

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ДОЛГОСРОЧНАЯ КЛИМАТОГЕННАЯ ДИНАМИКА ВИДОВ РОДА *AMBROSIA* L. НА КАВКАЗЕ

© 2019 Пшегусов Р.Х.^{а, *}, Чадаева В.А.^{а, **}, Комжа А.Л.^{б, ***}

^а Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик 360051, Россия;

^б Северо-Осетинский государственный природный заповедник, Алагир 363245, Россия;

e-mail: *p_rustem@inbox.ru; **balkarochka0787@mail.ru; ***alkomzha@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.06.2019. После доработки 22.10.2019. Принята к публикации 11.11.2019.

Основными ограничивающими факторами для *Ambrosia artemisiifolia* L. при произрастании на Кавказе являются поток приходящей солнечной энергии в январе (5250–5950 кДжм⁻²сут⁻¹) и уклон местности (0–17.5°), для *A. trifida* L. – скорость ветра в феврале (2–2.4 м/с) и поток приходящей солнечной энергии в декабре (4400–4800 кДжм⁻²сут⁻¹). В соответствии с прогнозируемыми тенденциями климатических изменений к 2050 г. возможно расширение общей площади потенциально пригодных для видов местообитаний в 1.95 и 9.78 раза, соответственно (20 295.29 и 34 817.82 км²). Площадь оптимальных их местообитаний может увеличиться в 2.48 и 11.78 раза (9932.73 и 18 914.11 км²), в том числе за счёт горных территорий.

Ключевые слова: *Ambrosia*, географические информационные системы, инвазия, Кавказ, MaxEnt.

Введение

Биологические инвазии в настоящее время являются одной из основных угроз глобальному биоразнообразию [Pauchard, Shea, 2006; Shuai et al., 2018; Terauds et al., 2012; и др.]. При этом расширению ареала и проникновению чужеродных видов в новые сообщества всё чаще способствуют современные климатические изменения [Dgebuadze, 2014; Ramírez, Macías, 2015; Panda, Behera, 2018; и др.]. Если ранее температурный режим горных районов определял их относительную устойчивость к вторжению чужеродных видов, то потепление климата значительно повысило риск биологических инвазий в этих средах [Pauchard et al., 2016; Lamsal et al., 2018; и др.]. Проблема актуальна и для Кавказа, где в последние десятилетия на фоне изменений климата отмечено интенсивное проникновение в горы чужеродных видов растений [Комжа, Попов, 1990; Акатова и др., 2009; Акатова, Акатов, 2013; Чадаева и др., 2018]. Учитывая уязвимость природных экосистем, а также функционирование в горных районах аграрного сектора и

туристической отрасли, биологические инвазии здесь могут иметь тяжёлые экологические и социально-экономические последствия.

Так помимо рекреационного в горах Кавказа активно развивается медицинский туризм, в том числе благодаря низкой представленности видов растений, вызывающих при массовом цветении аллергические реакции у людей. К основным способам профилактики и лечения относится минимизация любого взаимодействия с аллергеном, в связи с чем ежегодно население массово выезжает для проживания в горные районы. Видами растений, пыльца которых вызывает поллиноз, а в отдельных случаях развитие бронхиальной астмы, являются представители рода *Ambrosia* L. [Gentili et al., 2019], два из которых – *Ambrosia artemisiifolia* L. (амброзия полыннолистная) и *A. trifida* L. (амброзия трёхраздельная) – широко распространены в равнинных и предгорных районах регионов Кавказа.

Нативный ареал *A. artemisiifolia* включает восточные и юго-восточные штаты США, южные провинции Канады, где вид произрас-

тает вдоль обочин дорог, по сорным местам, берегам рек [Sheppard et al., 2006; Самые опасные..., 2018]. Вторичный ареал включает Европу (Великобритания, Германия, Италия, Франция, Венгрия, Австрия, Швейцария, Швеция, Бельгия, Португалия, Словакия, Польша, Чехия, Черногория, Сербия, Украина, Хорватия, Молдова и др.), Азию (Япония, Корея, Китай, Казахстан), Северную, Центральную и Южную Америку, Австралию, Африку [Lambdon et al., 2008; Виноградова, Майоров, Хорун, 2010; Самые опасные..., 2018]. На территории России *A. artemisiifolia* широко распространена в европейской части [Самые опасные..., 2018]. Основная площадь, занятая видом, расположена на Северном Кавказе, в Ростовской и Волгоградской областях, Калмыкии и Приморском крае [Москаленко, 2001; Глубшева, Карпушина, 2009; Абрамова, 2017].

