

УДК 556.5 (477.75)

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ РЕГИОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

*Горбунов Р. В.<sup>1</sup>, Табуницкий В. А.<sup>2</sup>, Горбунова Т. Ю.<sup>3</sup>, Дрыгваль А. В.<sup>4</sup>*

*<sup>1,2,3,4</sup>ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,  
Севастополь, Российская Федерация  
E-mail: <sup>2</sup>tabunshchik@ya.ru*

В статье рассмотрена реакция региональных экосистем на климатические изменения с использованием концепции экологической ниши. На примере ключевых участков детально показано, как изменяются экологические ниши в пространстве факторов «Температура, °С» и «Осадки, мм» при смене циркуляционных эпох и периодов Северного полушария, а также рассчитаны и проанализированы основные характеристики двухмерных экологических ниш в пространстве факторов «Температура, °С» и «Осадки, мм» — минимальное и максимальное значение фактора, факторная амплитуда, центральное значение амплитуды (медиана), среднее значение амплитуды, мера перекрытия ниш и объем экологических ниш. Установлено, что в результате климатических изменений с 1916 по 2013 г. происходит сдвиг экологических ниш региональных экосистем, общий тренд которых по осям факторного пространства направлен в сторону увеличения показателей температуры воздуха и количества выпадающих осадков. Также выявлено, что в различных региональных экосистемах равнинного и горного Крыма проявление климатических изменений происходит с большими отличиями, о чем свидетельствуют большие различия в факторных амплитудах и объемах экологических ниш.

**Ключевые слова:** экологическая ниша, экосистема, ландшафт, изменение климата, Крымский полуостров, циркуляционная эпоха, циркуляционный период, типизация Б. Л. Дзердзеевского.

### ВВЕДЕНИЕ

Концепция экологической ниши является важнейшим теоретическим ядром экологии. Возникнув в начале XX века она прошла сложный путь развития и продолжает формироваться в наши дни. Возникновение понятия об экологической нише связывают с именами J. Grinnell [1], C.S. Elton [2] и G. E. Hutchinson [3]. Подробная характеристика становления теории и методологии экологической ниши рассмотрена в работах [4, 5 и др.], где показана история становления этого понятия и концепции экологической ниши.

Аналізу пространственно-временной динамики и смещения экологических ниш различных видов при изменении климата посвящено большое количество работ, в которых рассматриваются как различные теоретические, так и практические аспекты данного вопроса. Среди работ по теоретическому осмыслению влияния климатических изменений на экологические ниши выделяются работы А. Т. Peterson et al. [6], J. M. Jeschke and D. L. Strayer [7], H. Lee II et al. [8] и др. Практическая реализация влияния климатических изменений на смещение экологических ниш показана в работах [9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20 и др.]. В работах исследуются влияние климата как на экосистемы в целом [9, 10, 15], так и на различные виды растений [13, 14, 17, 20], на различные виды животных — амфибий [11], птиц [12], ракообразных [16], пресмыкающихся [18], насекомых [19].

Смещение и динамика экологических ниш ландшафтов при климатических изменениях рассматривается в небольшом количестве работ [21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28 и др.]. Среди них стоит отметить работы М. Гродзинского [23, 24, 25] и Д. Свидзинской [26, 27] в том числе в соавторстве с М. Гродзинским [28]. В работах [23, 24, 25] М. Гродзинский заложил теоретические основы исследования ландшафтов с использованием концепции экологической ниши, а в работе [28] М. Гродзинский и Д. Свидзинская реализовали эти теоретические представления. Можно отметить три существенных недостатка работ [27, 28]. Во-первых, авторы приводят только количественные характеристики экологических ниш в виде таблиц и практически не рассматривают их пространственные характеристики. Во-вторых, авторы не учитывают выявленные ранее [29] естественные временные границы климатических изменений — повторяемость элементарных циркуляционных механизмов, относящихся к различным группам, определили за период инструментальных измерений на территории Северного полушария формирование нескольких циркуляционных эпох и периодов, характеризующихся особенностями атмосферной циркуляции над каждой точкой пространства. То есть, границы циркуляционных эпох и периодов, выявленные Б. Л. Дзердзеевским с соавторами [30] необходимо рассматривать как операционно-временные единицы исследования реакции экосистем на региональные проявления изменения климата. В-третьих, в рассматриваемых работах приводится только характеристика экологических ниш ландшафтов равнинного Крыма, где авторы рассматривают 8 ландшафтов, а также 2 ландшафта, относящиеся к приморским, в то время как экологические ниш ландшафтов Горного Крыма не рассматриваются. При этом, как показано в [31], территория Крымского полуострова отличается значительным ландшафтным и биологическим разнообразием. Именно в горном Крыму биологическое и ландшафтное разнообразие достигает максимальных значений, поэтому исключение исследования этой территории выглядит необоснованно.

Таким образом, изучение реакции экологических ниш ландшафтов Крымского полуострова на климатические изменения является актуальной задачей и формирует цель данного исследования.

## **МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

В качестве исходных данных были использованы полученные ранее климатические карты Крымского полуострова [32, 33]. В качестве операционной территориальной единицы исследования были выбраны ландшафты, представленные на ландшафтно-типологической карте Крыма Г. Е. Гришанкова [31]. Операционно-временной единицей исследования выбраны границы циркуляционных эпох и периодов Северного полушария, выявленные Б. Л. Дзердзеевским с соавторами [29, 34] (табл.1).

С целью построения экологических ниш ландшафтов на исследуемой территории строится сетка равноудаленных точек, для которых извлекались среднегодовые значения температуры воздуха и количества осадков. В результате была сформирована таблица, где для каждой точки имеется набор

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ РЕГИОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ  
КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА**

пространственных характеристик различных факторов. По методике, описанной в работах [25, 28, 35], производится построение двухмерных экологических ниш, где осями факторного пространства выступают, соответственно, факторы «Температура, °С» и «Осадки, мм» для каждой циркуляционной эпохи и периода Северного полушария. Далее для выбранных ландшафтных контуров (таблица 2 и 3) осуществляется расчёт значений их факторной амплитуды, включающий крайние значения амплитуды (минимальное и максимальное значение фактора в пределах контура), ширину амплитуды (разность между максимальным и минимальным значениями факторов), центральное значение амплитуды (медиана), среднее значение амплитуды.

Таблица 1.  
Границы циркуляционных эпох Северного полушария и периодов внутри третьей эпохи [29]

Циркуляционная эпоха	Годы	Периоды внутри эпох	Годы	Обозначение в тексте
Меридиональная северная	1899–1915			
Зональная	1916–1956			ЗЦЭ
Меридиональная южная	1957–2019	Одновременного увеличения продолжительности меридиональных северных и южных процессов	1957–1969	1 период МЮЦЭ
		Повышенной продолжительности зональных процессов	1970–1980	2 период МЮЦЭ
		Быстрого роста продолжительности меридиональных южных процессов	1981–1997	3 период МЮЦЭ
		Уменьшения продолжительности меридиональных южных процессов и роста меридиональных северных	1998–2019	4 период МЮЦЭ

Согласно [28], по среднему значению ширины факторной амплитуды представляется возможным провести классификацию ландшафтных контуров на эврифакторные (имеют широкие факторные амплитуды), стенофакторные (имеют узкие факторные амплитуды) и мезофакторные (имеют значения факторных амплитуд, которые нельзя отнести ни к стенофакторным, ни к эврифакторным). Отнесение ландшафтных контуров к эврифакторным, мезофакторным или стенофакторным осуществляется по формуле:

$$Li = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n l(j)_i * 100\% = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \frac{x_{ij\max} - x_{ij\min}}{X_{j\max} - X_{j\min}} * 100\%, \quad (1)$$

где  $Li$  — средняя ширина факторных амплитуд ландшафта  $i$ -го вида;  
 $l(j)_i$  — относительная амплитуда ландшафта  $i$ -го вида по  $j$ -му фактору;  
 $n$  — количество факторов для которых определяются факторные амплитуды;  
 $x_{ij\max}$  и  $x_{ij\min}$  — наибольшее и наименьшее значение амплитуды ландшафта  $i$ -го вида по  $j$ -му фактору;  
 $X_{j\max}$  и  $X_{j\min}$  — максимальное и минимальное значение  $j$ -го фактора на исследуемой территории.

По [28], если значение  $Li$  меньше 10% то такие ландшафтные контура следует относить к стенофакторным, от 10 до 25% — к мезофакторным и от 25% — к эврифакторным.

Используя возможности программы ArcGIS в работе была построена карта средней ширины факторных амплитуд ландшафтов Крымского полуострова с их дальнейшей классификацией.

В многомерном факторном пространстве экологические ниши относительно друг друга могут располагаться: независимо друг от друга, одна ниша может быть включена в другую и ниши могут перекрываться. Количественно степень перекрытия двухмерных ниш можно оценить графически, через отношение площади, на которой ниши пересекаются, к их общей площади на графике. Математически это можно представить в следующем виде:

$$\mu_{ij} = \frac{S_x}{S_i + S_j - S_x}, \quad (2)$$

где  $\mu_{ij}$  — мера перекрытия экологических ниш  $i$ -го и  $j$ -го типов;  
 $S_x$  — площадь пересечения экологических ниш  $i$ -го и  $j$ -го типов;  
 $S_i$  и  $S_j$  — площадь экологических ниш  $i$ -го и  $j$ -го типов.

Использование данных реанализа, и обработка их в программных комплексах ArcGIS и QGIS позволили автоматически произвести расчет объемов экологических ниши ландшафтов Крымского полуострова для каждого циркуляционного периода и эпохи Северного полушария. Расчет объема экологической ниши ландшафтного контура производился по формуле:

$$V = \prod_{i=1}^n (\Delta x_i / x_m), \quad (3)$$

где  $V$  — объем ниши ландшафта;  
 $\Delta x_i$  — величина факторной амплитуды по  $i$ -му фактору;  
 $x_m$  — центральное значение амплитуды;  
 $n$  — число факторов, по которым построена ниша.

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ РЕГИОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ  
КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА**

Таблица 2.

Характеристика выбранных ландшафтных контуров горного Крыма (названия ландшафтов по [31])

Макросклон	Ландшафтный уровень	Тип ландшафта	
1	2	3	
<b>Дубовые леса</b>			
		<b>Скальнодубовые</b>	<b>Пушистодубовые</b>
Северный	Низкогорье	54. Низкогорные куэстовые сильно расчленённые возвышенности с дубовыми лесами	46. Мелкогорно-куэстовые возвышенности с зарослями типа «дубки» и разнотравными степями
	Среднегорье	71. Структурные наклонные слабо расчленённые равнины с дубовыми и смешанными широколиственными лесами	
Южный	Низкогорье		120. Эрозионное, овражно-балочное ступенчато-склоновое низкогорье с дубовыми лесами и шибляковыми зарослями
	Среднегорье	92. Среднегорный ступенчато-склоновый с выходами коренных пород в виде скал, с дубовыми, грабово-дубовыми лесами и лесокустарниковыми зарослями	
<b>Хвойные леса</b>			
		<b>Сосновые</b>	<b>Можжевеловые</b>
Северный	Среднегорье		57. Эрозионное мелкогорье с можжевело-дубовыми лесами и кустарниковыми зарослями
Южный	Среднегорье	93. Среднегорный ступенчато-склоновый с выходами коренных пород в виде скал с дубово-сосновыми и сосновыми лесами	
	Низкогорье	118. Эрозионное древнеоползневое ступенчато-склоновое низкогорье с сосновыми лесами	108. Эрозионное низкогорье амфитеатров с сосново-можжевеловыми и дубовыми лесами в комплексе с шибляковыми зарослями и фриганоидами

Продолжение таблицы 2.

