

КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД УЧЁТА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В МОДЕЛЯХ СОВРЕМЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ И КЛИМАТОГЕННОЙ ДИНАМИКИ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. НА КАВКАЗЕ

© 2023 Пшегусов Р.Х.*, Чадаева В.А.**

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик, 360051, Россия
e-mail: *p_rustem@inbox.ru; **v_chadayeva@mail.ru

Поступила в редакцию 23.04.2023. После доработки 02.08.2023. Принята к публикации 16.08.2023

Современные климатические изменения, деградация местообитаний и развитие дорожно-транспортной сети способствуют инвазии чужеродных видов растений в более северные широты и высокогорные регионы. В данном исследовании с помощью метода максимално энтропии (Maxent) были построены модели распространения *Ambrosia artemisiifolia* с учётом абиотических, биотических и антропогенных факторов среды. Построены карты современного распространения вида на Кавказе и динамики его ареала в соответствии с принятыми климатическими сценариями. Выявлены наиболее важные переменные, определяющие пространственную локализацию популяций *A. artemisiifolia* в регионе: расстояние до дорог (не более 0–5 м), фактор неровности рельефа (пологие участки) и влагообеспеченность территорий (климат от семиаридного до пергумидного). Расстояние 0–5 м характеризует фактор доступности территорий (способность вида к саморасселению), вклад которого в итоговую модель составил около 47%. Расселению вида за пределы придорожных участков препятствуют ненарушенные лесные и луговые сообщества, в границах которых вероятность обнаружения *A. artemisiifolia* не превышает 0.01%. Центральные зоны современного ареала вида расположены в предгорных и низкогорных районах Западного и Центрального Кавказа, Западного и Центрального Закавказья, на северо-западе Малого Кавказа и побережье Каспийского моря. Инвазия вида в высокогорные районы прогнозируется по пологим речным долинам крупных рек, концентрирующим основные объекты дорожно-транспортной сети. Согласно пессимистическому и оптимистическому сценариям изменения климата, к 2100 г. сокращение площади оптимальных местообитаний *A. artemisiifolia* на Кавказе составит, соответственно, 87 и 27% и затронет в основном равнинные территории наиболее влагообеспеченных в настоящее время регионов. Основные локалитеты пригодных для вида местообитаний спрогнозированы в среднегорьях и высокогорьях Кавказа.

Ключевые слова: *Ambrosia artemisiifolia*, моделирование, SDM модели, концепция ВМ, климатические изменения, Maxent, ENVIREM, Кавказ.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-149-167

Введение

Горные экосистемы со специфическими, нередко суровыми, природно-климатическими условиями традиционно считались устойчивыми к внедрению чужеродных видов, однако в настоящее время исследователи отмечают активное распространение инвазионных растений вдоль высотного градиента горных систем мира [Pickering et al., 2011; Pollnac et al., 2012; Alexander et al., 2016; Pauchard et al., 2016]. Основными движущими факторами при этом являются антропогенное нарушение местообитаний и современные климатические изменения [Petruна

et al., 2002; Дгебуадзе, 2014; Alexander et al., 2016; Pauchard et al., 2016; Lamsal et al., 2018]. На Кавказе эти процессы также способствуют внедрению в горы чужеродных видов [Комжа, Попов, 1990; Акатова, Акатов, 2019; Чадаева и др., 2019], а широкий спектр природно-климатических условий обеспечивает успешность их натурализации.

Для управления инвазионным процессом необходимо понимание закономерностей распространения чужеродных видов, в том числе на фоне современных климатических изменений. Решение данного вопроса возможно с привлечением методов пространственного

анализа, таких как SDM (Species Distribution Modelling). Основанный на географических информационных системах и статистической обработке переменных окружающей среды, данный подход позволяет оценить потенциальное распространение чужеродных видов [Bowen, Stevens, 2020], спрогнозировать их пространственную динамику на фоне климатических изменений [Banerjee et al., 2019], выявить коридоры инвазий и наиболее уязвимые территории [Yan et al., 2019]. На Кавказе исследования инвазионных процессов с применением методов пространственного анализа ограничены достаточно небольшим числом работ. Для территории Армении представлены результаты моделирования климатогенной динамики пяти чужеродных видов растений, в том числе *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Robinia pseudoacacia* L., *Silybum marianum* (L.) Gaertn., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray и *Impatiens glandulifera* Royle [Файвуш, Таманян, 2011]. Ряд исследований посвящён закономерностям распространения инвазионных видов флоры Северо-Западного Кавказа и юга Российского Причерноморья [Egoshin, 2015; Егوشин, 2016, 2021]. Нами ранее приведены данные о потенциальном распространении видов рода *Ambrosia* L. [Пшегусов и др., 2019] и оценке географического консерватизма экологических ниш видов рода *Galinsoga* Ruiz et Pav. [Пшегусов, Чадаева, 2022].

Перечисленные исследования были основаны на использовании абиотических переменных в качестве экологических предикторов распространения видов. В то же время, как известно, положительные и отрицательные биотические связи существенно влияют на распространение биологических объектов. SDM модели должны включать биотические переменные, чтобы результат моделирования имел биологический смысл [Peterson, Soberón, 2012; Simões, Peterson, 2018]. Учёт биотических взаимодействий в пространственном анализе, проводимом за рамками «bioclimate envelope modelling», в настоящее время является актуальной методологической задачей моделирования распространения и экологических ниш видов. Наиболее распространённый подход при этом заключается в дополнительном использовании цифровых

карт почвенно-растительного покрова, в отсутствии (или при недостоверности) которых, на наш взгляд, эффективным способом учёта биотической составляющей распространения видов является включение SDM моделей других видов/ценозов в качестве биотических слоёв в модели изучаемого вида [Pshegusov et al., 2022].

Широко распространённое влияние человека на природные процессы определяет необходимость включения в SDM модели также антропогенных факторов в качестве важнейших предикторов распространения видов. Распространённый подход предполагает оценку расстояний от изучаемого вида (популяции) до объектов инфраструктуры [Ortiz-Urbina et al., 2020; Vignali et al., 2021; Sharma et al., 2023]. Наиболее популярным инструментом при этом является евклидово расстояние (Euclidean distance), которое, однако, не учитывает один из наиболее важных факторов при изучении горных экосистем – градиент высоты. Поэтому в данном исследовании мы использовали показатель путевого расстояния Path Distance. Данный параметр вычисляется с учётом расстояния по поверхности, расстояния по прямой и перепада высот [McCoey et al., 2001].

Ещё одним важным предиктором распространения биологических объектов является доступность территорий / ресурсов, нередко ограниченная пространственными, временными и иными барьерами. Особенно значим данный фактор в условиях горных территорий с выраженной географической изоляцией. В данном исследовании учёт фактора доступности территорий мы реализовали через расстояние от оптимальных местообитаний (участков с порогом пригодности среды обитания больше 0.8), на котором вероятность обнаружения вида сохраняется выше 0.5 [Pshegusov et al., 2022].

Возможность изучить влияние трёх перечисленных типов факторов (абиотический, биотический, доступность среды) по отдельности, а также интегрировать географическое распространение видов-консортов в одновидовые модели предусматривает концепция BAM (Biotic-Abiotic-Movement) [Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón,

2012]. Данная концепция экологических ниш учитывает абиотические (A-factor) и биотические (B-factor) предикторы, определяющие распространения видов (то есть экологической ниши), а также доступность территорий в качестве характеристики способности к саморасселению или подвижности видов (M-factor – movement). В соответствии с концепцией ВАМ, на первом этапе исследований мы построили А-модель пространственного распространения, основанную только на абиотических переменных и отражающую географическое выражение фундаментальной ниши вида [Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012]. Построенная далее ВА-модель, учитывающая также биотические и антропогенные факторы, позволяет анализировать географическое выражение реализованной экологической ниши вида. Дополнительное использование в ВАМ-моделях фактора доступности территорий представляет возможность анализировать так называемую занятую область распространения вида («occupied distributional area»), наиболее близкую к его фактическому распространению в природе [Soberón, Peterson, 2005; Peterson, Soberón, 2012].

Объектом исследований послужила амброзия полыннолистная *Ambrosia artemisiifolia* L. – агрессивный инвазионный ключевой вид [Самые опасные..., 2018], широко распространённый во всех регионах Кавказа на высоте до 2100 м над ур. м. [Пшегусов и др., 2019]. Возобновление популяций данного однолетнего растения во многом зависит от температурного режима местообитаний, определяющего успешность обсеменения и перезимовки семян. Высокая межвидовая конкуренция в сообществе нередко ограничивает распространение *A. artemisiifolia*, в то время как антропогенные факторы (перенос семян автотранспортом и сельскохозяйственной техникой, с грунтом, строительными и дорожными материалами, зерном и фуражом) способствуют инвазии на новые территории [Чадаева и др., 2019]. Соответственно, амброзия полыннолистная – удобный модельный объект для изучения абиотических, биотических и антропогенных аспектов инвазионных процессов в горах в

настоящее время и в условиях глобальных климатических изменений.

Цели исследования: 1) изучить потенциальное распространение *A. artemisiifolia* на Кавказе с помощью комплексного учёта абиотических, биотических, антропогенных факторов и доступности территорий в SDM моделях; 2) спрогнозировать возможное изменение ареала вида в условиях различных сценариев изменения климата (оптимистический сценарий SSP1-2.6 и пессимистический сценарий SSP5-8.5 модели UKESM1-0-LL). Мы предположили, что прогнозируемое «потепление климата» будет способствовать активному продвижению *A. artemisiifolia* в горные районы Кавказа.

Материал и методика

Район исследований. Исследование проведено в Кавказском экорегионе на территории площадью около 390 тыс. км² (между 38–47° с. ш. и 36–50° в. д.), включающей семь крупных климато-орографических единиц (Северный Кавказ и Закавказье (части Большого Кавказа), Предкавказье, Колхидская и Кура-Араксинская низменности, Малый Кавказ и Закавказское нагорье) в Российской Федерации, Грузии, Азербайджане и Армении (рис. 1).

