570. doi: 10.1007/s11629-015-3822-1.
14. Ataev Z.V., Bratkov V.V. Reaction of landscapes of the North Caucasus to the current climate change. *Yug Ross.: Ekol., Razvit.*, 2014, no. 1, pp. 141–157. (In Russian)
15. Shary P.A., Sharaya L.S. Change in NDVI of forest ecosystems in Northern Caucasus as a function of topography and climate. *Contemp. Probl. Ecol.*, 2014, vol. 7, no. 7, pp. 855–863. doi: 10.1134/S1995425514070099.
16. Akatov V.V., Akatova T.V. Changes in phytocenoses of high-mountain meadows and wastelands of the Lagonaki Highland (Western Caucasus) for the last 15–20 years. *Rastit. Ross.*, 2012, no. 21, pp. 3–12. (In Russian)
17. Thazaplizheva L.Kh., Chadaeva V.A. Survival strategies of some species of geophytes in the area of the Kabardino-Balkar Republic. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2012, vol. 154, no. 4, pp. 199–205. (In Russian)
18. Taniya I.V., Abramova L.M. Rare species of higher plants of the Ritsa Relic National Park (Republic of Abkhazia). *Izv. Samar. Nauchn. Tsentra Ross. Akad. Nauk*, 2013, vol. 15, nos. 3–5, pp. 1457–1461. (In Russian)
19. Ramenskii L.G. On the principles, main concepts and terms in industrial typology of lands. *Sovrem. Bot.*, 1935, no. 4, pp. 25–42. (In Russian)
20. Grime J.P. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. New York, Wiley, 2001. 417 p.
21. Shkhagapsoev S.H., Chadaeva V.A. Resistance mechanisms of plant species as exemplified by *Allium albidum* Fisch. ex Bieb. in the Central Caucasus. *Russ. J. Ecol.*, 2015, vol. 46, no. 2, pp. 136–142. doi: 10.7868/S0367059715010163.
22. Rabotnov T.A. *Fitotsenologiya* [Phytocenology]. Moscow, Izd. Mosk. Gos. Univ., 1992. 352 p. (In Russian)
23. Uranov A.A. The age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes. *Nauchn. Dokl. Vyssh. Shk. Biol. Nauki*, 1975, no. 2, pp. 7–34. (In Russian)
24. Zhivotovsky L.A. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. *Russ. J. Ecol.*, 2001, vol. 32, no. 1, pp. 1–5. doi: 10.1023/A:1009536128912.
25. Zhukova L.A. *Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii* [Population Life of Meadow Plants]. Yoshkar-Ola, RIIK “Lanar”, 1995. 224 p. (In Russian)
26. Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. Adaptive morphogenesis and ecological-cenotical strategies for the survival of herbaceous plants. *Sb. tr. VII Vseros. populyatsionnogo seminara “Metody populyatsionnoy biologii”* [Proc. All-Russ. Popul. Semin. “Methods of Population Biology”]. Syktyvkar, Komi Nauchn. Tsentr Ural. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2004, pp. 113–120. (In Russian)
27. Levina R.E. *Reproduktivnaya biologiya semennykh rastenii* [Reproductive Biology of Seed Plants]. Moscow, Nauka, 1981. 96 p. (In Russian)
28. Baldwin R.A. Use of maximum entropy modeling in wildlife research. *Entropy*, 2009, vol. 11, no. 4, pp. 854–866. doi: 10.3390/e11040854.

29. Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudi'k M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R.J., Huettmann F., Leathwick J.R., Lehmann A., Li J., Lohmann L.G., Loiselle B.A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J.M., Peterson A.T., Phillips S.J. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 2006, vol. 29, no. 2, pp. 129–151. doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x.
30. Sokolova E.I., Bereznoi M.V., Butylkina N.Yu. New locations of species of the genus *Tulipa* L. and *Fritillaria* L. (Liliaceae) in the Lugansk region. *Vestn. Voronezh. Gos. Univ. Ser.: Khim. Biol. Farm.*, 2016, no. 4, pp. 89–98. (In Russian)
31. Leonova TV, Barsukova I.N., Ankipovich E.S. Some aspects of the study of population biology of *Fritillaria sonnikovae* Schaulo et A. Erst (Liliaceae) in the territory of the Western Sayan. *Vestn. Krasnoyarsk. Gos. Agrar. Univ.*, 2016, no. 2, pp. 3–7. (In Russian)
32. Shapovalov A.A. The age spectrum of coenopopulations of Russian fritillaria (*Fritillaria ruthenica* Wikstr.) in the Balashov district in 2016. *Sovr. Nauka: Aktual. Probl. Teor. Prakt.. Ser.: Estestv. Tekh. Nauki*, 2017, no. 11, pp. 31–35. (In Russian)
33. Shimizu T., Hatanaka Y., Zentoh H., Takeshi Y., Eiichiro K., Yasuyuki W., Tatemi Sh. The role of sexual and clonal reproduction in maintaining population in *Fritillaria camtschatcensis* (L.) Ker-Gawl. (Liliaceae). *Ecol. Res.*, 2002, vol. 13, no. 1, pp. 27–39. doi: 10.1046/j.1440-1703.1998.00245.x.
34. Muldashev A.A., Maslova N.V., Galeeva A.Kh., Elizar'eva O.A., Abramova L.M. Characteristics of populations of the checkered fritillary *Fritillaria meleagroides* (Liliaceae) in the Ural region of the Republic of Bashkortostan. *Izv. Orenb. Gos. Agrar. Univ.*, 2010, no. 3, pp. 205–207. (In Russian)

Для цитирования: Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А., Тания И.В., Абрамова Л.М., Мустафина А.Н. Стратегия жизни и долгосрочная климатогенная динамика эндемичного кавказского вида *Fritillaria latifolia* Willd. // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2019. – Т. 161, кн. 4. – С. 571–589. – doi: 10.26907/2542-064X.2019.4.571-589.

For citation: Pshegusov R.H., Chadaeva V.A., Taniya I.V., Abramova L.M., Mustafina A.N. Life strategies and the long-term climate-driven dynamics of the endemic Caucasian plant *Fritillaria latifolia* Willd. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2019, vol. 161, no. 4, pp. 571–589. doi: 10.26907/2542-064X.2019.4.571-589. (In Russian)