1	2	3
Буковые леса		
Северный	Среднегорье	75. Структурные наклонные слабо расчленённые равнины с буковыми и смешанными широколиственными лесами
Южный	Среднегорье	101. Среднегорный ступенчато-склоновый с буковыми и смешанными широколиственными лесами
Яйлинские ландшафты		
	Среднегорье	80. Денудационное волнистое плато с широким развитием карстовых форм с горно-луговыми степями
		85. Останцово-денудационное расчленённое плато с горными лугами

Таблица 3.

Характеристика выбранных ландшафтных контуров равнинного Крыма (названия ландшафтов по [31])

Ландшафтный уровень	Ландшафтная зона	Ландшафтный пояс / ландшафтный ярус	Ландшафт
1	2	3	4
Гидроморфный	Низменные недренированные и слабодренированные аккумулятивные и денудационные равнины с типчаково-ковыльными, полынно-типчakovыми и, полынно-житняковыми степями в комплексе с галофитными степями и лугами	Пояс прибрежных недренированных низменностей, пляжей и кос с галофитными лугами, солончаками и сообществами псаммофитов	1. Аккумулятивные недренированные низменности с солончаками и галофитными лугами
		Пояс аккумулятивных и денудационных недренированных и слабодренированных низменностей с полынно-типчakovыми, полынно-житняковыми и ковыльно-типчakovыми степями	11. Аккумулятивные плоские слабодренированные равнины с полынно-житняковыми и ковыльно-типчakovыми степями
		Пояс аккумулятивных и денудационных слабодренированных равнин с ковыльно-типчakovыми и полынно-типчakovыми степями	14. Аккумулятивные плоские слабодренированные равнины с бедно-разнотравными ковыльно-типчakovыми и полынно-типчakovыми степями
		Пояс аккумулятивных дренированных и слабодренированных низменностей с ковыльно-типчakovыми степями в комплексе с ковыльно-разнотравными степями	19. Аккумулятивные дренированные слабоволнистые равнины с ковыльно-разнотравными степями в комплексе с ковыльно-типчakovыми степями

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ РЕГИОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ  
КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА**

Продолжение таблицы 3.

1	2	3	4
Плакорный	Типичные ковыльно-типчаковые и бедно-разнотравно-ковыльно-типчаковые степи в комплексе с петрофитными и кустарниковыми степями	Верхний денудационный ярус ковыльно-типчаковых, петрофитных и кустарниковых степей	22. Структурные денудационные водораздельные плато с ковыльно-типчаковыми и петрофитными степями
		Нижний денудационно-аккумулятивный ярус с ковыльно-типчаковыми, кустарниково-разнотравными и петрофитными степями	31. Структурные пологонаклонные денудационно-аккумулятивные равнины с ковыльно-типчаковыми степями

Использование программного комплекса QGIS позволило рассчитать значения медианы в пространстве факторов «Температура, °С» и «Осадки, мм» в пределах каждого ландшафтного контура, в то время как решить эту задачу с использованием ArcGIS не представляется возможным. На основании полученных данных по значениям медианы и факторной амплитуды для каждого ландшафтного контура, с использованием встроенных возможностей атрибутивной таблицы были рассчитаны объемы экологических ниш каждого ландшафтного контура и выполнена их картографическая визуализация.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрим динамику экологических ниш различных региональных экосистем Крымского полуострова. Региональные экосистемы гидроморфного ландшафтного уровня (ландшафтные контура № 1, 11, 14, 19) имеют общую тенденцию к смещению экологических ниш вдоль факторной оси «Температура, °С», при увеличении последней (рис. 1).

В тоже время экологические ниши региональных экосистем при смене циркуляционных эпох и периодов Северного полушария в пределах плакорного уровня имеют тенденцию к росту и смещению как вдоль факторной оси «Температура, °С», так и незначительно вдоль факторной оси «Осадки, мм» (рис. 2).

В экосистемах скальнодубовых лесов северного макросклона экологические ниши при смене циркуляционных эпох и периодов смещаются в сторону увеличения как среднегодового количества выпадающих осадков, так и среднегодовых температур воздуха, а в экосистемах скальнодубовых лесов южного макросклона Крымских гор — экологические ниши смещаются в сторону увеличения среднегодовых температур и уменьшения среднегодового количества выпадающих осадков (рис. 3).

В региональных экосистемах пушистодубовых лесов северного макросклона Крымских гор наблюдается смещение экологических ниш в сторону увеличения среднегодовых температур и уменьшения количества выпадающих осадков.

Похожая картина характерна и для региональных экосистем пушистодубовых лесов за исключением того, что это смещение не так отчетливо выражено (рис. 4).

Экологические ниши региональных экосистем сосновых лесов, расположенных в среднегорье на южном макросклоне Крымских гор смещается по направлению роста среднегодового количества осадков и среднегодовых температур, в то время как экологические ниши региональных экосистем сосновых лесов, расположенных в низкогорье на южном макросклоне Крымских гор характеризуются смещением в сторону увеличения температур и уменьшения количества выпадающих осадков (рис. 5).

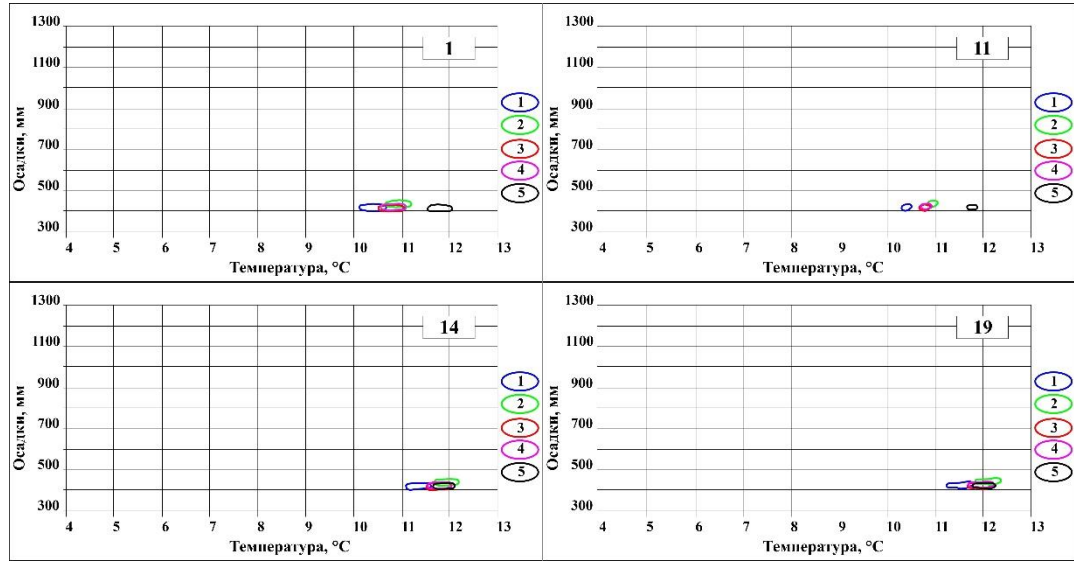


Рис. 1. Временная изменчивость экологических ниш ландшафтов гидроморфного ландшафтного уровня при изменении циркуляционных эпох и периодов Северного полушария.

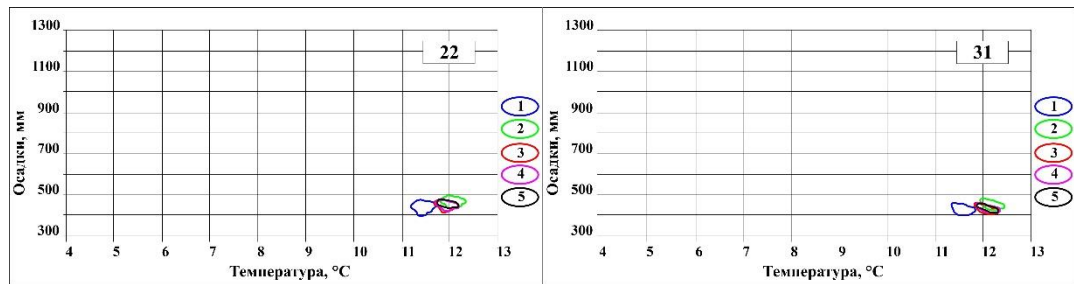


Рис. 2. Временная изменчивость экологических ниш ландшафтов плакорного ландшафтного уровня при изменении циркуляционных эпох и периодов Северного полушария.



ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ РЕГИОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ  
КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

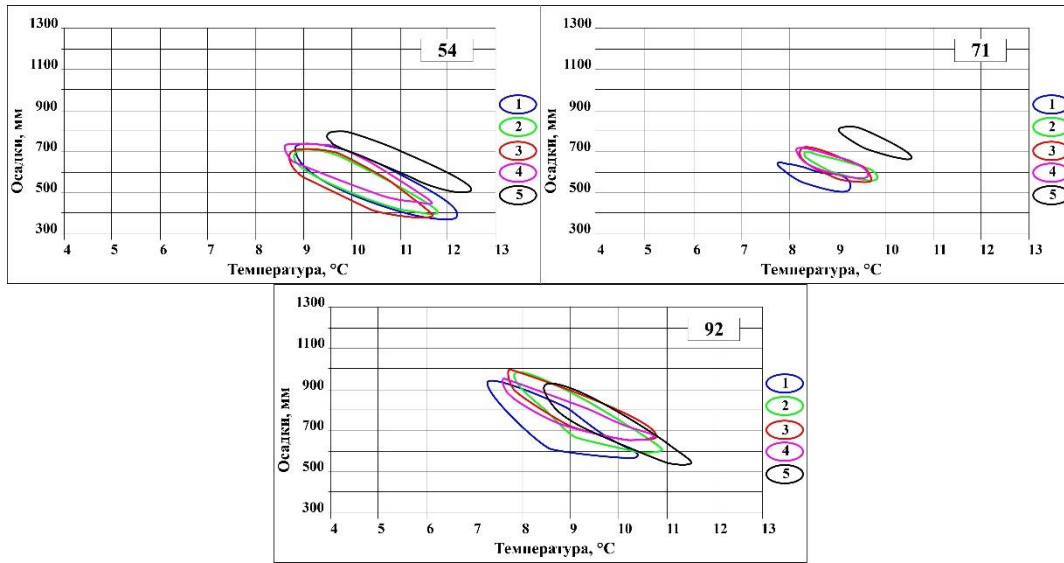


Рис. 3. Временная изменчивость экологических ниш ландшафтов скальнодубовых лесов при изменении циркуляционных эпох и периодов Северного полушария.