Большая часть района исследований представлена территориями с горным рельефом. Нами построена схема классификации климата Кавказа [Pshegusov et al., 2022] с использованием данных о среднемесячной температуре и осадках из базы WorldClim2 [WorldClim..., 2023] на основе алгоритма SagaGis [Conrad et al., 2015] с применением классификационной схемы климата Кеппена – Гейгера [Köppen, 1936; Geiger, 1961] в редакции М. Пила с соавторами [Peel et al., 2007]. Согласно данной схеме, климат от предгорий до среднегорий Кавказа в основном континентальный с тёплым летом (Dfb по классификации Кеппена – Гейгера), в высокогорьях – континентальный с прохладным летом (Dfc) и альпийский (ET) [Pshegusov et al. 2022]. На равнинах Предкавказья преобладает континентальный климат с жарким летом (Dfa). На Западном Кавказе, в Западном Закавказье и Колхидской низменности

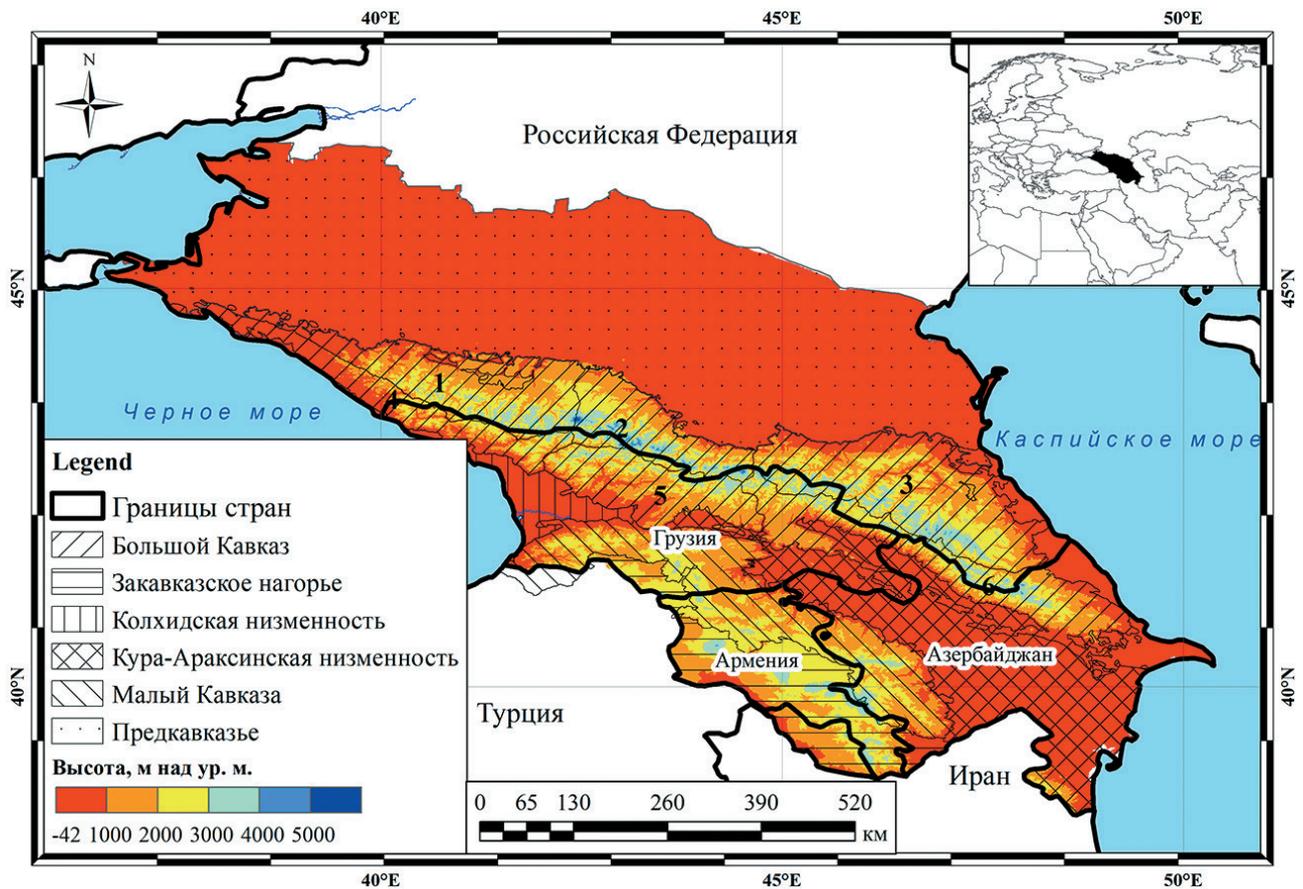


Рис. 1. Географическое положение и климато-орографическое районирование исследуемой территории. 1 – Западный Кавказ, 2 – Центральный Кавказ, 3 – Восточный Кавказ (части Северного Кавказа), 4 – Западное Закавказье, 5 – Центральное Закавказье, 6 – Восточное Закавказье.

распространены территории с океаническим (Cfb) и влажным субтропическим (Cfa) климатом. На юго-востоке Кура-Араксинской низменности и Закавказского нагорья преобладает холодный полуаридный климат (BSk). В целом, сухость климата на Кавказе возрастает с северо-запада на юго-восток [Pshegusov et al., 2022]. В предгорьях и среднегорьях Кавказа широко распространены буковые (*Fagus orientalis* Lipsky), грабовые (*Carpinus betulus* L.) и дубовые (*Quercus* spp.) леса. Еловые (*Picea orientalis* (L.) Peterm.) и пихтовые (*Abies nordmanniana* (Steven) Spach) формации, встречающиеся в среднегорьях и высокогорьях Западного Кавказа и Западного Закавказья, сменяются сосновыми древостоями (*Pinus sylvestris* L.) и березняками (*Betula* spp.) на Центральном и Восточном Кавказе [Гроссгейм, 1948; Шифферс, 1953; Гулисашвили и др., 1975]. Дубравы и можжевеловые заросли (*Juniperus* spp.) составляют леса Закавказского нагорья и юго-востока Малого Кавказа. Равнины, предгорья и низ-

менности Кавказа в основном освоены под сельское хозяйство. Остепнённые и субальпийские луга среднегорий и высокогорий традиционно используются под пастбища. Здесь большое распространение получают мезофитные и остепнённые формации пестроостровых (*Bromus variegatus* M. Vieb.) лугов [Гроссгейм, 1948; Шифферс, 1953; Гулисашвили и др., 1975].

Географические записи и экологические предикторы. Точки находки (точки присутствия) *A. artemisiifolia* на Кавказе были получены в ходе экспедиционных исследований 2015–2022 гг. (93 GPS-координаты), включавших обследование пастбищ – от равнинных до высокогорных, ненарушенных луговых и лесных ценозов, объектов городской, сельской и рекреационной инфраструктуры, фермерских хозяйств, придорожных сообществ и т. п. Из базы Глобального информационного фонда по биоразнообразию GBIF получены еще 553 точки [GBIF..., 2023]. Данные о встречаемости вида были проверены на нали-

Таблица 1. Результаты оценки пространственной автокорреляции точек присутствия *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе

Точки присутствия	n	Наблюдаемое среднее расстояние, м	Ожидаемое среднее расстояние, м	ANNI	z-score	p-уровень	Тип распределения
Полный набор	646	6063	16 010	0.37	-27.72	0.000	Кластеризованный
Разреженный набор	248	20 316	25 713	0.94	-1.26	0.20	Случайный

Примечание: n – число точек присутствия; ANNI (Average Nearest Neighbour Index) – средний индекс ближайшего соседа; z-score – значение статистики, показывающее достоверность нулевой гипотезы (случайное распределение точек); p-уровень – уровень достоверности.

чие дубликатов и пространственно разрежены (функция «clean duplicate» в библиотеке *ntbox* в R [Osorio-Olvera et al., 2020]) до одной записи на 1 км² ячейки сетки. Далее набор разреженных точек был проверен на наличие пространственной автокорреляции с помощью меры кластеризации / рассеивания – среднего индекса ближайшего соседа (Average Nearest Neighbour Index, ANNI) [Petrosyan et al., 2020] в библиотеке *spatialECO* в R [SpatialECO..., 2023]. Полученные значения статистики z-score показали случайное распределение точек после пространственного разреживания (табл. 1). В итоге в анализ были включены 248 точек присутствия.

В качестве абиотических предикторов использовали переменные из набора данных ENVIREM (ENVironmental Rasters for Ecological Modeling) [Title, Bemmels 2018; ENVIREM..., 2023]) с разрешением 30 угловых секунд (~1 км). Ряд климатических предикторов ENVIREM (*embergerQ*, параметры эвапотранспирации) напрямую связаны с физиологическими и экологическими процессами в растительном покрове и, соответственно, эффективны для прогнозирования

распространения биологических объектов [Title, Bemmels 2018; Adhikari et al., 2019; Tytar, 2021]. Кроме того, некоторые из предикторов объединяют переменные, высоко коррелированные в горных районах: TRI (высота над уровнем моря и крутизна склона), *embergerQ* (температура и эвапотранспирация), *aridityIndexThornthwaite* (осадки и эвапотранспирация). Их использование в моделировании SDM, на наш взгляд, способствует решению проблемы высокой коллинеарности экологических переменных в горах. Для снижения степени коррелированности переменных и предотвращения переобучения модели мы также использовали тест VIF (Variance Inflation Factor) в R (порог $VIF \leq 3$), позволяющий отобрать некоррелированные экологические слои, исключая в том числе латентные корреляции. В результате в анализ были вовлечены пять из 18 климатических и топографических переменных ENVIREM (табл. 2).

С учётом значимости объектов дорожной сети, сельского хозяйства и городской инфраструктуры в распространении семян *A. artemisiifolia* на Кавказе [Чадаева и др., 2019], при построении ВА-модели распространения

Таблица 2. Используемые в анализе переменные ENVIREM, отобранные тестом VIF

Переменные	Описание, единицы измерения	VIF
<i>embergerQ</i>	Плювиотермический коэффициент Эмбергера	1.91
<i>PETDriestQuarter</i>	Среднемесячная потенциальная эвапотранспирация самого засушливого квартала, мм/мес.	2.37
<i>PETWettestQuarter</i>	Среднемесячная потенциальная эвапотранспирация наиболее влажного квартала, мм/мес.	1.78
<i>PETColdestQuarter</i>	Среднемесячная потенциальная эвапотранспирация самого холодного квартала, мм/мес.	2.06
TRI	Индекс неровности рельефа	2.24

Примечание: названия и единицы измерения переменных ENVIREM приведены по [Title, Bemmels, 2018].