Нативный ареал *A. trifida* охватывает восток США и южную часть Канады [Самые опасные..., 2018]. К настоящему времени вид произрастает по сельскохозяйственным угодьям, увлажнённым местам, обочинам автомобильных дорог, вдоль железнодорожного полотна в Северной и Южной Америке, Австрии, Дании, Бельгии, Германии, Испании, Италии, Ирландии, Нидерландах, Норвегии, Швейцарии, Англии, Франции, Чехии, Латвии, Литве, Эстонии, Молдове, Польше, Белоруссии, Румынии, Словении, Сербии, Словакии, на Украине, а также в Китае, Японии, Корее [Lambdon et al., 2008; Ситникова, 2013; и др.]. В России области наибольшего распространения *A. trifida* расположены в Центральном Черноземье, Предуралье и на Северном Кавказе [Самые опасные..., 2018]. Общая тенденция вида к расселению на север выражена до 60° с. ш. [Терёхина, 2015].

Впервые на Кавказе *A. artemisiifolia* была отмечена ещё в 1914 г. на территории современного Краснодарского края [Васильев, 1958], в 1929 г. – в окрестностях г. Орджоникидзе (Владикавказ) [Димитриев и др., 1994]. В настоящее время вид повсеместно внедряется в антропогенные и природные луговые фитоценозы, всё чаще встречаясь на высоте более 1700 м над ур. моря [Комжа, Попов, 1990; Ча-

даева и др., 2018]. Верхняя высотная граница распределения *A. artemisiifolia* в горах отмечена нами в 2018 г. на высоте 2100 м над ур. моря (Кабардино-Балкарская Республика, сел. Терскол). Тенденцию к распространению на Кавказе, в том числе по высотному профилю, имеет реже встречающаяся *A. trifida*. Первые достоверные сведения о произрастании вида в регионе датированы 1974 г. (предгорья Чечни и Ингушетии [Никитин, 1983]) и серединой 1980-х гг. (г. Владикавказ [Москаленко, 2001]). В настоящее время *A. trifida* произрастает на территории Республики Абхазия [Пицунда-Мюссерский..., 1987], отмечена в посевах сельскохозяйственных культур лесостепной зоны Чеченской Республики [Макаева, Оказова, 2016], в урбанофлоре г. Майкоп [Толстикова и др., 2015]. В 2008 г. очаг *A. trifida* выявлен в окрестностях г. Пятигорска, в 2012 г. – в Кабардино-Балкарской Республике [Шхагапсоев и др., 2018], где за последующие пять лет вид продвинулся на 4 км вдоль грунтовых дорог по склонам Кабардино-Сунженского хребта. По нашим наблюдениям [Ефимова и др., 1997], *A. trifida* проникла в горную часть Республики Северная Осетия-Алания до высоты 1365 м над ур. моря (сел. Харисджин).

Данные о закономерностях экспансии видов рода *Ambrosia* в горы немногочисленны и ограничиваются, в основном, констатацией их произрастания на конкретных территориях [Dong et al., 2011; и др.]. Согласно нашим наблюдениям, внедрение *A. artemisiifolia* и *A. trifida* в горные районы Кавказа связано с переносом семян транспортным потоком, завозом с грунтом при ремонте и реконструкции дорог, заготовкой сена и соломы в равнинных и предгорных районах, отсутствием эффективной борьбы с растениями со стороны арендаторов сельскохозяйственных угодий [Чадаева и др., 2018]. Кроме того, распространению видов, особенно *A. artemisiifolia* – растения с длительным циклом развития и поздним появлением всходов, по высотному профилю, вероятно, способствуют современные климатические изменения.

Цель данного исследования – провести пространственное моделирование современного

распространения *A. artemisiifolia* и *A. trifida* на территории Кавказа, выявить абиотические факторы, лимитирующие распространение видов, спрогнозировать возможное изменение их ареала до 2050 г. в соответствии с наиболее оптимистичным сценарием развития климатических изменений в XXI в. RCP 2.6 [Fifth Assessment Report..., 2014] в рамках модели изменения климата IPSL-CM5 (IPSL Earth System Model for the 5th IPCC report).