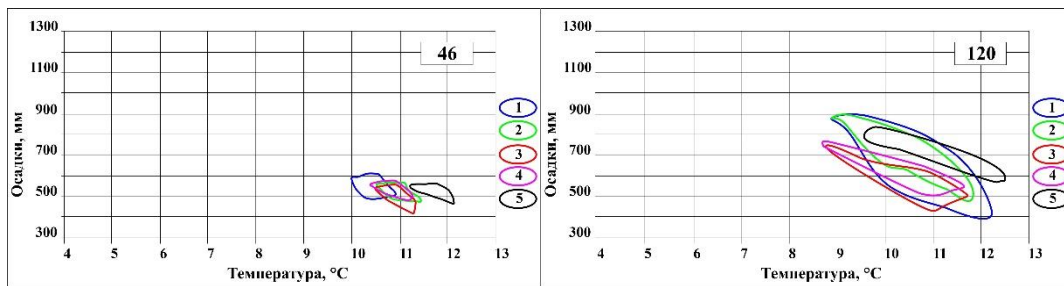


Рис. 4. Временная изменчивость экологических ниш ландшафтов пушистодубовых лесов при изменении циркуляционных эпох и периодов Северного полушария.

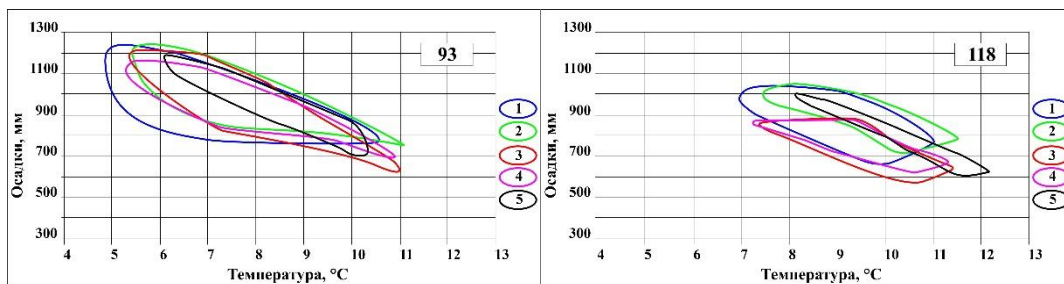


Рис. 5. Временная изменчивость экологических ниш ландшафтов сосновых лесов при изменении циркуляционных эпох и периодов Северного полушария.

Региональные экосистемы можжевельных лесов северного и южного макросклонов Крымских гор характеризуются смещением экологических ниш в сторону увеличения среднегодовых температур и среднегодового количества осадков (рис. 6).

Экологические ниши региональных экосистем буковых лесов при смене циркуляционных эпох и периодов смещаются в сторону увеличения среднегодового количества выпадающих осадков и среднегодовых температур (рис. 7).

В региональных экосистемах яйлинских ландшафтов при смене циркуляционных эпох и периодов происходит смещение экологических ниш по фактору среднегодовых значений температуры воздуха и количества выпадающих осадков в сторону увеличения, в то же время смещение по фактору «Осадки, мм» проявляется в одних экосистемах слабо (ландшафтный контур № 80), а в других отчетливо (ландшафтный контур № 85) (рис. 8).

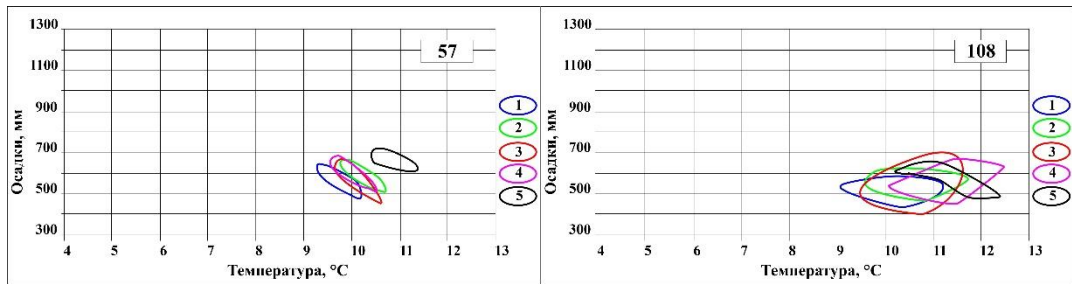


Рис. 6. Временная изменчивость экологических ниш ландшафтов можжевельных лесов при изменении циркуляционных эпох и периодов Северного полушария

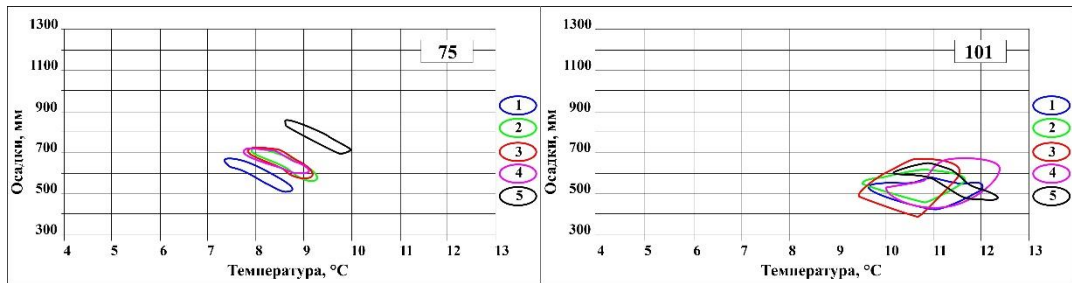


Рис. 7. Временная изменчивость экологических ниш ландшафтов буковых лесов при изменении циркуляционных эпох и периодов Северного полушария.

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ РЕГИОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ  
КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА**

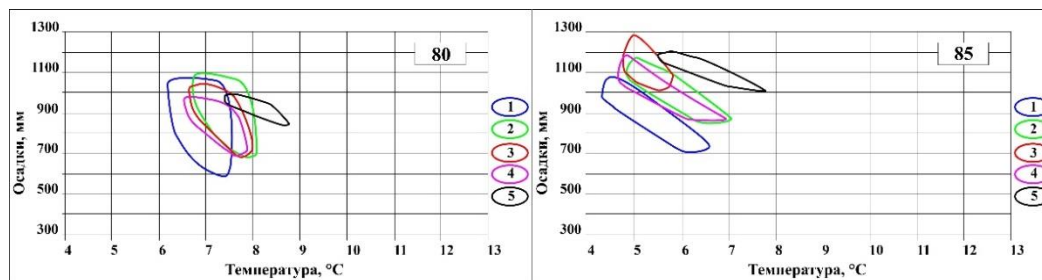


Рис. 8. Временная изменчивость экологических ниш яйлинских ландшафтов при изменении циркуляционных эпох и периодов Северного полушария.

Интерес представляет анализ факторных амплитуд экологических ниш ландшафтных контуров. В таблице 4 приведены факторные амплитуды, характеризующие экологические ниши рассматриваемых региональных экосистем. Согласно [28], по среднему значению ширины факторной амплитуды представляется возможным провести классификацию ландшафтных контуров на эврифакторные (имеют широкие факторные амплитуды), стенофакторные (имеют узкие факторные амплитуды) и мезофакторные (имеют значения факторных амплитуд, которые нельзя отнести ни к стенофакторным, ни к эврифакторным).

Таблица 4.  
Факторные амплитуды ландшафтов в пределах ключевых участков по фактору «Температура, °С», «Осадки, мм»

Ключевой участок	Циркуляционная эпоха (период)	Крайние значения амплитуды				Ширина амплитуды	Центральное значение амплитуды		Среднее значение амплитуды		
		Температура		Осадки			Температура	Осадки	Температура	Осадки	
		Min	Max	Min	Max						
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	ЗЦЭ	10,17	10,63	407,01	422,36	0,47	15,34	10,42	415,1	10,43	415,02
	1 период МЮЦЭ	10,71	11,16	426,51	439,97	0,45	13,46	10,95	431,61	10,96	431,81
	2 период МЮЦЭ	10,56	11,01	405	418,68	0,45	13,68	10,8	410,74	10,81	410,76
	3 период МЮЦЭ	10,61	11,05	412,88	423,73	0,44	10,85	10,83	417,06	10,84	417,16
	4 период МЮЦЭ	11,58	12,01	406,33	420,63	0,42	14,3	11,79	411,42	11,8	411,52

Продолжение таблицы 4.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
11	ЗЦЭ	10,31	10,44	408,44	419,95	0,13	11,52	10,37	416,78	10,37	416,08
	1 период МЮЦЭ	10,84	10,97	428,24	438,01	0,13	9,77	10,90	434,82	10,90	434,49
	2 период МЮЦЭ	10,69	10,82	408,19	418,73	0,13	10,54	10,75	415,28	10,75	415,10
	3 период МЮЦЭ	10,72	10,84	415,41	423,58	0,13	8,17	10,77	420,84	10,77	420,72
	4 период МЮЦЭ	11,67	11,79	413,21	419,17	0,12	5,96	11,73	416,43	11,73	416,29
14	ЗЦЭ	10,34	10,71	408,29	421,98	0,37	13,69	10,60	418,75	10,58	418,28
	1 период МЮЦЭ	10,87	11,24	427,73	440,22	0,37	12,50	11,13	436,70	11,11	436,22
	2 период МЮЦЭ	10,71	11,10	406,41	421,13	0,39	14,72	10,99	416,66	10,97	416,20
	3 период МЮЦЭ	10,74	11,11	414,10	425,65	0,37	11,55	11,01	422,01	10,98	421,63
	4 период МЮЦЭ	11,69	12,05	412,00	422,36	0,36	10,36	11,95	417,60	11,93	417,41
19	ЗЦЭ	10,49	10,90	415,21	429,79	0,41	14,57	10,75	422,80	10,75	422,89
	1 период МЮЦЭ	11,03	11,43	433,22	445,60	0,40	12,38	11,27	440,41	11,27	440,38
	2 период МЮЦЭ	10,88	11,29	411,44	426,44	0,41	15,00	11,13	420,41	11,13	420,36
	3 период МЮЦЭ	10,89	11,30	418,01	429,68	0,41	11,67	11,14	424,98	11,14	424,95
	4 период МЮЦЭ	11,83	12,23	415,92	423,97	0,40	8,05	12,08	420,16	12,08	420,22
22	ЗЦЭ	10,44	10,83	403,48	463,75	0,39	60,27	10,61	439,27	10,61	436,63
	1 период МЮЦЭ	10,99	11,38	436,73	484,87	0,39	48,14	11,15	464,61	11,16	462,53
	2 период МЮЦЭ	10,87	11,25	420,14	465,67	0,38	45,54	11,03	447,75	11,04	445,66
	3 период МЮЦЭ	10,90	11,26	426,93	462,54	0,36	35,61	11,06	448,27	11,06	446,59
	4 период МЮЦЭ	11,80	12,16	440,67	463,78	0,36	23,11	11,95	451,84	11,96	452,08
31	ЗЦЭ	10,56	10,94	405,62	447,90	0,37	42,29	10,75	423,34	10,75	424,47
	1 период МЮЦЭ	11,11	11,48	431,44	468,65	0,37	37,21	11,30	445,33	11,29	446,96
	2 период МЮЦЭ	11,00	11,37	411,47	448,07	0,38	36,60	11,19	424,08	11,18	426,25
	3 период МЮЦЭ	11,03	11,40	418,81	448,43	0,37	29,62	11,23	429,29	11,22	430,79
	4 период МЮЦЭ	11,92	12,29	418,79	446,82	0,36	28,03	12,12	432,09	12,11	432,37