вида анализировали факторы, учтённые с помощью показателя путевого расстояния Path Distance: расстояние до дорог (path_roads), населённых пунктов (path_setlment), сельхозполей и ферм (path_landuse). Path Distance вычисляется для каждой ячейки как расстояние в метрах до ближайшего объекта (дороги, поселения, поля и фермы) с учётом действительного расстояния по поверхности, а также вертикального и горизонтального факторов [McCoу et al., 2001]. Входные данные были представлены классом пространственных объектов из наборов векторных карт сервиса NextGis [NextGis, 2022]. Ячейки, через которые пролегают источники (векторные слои), приобретают значение расстояния «0», удалённость от них рассчитывается как гипотенуза треугольника по формуле:

$$c = \sqrt{a^2 + b^2},$$

где c – расстояние по поверхности, a – расстояние по прямой между центрами ячеек, b – высота (разница между высотами двух центров ячеек) [McCoу et al., 2001].

В качестве биотических факторов использовали слои присутствия (заранее построенные ВА-модели) широко распространённых на Кавказе луговых и лесных формаций – пестроостровые луга из *Bromus variegatus* и буковые древостой из *Fagus orientalis*. Экологические предикторы в ВА-модели в основном слабо коррелированы (табл. 3). Исключение составляет параметр неровности рельефа TRI, коррелирующий ($r > 0.7$) с расстоянием до дорог и населённых пунктов, что объясня-

ется расположением объектов инфраструктуры в основном по пологим речным долинам. Концентрирование дорожной сети и агроценозов в окрестностях поселений объясняет также корреляцию факторов расстояния до этих объектов. Согласно тесту VIF, все 10 переменных умеренно коррелируют друг с другом ($1 < VIF < 5$).

Прогнозирование динамики ареала *A. artemisiifolia* проводили в условиях изменений климата для четырёх временных периодов: 2021–2040, 2041–2060, 2061–2080, 2081–2100 гг. При выборе модели системы Земли использовали сведения межсекторального проекта по сопоставлению моделей воздействия ISIMIP3b (Intersectoral Impact Model Intercomparison Project round 3b) [Lange, Büchner, 2020]. Проект ISIMIP3b предоставляет основу для сопоставления последовательных наборов данных о воздействии климата в различных секторах и масштабах. Часть третьего раунда моделирования проекта посвящена количественной оценке связанных с климатом рисков при различных уровнях изменения климата и антропогенного воздействия. Согласно рекомендациям разработчиков ISIMIP3b, в работе применяли одну из наиболее приоритетных моделей системы Земли (вторую по степени приоритетности) – UKESM1-0-LL (UK Earth System Model) [Sellar et al., 2019], разработанную для проекта CMIP6 в Великобритании. Данная модель обладает высоким значением равновесной чувствительности к изменению климата ECS

Таблица 3. Парные коэффициенты корреляции Пирсона и результаты теста VIF для переменных ВА-модели распространения *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	VIF
1	1.0	0.45	0.27	0.40	–0.06	–0.02	–0.54	0.53	2.20
2	–	1.0	0.66	0.73	–0.37	–0.25	–0.29	0.78	3.51
3	–	–	1.0	0.72	–0.28	–0.18	–0.20	0.58	2.43
4	–	–	–	1.0	–0.36	–0.25	–0.28	0.76	3.67
5	–	–	–	–	1.0	0.57	–0.15	–0.26	1.80
6	–	–	–	–	–	1.0	–0.40	–0.22	2.05
7	–	–	–	–	–	–	1.0	–0.35	2.12
8	–	–	–	–	–	–	–	1.0	4.72

Примечание: 1 – embergerQ, 2 – path_landuse, 3 – path_roads, 4 – path_setlment, 5 – PETColdestQuarter, 6 – PETDriestQuarter, 7 – PETWettestQuarter, 8 – TRI; полужирным шрифтом выделены коэффициенты корреляции Пирсона $r \geq 0.7$.

(Equilibrium climate sensitivity) – 5.4 °C [Meehl et al., 2020]. В рамках модели UKESM1-0-LL рассматривали два общих социально-экономических пути – оптимистический сценарий SSP1-2.6 и пессимистический (worst-case) сценарий SSP5-8.5. Слои ENVIREM для этих сценариев были рассчитаны на основе климатических слоёв Worldclim2 в пакете envirem ver. 2.3 в R [Title, Vemmel, 2018]. Использовали четыре климатических слоя Worldclim2 с разрешением 30 угловых секунд (~1 км): среднемесячная минимальная температура, среднемесячная максимальная температура, среднемесячное количество осадков, месячная солнечная радиация. Значения солнечной радиации для расчёта параметров потенциальной эвапотранспирации ENVIREM были получены с помощью пакета palinsol в R [Laskar et al., 2004]. Всего построено восемь ВА-моделей климатогенной динамики местообитаний *A. artemisiifolia* на Кавказе – по двум сценариям для четырёх временных периодов. Антропогенный компонент моделей (расстояние до дорог, населённых пунктов и объектов сельского хозяйства) и параметр неровности рельефа TRI принимали неизменными. На основе моделей современного распространения буковых лесов и пестрокоштных лугов формировали прогнозные карты на анализируемые временные периоды будущего в соответствии с рассматриваемыми сценариями.

Построение и оценка качества моделей.

В данном исследовании мы использовали Maxent [Baldwin, 2009; Phillips et al., 2017] как один из наиболее надёжных, эффективных и простых методов моделирования на основе данных только о присутствии [Elith et al., 2006; Phillips, Dudík, 2008; Komori, Eguchi,

2019]. Программное обеспечение Maxent ver. 3.4.3 [Phillips et al., 2017] применяли в пакете R dismo [Hijmans et al., 2017]. Оптимальный набор параметров моделей Maxent был определён в пакете R ENMeval [Muscarella et al., 2014] с использованием: (1) 10 000 фоновых точек, (2) пяти репликаций при 20% точек присутствия в качестве проверочных и 80% точек в качестве обучающей выборки, (3) типов функций L, Q, H, LQ и LQH, (4) множителя регуляризации от 0.5 до 5 с шагом 0.5, (5) максимумом 500 итераций. Для выбора оптимальных моделей среди 50, созданных для каждого варианта (А-, ВА-, ВАМ-модели) был использован комплекс критериев: непрерывный индекс Бойса СБИ [Boyce et al., 2002], информационный критерий Акаике для малых выборок АICс [Akaike, 1974], разница между АICс и его минимальным значением deltaAICс, площадь под операционной кривой приёмника по данным обучения AUCtrain [Fielding, Bell, 1997] и AUCdiff – разница между AUCTrain и AUCTest (AUC по тестовым данным). Итоговые модели с наименьшими значениями АICс, deltaAICс, AUCdiff и наибольшими значениями СБИ, AUCtrain представлены в таблице 4.

Для анализа важности переменных использовали их процентный вклад в построенные модели и пермутационную значимость [Phillips et al., 2017]. Поскольку не существует единого метода определения порога пригодности местообитаний [Glover-Kapfer, 2015], в данном исследовании для оптимальных территорий использован фиксированный высокий порог пригодности ≥ 0.8 . Такой порог снижает вероятность ложноположительных результатов [Buhl-Mortensen et al., 2019]. Для потенциально пригодных местообитаний

Таблица 4. Настройки и прогностическая эффективность оптимальных моделей Maxent распространения *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе

Модели	AICc	deltaAICc	CBI	AUCtrain	AUCdiff	Тип функций	RM
А-модель	4892.9	0.00	0.75	0.80	0.03	LQH	0.5
ВА-модель	4828.7	0.00	0.88	0.84	0.06	LQH	1.5
ВАМ-модель	4768.6	0.00	0.96	0.85	0.03	LQH	2.5

Примечание: АICс – скорректированный информационный критерий Акаике, deltaAICс – разница между АICс и его минимальным значением, СБИ – непрерывный индекс Бойса, AUCtrain – площадь под кривой (AUC) по данным обучения; RM (regularization multiplier) – множитель регуляризации.

использовали порог ≥ 0.5 (вероятность обнаружения вида более 50%). Оптимальные и потенциально пригодные значения предикторов (для местообитаний соответственно с ≥ 0.5 и ≥ 0.8 порогами пригодности) получены из анализа кривых отклика, иллюстрирующих связь между каждой переменной и вероятностью наиболее подходящих местообитаний. Для каждой модели созданы прогностические карты *распространения* со шкалой вероятности встречаемости вида от 0 (неподходящие местообитания) до 1 (оптимальные местообитания) в цветовой градации палитры Maxent. Карты *распространения* были созданы путём преобразования выходных файлов Maxent в файлы netCDF с визуализацией в пакете tMap в R [Tennekes, 2018]. При отображении границ крупных водоёмов использованы материалы справочника солёных и пресных водоёмов SeaVoX [BODC..., 2023].

Результаты

А-модель. Значения AUC всех полученных моделей указывают на их высокую прогностическую точность (табл. 5). Основными абиотическими предикторами распространения *A. artemisiifolia* на Кавказе являются

embergerQ и PETWettestQuarter. В меньшей степени расположение пригодных местообитаний определяют PETDriestQuarter и TRI (табл. 5).