Материал и методика

Область исследований охватила Кавказскую горную страну в следующих физико-географических границах: на востоке – по побережью Каспийского моря, на севере – от Каспийского моря по Кумо-Манычской впадине и далее по северной границе Краснодарского края до Чёрного моря, на западе – по побережью Чёрного моря, на юге – по границам Грузии, Армении и Азербайджана с Турцией и Ираном (рис. 1). Общая площадь анализируемой территории составила 390 тыс. км². В первичный анализ включены GPS-координаты 85 (*A. artemisiifolia*) и 32 (*A. trifida*) мест произрастания видов, выявленных в 2015–2019 гг. на территории Кабардино-Балкарской Республи-

ки, Краснодарского края, Республики Адыгея, Ставропольского края, Республики Дагестан, Чеченской Республики, Республики Ингушетия, Карачаево-Черкесской Республики, Республики Северная Осетия-Алания, Республики Абхазия.

Для прогностического моделирования пространственного распределения *A. artemisiifolia* и *A. trifida* на Кавказе использовали метод максимальной энтропии Maxent (Maxent software for species habitat modeling) [Elith et al., 2006; Baldwin, 2009; Elith, Leathwick, 2009] и факторный дискриминантный анализ (Statistica v.10.0). Метод Maxent позволяет по распределениям значений свойств среды выделить местообитания, аналогичные тем, в которых обнаружен вид (потенциально возможное распространение). При этом местообитания, определённые с наибольшей вероятностью обнаружения вида, являются наиболее пригодными.

Для оценки основных факторов, обуславливающих распространение *A. artemisiifolia* и *A. trifida* в регионе, мы использовали три блока дистанционной информации: 1. Измерения отраженной солнечной радиации со спутника Landsat 8OLI/TRS и рассчитанные на



Рис. 1. Расположение и карта-схема района исследований. 1 – Краснодарский край, 2 – Республика Адыгея, 3 – Карачаево-Черкесская Республика, 4 – Ставропольский край, 5 – Кабардино-Балкарская Республика, 6 – Республика Северная Осетия-Алания, 7 – Республика Ингушетия, 8 – Чеченская Республика, 9 – Республика Дагестан.

основе мозаики территории исследования два вегетационных индекса NDVI летнего и зимнего периода; 2. Данные радиолокационной съёмки рельефа Global Multi-resolution Terrain Elevation Data 2010 (GMTED2010) с разрешением 250 м. На их основе рассчитываются высота над уровнем моря и морфометрические характеристики рельефа: уклон, экспозиция, различные виды кривизны (плановая, продольная и поперечная), показатели освещённости склонов с востока и юга [Zevenbergen, Thorne, 1987; Moore et al., 1991; Buckley, 2010], которые в горах могут непосредственно влиять на размещение видов; 3. Биоклиматические показатели WorldClim, включающие среднемесячные данные по средней, минимальной и максимальной температуре, осадкам, солнечной радиации, давлению водяного пара, скорости ветра и производные от них биоклиматические характеристики [Hijmans et al., 2005].

Все использованные в работе переменные приведены к разрешению 250 м/пикс программным методом бикубической интерполяции сплайнами как более точным, чем методы ближайшего соседа или билинейной интерполяции, но и более требовательным к вычислительным ресурсам [Studley, Weber, 2011].

Для получения адекватной модели проводили расчёт по 15 повторностям, используя 10 000 итераций по каждому пикселю всей анализируемой области. Из 85 (*A. artemisiifolia*) и 32 (*A. trifida*) дискретных точек 75% точек находок использовались как обучающая выборка, а 25% – как тестовая выборка.

Визуализация вероятности пригодности местообитаний вида осуществляется по ранжированным значениям стандартной палитры Maxent в градации цветов от синего (встречаемость «0») до красного (встречаемость «1»). Для потенциально пригодных мест произрастания вида приемлемы значения 0.5–1, для оптимальных местообитаний – 0.8–1 (вид может быть обнаружен с вероятностью 80% и выше).

Для прогнозирования пространственного распределения *A. artemisiifolia* и *A. trifida* с учётом изменений климата до 2050 г. мы использовали наиболее оптимистичный сценарий изменения концентрации парниковых

газов (RCP 2.6) из модели. Для сценария RCP 2.6 модели IPSL-CM5 [2015] предполагается, что пик выбросов парниковых газов придётся на 2010–2020 гг., после чего произойдёт спад, а соответствующее увеличение глобальной средней поверхностной температуры в конце текущего столетия (2081–2100 гг.) по сравнению с его началом (1986–2005 гг.) окажется в диапазоне 1.4–3.1 °C. При моделировании мы брали в расчёт только зависимости видов от климатических переменных и их связь с изменением климата; воздействие экстремальных и аномальных погодных явлений, биотических и антропогенных факторов не учитывали.