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ РЕГИОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ  
КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

Продолжение таблицы 4.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
46	ЗЦЭ	10,04	10,93	486,88	607,50	0,89	120,62	10,39	548,61	10,44	546,60
	1 период МЮЦЭ	10,59	11,48	475,06	565,89	0,88	90,84	10,94	518,76	10,99	519,13
	2 период МЮЦЭ	10,49	11,37	417,42	546,87	0,88	129,45	10,84	511,62	10,89	501,63
	3 период МЮЦЭ	10,41	11,30	475,73	568,63	0,89	92,91	10,76	537,03	10,81	532,76
	4 период МЮЦЭ	11,29	12,17	466,65	556,63	0,89	89,98	11,64	527,49	11,69	524,15
54	ЗЦЭ	8,30	11,29	368,51	712,36	3,00	343,85	9,76	532,86	9,73	537,67
	1 период МЮЦЭ	8,84	11,82	396,29	693,06	2,98	296,77	10,30	523,95	10,27	534,80
	2 период МЮЦЭ	8,74	11,71	390,46	696,15	2,98	305,69	10,19	520,91	10,16	528,76
	3 период МЮЦЭ	8,64	11,65	457,80	728,90	3,01	271,10	10,11	589,15	10,08	585,14
	4 период МЮЦЭ	9,51	12,51	500,93	795,16	2,99	294,23	10,97	651,50	10,95	646,14
71	ЗЦЭ	7,78	9,27	505,34	635,59	1,49	130,25	8,56	570,08	8,55	568,50
	1 период МЮЦЭ	8,33	9,81	558,15	688,71	1,48	130,57	9,11	619,23	9,10	619,85
	2 период МЮЦЭ	8,24	9,70	556,34	707,20	1,47	150,86	9,00	619,12	9,00	621,32
	3 период МЮЦЭ	8,15	9,64	578,85	702,57	1,49	123,72	8,93	628,18	8,92	630,11
	4 период МЮЦЭ	9,04	10,53	668,59	813,81	1,49	145,22	9,82	739,18	9,81	738,32
92	ЗЦЭ	7,28	10,41	570,01	943,32	3,13	373,31	9,09	672,21	8,95	707,62
	1 период МЮЦЭ	7,81	10,92	598,38	980,11	3,11	381,73	9,61	720,01	9,47	750,76
	2 период МЮЦЭ	7,71	10,82	653,35	992,19	3,11	338,85	9,51	773,57	9,37	786,95
	3 период МЮЦЭ	7,61	10,74	651,16	947,73	3,13	296,56	9,42	763,38	9,28	774,48
	4 период МЮЦЭ	8,47	11,59	540,81	901,06	3,12	360,25	10,27	666,02	10,13	697,38
120	ЗЦЭ	8,37	11,35	395,25	893,41	2,98	498,16	10,38	657,93	10,28	657,26
	1 период МЮЦЭ	8,90	11,87	488,88	897,48	2,97	408,60	10,90	683,23	10,81	685,78
	2 период МЮЦЭ	8,80	11,77	434,29	742,73	2,97	308,43	10,80	528,15	10,71	545,52
	3 период МЮЦЭ	8,72	11,71	500,59	748,17	2,98	247,59	10,74	579,17	10,64	594,86
	4 период МЮЦЭ	9,60	12,56	572,95	833,16	2,96	260,21	11,61	673,12	11,51	678,88

Продолжение таблицы 4.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
57	ЗЦЭ	9,26	10,21	487,61	636,26	0,95	148,65	9,75	566,16	9,75	568,81
	1 период МЮЦЭ	9,79	10,73	514,08	660,34	0,94	146,26	10,28	590,47	10,27	590,41
	2 период МЮЦЭ	9,69	10,63	454,40	665,47	0,94	211,07	10,18	564,14	10,17	566,00
	3 период МЮЦЭ	9,61	10,55	514,32	677,90	0,95	163,58	10,10	597,20	10,09	599,09
	4 период МЮЦЭ	10,47	11,40	607,35	716,61	0,94	109,27	10,95	660,05	10,94	659,57
108	ЗЦЭ	9,07	11,24	434,28	582,07	2,17	147,79	10,34	537,98	10,31	526,77
	1 период МЮЦЭ	9,60	11,75	461,89	617,67	2,15	155,78	10,86	565,88	10,83	557,01
	2 период МЮЦЭ	9,50	11,64	396,74	673,11	2,14	276,37	10,75	573,00	10,72	552,99
	3 период МЮЦЭ	9,42	11,57	452,56	666,07	2,16	213,51	10,68	588,07	10,65	574,65
	4 период МЮЦЭ	10,27	12,41	483,13	649,49	2,14	166,36	11,52	558,83	11,49	555,70
93	ЗЦЭ	4,9	10,6	775,0	1222,2	5,7	447,3	7,3	916,3	7,2	950,5
	1 период МЮЦЭ	5,4	11,1	754,5	1225,1	5,7	470,6	7,8	980,1	7,8	983,6
	2 период МЮЦЭ	5,3	11,0	610,0	1114,9	5,7	505,0	7,7	904,0	7,7	908,9
	3 период МЮЦЭ	5,2	10,9	656,3	1065,2	5,7	409,0	7,6	898,7	7,5	901,3
	4 период МЮЦЭ	6,1	11,8	644,3	1177,2	5,7	532,8	8,5	919,1	8,4	935,7
118	ЗЦЭ	6,91	11,07	665,32	1038,63	4,16	373,31	9,45	849,32	9,27	855,23
	1 период МЮЦЭ	7,45	11,59	720,26	1042,97	4,14	322,72	9,98	851,31	9,80	862,07
	2 период МЮЦЭ	7,35	11,48	572,72	872,65	4,13	299,94	9,87	713,39	9,69	720,42
	3 период МЮЦЭ	7,23	11,40	626,42	869,03	4,17	242,62	9,78	740,00	9,60	746,52
	4 период МЮЦЭ	8,11	12,26	617,89	997,82	4,15	379,93	10,64	753,02	10,46	772,42
75	ЗЦЭ	7,38	8,75	521,15	666,22	1,37	145,07	7,88	624,76	7,90	614,67
	1 период МЮЦЭ	7,93	9,29	573,70	714,03	1,36	140,34	8,42	675,12	8,44	665,84
	2 период МЮЦЭ	7,83	9,19	583,60	718,30	1,35	134,70	8,32	675,09	8,34	672,19
	3 период МЮЦЭ	7,75	9,12	602,86	716,27	1,37	113,41	8,24	679,35	8,26	676,40
	4 период МЮЦЭ	8,64	10,01	697,74	851,49	1,37	153,75	9,14	803,15	9,15	791,91

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ РЕГИОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ  
КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА**

Продолжение таблицы 4.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
101	ЗЦЭ	9,07	11,24	434,28	582,07	2,17	147,79	10,34	537,98	10,31	526,77
	1 период МЮЦЭ	9,60	11,75	461,89	617,67	2,15	155,78	10,86	565,88	10,83	557,01
	2 период МЮЦЭ	9,50	11,64	396,74	673,11	2,14	276,37	10,75	573,00	10,72	552,99
	3 период МЮЦЭ	9,42	11,57	452,56	666,07	2,16	213,51	10,68	588,07	10,65	574,65
	4 период МЮЦЭ	10,27	12,41	483,13	649,49	2,14	166,36	11,52	558,83	11,49	555,70
80	ЗЦЭ	6,12	7,50	588,63	1 066,48	1,38	477,85	6,75	693,25	6,76	745,40
	1 период МЮЦЭ	6,66	8,04	686,58	1 090,86	1,38	404,28	7,29	777,44	7,30	818,82
	2 период МЮЦЭ	6,57	7,94	683,80	1 029,59	1,37	345,79	7,19	802,22	7,20	825,38
	3 период МЮЦЭ	6,48	7,86	694,23	974,80	1,39	280,56	7,11	787,43	7,12	806,95
	4 период МЮЦЭ	7,37	8,75	846,16	980,47	1,39	134,30	8,00	916,14	8,01	920,95
85	ЗЦЭ	4,20	6,56	732,41	1 074,23	2,36	341,82	4,54	980,54	4,70	965,44
	1 период МЮЦЭ	4,76	7,11	856,90	1 167,88	2,35	310,98	5,10	1 080,0	5,26	1 068,43
	2 период МЮЦЭ	4,67	7,01	869,90	1 273,87	2,34	403,97	5,01	1 101,2	5,18	1 112,27
	3 период МЮЦЭ	4,53	6,90	868,79	1 179,22	2,37	310,43	4,87	1 049,7	5,04	1 057,62
	4 период МЮЦЭ	5,42	7,78	1 006,3	1 189,15	2,36	182,84	5,76	1 157,4	5,93	1 148,07

В таблице 5 представлены максимальные и минимальные значения среднегодовых значений факторного пространства «Температура, °С» и «Осадки, мм» по циркуляционным эпохам и периодам для всего Крымского полуострова, которые позволяют рассчитать средние факторные амплитуды ландшафтов Крымского полуострова (рис. 9).

Таблица 5.

Минимальные и максимальные значения факторного пространства  
«Температура, °С» и «Осадки, мм» на территории Крымского полуострова по  
циркуляционным эпохам и периодам Северного полушария

Циркуляционная эпоха (период)	Температура, °С			Осадки, мм		
	Минимум	Максимум	Разница	Минимум	Максимум	Разница
1	2	3	4	5	6	7
ЗЦЭ	4,19	11,68	7,49	252,01	1 218,32	966,31

Продолжение таблицы 5.

1	2	3	4	5	6	7
1 период МЮЦЭ	4,76	12,18	7,43	343,13	1 228,66	885,53
2 период МЮЦЭ	4,67	12,05	7,38	315,30	1 303,75	988,45
3 период МЮЦЭ	4,53	12,04	7,51	388,26	1 203,87	815,61
4 период МЮЦЭ	5,42	12,96	7,54	405,79	1 218,01	812,22

Из рисунка 9 видно, что ландшафты равнинного Крыма практически полностью относятся к стенофакторным, причём их положение не изменяется при смене циркуляционных эпох и периодов Северного полушария. На Керченском полуострове в ЗЦЭ в центральной части формируются значения факторной амплитуды, соответствующие мезофакторным ландшафтам на территории Парпачского гребня и крайней северо-восточной части полуострова. В первый период МЮЦЭ территория Парпачского гребня полностью оказывается в зоне стенофакторных ландшафтов, однако уже во второй период МЮЦЭ весь Парпачский гребень и практически вся территория Керченского полуострова южнее гребня оказываются в зоне мезофакторных ландшафтов. Эта ситуация сохраняется в последующие периоды.