Прогнозируемые значения embergerQ в оптимальных местообитаниях варьируют в диапазоне, характеризующем различные типы климата от семиаридного до гумидного и пергумидного [Daget et al., 1988]. Тем не менее, согласно значениям переменных PETWettestQuarter и PETDriestQuarter, наиболее подходящими для произрастания *A. artemisiifolia* являются достаточно влагообеспеченные территории. Диапазон значений TRI определяет пространственную локализацию оптимальных местообитаний вида на пологих формах рельефа (0–80) по классификации Ш. Райли с соавторами [Riley et al., 1999]. Данные абиотические условия обуславливают широкое потенциальное распространение *A. artemisiifolia* на Кавказе (более 160 тыс. км²) (табл. 6) с формированием крупного центра ареала в наиболее влагообеспеченной западной части Большого Кавказа (от равнинных до низкогорных районов Западного Кавказа и Западного Закавказья) (рис. 2а). Меньший центр обилия амброзии прогнозируется

Таблица 5. Вклад основных экологических переменных в модели распространения *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе

Переменные	А-модель			ВА-модель			ВАМ-модель		
	PC, %	PI, %	Значения	PC, %	PI, %	Значения	PC, %	PI, %	Значения
embergerQ	28.4	17	50–350	4.2	0.8	50–350	0.6	1.1	50–350
PETWettestQuarter	27.1	23.4	125–145	5.5	4	125–145	0.4	1.4	125–145
PETDriestQuarter	17.5	16.6	60–120	2.9	3.8	60–120	0.3	0.8	60–120
TRI	17.2	17.7	0–50	0.2	0.3	0–50	0.3	1.3	0–50
PETColdestQuarter	9.8	25.3	17–20	3.9	6.9	17–20	0.1	0	17–20
path_roads, м	–	–	–	53.8	29.7	0–5	34.6	23.8	0–3
path_landuse, м	–	–	–	2.1	4.6	0–100	0.2	0	0–100
path_setlment, м	–	–	–	4.9	4.4	0–300	0.1	0.3	0–300
<i>Bromus variegatus</i> , встречаемость	–	–	–	11.6	29.8	0–0.01	9.24	12.4	0–0.01
<i>Fagus orientalis</i> , встречаемость	–	–	–	10.9	15.7	0–0.01	7	4.9	0–0.01
Подвижность вида, м	–	–	–	–	–	–	47.16	54	0–5
AUC±SD	0.76±0.03			0.84±0.03			0.86±0.02		

Примечание: Важность переменных в моделях Maxent оценена с помощью процентного вклада PC (percentage contribution) и коэффициента пермутации PI (permutation importance). Значения – диапазон изменения переменной для точек в оптимальных местообитаниях (≥ 0.8 порог пригодности местообитаний) – были получены из кривых отклика.

Таблица 6. Площади пригодных и оптимальных в настоящее время местообитаний *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе согласно моделям Maxent

Пригодные территории, тыс. км ²			Оптимальные территории, тыс. км ²		
А-модель	ВА-модель	ВАМ-модель	А-модель	ВА-модель	ВАМ-модель
163.1	86.8	79.4	41.8	39.9	21.5

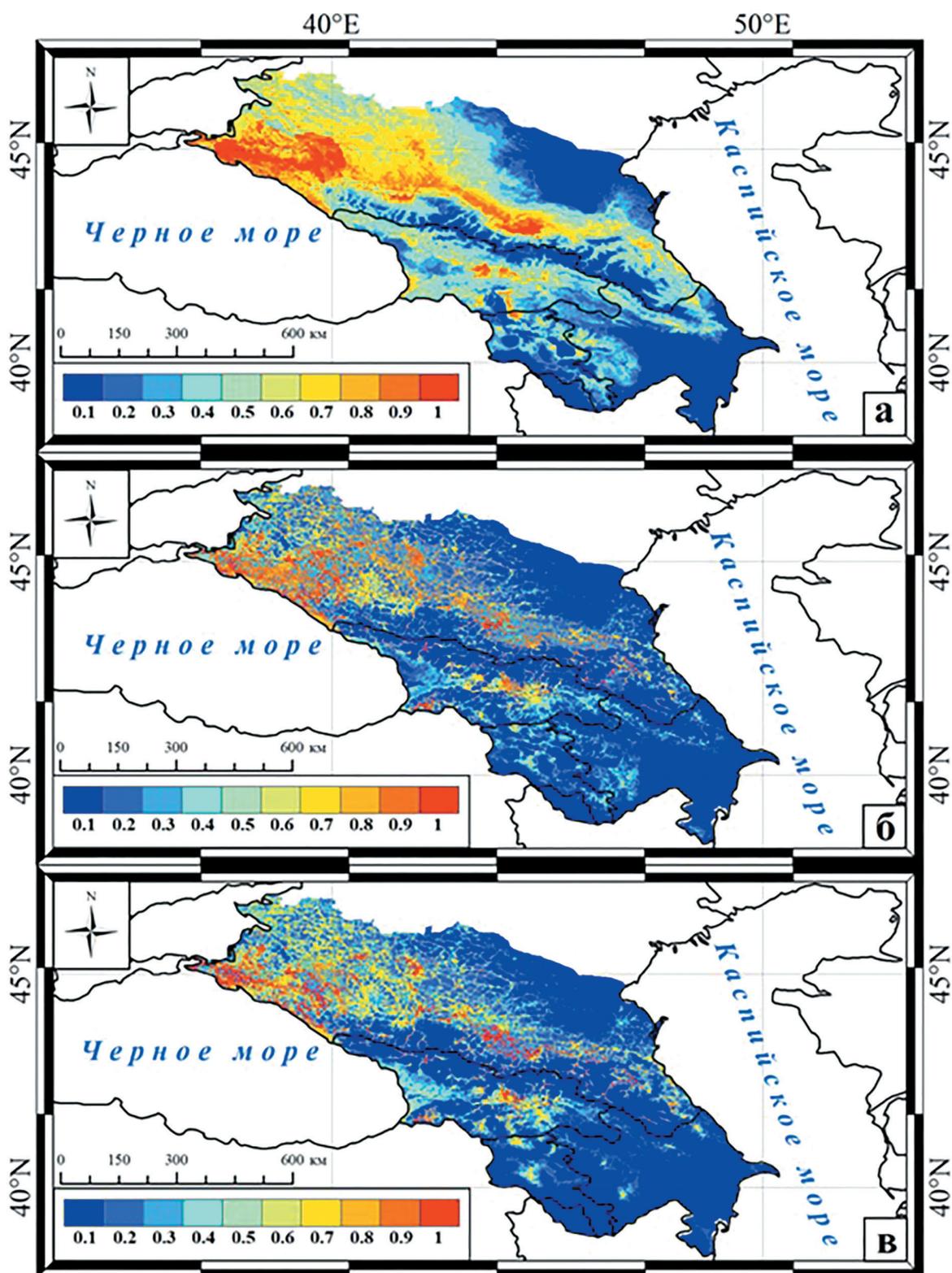


Рис. 2. Карты потенциального распространения *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе согласно А-модели (а), ВА-модели (б) и ВАМ-модели (в). 0–1 – вероятность обнаружения вида.

в районах Центрального Кавказа (от предгорных до низкогорных) с гумидным климатом. Очаги оптимальных местообитаний вида сконцентрированы также в условиях влажного океанического климата Центрального Закавказья, северо-западных хребтов Малого Кавказа, а также на побережье Каспийского моря.

Наименее пригодные для *A. artemisiifolia* территории расположены в засушливых условиях Центрального и Восточного Предкавказья, юго-восточной части Азербайджана. Проникновение вида в средне- и высокогорные районы Большого Кавказа прогнозируется по пологим долинам крупных рек.

ВА-модель. Согласно ВА-модели, роль природно-климатических условий среды во многом маскируется преобладающим влиянием антропогенных и биотических факторов, среди которых особенно выделяется расстояние до объектов дорожно-тропиночной сети (path_roads) (табл. 5). В наибольшей степени сокращается вклад в модель ортографического фактора TRI, коррелирующего с расстоянием до дорожно-тропиночной сети (табл. 3). Оптимальное для обнаружения амброзии расстояние до дорог составляет всего 0–5 м. Пестростровые луга и буковые леса также значительно ограничивают площадь потенциальных местообитаний амброзии на Кавказе (суммарный процентный вклад в модель – 22.5% при достаточно высоких коэффициентах пермутации). Вероятность обнаружения *A. artemisiifolia* в границах таких фитоценозов не превышает 0.01% (табл. 5). В меньшей степени распространение вида зависит от факторов расстояния до населённых

пунктов (оптимальное значение не более 300 м) и сельскохозяйственных объектов (не более 100 м), что в некоторой степени может быть связано с их корреляцией с переменной расстояния до дорожно-тропиночной сети.

С учётом антропогенных и биотических факторов площадь потенциально пригодных местообитаний амброзии на Кавказе (0.5 порог пригодности) сокращается почти в два раза, в то время как площадь оптимальных территорий – всего на 1900 км² (табл. 6). Локализация последних довольно строго детерминирована приуроченностью к дорожной сети с сохранением расположения крупных центров обилия амброзии в климатически оптимальных районах Кавказа (рис. 2б).

ВАМ-модель. Важнейшим предиктором распространения *A. artemisiifolia* в ВАМ-модели является фактор доступности территорий (подвижности вида), процентный вклад которого соответствует суммарному вкладу биотических и антропогенных факторов (табл. 5). Расстояние доступных (пригодных) для амброзии территорий от оптимальных местообитаний составляет всего 0–5 м. Соответственно, площадь оптимальных для вида территорий, по сравнению с ВА-моделью, сокращается почти в два раза (табл. 6). Площадь пригодных территорий, во многом пространственно замещающих оптимальные участки (рис. 2в), уменьшается только в 1.1 раза.

Климатогенная динамика ареала. Модели обоих рассматриваемых сценариев климатических изменений предусматривают направленное сокращение площади прогнозируемых местообитаний амброзии на Кавказе с 2021 по 2100 гг. (табл. 7).

Таблица 7. Площади местообитаний *Ambrosia artemisiifolia* согласно моделям климатогенной динамики Maxent на основе оптимистического (SSP1-2.6) и наихудшего (SSP5-8.5) социально-экономических сценариев в 2021–2100 гг.