Полученные результаты и их обсуждение

Моделирование современного ареала *A. artemisiifolia* на Кавказе с использованием программы MaxEnt подтвердило данные наземных наблюдений о широком распространении вида в регионе от предгорных до среднегорных районов, а также о его произрастании по долинам рек вплоть до высокогорий (рис. 2). Статистический анализ полученных результатов показал высокую точность определения. Среднее значение AUC для повторностей составляет 0.983, стандартное отклонение – 0.003 для *A. artemisiifolia*, и 0.996 со стандартным отклонением 0.001 для *A. trifida*.

В целом площадь потенциально пригодных для *A. artemisiifolia* местообитаний в границах исследуемой территории в настоящее время составляет 10.4 тыс. км² (2.67% анализируемой территории), из которых 4.0 тыс. км² (1.03%) – площадь оптимальных местообитаний с вероятностью обнаружения вида 80–100%. При этом основной район распространения вида охватывает Центральный Кавказ в границах Кабардино-Балкарии и Северной Осетии, а также территорию Ингушетии на востоке и примыкающие с запада районы Карачаево-Черкесии. Здесь наблюдается наибольшее число возможных местонахождений *A. artemisiifolia*, в том числе с вероятностью выше 80%. На Западном Кавказе высока вероятность обнаружения вида по побережью Чёрного моря (Краснодарский край, Абхазия), реже оптимальные для произрастания участки встречаются от предгорных

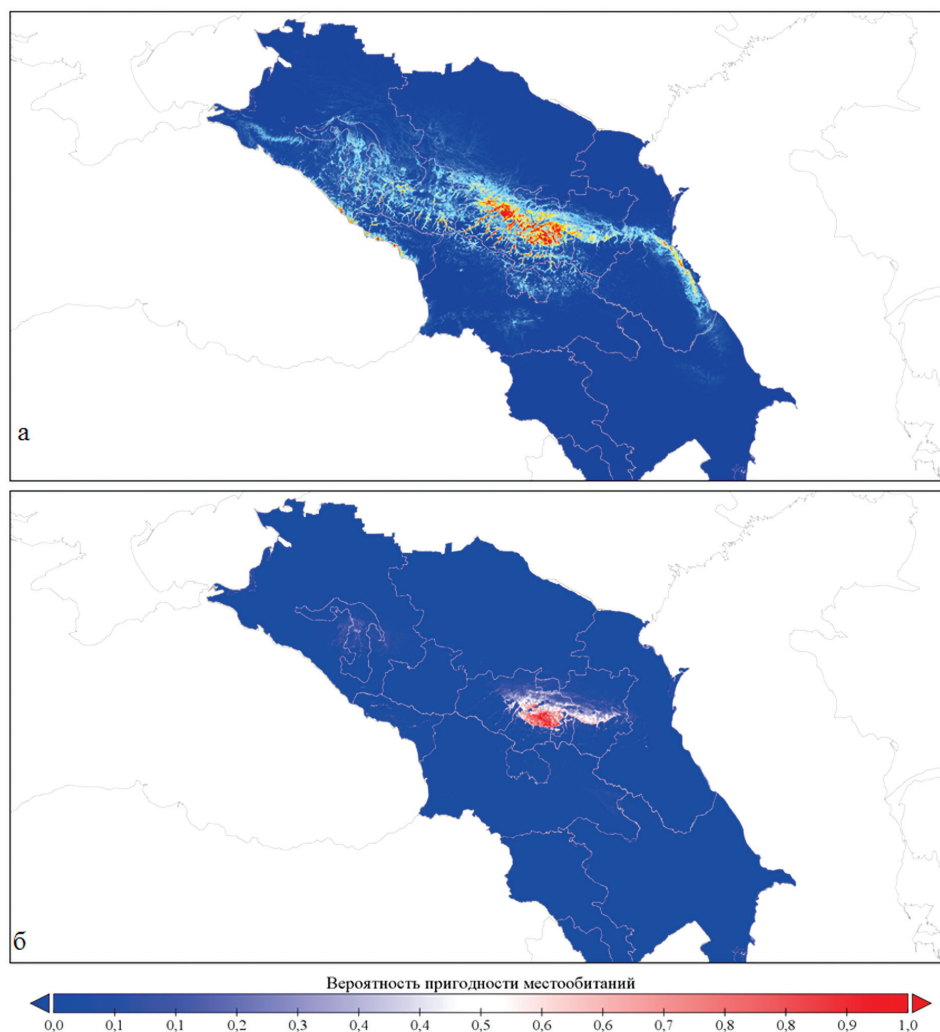


Рис. 2. Картограмма распределения пригодных для *A. artemisiifolia* (а) и *A. trifida* (б) мест произрастания на Кавказе в настоящее время 0–0.4 – значения вероятности нахождения вида для непригодных мест произрастания, 0.5–0.8 и свыше 0.8 – соответственно вероятность для пригодных и оптимальных местообитаний.