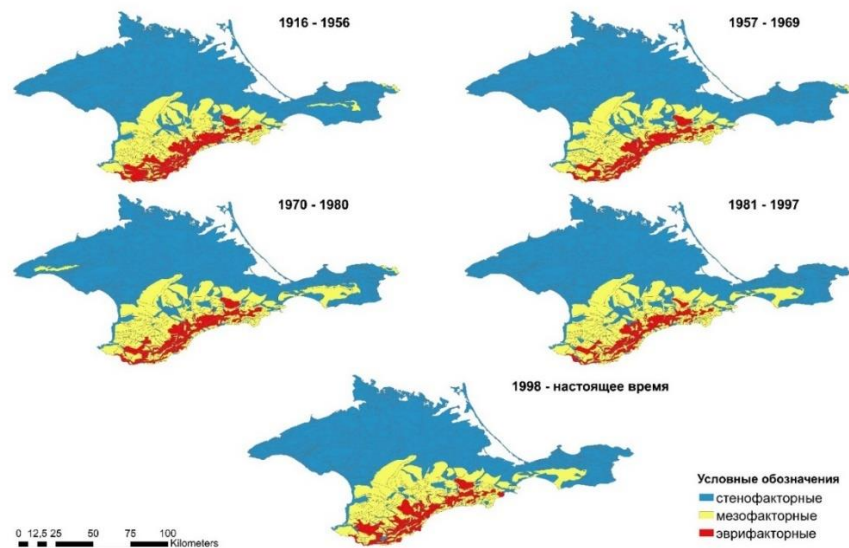


Рис. 9. Пространственно-временная динамика региональных экосистем Крымского полуострова по показателю среднего значения факторной амплитуды.

Для горного Крыма характерны мезофакторные ландшафты в предгорье и на территории юго-восточного Крыма и эврифакторные — для Главной гряды, что вполне закономерно и объясняется шириной факторной амплитуды ландшафтов. При этом, при смене циркуляционных эпох и периодов наблюдается



## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ РЕГИОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

---

пространственная динамика границы мезофакторных ландшафтов, вытесняющих эврифакторные ландшафты, что говорит о снижении устойчивости региональных экосистем.

Детализируя полученные результаты по рассматриваемым ключевым участкам, следует отметить, что ландшафтные контура гидроморфного ландшафтного уровня имеют минимальные значения средней ширины факторной амплитуды — от 1 до 4%, которое не изменяется по циркуляционным эпохам и периодам. Это позволяет отнести их к стенофакторным ландшафтам с узкими факторными амплитудами в пространстве факторов «Температура, °С» и «Осадки, мм». Ландшафтные контура плакорного ландшафтного уровня также имеют низкие значения средней ширины факторной амплитуды, которые, однако, больше чем в ландшафтах гидроморфного ландшафтного уровня (4–6%) и незначительно колеблются при смене циркуляционных эпох и периодов. Они также относятся к стенофакторным ландшафтам с узкими факторными амплитудами в пространстве факторов «Температура, °С» и «Осадки, мм».

Экосистемы пушистодубовых лесов северного макросклона имеют среднюю ширину факторной амплитуды 11–13% в пространстве факторов «Температура, °С» и «Осадки, мм» и относятся к мезофакторным, в то время как экосистемы пушистодубовых лесов южного макросклона Крымских гор имеют большую среднюю ширину факторной амплитуды 35–46% и относятся к эврифакторным. При этом в экосистемах пушистодубовых лесов южного макросклона наблюдается большой разброс ширины факторной амплитуды по циркуляционным эпохам и периодам. Экосистемы скальnodубовых лесов низкогогорья северного макросклона Крымских гор относятся к эврифакторным (средняя ширина факторной амплитуды — 36–38%), а среднегорья северного макросклона Крымских гор — к мезофакторным (средняя ширина факторной амплитуды — 17–19%). В то время как экосистемы скальnodубовых среднегорья южного макросклона Крымских гор имеют среднюю ширину факторной амплитуды от 38 до 43%, что позволяет относить их к эврифакторным, с широкой факторной амплитудой.

Экосистемы сосновых лесов как среднегорья, так и низкогогорья южного макросклонов Крымских гор имеют широкие средние факторные амплитуды (от 61 до 71% в среднегорье, от 43 до 51% в низкогогорье), что позволяет отнести их к эврифакторным. Экосистемы можжевельников лесов среднегорья северного макросклона Крымских гор характеризуются средними значениями ширины факторной амплитуды от 13 до 17%, в результате чего их можно отнести к мезофакторным, в то время как экосистемы можжевельников лесов низкогогорья южного макросклона Крымских гор относятся к эврифакторным при средней ширине факторной амплитуды от 43 до 51%. При этом средняя ширина факторной амплитуды незначительно колеблется при смене циркуляционных эпох и периодов и в целом в экосистемах хвойных лесов преобладают широкие факторные амплитуды в пространстве факторов «Температура, °С» и «Осадки, мм».

Экосистемы буковых лесов при смене циркуляционных эпох и периодов Северного полушария имеют пограничные значения ширины факторной амплитуды. Так экосистемы буковых лесов среднегорья северного макросклона Крымских гор имеют среднюю ширину факторной амплитуды 16–19%, что

позволяет отнести их к мезофакторным, а экосистемы буковых лесов среднегорья южного макросклона Крымских гор имеют средние значения ширины факторной амплитуды в зональную циркуляционную эпоху (22%), первый и второй периоды южной МЮЦЭ (23 и 24%) — относятся к мезофакторным, а во второй и третий периоды южной меридиональной циркуляционной эпохи (27 и 27%) — к эврифакторным.

Экосистемы яйлинских ландшафтов относятся к эврифакторным за исключением четвертого периода южной меридиональной циркуляционной эпохи, в течении которого средняя ширина факторной амплитуды опускается до 17% и ландшафты и экосистемы становятся мезофакторными, в то время как в остальные циркуляционные эпохи средние значения ширины факторной амплитуды колеблются от 26 до 36%.

В многомерном факторном пространстве экологические ниши относительно друг друга могут располагаться: независимо друг от друга, одна ниша может быть включена в другую и ниши могут перекрываться. Ниши рассматриваемых ландшафтных контуров перекрываются в пространстве факторов «Температура, °С» и «Осадки, мм» в диапазоне значений: 4,5 ... 12,5° С и 390 ... 1 270 мм, соответственно. Степень перекрытия ниш ландшафтных контуров при смене циркуляционных эпох и периодов Северного полушария представлена в таблице 6. Анализ таблицы 6 показывает, что в большинстве случаев при смене циркуляционных эпох и периодов изменение экологических ниш происходит плавно, о чем свидетельствуют довольно большие значения перекрытия экологических, особенно в смежных эпохах и периодах. В тоже время пересечение показывает схожесть условий рассматриваемых осей факторного пространства для развития ландшафтных контуров в различные циркуляционные эпохи и периоды. Стоит отметить, для большинства ландшафтных контуров Равнинного Крыма наблюдается отсутствие перекрытия экологических ниш зональной циркуляционной эпохи и четвертого периода меридиональной южной циркуляционной эпохи, что проявляется в более резких различиях факторного пространства. В тоже время в Горном Крыму наблюдается более плавная динамика перекрытия экологических ниш, которые частично включены друг в друга во всех рассматриваемых циркуляционных эпохах и периодах.

Таблица 6.

Степень перекрытия экологических ниш ландшафтных контуров Крымского полуострова при смене циркуляционных эпох и периодов Северного полушария (%)

Циркуляционная эпоха (период)	ЗЦЭ	1 период МЮЦЭ	2 период МЮЦЭ	3 период МЮЦЭ	4 период МЮЦЭ
1	2	3	4	5	6
Ключевой участок 1					
ЗЦЭ	—	0	10,6	6,3	0
1 период МЮЦЭ		—	8,5	22,8	0
2 период МЮЦЭ			—	53,5	0

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ РЕГИОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ  
КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

Продолжение таблицы 6.

1	2	3	4	5	6
3 период МЮЦЭ				–	0
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 11					
ЗЦЭ	–	0	0	0	0
1 период МЮЦЭ		–	47,4	51,6	0
2 период МЮЦЭ			–	78	0
3 период МЮЦЭ				–	0
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 14					
ЗЦЭ	–	0	4,7	3,8	0,0
1 период МЮЦЭ		–	12,5	25,0	19,0
2 период МЮЦЭ			–	61,5	52,3
3 период МЮЦЭ				–	50,2
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 19					
ЗЦЭ	–	0	4,0	5,7	0,0
1 период МЮЦЭ		–	10,2	21,1	9,5
2 период МЮЦЭ			–	59,3	38,6
3 период МЮЦЭ				–	52,5
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 22					
ЗЦЭ	–	0	0,6	0,0	0,0
1 период МЮЦЭ		–	29,1	31,3	37,1
2 период МЮЦЭ			–	73,2	56,5
3 период МЮЦЭ				–	60,1
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 31					
ЗЦЭ	–	0	0,0	0,0	0,0
1 период МЮЦЭ		–	9,3	21,6	21,2
2 период МЮЦЭ			–	58,2	48,3
3 период МЮЦЭ				–	73,5
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 46					
ЗЦЭ	–	11,9	13,5	17,5	0,0
1 период МЮЦЭ		–	46,4	63,2	0,0
2 период МЮЦЭ			–	37	0
3 период МЮЦЭ				–	0
4 период МЮЦЭ					–

Продолжение таблицы 6.

1	2	3	4	5	6
Ключевой участок 54					
ЗЦЭ	–	60,7	56,2	57,1	0,1
1 период МЮЦЭ		–	70,0	50,6	0,0
2 период МЮЦЭ			–	56,2	0
3 период МЮЦЭ				–	0,1
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 57					
ЗЦЭ	–	0,0	14,0	7,4	0,0
1 период МЮЦЭ		–	29,3	39,3	0,0
2 период МЮЦЭ			–	56,5	0
3 период МЮЦЭ				–	0
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 71					
ЗЦЭ	–	0,0	2,7	0,1	0,0
1 период МЮЦЭ		–	54,2	58,5	0,0
2 период МЮЦЭ			–	75,7	0
3 период МЮЦЭ				–	0
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 75					
ЗЦЭ	–	0,0	0,0	0,0	0,0
1 период МЮЦЭ		–	66,3	56,0	0,0
2 период МЮЦЭ			–	66,9	0
3 период МЮЦЭ				–	0
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 80					
ЗЦЭ	–	26,4	30,2	30,8	0,5
1 период МЮЦЭ		–	64,1	37,5	8,9
2 период МЮЦЭ			–	55,2	4,1
3 период МЮЦЭ				–	0
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 85					
ЗЦЭ	–	0,0	0,0	2,8	0,0
1 период МЮЦЭ		–	29,0	52,1	0,0
2 период МЮЦЭ			–	21,8	0,4
3 период МЮЦЭ				–	0
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 92					
ЗЦЭ	–	18,6	12,9	23,5	5,0
1 период МЮЦЭ		–	60,7	44,5	49,7
2 период МЮЦЭ			–	52,1	52,5

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ РЕГИОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ  
КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

Продолжение таблицы 6.