Сценарий	Годы	Пригодные территории, тыс. км ²	Оптимальные территории, тыс. км ²
SSP1-2.6	2021–2040	81.9	34.5
	2041–2060	78.4	30.1
	2061–2080	74.4	28.6
	2081–2100	71.5	26.3
SSP5-8.5	2021–2040	85.9	39.8
	2041–2060	66.3	22.4
	2061–2080	31.3	8.2
	2081–2100	16.1	5.3

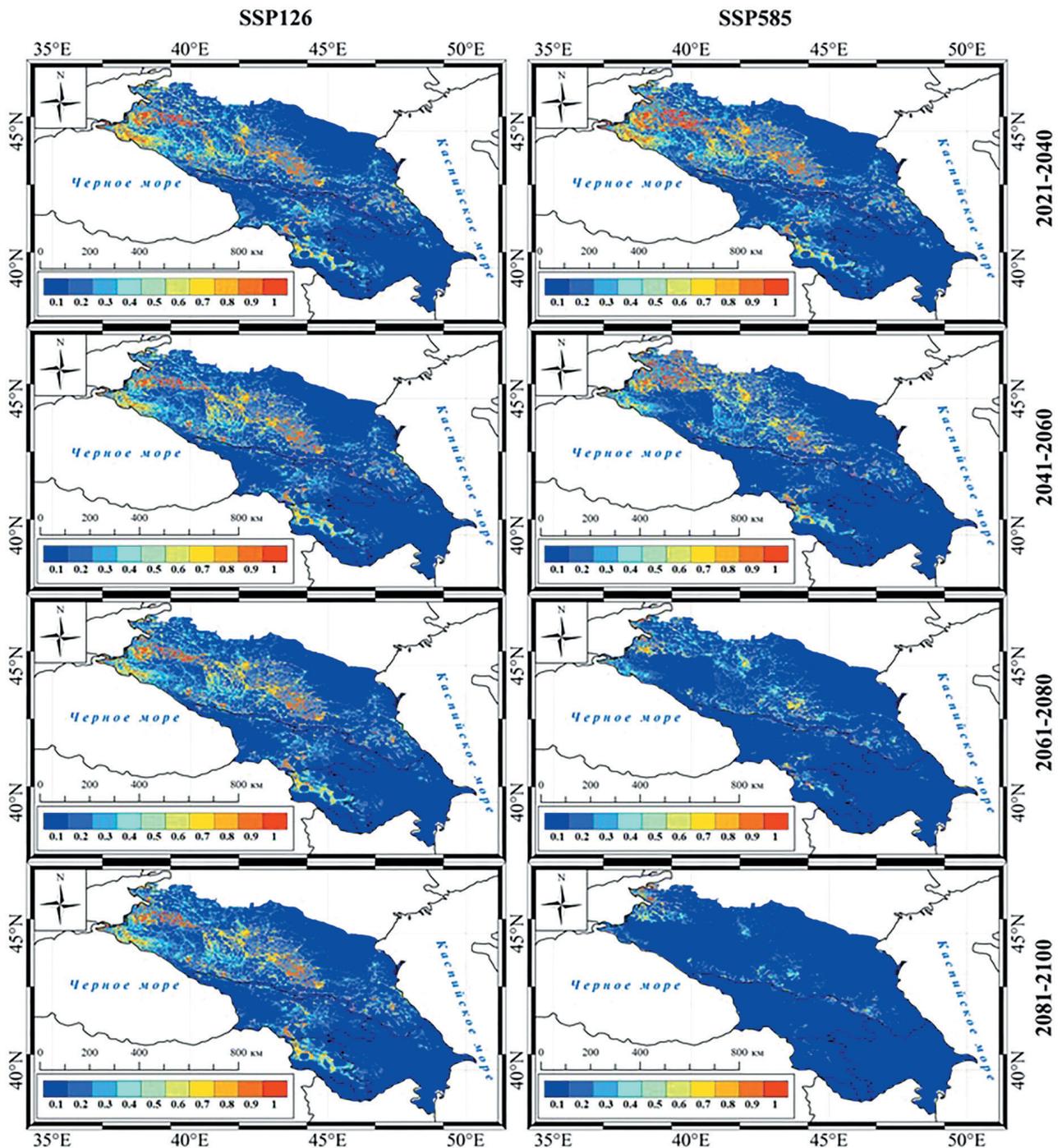


Рис. 3. Карты потенциального распространения *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе с учётом климатических изменений за четыре временных периода (2021–2040, 2041–2060, 2061–2080, 2081–2100 гг.) для двух социально-экономических сценариев (SSP1-2.6 и SSP5-8.5).

Тренд сокращения местообитаний вида по оптимистическому сценарию SSP1-2.6 носит постепенный характер (рис. 3) – по 0.1–5.4 тыс. км² пригодных и 1.1–7.6 тыс. км² оптимальных территорий за один временной период. Уменьшение площадей пригодных и оптимальных местообитаний с 2021 по 2100 г. составит 13 и 27%, соответственно.

Пессимистический сценарий SSP5-8.5 предусматривает более выраженное климатогенное сокращение потенциальных местообитаний амброзии – по 10.3–63.2 тыс. км² пригодных территорий и 1.2–19.3 тыс. км² оптимальных участков за один временной период при общем уменьшении площадей к 2100 г. на 81 и 87%, соответственно. Масштабное сокращение местообитаний прогнозируется в

центрах современного ареала вида с наиболее влажным климатом – на Западном Кавказе, в Центральном и Западном Закавказье (рис. 3). Кроме того, согласно временному ряду моделей SSP5-8.5, элиминация потенциальных местообитаний амброзии особенно выражена для равнинных и низкогорных районов при одновременном их концентрировании в среднегорьях и высокогорьях Кавказа. Так, к 2100 г. оптимальные для произрастания вида территории в основном прогнозируются в наиболее высокогорных районах Большого и Малого Кавказа, Закавказского нагорья. Очаг с пригодными для *Ambrosia artemisiifolia* местообитаниями, вероятно, сохранится также в районе Ейского полуострова на Западном Кавказе.

Учитывая установленную зависимость пространственной локализации вида от климатических факторов температурно-водного режима, прогнозируемое сокращение его ареала на Кавказе объясняется снижением годового количества осадков, которое по сценарию SSP5-8.5 составляет около 40 мм к 2100 г. (рис. 4).

Продвижение амброзии в высокогорья Кавказа, вероятно, объясняется в целом менее засушливым климатом гор, а также постепенным увеличением температурных показателей на фоне современных климатических изменений (рис. 4).

Обсуждение

Благодаря широкому диапазону толерантности по отношению к экологическим факторам [Cunze et al., 2013; Essl et al., 2015; Gentili et al., 2015; Омельяненко, Багрикова, 2022; Zhao et al., 2022], *A. artemisiifolia* является удобным модельным объектом для изучения инвазионных процессов в различных условиях среды. Кроме того, вид оказывает выраженное негативное воздействие на здоровье человека (сезонный поллиноз) и сельское хозяйство (засорение посевов, пастбищ) [Файвуш и др., 2022; Cunze et al., 2013; Milakovic et al., 2014; Пшегусов и др., 2019; Skalova et al., 2019; Tian et al., 2022; Song et al., 2023]. Соответственно, исследования экологии *A. artemisiifolia* в мировом масштабе достаточно обширны, включая экологические требования вида к местообитаниям [Essl et al., 2015; Vladimirov et al., 2017; Афонин и др., 2022; Омельяненко, Багрикова, 2022; Zhao et al., 2022; Song et al., 2023] и различные аспекты климатогенной динамики [Cunze et al., 2013; Gentili et al., 2015; Skalova et al., 2019; Tian et al., 2022]. Несмотря на то, что большинство этих исследований проведено с использованием наземных наблюдений и методов, наше исследование можно рассматривать в контексте предыдущих работ. Мы изучили потенциальное распространение *A. artemisiifolia* на Кавказе в зависимости от абиотических, био-

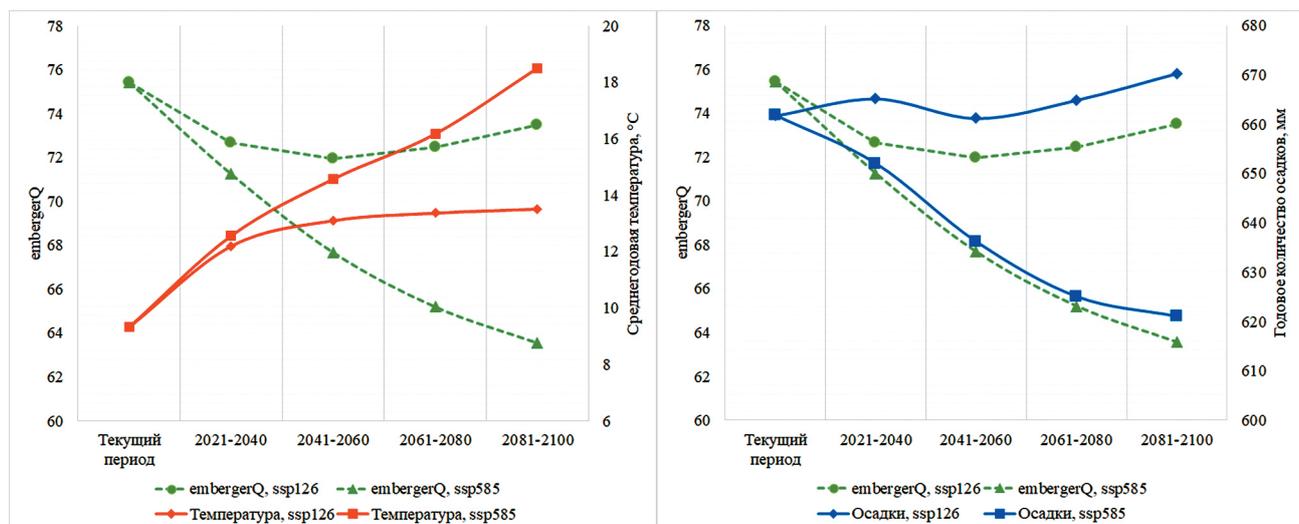


Рис. 4. Динамика коэффициента Эмбергера embergerQ, среднегодовой температуры воздуха и среднегодового количества осадков на Кавказе в соответствии с принятыми сценариями изменения климата SSP1-2.6 и SSP5-8.5.

тических и антропогенных факторов, доступности территории и современных климатических изменений. Это позволило дополнить сведения о способности вида к внедрению в высокогорные экосистемы и важности мониторинга придорожных сообществ для предупреждения распространения амброзии в горы.