до среднегорных районов Краснодарского края и Адыгеи. В Чеченской Республике и Дагестане потенциально пригодные и оптимальные для *A. artemisiifolia* местообитания ограничены относительно небольшими территориями в предгорной зоне и низкогорье. Невысоко их прогнозируемое число на равнинах Ставропольского края и в Закавказье (за исключением горных районов Грузии).

Площадь потенциально пригодной для *A. trifida* территории в настоящее время составляет 3.6 тыс. км² (0.91% от анализируемой территории), из которых только 1.6 тыс. км² (0.41%) оптимальны для произрастания вида. Ареал *A. trifida* в основном охватывает предгорные районы Восточного и Центрального Кавказа в границах Северной Осетии,

Кабардино-Балкарии, Ингушетии и Чечни. С высокой вероятностью (80–100%) возможно проникновение вида по речным долинам в среднегорные и высокогорные районы этих республик. На территории Западного Кавказа, Закавказья, а также Республики Дагестан и Ставропольского края пригодные для произрастания *A. trifida* местообитания в настоящее время представлены в основном относительно небольшими по площади участками с вероятностью обнаружения вида, редко превышающей 50%. Исключение составляют отдельные территории по речным долинам среднегорий Краснодарского края и Абхазии.

При этом основными факторами, в комплексе максимально влияющими на распространение *A. artemisiifolia* на Кавказе, являются четы-

Таблица. Вклад биоклиматических и эколого-географических параметров в формирование области распространения *A. artemisiifolia* и *A. trifida* на Кавказе

Параметр	Вклад в построение модели, %	Коэффициент пермутации, %
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>		
srad1	4.2	33.1
slope	10.6	13.7
ndvi	8.7	8.1
wind1	14.6	5.2
<i>Ambrosia trifida</i>		
wind2	2.4	48.3
srad12	1.3	32.2

Примечание: srad1 и srad12 – поток приходящей солнечной энергии соответственно в январе и декабре, кДжм²сут⁻¹; slope – уклон местности; ndvi – нормализованный разностный вегетационный индекс в летнее время; wind1 и wind2 – скорость ветра соответственно в январе и феврале, м/с.

ре, из которых наибольший вклад в построение модели вносят климатический фактор srad1 (поток приходящей солнечной энергии в январе) и показатель рельефа местности slope (уклон); ndvi (нормализованный разностный (относительный) вегетационный индекс в летнее время) и wind1 (скорость ветра в январе) оказывают меньшее влияние (см. таблицу).

Для данных параметров отмечены максимальные значения коэффициента пермутации, показывающего относительную важность фактора при построении модели с учётом скоррелированности с другими переменными.

В то же время процентный вклад факторов по отдельности выше для slope и wind1.

Анализ зависимости распространения *A. artemisiifolia* от двух наиболее значимых абиотических факторов показал, что предсказанная пригодность местообитания для вида в целом снижается при значениях показателя потока приходящей солнечной энергии в январе менее 5250 и более 5950 кДжм²сут⁻¹, а приемлемый диапазон крутизны склона составляет от 0 до 10° (рис. 3). Значения ndvi в пригодных для произрастания *A. artemisiifolia* сообществах достаточно высокие и варьируют в пределах