1	2	3	4	5	6
3 период МЮЦЭ				–	31,4
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 93					
ЗЦЭ	–	57,5	56,9	54,6	35,0
1 период МЮЦЭ		–	63,8	61,4	43,4
2 период МЮЦЭ			–	63,8	43,6
3 период МЮЦЭ				–	42,8
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 101					
ЗЦЭ	–	38,3	34,3	49,4	12,3
1 период МЮЦЭ		–	48,5	30,8	19,9
2 период МЮЦЭ			–	30,1	18,5
3 период МЮЦЭ				–	20,3
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 108					
ЗЦЭ	–	43,5	41,9	18,4	43,5
1 период МЮЦЭ		–	49,8	36,0	17,9
2 период МЮЦЭ			–	33,2	18,3
3 период МЮЦЭ				–	26,6
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 118					
ЗЦЭ	–	48,6	30,2	3,9	17,8
1 период МЮЦЭ		–	6,6	6,7	25,3
2 период МЮЦЭ			–	6,9	5,3
3 период МЮЦЭ				–	6,5
4 период МЮЦЭ					–
Ключевой участок 120					
ЗЦЭ	–	53,7	25,3	24,9	21,0
1 период МЮЦЭ		–	8,0	16,3	26,2
2 период МЮЦЭ			–	44,8	0
3 период МЮЦЭ				–	0
4 период МЮЦЭ					–

Ни рисунке 10 представлены результаты расчётов объемов экологических ниш ландшафтных контуров в пространстве факторов «Температура, °С» и «Осадки, мм» на территории Крымского полуострова по циркуляционным эпохам и периодам Северного полушария.

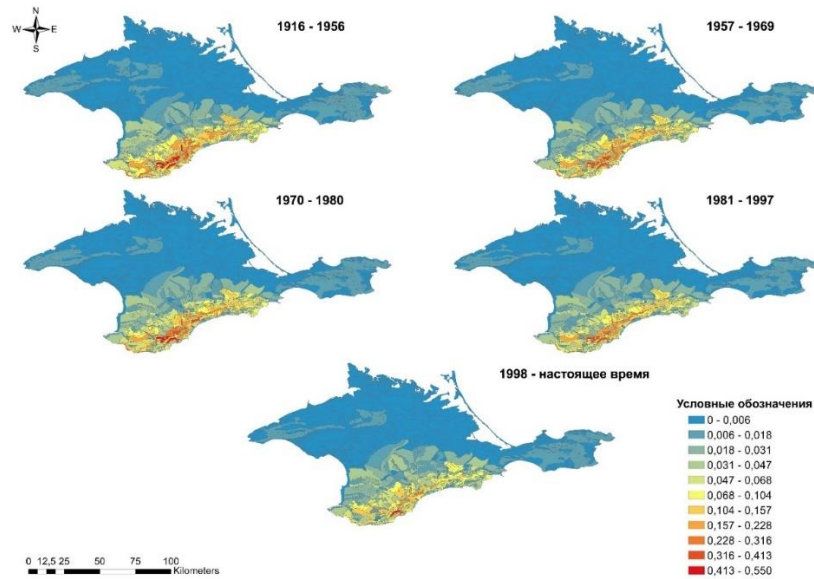


Рис. 10. Пространственно-временная динамика объемов экологических ниш ландшафтных контуров.

В ЗЦЭ для большинства ландшафтных контуров равнинного Крыма объем экологических ниш в пространстве факторов «Температура, °С» и «Осадки, мм» не превышает 0,006. В пределах гидроморфного ландшафтного уровня большинство ландшафтных контуров имеют объем экологической ниши минимальный среди всех ландшафтных контуров Крымского полуострова. Среднее значение объема экологической ниши ландшафтного контура в пределах гидроморфного ландшафтного уровня составляет 0,002; значение медианы — 0,001; а максимальное — 0,018. В пределах плакорного ландшафтного уровня значения объемов экологических ниш ландшафтных контуров незначительно увеличиваются и могут достигать значений максимальных значений 0,021. В пределах плакорного ландшафтного уровня также наблюдается увеличение средних значений объема экологических ниш ландшафтных контуров до 0,004 и медианы — до 0,002, по сравнению с гидроморфным ландшафтным уровнем.

В пределах низкогорного ландшафтного уровня происходит еще больший рост значений объемов экологических ниш и среднее значение по ландшафтному уровню составляет 0,038; в то время как медиана значений — 0,027. Максимальный объем экологической ниши — 0,308. В пределах среднегорного ландшафтного уровня среднее значение объемов экологических ниш составляет 0,103; а медиана — 0,073. Максимальное значение объема экологических ниш в пределах среднегорного ландшафтного уровня — 0,542.

В первый период меридиональной южной циркуляционной эпохи наблюдается уменьшение объемов экологических ниш ландшафтных контуров в пределах каждого ландшафтного уровня. Так, в пределах гидроморфного ландшафтного

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ РЕГИОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

---

уровня среднее значение объемов экологических ниш ландшафтных контуров уменьшилось до 0,0016; плакорного ландшафтного уровня — до 0,0034; низкогорного ландшафтного уровня — до 0,032; а среднегорного ландшафтного уровня — до 0,081. В тоже время уменьшилась медиана значений объемов экологических ниш гидроморфного ландшафтного уровня не изменилась, плакорного ландшафтного уровня уменьшилась до 0,001; низкогорного — до 0,021; и среднегорного — до 0,054. Максимальные значения при этом в пределах ландшафтных уровней также уменьшились: до 0,015 в пределах гидроморфного ландшафтного уровня, до 0,015 — плакорного уровня; до 0,230 — низкогорного уровня; до 0,394 — среднегорного уровня.

Во второй период меридиональной южной циркуляционной эпохи наблюдается незначительный рост значений объемов экологических ниш по сравнению с первым периодом меридиональной южной циркуляционной эпохи. Однако, при этом, значения объемов ниже, чем в зональную циркуляционную эпоху. Среднее значение объема экологической ниши ландшафтного контура в пределах гидроморфного ландшафтного уровня составляет 0,002; плакорного — 0,0038; низкогорного — 0,034; среднегорного — 0,093. Значения медианы при этом для гидроморфного ландшафтного уровня — 0,001; плакорного — 0,002; низкогорного — 0,022; среднегорного — 0,063. Максимальный объем экологической ниши ландшафтного контура в пределах гидроморфного ландшафтного уровня увеличился и составляет 0,019; плакорного — 0,016; низкогорного — 0,233; среднегорного — 0,478.

Во третий период меридиональной южной циркуляционной эпохи, по сравнению со вторым периодом, наблюдается уменьшение объемов экологических ниш ландшафтных контуров Крымского полуострова. Для гидроморфного ландшафтного уровня среднее значение объема ниши составляет 0,0014; медиана — 0,001; максимальное значение — 0,016. Для плакорного ландшафтного уровня среднее значение объема ниши составляет 0,003; медиана — 0,002; максимальное значение — 0,013. Для низкогорного ландшафтного уровня среднее значение объема ниши составляет 0,028; медиана — 0,019; максимальное значение — 0,175. Для среднегорного ландшафтного уровня среднее значение объема ниши составляет 0,073; медиана — 0,051; максимальное значение — 0,394.

Для четвертого периода меридиональной южной циркуляционной эпохи характерны незначительные изменения объемов экологических ниш ландшафтных контуров Крымского полуострова по сравнению с третьим периодом. Также стоит сказать, что объемы экологических ниш не достигают значений, которые они имели в зональную циркуляционную эпоху. Среднее значение объема экологической ниши в пределах гидроморфного ландшафтного уровня составляет 0,0014, а медианы — 0,001; плакорного ландшафтного уровня — 0,003 и 0,002; низкогорного ландшафтного уровня — 0,057 и 0,038. Максимальный объем экологической ниши ландшафтного контура в пределах гидроморфного ландшафтного уровня составляет 0,014; плакорного ландшафтного уровня — 0,011; низкогорного ландшафтного уровня — 0,179 и среднегорного ландшафтного уровня — 0,423.

Таким образом, получается, что на территории гидроморфного и плакорного ландшафтных уровней ландшафтные контра характеризуются более низкими

показателями объема экологических ниш, чем ландшафтные контура низкогорного и среднегорного ландшафтных уровней. В целом на территории Крымского полуострова прослеживается тенденция увеличения объема экологических ниш ландшафтных контуров с севера на юг — от Присивашской низменности до Главной гряды Крымских гор, что связано с увеличением ландшафтного разнообразия, сложностью формирования позиционных отношений к полям климатических факторов и ростом абсолютной высоты рельефа.

Рассмотрим более подробно значения объемов экологических ниш региональных экосистем на примере ключевых участков (таблица 7).

Таблица 7.

Объемы ниш ландшафтов (ключевых участков) при смене циркуляционных эпох и периодов

Ключевой участок	ЗЦЭ	1 период МЮЦЭ	2 период МЮЦЭ	3 период МЮЦЭ	4 период МЮЦЭ
1	0,0017	0,0013	0,0014	0,0011	0,0012
11	0,0003	0,0003	0,0003	0,0002	0,0001
14	0,0012	0,0010	0,0012	0,0009	0,0008
19	0,0013	0,0010	0,0013	0,0010	0,0006
22	0,0050	0,0036	0,0035	0,0026	0,0015
31	0,0035	0,0027	0,0029	0,0023	0,0020
46	0,0189	0,0142	0,0206	0,0144	0,0130
54	0,1981	0,1637	0,1714	0,1371	0,1232
71	0,0397	0,0342	0,0396	0,0328	0,0298
92	0,1912	0,1714	0,1431	0,1292	0,1643
120	0,2173	0,1631	0,1606	0,1186	0,0985
57	0,0255	0,0226	0,0345	0,0257	0,0142
108	0,0575	0,0544	0,0962	0,0734	0,0554
93	0,3846	0,3499	0,4110	0,3433	0,3902
118	0,1936	0,1573	0,1758	0,1396	0,1967
75	0,0404	0,0337	0,0324	0,0278	0,0287
101	0,0575	0,0544	0,0962	0,0734	0,0554
80	0,1409	0,0981	0,0822	0,0694	0,0254
85	0,1812	0,1329	0,1713	0,1438	0,0647

Анализ объемов экологических ниш региональных экосистем показывает, что начиная с зональной циркуляционной эпохи до четвертого периода южной циркуляционной эпохи, для большинства региональных экосистем объем их экологических ниш уменьшился. При этом только в экосистемах сосновых лесов наблюдается незначительное увеличение объемов экологических ниш (на 1–2%). В тоже время объем экологических ниш экосистем гидроморфного ландшафтного уровня уменьшился от 29 до 69%, плакорного уровня — на 43 и 70%



## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ РЕГИОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

соответственно. В экосистемах скальнодубовых лесов объем экологических ниш уменьшился на 14–38%, а пушистодубовых — на 25–55%. В экосистемах можжевельниковых лесов произошло уменьшение объемов экологических ниш на 4 и 44%, в экосистемах буковых лесов — на 4 и 29%, а в экосистемах яйлинских ландшафтов — на 64 и 82%. При этом стоит отметить, что за исключением экосистем пушистодубовых лесов, сокращение объемов экологических ниш на южном макросклоне Крымских гор менее выражено чем на северном макросклоне.