Современное распространение *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе. Согласно А-, ВА- и ВАМ-моделям, оптимальные местообитания *A. artemisiifolia* на Кавказе (порог пригодности ≥ 0.8) расположены на достаточно влагообеспеченных пологих территориях в пределах 0–5 м от объектов дорожно-транспортной сети, вне границ природных луговых и лесных экосистем (табл. 5). Вместе с тем крайне широкое варьирование важнейшей предикторной перменной embergerQ – от семиаридного до пергумидного климата – свидетельствует о высокой экологической пластичности *A. artemisiifolia* по отношению к климатическим факторам и их слабой ограничивающей роли в распространении вида. Эти результаты подтверждают данные предыдущих исследований о значительной адаптивности *A. artemisiifolia* к условиям влагообеспеченности и температурного режима [Cunze et al., 2013; Essl et al., 2015; Gentili et al., 2015; Zhao et al., 2022]. В то же время В. Чжао с соавторами [Zhao et al., 2022] сообщили, что для активного роста и развития растений этого вида в семиаридных районах Китая необходимо количество осадков не менее 280 мм в год. Согласно нашим результатам, вид также имеет наибольшее распространение в условиях влажного климата Западного Кавказа, Западного и Центрального Закавказья, северо-западных хребтов Малого Кавказа, а также в районах Центрального Кавказа с гумидным климатом (рис. 2).

Как показано выше, фактор неровности рельефа TRI, определяющий пространственную локализацию высоко пригодных местообитаний вида на пологих территориях, коррелирует с расстоянием до дорог (табл. 3). В горных условиях это объясняется локализацией объектов дорожно-транспортной линейной инфраструктуры по пологим речным долинам, проходящим по дну ущелий. Транс-

портные пути, в частности дорожно-тропичная сеть, играют большую роль в распространении *A. artemisiifolia* во многих регионах мира [Cunze et al., 2013; Milakovic et al., 2014; Song et al., 2023]. На Кавказе вид также фактически широко распространён вдоль грунтовых и асфальтированных дорог, формируя плотные заросли высотой до 1.5–2.5 м в придорожных сообществах [Шхагапсоев и др., 2018; Акатова, Акатов, 2019; Чадаева и др., 2019]. Наиболее заселёнными *A. artemisiifolia* придорожными фитоценозами являются залежи, агроценозы, рудеральные растительные сообщества в границах населённых пунктов, в меньшей степени – придорожные участки нарушенных пастбищ [Chadaeva et al., 2021]. Проникновение вида в средне- и высокогорные районы Кавказа наблюдается по дорогам вдоль крупных рек [Шхагапсоев и др., 2018; Акатова, Акатов, 2019; Файвуш и др., 2022; Чадаева и др., 2019], что также соответствует результатам моделирования.

Примечательно, что расстояние 0–5 м от дорожного полотна, характеризующее локализацию оптимальных местообитаний *A. artemisiifolia*, совпало со значениями параметра доступности среды или подвижности вида (табл. 5). Несмотря на то, что биологически и экологически обусловленная способность к саморасселению вида значительно превышает расстояние 0–5 м, отсутствие пригодных территорий при удалении от обочин дорог определяет низкую подвижность вида. При этом лимитирующими факторами во многом выступают ненарушенные лесные и луговые сообщества (учтены через встречаемость *Bromus variegatus* и *Fagus orientalis*), препятствующие расселению вида (табл. 5). Многие исследования также подтверждают, что сложившееся растительные сообщества могут в значительной степени ограничить плотность популяций, рост, развитие и семенную продуктивность растений *A. artemisiifolia* [Gentili et al., 2015; Vladimirov et al., 2017; Skalova et al., 2019; Омеляненко, Багрикова, 2022].

Климатогенная динамика *Ambrosia artemisiifolia* на Кавказе. По данным А. Афонина с соавторами [Афонин и др., 2022], недостаточная теплообеспеченность (сумма активных температур) в период созрева-

ния семян ограничивает распространение *A. artemisiifolia* на север европейской части России. На чувствительность побегов вида к весенне-осенним заморозкам, а семян – к зимнему промерзанию указывали также С.Я. Резник [2009], С.И. Лучинский, А.В. Маковеев [2011] и Ф. Эссль с соавторами [Essl et al., 2015]. Соответственно, изменение климата в сторону потепления может способствовать продвижению вида в более северные широты как на территории Российской Федерации [Афонин и др., 2022], так и в мировом масштабе [Essl et al., 2009; Cunze et al., 2013]. Наши исследования также показали, что сокращение площади прогнозируемых местообитаний амброзии в экорегионе с 2021 по 2100 г., согласно обоим сценариям климатических изменений (оптимистическому SSP1-2.6 и пессимистическому SSP5-8.5) (табл. 7), будет сопровождаться смещением ареала вида из равнинных в среднегорные и высокогорные районы Большого и Малого Кавказа, Закавказского нагорья (рис. 3).

При этом, как показали результаты лабораторных экспериментов Ч. Тянь с соавторами [Tian et al., 2022], одним из адаптивных механизмов вида к будущим изменениям климата является активный синтез вторичных метаболитов (флавоноидов, дубильных веществ и др.) в ответ на повышенное содержание атмосферного CO₂ и выраженный рост температур. Высокая семенная продуктивность *A. artemisiifolia* и способность семян десятилетиями находиться в состоянии покоя в почве также могут способствовать адаптации вида к новым климатическим условиям [Song et al., 2023]. Кроме того, с повышением атмосферной температуры *A. artemisiifolia* способна к значительному увеличению высоты и фитомассы побегов, опережая в росте и развитии местные виды, что может предоставить виду конкурентное преимущество в будущем [Skalova et al., 2019].

Заключение

Значения показателей потенциальной эвапотранспирации и орографии местности определяют пространственную локализацию оптимальных местообитаний *A. artemisiifolia* на пологих формах рельефа влагообеспе-

ченных территорий. В то же время широкое варьирование диапазона оптимальных значений коэффициента Эмбергера embergerQ (от семиаридного до пергумидного климата) характеризует амброзию как экологически пластичный вид, слабо ограниченный в распространении климатическими факторами. Большее значение в определении пространственной локализации *A. artemisiifolia* имеет фактор расстояния до дорог, ограничивающий оптимальные местообитания вида расстоянием 0–5 м до объектов дорожной сети. Данное расстояние характеризует также фактор доступности территорий (около 47% вклада в ВММ-модель) – способность к саморасселению амброзии на придорожных участках. Лимитирующими факторами являются наличие ненарушенных луговых и лесных ценозов, в границах которых вероятность обнаружения вида не превышает 0.01%.

Для *A. artemisiifolia* характерно широкое потенциальное распространение с формированием центров ареала во влагообеспеченных предгорных и низкогорных районах Западного и Центрального Кавказа, Западного и Центрального Закавказья, на северо-западе Малого Кавказа и побережье Каспийского моря. Для данных территорий особенно выражено климатогенное сокращение площади оптимальных местообитаний амброзии согласно пессимистическому сценарию изменения климата SSP5-8.5 – на 87% к 2100 г. Одновременно прогнозируется элиминация пригодных для произрастания вида территорий от равнинных до низкогорных районов с продвижением *A. artemisiifolia* в среднегорья и высокогорья Кавказа. Обочины дорог, проходящих по речным долинам, служат коридорами для проникновения амброзии в горные районы. Оптимистический сценарий изменения концентрации парниковых газов SSP1-2.6 прогнозирует сохранение обширных участков пригодных для вида местообитаний от равнин до низкогорий кавказского экорегиона при постепенном проникновении амброзии в высокогорные районы. Согласно данному сценарию, уменьшение площади пригодных и оптимальных местообитаний к 2100 г. составит всего 13 и 27%. Для ограничения распространения амброзии на Кавказе

необходим строгий контроль за фитосанитарным состоянием придорожных участков, а также сохранение ненарушенных луговых и лесных экосистем.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания № 075-00347-19-00 по теме «Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем в условиях горных территорий (российский Западный и Центральный Кавказ)».

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием живых организмов в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Акатова Т.В., Акатов В.В. Высотное распространение чужеродных видов растений на Западном Кавказе // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12. № 2. С. 11–29. [Akatova T.V., Akatov V.V. Elevational distribution of alien plant species in the Western Caucasus // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10, Iss. 3. P. 205–219. <https://doi.org/10.1134/S2075111719030044>].
- Афонин А., Баранова О., Фёдорова Ю., Абрамова Л., Бочко Т., Коцарева Н., Ли Ю., Милютина Е., Пикалова Н., Прохоров В., Сенатор С. Определение эколого-географического потенциала продвижения *Ambrosia artemisiifolia* L. на север европейской территории России на основе сравнения северных границ первичного и вторичного ареалов // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15. № 1. С. 2–12. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-1-2-12> [Afonin A., Baranova O., Fedorova Yu., Abramova L., Boshko T., Kotsareva N., Li Yu, Milyutina E., Pikalova N., Prokhorov V., Senator S. Ecogeographical potential of the *Ambrosia artemisiifolia* L. northward expansion in European Russia estimated on the basis of a comparison of the northern limits of its primary and secondary ranges // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13. P. 159–166. <https://doi.org/10.1134/S2075111722020023>].
- Гроссгейм А.А. Растительный покров Кавказа. М.: Детгиз, 1948. 235 с.
- Гулисашвили В.З., Махатадзе Л.Б., Прилипко Л.И. Растительность Кавказа. М.: Наука, 1975. 262 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Инвазии чужеродных видов в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–7. [Dgebuadze Yu. Yu. Invasions of alien species in Holarctic: Some results and perspective of investigations // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5. No. 2. P. 61–64. <https://doi.org/10.1134/S2075111714020039>].
- Егошин А.В. Иноземные виды Юга Российского Причерноморья, их биоклиматические и эколого-географические требования // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2016. № 1. С. 7–17.
- Егошин А.В. Прогнозирование влияния климатических изменений на пространственное распределение чужеродного компонента флоры юга черноморского побережья Краснодарского края // Экосистемы. 2021. № 26. С. 23–32.
- Комжа А.Л., Попов К.П. Новые данные об адвентивной флоре Северной Осетии // Ботанический журнал. 1990. Т. 75. № 1. С. 108–110.
- Лучинский С.И., Маковеев А.В. Сорняк амброзия польннolistная (*Ambrosia artemisiifolia*) в посевах подсолнечника // Научный журнал КубГАУ. 2011. № 69 (05). С. 179–187.
- Омельяненко Т.З., Багрикова Н.А. Морфологическая изменчивость *Ambrosia artemisiifolia* в условиях Предгорного Крыма. // Экосистемы. 2022. № 30. С. 84–94. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.35284.48002>
- Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А. Моделирование экологических ниш видов рода *Galinsoga* Ruiz et Pav. в границах нативного и кавказской части инвазионного ареалов // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 1. С. 107–122. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-1-107-122> [Pshegusov R., Chadaeva V. Ecological niche modeling of *Galinsoga* Ruiz et Pav. species in the native and Caucasian part of the invasive ranges // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13. No. 2. P. 107–122. <https://doi.org/10.1134/S2075111722020102>].
- Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А., Комжа А.Л. Пространственное моделирование распространения и долгосрочная климатогенная динамика видов рода *Ambrosia* L. на Кавказе // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 4. С. 94–106. [Pshegusov R.H., Chadaeva V.A., Komzha A.L. Spatial modeling of the range and long-term climatogenic dynamics of *Ambrosia* L. species in the Caucasus // Russian Journal of Biological Invasions. 2020. Vol. 11. No. 1. P. 74–84. <https://doi.org/10.1134/S2075111720010105>].
- Резник, С.Я. Факторы, определяющие границы ареалов и плотность популяций *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) и амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Вестник защиты растений. 2009. № 2. С. 20–28.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП 100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Файвуш Г.М., Алексанян А.С., Оганнисян Р.И. Векторы инвазии и распространение некоторых инвазионных видов растений в Армении // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15. № 2. С. 96–106.