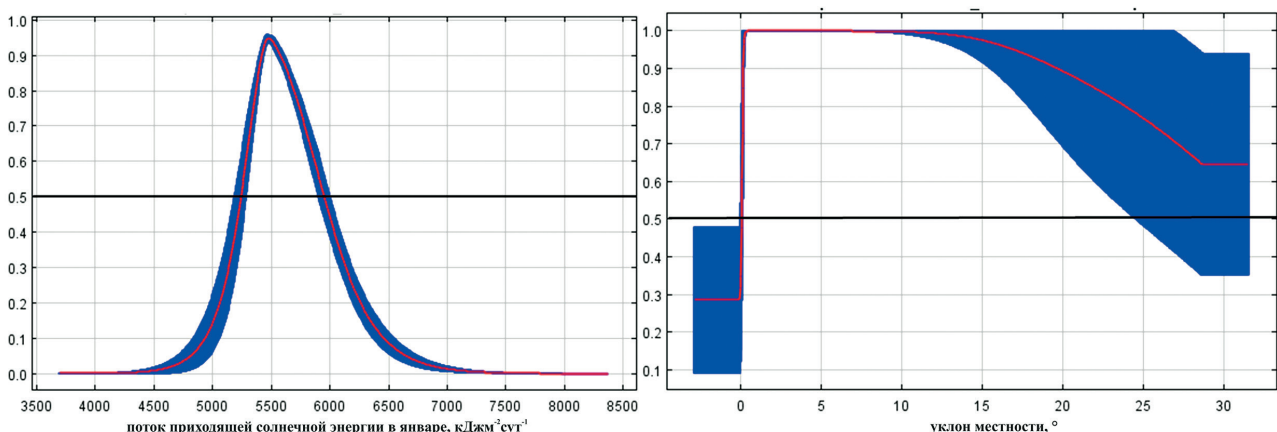


Рис. 3. График откликов «точек присутствия» *A. artemisiifolia* на важнейшие факторы среды. По оси ординат – предсказанная вероятность подходящих условий для произрастания вида в логистическом формате вывода, по оси абсцисс – значение переменной (srad1 – поток приходящей солнечной энергии соответственно в январе, кДжм²сут⁻¹; slope – уклон местности). Горизонтальная прямая (черный цвет) обозначает минимальное значение вероятности нахождения вида для пригодных местообитаний (0.5). Красным цветом обозначены средние значения факторов для повторностей, синим – среднее значение \pm стандартное отклонение. Графики отражают зависимость прогнозируемой пригодности местообитаний от выбранной переменной с учётом её скоррелированности с другими переменными.

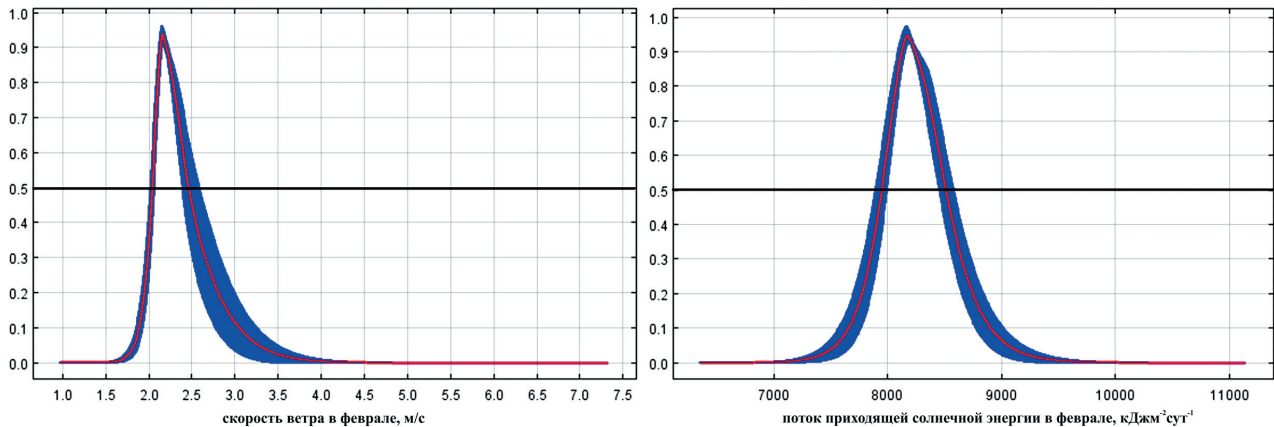


Рис. 4. Значения факторов, в комплексе вносящих наибольший вклад в формирование пространственного распределения *A. trifida* на Кавказе. По оси ординат – предсказанная вероятность подходящих условий для произрастания вида в логистическом формате вывода, по оси абсцисс – значение переменной (wind2 – скорость ветра соответственно в январе и феврале, м/с; srad2 – поток приходящей солнечной энергии соответственно в феврале, кДжм²сут⁻¹). Горизонтальная прямая (чёрный цвет) обозначает минимальное значение вероятности нахождения вида для пригодных местообитаний (0.5). Красным цветом обозначены средние значения факторов для повторностей, синим – среднее значение \pm стандартное отклонение. Графики отражают зависимость прогнозируемой пригодности местообитаний от выбранной переменной с учётом её скоррелированности с другими переменными

0.6–0.9, скорость ветра в январе не должна превышать 2.6 м/с.