### ВЫВОДЫ

Анализ экологических ниш региональных экосистем Крымского полуострова при смене циркуляционных эпох и периодов Северного полушария показывает смещение экологических ниш большинства региональных экосистем в сторону роста среднегодовых значений температуры воздуха и количества выпадающих осадков. В тоже время на территории Равнинного Крыма для большинства ключевых участков это смещение выражено более четко, чем в горном Крыму, хотя при этом объемы экологических ниш в равнинном Крыму практически на порядок меньше, чем в горном Крыму. Средние значения ширины факторных амплитуд в пределах равнинного Крыма небольшие что позволяет говорить о том, что в пространстве факторов «Температура, °С» и «Осадки, мм» тут преобладают стенофакторные ландшафты. В Горном Крыму для Предгорья и ЮБК характерны большей частью мезофакторные ландшафты, а для Главной гряды — эврифакторные, что объясняется широкой факторной амплитудой и характеризует эти экосистемы как наиболее устойчивые к внешним воздействиям.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме НИР № АААА-А19-119061190081-9.*

### Список литературы

1. Grinnell J. The niche-relationships of the California Thrasher. The Auk. 1917. Vol. 34. no. 4 pp. 427–433. doi:10.2307/4072271.
2. Elton Charles S. Animal ecology. London, Sidgwick & Jackson, Ltd., 1927. 207 p.
3. Hutchinson G.E. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. Vol. 22. pp. 415–427.
4. Stern K., Roche L. The Ecological Niche. Genetics of Forest Ecosystems. Ecological Studies (Analysis and Synthesis). 1974. vol 6. Springer, Berlin, Heidelberg. doi:10.1007/978-3-642-65517-3\_2
5. Pocheville A. The Ecological Niche: History and Recent Controversies. Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences. Springer, Dordrecht, 2015. pp. 547–586. doi:10.13140/RG.2.1.3205.8405
6. Peterson A. T., Cobos M. E., Jiménez-García D. Major challenges for correlational ecological niche model projections to future climate conditions. Annals of the New York Academy of Sciences. 2018. Vol. 1429. Ussue 1. pp. 66–77. doi:10.1111/nyas.13873
7. Jeschke J. M., Strayer D. L. Usefulness of Bioclimatic Models for Studying Climate Change and Invasive Species. Annals of the New York Academy of Sciences. 2008. Vol. 1134. Ussue 1. pp. 1–24. doi:10.1196/annals.1439.002
8. Lee II H., Reusser D.A., Olden J.D., Smith S.S., Graham J., Burkett V., Dukes J.S., Piorkowski R.J., Mcphedran J. Integrated Monitoring and Information Systems for Managing Aquatic Invasive Species in

- a Changing Climate. *Conservation Biology*. 2008. Vol. 22. Ussue 3. pp. 575–584. doi:10.1111/j.1523-1739.2008.00955.x
9. Beaugrand G., Kirby R. R. How Do Marine Pelagic Species Respond to Climate Change? Theories and Observations. *Annual Review of Marine Science*. 2018. Vol. 10. pp. 169–197. doi:10.1146/annurev-marine-121916-063304
  10. Pienaar B., Thompson D., Erasmus B., Trevor H., Witkowski E. Evidence for climate-induced range shift in *Brachystegia* (miombo) woodland. *South African Journal of Science*. 2015. Vol. 111. Ussue 7-8. pp. 1–9. doi:10.17159/sajs.2015/20140280
  11. Sousa-Guedes D., Arenas-Castro S., Sillero N. Ecological Niche Models Reveal Climate Change Effect on Biogeographical Regions: The Iberian Peninsula as a Case Study. *Climate 2020* Vol. 8. Ussue 3. Article number 42. doi:10.3390/cli8030042
  12. Saunders S. P., Michel N. L., Bateman B. L., Wilsey C. B., Dale K., LeBaron G.S., Langham G. M. Community science validates climate suitability projections from ecological niche modeling. *Ecological Applications*. 2020. Vol. 30. Ussue 6. e02128. doi: 10.1002/eap.2128
  13. Gong X, Chen Y, Wang T, Jiang X, Hu X, Feng J Double-edged effects of climate change on plant invasions: Ecological niche modeling global distributions of two invasive alien plants. *Science of the Total Environment*. 2020. Vol. 740. 139933. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.139933
  14. Yu F, Wang T, Groen TA, Skidmore AK, Yang X, Ma K, Wu Z. Climate and land use changes will degrade the distribution of *Rhododendrons* in China. *Science of The Total Environment*. 2019. Vol. 659. pp. 515–528. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.12.223
  15. Peterson A. T., Ortega-Huerta M. A., Bartley J., Sánchez-Cordero V., Soberón J., Buddemeier R. H., Stockwell D. R. B. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*. 2002. Vol. 416. Ussue 6881. pp. 626–629. doi:10.1038/416626a
  16. Reygondeau G., Beaugrand G. Future climate-driven shifts in distribution of *Calanus finmarchicus* // *Global Change Biology*. 2010. Vol. 17. Ussue 2. pp. 756–766. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02310.x
  17. Ashraf U., Chaudhry M. N., Ahmad S. R., Ashraf I., Arslan M., Noor H., Jabbar M. Impacts of climate change on *Capparis spinosa* L. based on ecological niche modeling. *PeerJ*. 2018. Vol. 6. e5792. doi: 10.7717/peerj.5792
  18. Zacarias D., Loyola R. Climate change impacts on the distribution of venomous snakes and snakebite risk in Mozambique. *Climatic Change*. 2018. Vol. 152. Ussue 1. pp. 195–207. doi:10.1007/s10584-018-2338-4.
  19. Iannella M., D'Alessandro P., Biondi M. Forecasting the spread associated with climate change in Eastern Europe of the invasive Asiatic flea beetle, *Luperomorpha xanthodera* (Coleoptera: Chrysomelidae). *European Journal of Entomology* 2020. Vol. 117. pp. 130–138. doi: 10.14411/eje.2020.015
  20. Luna-Vega I., Alcántara-Ayala O., Contreras-Medina R., Ríos-Muñoz C.A. Ecological niche modeling on the effect of climatic change and conservation of *Ternstroemia lineata* DC. (Ternstroemiaceae) in Mesoamerica. *Botany*. 2012. Vol. 90. Ussue 7. pp. 637–650. doi:10.1139/b2012-019
  21. Cabral Rezende G., Sobral-Souza T., Culot L. Integrating climate and landscape models to prioritize areas and conservation strategies for an endangered arboreal primate. *American Journal of Primatology*. 2020. Vol. 82. Ussue 12. e23202. doi: 10.1002/ajp.23202
  22. Ghasemi Moghadam S., Ahadiyat A., Ueckermann E. A. Species composition of tetranychoid mites (Acari: Trombidiformes: Prostigmata: Tetranychoidae) in main landscapes of Tehran and modelling ecological niche of Tetranychoidae in main climates of Tehran Province, Iran. *Biologia*. 2016. Vol. 71. Ussue 10. doi:10.1515/biolog-2016-0138
  23. Гродзинський М.Д. Пізнання ландшафту: Місце і простір. Том 1. К.: ВПЦ «Київський університет», 2005. 431 с.
  24. Гродзинський М.Д. Пізнання ландшафту: Місце і простір. Том 2. К.: ВПЦ «Київський університет», 2005. 503 с.
  25. Гродзинський М.Д. Ландшафтна екологія. Київ: Знання, 2014. 550 с.
  26. Svidzinska D. The Conception of Ecological Niche in Landscape Researches. *Visnyk Lviv Univ. Ser. Geogr.* 2004. no 31. pp. 198–202.

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ РЕГИОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ  
КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА**

---

27. Свідзінська Д. В. Аналіз ландшафтів із застосуванням екологічної концепції ніші (на прикладі ландшафтів рівнинної частини території України): Автореф. дис. канд. геогр. наук. Київ: ІГ НАН України, 2006. 20 с.
28. Гродзинський М. Д., Свідзінська Д. В. Ніші ландшафтів України у просторі кліматичних факторів. Київ: Обрії, 2008. 259 с.
29. Кононова Н. К. Классификация циркуляционных механизмов северного полушария по Б. Л. Дзердзеевскому. М.: Воентехиниздат, 2009. 372 с.
30. Дзердзеевский Б. Л. Циркуляционные механизмы в атмосфере северного полушария в XX столетии. Москва: [б. и.], 1968. 240 с.
31. Современные ландшафты Крыма и сопредельных акваторий / под ред. Е. А. Позаченюк. Симферополь: Бизнес-Информ, 2009. 672 с.
32. Горбунов Р. В., Горбунова Т. Ю., Дрыгваль А. В., Табунщик В. А. Изменение температуры воздуха в Крыму // Социально-экологические технологии. 2020. Т. 10. № 3. С. 370–383. DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-3-370-383
33. Gorbunov R. et al. Spatiotemporal aspects of interannual changes precipitation in the Crimea. *Journal of Arid Environments*. 2020. Vol. 183. pp. 104–280. doi: 10.1016/j.jaridenv.2020.104280.
34. Дзердзеевский Б. Л., Курганская В. М., Витвицкая З. М. Типизация циркуляционных механизмов в северном полушарии и характеристика синоптических сезонов // Труды научно-исследовательских учреждений Главного управления гидрометеорологической службы при Совете Министров СССР. Серия 2. Синоптическая метеорология. 1946. Выпуск 21. Центральный институт прогнозов. Москва, Ленинград: Гидрометиздат, 80 с.
35. Позаченюк Е. А., Табунщик В. А. Построение ниш ландшафтов Крымского Присивашья (в пределах Джанкойского района АР Крым). *Геополитика и экогеодинамика регионов*. 2014. Т. 10. Вып. 1. С. 322–328.

**ECOLOGICAL NICHEs OF REGIONAL ECOSYSTEMS OF THE CRIMEAN  
PENINSULA IN THE CONTEXT OF CLIMATE CHANGE**

***Gorbunov R. V.<sup>1</sup>, Tabunshchik V. A.<sup>2</sup>, Gorbunova T. Yu.<sup>3</sup>, Drygval A. V.<sup>4</sup>***

*<sup>1,2,3,4</sup>A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS (IBSS), Sevastopol, Russian Federation*

*E-mail: <sup>2</sup>tabunshchik@ya.ru*

The conception of ecological niche is the most important theoretical core of ecology. Having appeared in the beginning of the XX century, it has passed a difficult way of development and continues to be formed nowadays. The emergence of the concept of ecological niche is associated with the names of J. Grinnell, C. S. Elton and G. E. Hutchinson. The analysis of spatial and temporal dynamics and shifts of ecological niches of various species under climate change is the subject of a large number of works that address both various theoretical and practical aspects of this issue. Thus, the study of the ecological niches' response of landscapes of the Crimean Peninsula to climate change is an urgent task and forms the purpose of this study. The climatic maps of the Crimean Peninsula were used as the initial data. Landscapes represented on the landscape-typological map of the Crimea by G. E. Grishankov were chosen as the operational territorial unit of the study. The boundaries of the Northern Hemisphere circulation epochs and periods identified by B. L. Dzerdzeyevsky et al. were chosen as the operational and temporal unit of the study. In order to construct ecological niches of landscapes in the study area, a grid of equidistant points was constructed, for which the average annual values of air temperature and precipitation were extracted. As a result, a table was formed,

where for each point there is a set of spatial characteristics of various factors. The article considers the response of regional ecosystems to climatic changes using the conception of ecological niche. On the example of key areas it was shown in detail how ecological niches in the space of factors “Temperature, °C” and “Precipitation, mm” change when the circulation epochs and periods of the Northern Hemisphere change, as well as the main characteristics of two-dimensional ecological niches in the space of factors “Temperature, °C” and “Precipitation, mm” — minimum and maximum values of the factor, factor amplitude, central amplitude value (median), average amplitude value, measure of niche overlap and volume of ecological niches were calculated and analyzed. It was found that as a result of climatic changes from 1916 to 2013 there is a shift of ecological niches of regional ecosystems, whose general trend along the axes of the factor space is directed towards an increase in the air temperature and precipitation indexes. It was also revealed that in different regional ecosystems of plain and mountainous Crimea the manifestation of climatic changes occurs with great differences, as evidenced by large differences in the factor amplitudes and volumes of ecological niches.