- <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-2-96-106> [Fayvush G.M., Aleksanyan A.S., Hovhannisyann H.I. Invasion Vectors and Distribution of Some Invasive Plant Species in Armenia // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13. No. 3. P. 350–360. <https://doi.org/10.1134/S2075111722030043>].
- Файвуш Г.М., Таманян К.Г. О распространении некоторых инвазивных и экспансивных видов растений в Армении и на Кавказе // *Takhtajania*. 2011. № 1. С. 181–185.
- Чадаева В.А., Шхагапсоев С.Х., Цепкова Н.Л., Шхагапсоева К.А. Материалы к чёрному списку флоры Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики): Часть вторая // *Российский журнал биологических инвазий*. 2019. Т. 12. № 2. С. 96–113. [Chadaeva V.A., Shhagapsoev S.H., N.L. Tsepikova, Shhagapsoeva K.A. Materials for the Blacklist of the Central Caucasus Flora (Kabardino-Balkar Republic): Part II // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10. No. 3. P. 269–281. <https://doi.org/10.1134/S2075111719030056>].
- Шифферс Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л.: Наука, 1953. 400 с.
- Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Цепкова Н.Л., Шхагапсоева К.А. Материалы к чёрному списку флоры Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики) // *Российский Журнал Биологических Инвазий*. 2018. Т. 11. № 3. С. 119–129. [Shhagapsoev S.H., Chadaeva V.A., Tsepikova N.L., Shhagapsoeva K.A. Materials for the Blacklist of the Central Caucasus Flora (Kabardino-Balkar Republic) // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 9, Iss. 4. P. 384–391. <https://doi.org/10.1134/S2075111718040124>].
- Adhikari D., Singh P., Tiwary R., Barik S., Barik K. Modelling the environmental niche and potential distribution of *Magnolia campbellii* Hook. f. & Thomson for its conservation in the Indian Eastern Himalaya // *Plants of Commercial Values*. New Delhi: New India Publishing Agency, 2019. P. 277–295.
- Akaike H. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions Automatic Control*. 1974. Vol. 19 (6). P. 716–723.
- Alexander J.M., Lembrechts J.J., Cavieres L.A., Daehler C., Haider S., Kueffer Ch., Liu G., McDougall K., Milbau A., Pauchard A., Rew L.J., Seipel T. Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: current status and future challenges // *Alpine Botany*. 2016. Vol. 126. P. 89–103. <https://doi.org/10.1007/s00035-016-0172-8>
- Baldwin R.A. Use of maximum entropy modeling in wildlife research. *Entropy*. 2009. No. 11. P. 854–866.
- Banerjee A.K., Mukherjee A., Guo W., Ng W.L., Huang Y. Combining ecological niche modeling with genetic lineage information to predict potential distribution of *Mikania micrantha* Kunth in South and Southeast Asia under predicted climate change // *Global Ecology and Conservation*. 2019. Vol. 20. Article number e00800. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00800>
- BODC (British Oceanographic Data Centre. Polygon dataset of the extent of water bodies from the SeaVoX Salt and Fresh Water Body Gazetteer (v19). MDA). (Electronic resource) // (<https://doi.org/10.14284/590>). Accessed 22.03.2023.
- Bowen A.K.M., Stevens H.H.M. Temperature, topography, soil characteristics, and NDVI drive habitat preferences of a shade-tolerant invasive grass // *Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 10. P. 10785–10797. <https://doi.org/10.1002/ece3.6735>
- Boyce M.S., Vernier P.R., Nielsen S.E., Schmiegelow F.K.A. Evaluating resource selection functions // *Ecological Modelling*. 2002. Vol. 157 (2–3). P. 281–300. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00200-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00200-4)
- Buhl-Mortensen L., Burgos J., Steingrund P., Buhl-Mortensen Pål., Olafsdottir S., Ragnarsson S. Vulnerable marine ecosystems (VMEs): Coral and sponge VMEs in Arctic and sub-Arctic waters. Distribution and threats. Copenhagen: Nordisk Ministerråd, 2019. 144 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.13159.50084>
- Chadaeva V., Tsepikova N., Pshegusov R., Stepanyan E., Zhashuev A., Maremkulova A., Khanov Z. Invasive species in the grasslands of the Central Caucasus / V. Chadaeva, Tsepikova N., Pshegusov R., Stepanyan E., Zhashuev A., Maremkulova A., Khanov Z. // Issue BIO Web of Conferences. 2021. Vol. 35. Article Number 00007. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213500007>
- Conrad O., Bechtel B., Bock M., Dietrich H., Fischer E., Gerlitz L. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4. // *Geoscientific Model Development*. 2015. Vol. 8. P. 1991–2007. <https://doi.org/10.5194/gmd-8-1991-2015>
- Cunze S., Leiblein-Wild M., Tackenberg O. Range expansion of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe is promoted by climate change // *ISRN Ecology*. 2013. Article ID 610126. <https://doi.org/10.1155/2013/610126>
- Daget P., Ahdali L., David P. Mediterranean bioclimate and its variation in the Palaearctic region. Mediterranean-type ecosystems, a data source book. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988. P. 139–148.
- Egoshin A.V. Modeling of spatial distribution of adventive species on the territory of Big Sochi // *European Geographical Studies*. 2015. Vol. 8. No. 4. P. 175–180.
- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudik M., et al. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data // *Ecography*. 2006. Vol. 29, Iss. 2. P. 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- ENVIREM (Environmental rasters for ecological modeling). (Electronic resource) // (<https://envirem.github.io/>). Accessed 12.03.2023.
- Essl F., Dullinger S., Kleinbauer I. Changes in the spatio-temporal patterns and habitat preferences of *Ambrosia artemisiifolia* during its invasion of Austria // *Preslia*. 2009. Vol. 81. No. 2. P. 119–133.
- Essl F., Biró K., Brandes D., Broennimann O., Bullock J., Chapman D., Chauvel B., Dullinger S., Fumanal B., Guisan A., et al. Biological Flora of the British Isles: *Ambrosia artemisiifolia* // *Journal of Ecology*. 2015.