Таким образом, распространение *A. artemisiifolia* в настоящее время происходит в основном по пологим участкам в предгорной и среднегорной зонах, а также по речным долинам в горах. При этом основным условием произрастания вида в конкретной местности является достаточно узкий диапазон потока приходящей солнечной энергии в середине зимы. Значения данного фактора 5250–5950 кДжм⁻²сут⁻¹, вероятно, обеспечивают поддержание благоприятного для перезимовки семян температурного режима, при котором не происходит их промерзания в почве, но при этом сохраняется напочвенный снежный покров, также защищающий от действия пониженных температур. Косвенным подтверждением являются данные о губительном воздействии низких температур на семена *A. artemisiifolia*, особенно при их слабом заглублении в почву [Лучинский, Маковеев, 2011]. Учитывая, что зимой устойчивый снежный покров в большей степени характерен для Центрального и примыкающих регионов Восточного и Западного Кавказа, горных районов Грузии, этим, возможно, объясняется

концентрация оптимальных местообитаний *A. artemisiifolia* на данной территории. С охлаждающим эффектом воздействия, вероятно, связан определённый вклад в построение модели такого фактора как скорость ветра в январе. Высокие значения вегетационного индекса ndvi в пригодных для произрастания вида местообитаниях подтверждают данные наземных наблюдений о его способности внедряться в фитоценозы с характерной высокой продуктивностью в летний период (сельскохозяйственные залежи, свежераспаханные луговые участки, сорные места в окрестностях населённых пунктов, окраины сельскохозяйственных полей, обочины дорог и пр.) [Чадаева и др., 2018]. Сам вид нередко вносит значительный вклад в накопление надземной фитомассы в подобных сообществах, формируя плотные заросли из крупных, до 1.5–2.5 м, побегов.

Параметрами среды, которые с учётом их скоррелированности с другими переменными определяют распространение *A. trifida* на Кавказе, являются всего два климатических показателя – wind2 (скорость ветра в феврале, м/с) и srad12 (поток приходящей солнечной энергии в декабре, кДжм⁻²сут⁻¹). Коэффициент пермутации остальных параметров составляет

менее 5%. Приемлемый для произрастания вида диапазон потока приходящей солнечной энергии в декабре – 4400–4800 кДжм⁻²сут⁻¹, скорость ветра в феврале в среднем не должна превышать 2.4 м/с (рис. 4).

Таким образом, факторы, при комплексном воздействии с другими параметрами ограничивающие распространение близкородственных видов *A. trifida* и *A. artemisiifolia* на Кавказе (поток приходящей солнечной энергии и скорость ветра в зимнее время), качественно и количественно сходны. Это закономерно, учитывая чувствительность семян обоих видов однолетних растений к воздействию низких температур [Ситникова, 2013] и необходимость поддержания банка жизнеспособ-

ных семян в почве для возобновления их популяций.

Прогнозирование динамики пространственного распределения *A. artemisiifolia* и *A. trifida* на Кавказе на фоне изменений климата до 2050 г. показало возможное увеличение площади потенциально пригодных, в том числе оптимальных для произрастания видов местообитаний (рис. 5).

При этом площадь территории с вероятностью обнаружения *A. artemisiifolia* 50–100% может увеличиться в 1.95 раза (до 20.3 тыс. км², или 5.20% анализируемой территории), площадь оптимальных местообитаний – в 2.48 раза (до 9.9 тыс. км², или 2.55% территории). В гораздо большей степени выражено возможное