**Keywords:** ecological niche, ecosystem, landscape, climate change, the Crimean Peninsula, circulation epoch, circulation period, B. L. Dzerdzeevsky typification.

### References

1. Grinnell J. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*. 1917. Vol. 34. no. 4 pp. 427–433. doi:10.2307/4072271.
2. Elton Charles S. *Animal ecology*. London, Sidgwick & Jackson, ltd., 1927. 207 p.
3. Hutchinson G.E. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 1957. Vol. 22. pp. 415–427.
4. Stern K., Roche L. The Ecological Niche. *Genetics of Forest Ecosystems. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*. 1974. Vol. 6. Springer, Berlin, Heidelberg. doi:10.1007/978-3-642-65517-3\_2
5. Pocheville A. The Ecological Niche: History and Recent Controversies. *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences*. Springer, Dordrecht, 2015. pp. 547–586. doi:10.13140/RG.2.1.3205.8405
6. Peterson A. T., Cobos M. E., Jiménez-García D. Major challenges for correlational ecological niche model projections to future climate conditions. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2018. Vol. 1429. Ussue 1. pp. 66–77. doi:10.1111/nyas.13873
7. Jeschke J. M., Strayer D. L. Usefulness of Bioclimatic Models for Studying Climate Change and Invasive Species. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2008. Vol. 1134. Ussue 1. pp. 1–24. doi:10.1196/annals.1439.002
8. Lee II H., Reusser D. A., Olden J. D., Smith S. S., Graham J., Burkett V., Dukes J.S., Piorkowski R.J., Mchphedran J. Integrated Monitoring and Information Systems for Managing Aquatic Invasive Species in a Changing Climate. *Conservation Biology*. 2008. Vol. 22. Ussue 3. pp. 575–584. doi:10.1111/j.1523-1739.2008.00955.x
9. Beaugrand G., Kirby R. R. How Do Marine Pelagic Species Respond to Climate Change? Theories and Observations. *Annual Review of Marine Science*. 2018. Vol. 10. pp. 169–197. doi:10.1146/annurev-marine-121916-063304
10. Pienaar B., Thompson D., Erasmus B., Trevor H., Witkowski E. Evidence for climate-induced range shift in *Brachystegia* (miombo) woodland. *South African Journal of Science*. 2015. Vol. 111. Ussue 7–8. pp. 1–9. doi:10.17159/sajs.2015/20140280
11. Sousa-Guedes D., Arenas-Castro S., Sillero N. Ecological Niche Models Reveal Climate Change Effect on Biogeographical Regions: The Iberian Peninsula as a Case Study. *Climate* 2020 Vol. 8. Ussue 3. Article number 42. doi:10.3390/cli8030042

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ РЕГИОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ  
КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

---

12. Saunders S. P., Michel N. L., Bateman B. L., Wilsey C. B., Dale K., LeBaron G. S., Langham G. M. Community science validates climate suitability projections from ecological niche modeling. *Ecological Applications*. 2020. Vol. 30. Ussue 6. e02128. doi: 10.1002/eap.2128
13. Gong X, Chen Y, Wang T, Jiang X, Hu X, Feng J Double-edged effects of climate change on plant invasions: Ecological niche modeling global distributions of two invasive alien plants. *Science of the Total Environment*. 2020. Vol. 740. 139933. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.139933
14. Yu F, Wang T, Groen TA, Skidmore AK, Yang X, Ma K, Wu Z. Climate and land use changes will degrade the distribution of Rhododendrons in China. *Science of The Total Environment*. 2019. Vol. 659. pp. 515–528. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.12.223
15. Peterson A. T., Ortega-Huerta M. A., Bartley J., Sánchez-Cordero V., Soberón J., Buddemeier R. H., Stockwell D. R. B. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*. 2002. Vol. 416. Ussue 6881. pp. 626–629. doi:10.1038/416626a
16. Reygondeau G., Beaugrand G. Future climate-driven shifts in distribution of *Calanus finmarchicus*. *Global Change Biology*. 2010. Vol. 17. Ussue 2. p. 756–766. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02310.x
17. Ashraf U., Chaudhry M. N., Ahmad S. R., Ashraf I., Arslan M., Noor H., Jabbar M. Impacts of climate change on *Capparis spinosa* L. based on ecological niche modeling. *PeerJ*. 2018. Vol. 6. e5792. doi: 10.7717/peerj.5792
18. Zacarias D., Loyola R. Climate change impacts on the distribution of venomous snakes and snakebite risk in Mozambique. *Climatic Change*. 2018. Vol. 152. Ussue 1. pp. 195–207. doi:10.1007/s10584-018-2338-4.
19. Iannella M., D'Alessandro P., Biondi M. Forecasting the spread associated with climate change in Eastern Europe of the invasive Asiatic flea beetle, *Luperomorpha xanthodera* (Coleoptera: Chrysomelidae). *European Journal of Entomology* 2020. Vol. 117. pp. 130–138. doi: 10.14411/eje.2020.015
20. Luna-Vega I., Alcántara-Ayala O., Contreras-Medina R., Ríos-Muñoz C.A. Ecological niche modeling on the effect of climatic change and conservation of *Ternstroemia lineata* DC. (Ternstroemiaceae) in Mesoamerica. *Botany*. 2012. Vol. 90. Ussue 7. pp. 637–650. doi:10.1139/b2012-019
21. Cabral Rezende G., Sobral-Souza T., Culot L. Integrating climate and landscape models to prioritize areas and conservation strategies for an endangered arboreal primate. *American Journal of Primatology*. 2020. Vol. 82. Ussue 12. e23202. doi: 10.1002/ajp.23202
22. Ghasemi Moghadam S., Ahadiyat A., Ueckermann E. A. Species composition of tetranychoid mites (Acari: Trombidiformes: Prostigmata: Tetranychoida) in main landscapes of Tehran and modelling ecological niche of Tetranychoida in main climates of Tehran Province, Iran. *Biologia*. 2016. Vol. 71. Ussue 10. doi:10.1515/biolog-2016-0138
23. Grodzinsky M.D. Piznannya landshaftu: Mistse i prostir. Vol. 1 (Landscape knowledge: Place and space. Vol. 1). Kyiv: Kyiv University (Publ.), 2005. 431 p. (in Ukrainian).
24. Grodzinsky M.D. Piznannya landshaftu: Mistse i prostir. Vol. 2 (Landscape knowledge: Place and space. Vol. 2). Kyiv: Kyiv University (Publ.), 2005. 503 p. (in Ukrainian).
25. Grodzinsky M.D. Landshaftna ekolohiya (Landscape ecology). Kyiv: Znanny, 2014. 550 p. (in Ukrainian).
26. Svidzinska D. The Conception of Ecological Niche in Landscape Researches. *Visnyk Lviv Univ. Ser. Geogr.* 2004. no 31. pp. 198–202.
27. Svidzinska D. Landscape analysis using the conception of ecological niche (the example of Ukraine territory plain part landscapes). Manuscript. Thesis for competition of the geographical sciences candidate scientific degree on specialty 11.00.01 physical geography, geophysics and geochemistry of landscapes. Institute of Geography NAS of Ukraine, Kyiv, 2007. 20 p. (in Ukrainian).
28. Grodzinsky M. D., Svidzinskaya D. V. Nishi landshaftiv Ukrayiny u prostori klimatychnykh faktoriv (Niches of landscapes of Ukraine in the space of climatic factors). Kyiv: Obrii, 2008. 259 p. (in Ukrainian).
29. Kononova N.K. Klassifikatsiya tsirkulyatsionnykh mekhanizmov severnogo polushariya po B. L. Dzerdzeyevskomu (Classification of circulation mechanisms of the northern hemisphere according to B. L. Dzerdzeevsky). M.: Voentekhnizdat, 2009. 372 p. (in Russian).

30. Dzerdzeevsky B. L. Tsirkulyatsionnyye mekhanizmy v atmosfere severnogo polushariya v XX stoletii (Circulation mechanisms in the atmosphere of the northern hemisphere in the twentieth century). Moscow: [B. I.], 1968. 240 p. (in Russian).
31. Sovremennyye landshafty Kryma i sopredel'nykh akvatoriy (Modern landscapes of the Crimea and adjacent water areas). ed. by E. A. Pozachenyuk. Simferopol: Business-Inform, 2009. 672 p. (in Russian).
32. Gorbunov R. V., Gorbunova T. Yu., Drygval A.V., Tabunshchik V. A. Change in air temperature in the Crimea. Socio-ecological technologies. 2020. Vol. 10. no. 3. pp. 370–383. DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-3-370-383.
33. Gorbunov R. et al. Spatiotemporal aspects of interannual changes precipitation in the Crimea. Journal of Arid Environments. 2020. Vol. 183. pp. 104280. doi: 10.1016/j.jaridenv.2020.104280.
34. Dzerdzeevsky B. L., Kurganskaya V. M., Vitvitskaya Z. M. Tipizatsiya tsirkulyatsionnykh mekhanizmov v severnom polusharii i harakteristika sinopticheskikh sezonov [Typification of circulation mechanisms in the northern hemisphere and characteristic of synoptic seasons]. Trudy nauchno-issledovatel'skiy uchrezhdenij Glavnogo upravleniya gidrometeorologicheskoy sluzhby pri Sovete Ministrov SSSR [Proceedings. research institutions of the Main Directorate of the Hydrometeorological Service under the Council of Ministers of the USSR Sinopticheskaya meteorologiya [Synoptic meteorology]. 1946. Ussue 21. Central Institute of Forecasts. Moskva, Leningrad, Gidrometizdat, 80 p. (in Russian).
35. Pozachenyuk E. A., Tabunshchik V. A. Postroyeniye nish landshaftov Krymskogo Prisivash'ya (v predelakh Dzhankoyskogo rayona AR Krym) (Construction of niches of landscapes of the Crimean Prisivashye (within the Dzhankoysky district of the Autonomous Republic of Crimea)). Geopolitics and ecogeodynamics of regions. 2014. Vol. 10. Ussue 1. pp. 322-328. (in Russian).

*Поступила в редакцию 20.05.2021*