- Vol. 103. P. 1069–1098. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12424>
- Fielding A.H., Bell J.F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*. 1997. Vol. 10324. P. 38–49. <https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility). (Electronic resource) // (<https://www.gbif.org/>). DOI: 10.15468/dl.vmw98m. Accessed 16.03.2023.
- Geiger R. Überarbeitete Neuauflage von Geiger, R.: Köppen-Geiger / Klima der Erde (Wandkarte 1:16 Mill.). Gotha: Klett-Perthes, 1961.
- Gentili R., Gilardelli F., Ciappetta S., Ghiani A., Citterio S. Inducing competition: Intensive grassland seeding to control *Ambrosia artemisiifolia* // *Weed Research*. 2015. Vol. 55 (3). P. 278–288. <https://doi.org/10.1111/wre.12143>
- Glover-Kapfer P. A training manual for habitat suitability and connectivity modeling using tigers (*Panthera tigris*) in Bhutan as example. Technical Report. Bhutan: WWF, 2015. 144 p.
- Hijmans R.J., Phillips S.J., Leathwick J., Elith J. 2017. dismo: Species Distribution Modeling. R package version 1.3-3. (Electronic resource) // (CRAN.R-project.org/package=dismo). Accessed 16.03.2023.
- Komori O., Eguchi Sh. β -Maxent // *Statistical Methods for Imbalanced Data in Ecological and Biological Studies*. 2019. P. 27–33. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55570-4_3
- Köppen W.P. Das geographische System der Klimate: Mit 14 Textfiguren. Berlin: Borntraeger, 1936. 44 p.
- Lamsal P., Kumar L., Aryal A., Atreya K. Invasive alien plant species dynamics in the Himalayan region under climate change // *AMBIO A Journal of the Human Environment*. 2018. Vol. 47, Issue 6. P. 697–710. <https://doi.org/10.1007/s13280-018-1017-z>
- Lange S., Büchner M. ISIMIP3b bias-adjusted atmospheric climate input data (v1.1). ISIMIP Repository. 2020 (Electronic resource) // (<https://doi.org/10.48364/ISIMIP.842396.1>). Accessed 12.02.2023.
- Laskar J., Robutel P., Joutel F., Gastineau M., Correia A., Levrard B.A. A Long-term Numerical Solution for the Insolation Quantities of the Earth // *Astronomy & Astrophysics*. 2004. Vol. 428 (1). P. 261–285. <https://doi.org/10.1051/0004-6361:20041335>
- McCoy J., Johnston K., Kopp S., Borup B., Willison J., Payne B. Using ArcGIS spatial analyst. Redlands: ESRI Press, 2001. 232 p.
- Meehl G.A., Senior C.A., Eyring V., Flato G., Lamarque J.-F., Stouffer R.J., Taylor K.E., Schlund M. Context for interpreting equilibrium climate sensitivity and transient climate response from the CMIP6 Earth system models // *Science Advances*. 2020. Vol. 6. eaba1981. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aba1981>
- Milakovic I., Fiedler K., Karrer G. Management of roadside populations of invasive *Ambrosia artemisiifolia* by mowing // *Weed Research*. 2014. Vol. 54. P. 256–264. <https://doi.org/10.1111/wre.12074>
- Muscarella R., Galante P.J., Soley-Guardia M., Boria R.A., Kass J.M., Uriarte M., Anderson R.P. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MaxEnt ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*. 2014. Vol. 5 (11). P. 1198–1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
- NextGIS (Vector layers and ready-to-go GIS projects based on OSM in ESRI Shape, Geodatabase). (Electronic resource) // (<https://data.nextgis.com>). Accessed 12.02.2022.
- Ortiz-Urbina E., Diaz-Balteiro L., Iglesias Merchan C. Influence of anthropogenic noise for predicting Cinereous vulture nest distribution // *Sustainability*. 2020. Vol. 12 (2). 503. <https://doi.org/10.3390/su12020503>
- Osorio-Olvera L., Lira-Noriega A., Soberón J., Peterson A.T., Falconi M., Contreras-Díaz R.G., Martínez-Meyer E., Barve V., Barve N. NTBOX: An R package with graphical user interface for modelling and evaluating multidimensional ecological niches // *Methods in Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 11, Iss. 10. P. 1199–1206. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13452>
- Pauchard A., Milbau A., Albiñán A., Alexander J., Burgess T., Daehler C., Englund G., Essl F., et al. Non-native and native organisms moving into high elevation and high latitude ecosystems in an era of climate change: new challenges for ecology and conservation // *Biological Invasions*. 2016. Vol. 18, Issue 2. P. 345–353.
- Peel M., Finlayson B., McMahon Th. Updated World Map of the Köppen-Geiger Climate Classification // *HESSD*. 2007. Vol. 11 (5). P. 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Peterson A., Soberón J. Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right // *Natureza e Conservação*. 2012. Vol. 10 (2). P. 1–6. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Omelchenko A., Varshavskiy A., Danielyan F., Arakelyan M. Species Distribution models and niche partitioning among unisexual *Darevskia dahli* and its parental bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) rock lizards in the Caucasus // *Mathematics*. Vol. 8. 2020. 1325. <https://doi.org/10.3390/math8081329>
- Petryna L., Moora M., Nuñez C.O., Cantero J.J., Zobel M. Are invaders disturbance-limited? Conservation of mountain grasslands in Central Argentina // *Applied Vegetation Science*. 2002. Vol. 2. P. 195–202.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Dudík M., Schapire R.E., Blair M.E. Opening the black box: An open-source release of Maxent // *Ecography*. 2017. Vol. 40 (7). P. 887–893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Phillips S.J., Dudík M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. Vol. 31 (2). P. 161–175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
- Pickering C.M., Mount A., Wichmann M.C., Bullock J.M. Estimating human-mediated dispersal of seeds within an Australian protected area // *Biological Invasions*. 2011. Vol. 13. P. 1869–1880.

- Pollnac F., Seipel T., Repath Ch., Rew L.J. Plant invasion at landscape and local scales along roadways in the mountainous region of the Greater Yellowstone Ecosystem // *Biological Invasions*. 2012. Vol. 14. P. 1753–1763. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0188-y>
- Pshegusov R., Tembotova F., Chadaeva V., Sablirova Y., Mollaeva M., Akhomgotov A. Ecological niche modeling of the main forest-forming species in the Caucasus // *Forest Ecosystems*. 2022. Vol. 9. Article number 100019. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100019>
- Riley Sh.J., Degloria S.D., Elliot S.D. A Terrain Ruggedness Index that Quantifies Topographic Heterogeneity // *International Journal of Science*. 1999. Vol. 5. No. 1–4. P. 23–27.
- Sellar A.A., Jones C.G., Mulcahy J.P., Tang Y., Yool A., Wiltshire A., O'Connor F.M., Stringer M., Hill R., Palmieri J., et al. UKESM1: Description and evaluation of the U.K. Earth System Model // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2019. Vol. 11. P. 4513–4558. <https://doi.org/10.1029/2019MS001739>
- Sharma H., Dhakal S., Bhusal K., Dhakal H., Gautam R., Joshi A., Rana D., Ghimire M., Ghimire S., Belant J. Factors influencing the potential distribution of globally endangered Egyptian Vulture nesting habitat in Nepal // *Animals*. 2023. Vol. 13 (4). P. 1–12. <https://doi.org/10.3390/ani13040633>
- Simões M.V.P., Peterson A. Importance of biotic predictors in estimation of potential invasive areas: the example of the tortoise beetle *Eurypedus nigrosignatus* // *Hispaniola*. *PeerJ*. 2018. Vol. 6 Article number e6052. <https://doi.org/10.7717/peerj.6052>
- Skalova H., Guo W., Moravcová L., Pyšek P. Performance of *Ambrosia artemisiifolia* and its potential competitors in an experimental temperature and salinity gradient and implications for management // *Management of Biological Invasions*. 2019. Vol. 10. P. 359–376. <https://doi.org/10.3391/mbi.2019.10.2.10>
- Soberón J., Peterson A. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas // *Biodiversity Informatics*. 2005. Vol. 2. P. 1–10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Song X.-J., Liu G., Qian Z.-Q., Zhu Zh.-H. Niche Filling dynamics of ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) during global invasion // *Plants*. 2023. Vol. 12. Article number 1313. <https://doi.org/10.3390/plants12061313>
- SpatialECO (Spatial analysis and modelling of ecological systems) (Electronic resource) // (<https://github.com/jeffrejevans/spatialEco>). Accessed 15.02.2023.
- Tennekes M. tmap: Thematic Maps in R // *Journal of Statistical Software*. 2018. Vol. 84 (6). P. 1–39. <https://doi.org/10.18637/jss.v084.i06>
- Tian Zh., Ma Ch., Zhao Ch., Zhang Y., Gao X., Tian Zh., Chen H., Guo J., Zhou Zh. Heat wave event facilitates defensive responses in invasive C3 plant *Ambrosia artemisiifolia* L. under elevated CO₂ concentration to the detriment of *Ophraella communa* // *Frontiers in Plant Science*. 2022. Vol. 13. Article number 907764. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.907764>
- Title P.O., Bemmels J.B. ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling // *Ecography*. 2018. Vol. 41, Iss. 2. P. 291–307. <https://doi.org/10.1111/ecog.02880>
- Tytar V. Associations between habitat quality and body size in the Carpathian-Podolian land snail *Vestia turgida* (Gastropoda, Clausiliidae): species distribution model selection and assessment of performance // *Zoodiversity*. 2021. Vol. 55. P. 25–40.
- Vignali S., Lörcher F., Hegglin D., Arlettaz R., Braunisch V. Modelling the habitat selection of the bearded vulture to predict areas of potential conflict with wind energy development in the Swiss Alps // *Global Ecology and Conservation*. 2021. Vol. 25. e01405. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01405>
- Vladimirov V., Valkova M., Maneva Sv., Senka M. Suppressive potential of some perennial grasses on the growth and development of *Ambrosia artemisiifolia* // *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. 2017. Vol. 23. P. 274–279.
- WorldClim (WorldClim climate data base) (Electronic resource) // (<https://worldclim.com/version2>). Accessed 15.02.2023.
- Yan H., Feng L., Zhao Y., Feng L., Wu D., Zhu Ch. Prediction of the spatial distribution of *Alternanthera philoxeroides* in China based on ArcGIS and MaxEnt // *Global Ecology and Conservation*. 2019. Vol. 21. Article number e00856. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00856>
- Zhao W., Liu T., Sun M., Wang H., Liu X., Su P. Rapid monitoring of *Ambrosia artemisiifolia* in semi-arid regions based on ecological convergence and phylogenetic relationships // *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2022. Vol. 10. Article number 926990. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.926990>

INTEGRATED APPROACH TO ACCOUNTING ENVIRONMENTAL FACTORS IN MODELS OF THE CURRENT DISTRIBUTION AND CLIMATIC DYNAMICS OF AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA L. IN THE CAUCASUS

© 2023 Pshegusov R.H.*, Chadaeva V.A.**

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Sciences,
Nalchik, 360051, Russia;

e-mail: *p_rustem@inbox.ru; **v_chadayeva@mail.ru

Current climate change, habitat degradation and road network development contribute to the invasion of alien plant species in areas of more northern latitudes and higher altitudes. Using the maximum entropy method (Maxent), we built the spatial distribution models of *Ambrosia artemisiifolia*, considering abiotic, biotic and anthropogenic factors, and area accessibility. Maps of the species current distribution in the Caucasus and its range dynamics according to the climate change scenarios were constructed. The most important variables determining *A. artemisiifolia* spatial localization in the region were as follows: distance to roads (not more than 0–5 m), terrain roughness (gentle areas) and humidity (climate from semi-arid to perhumid). The 0–5 m distance is also characterized by the area accessibility factor (species dispersal capacity), which contributed about 47% to the final model. Species dispersal beyond roadsides was hindered by forests and meadows with the probability of *A. artemisiifolia* occurrence not exceeding 0.01%. The species core ranges were predicted in foothills and low mountains of the Western and Central Caucasus, Western and Central Transcaucasia, the northwestern Lesser Caucasus and the Caspian Sea coast. The species invasion in highlands could occur along the gentle river valleys that concentrate the main mountain roads. According to the pessimistic and optimistic climate change scenarios, by 2100 the decline in optimal *A. artemisiifolia* habitats will be 87 and 27%, respectively, and will affect mainly the plain areas of the currently most humid regions. The main core ranges were predicted in the middle mountains and highlands of the Caucasus.

Key words: *Ambrosia artemisiifolia*, modelling, SDM models, BAM concept, climate change, Maxent, ENVIREM, Caucasus.