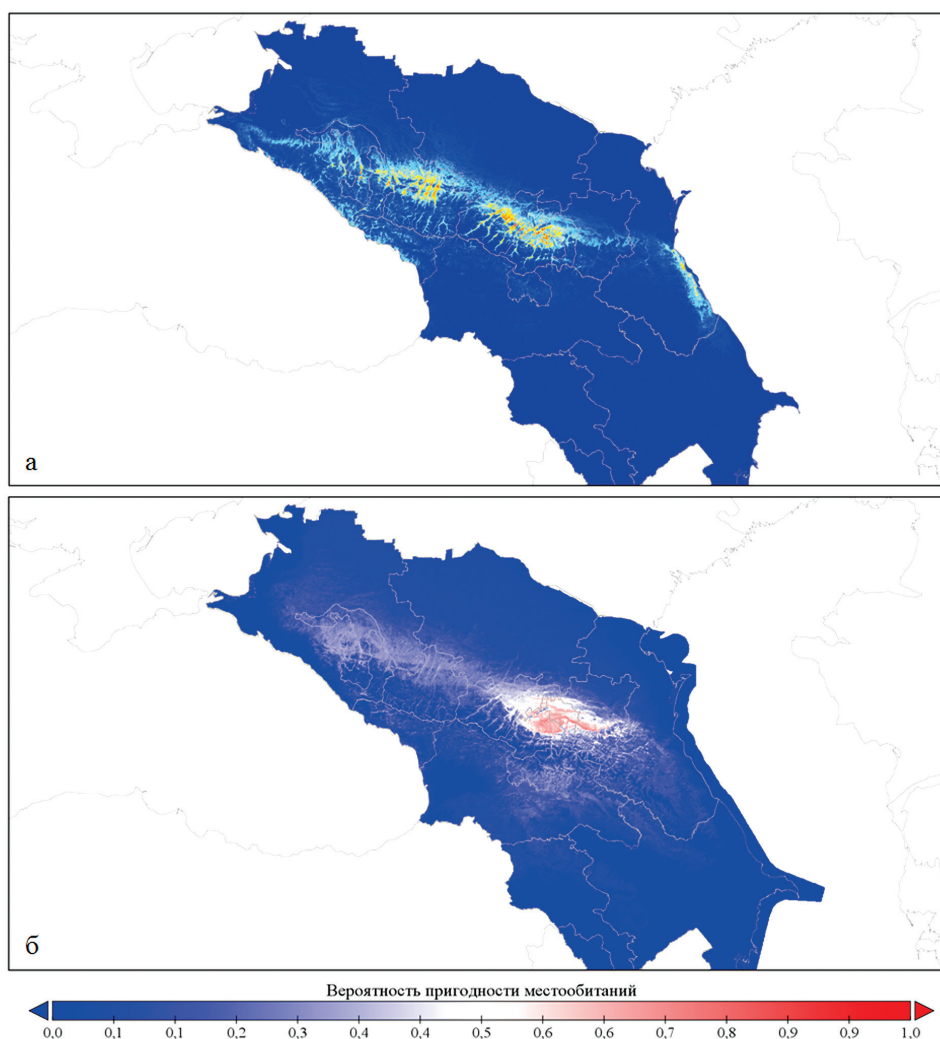


Рис. 5. Картограмма распределения пригодных для *A. artemisiifolia* (а) и *A. trifida* (б) мест произрастания на Кавказе к 2050 г. с учётом климатических изменений по сценарию RCP 2.6 (модель IPSL-CM5). 0–0.4 – значения вероятности нахождения вида для непригодных мест произрастания, 0.5–0.8 и свыше 0.8 – соответственно вероятность для пригодных и оптимальных местообитаний.

увеличение площади потенциально пригодных по совокупности факторов местообитаний *A. trifida*. Территория с вероятностью обнаружения вида более 50% к 2050 г. может увеличиться в 9.78 раза и составить 3.5 тыс. км² (8.93% анализируемой территории), с вероятностью более 80% – в 11.78 раза (18.9 тыс. км², или 4.85% территории). Более высокая скорость захвата новых территорий *A. trifida*, возможно, обусловлена особенностями биологии и экологии вида: раннее весеннее прорастание, длительное цветение и плодоношение, более сжатый в целом онтогенез [Ситникова, 2013; Осертас, Морозова, 2014], способность произрастать в самых разнообразных типах антропогенных и естественных местообитаний (сырые пойменные луга, обочины дорог, пустыри, окрестности ферм, окраины полей и т. д.) [Абрамова, 2011, 2017].

Существенное увеличение к 2050 г. площади потенциально пригодных для *A. artemisiifolia* территорий произойдет в местах современного произрастания вида. Так, наиболее значительное расширение оптимальных для внедрения вида участков возможно на Центральном и Восточном Кавказе (Кабардино-Балкария, Северная Осетия, Ингушетия, частично Карачаево-Черкесия), пригодных и оптимальных территорий – на Западном Кавказе (Карачаево-Черкесия, Краснодарский край, Адыгея), пригодных местообитаний с вероятностью обнаружения вида 50–80% – в пределах Ставропольского края, Чечни, Дагестана и Республики Абхазия. В меньшей степени выражена динамика ареала вида в Закавказье. Следует отметить явное увеличение площади оптимальных местообитаний *A. artemisiifolia* в высокогорных районах Кабардино-Балкарии, Северной Осетии, Ингушетии.

Для *A. trifida* к 2050 г. на фоне климатических изменений возможен захват новых обширных территорий с формированием центра ареала (центра обилия) в границах Кабардино-Балкарии, Северной Осетии, Ингушетии и Чеченской Республики, где вероятность обнаружения вида составит более 80% на значительной площади от равнинной зоны до высокогорий. Существенно увеличится пло-

щадь потенциально пригодных, в том числе оптимальных местообитаний на Западном Кавказе, включая побережье Чёрного моря и горные районы Карачаево-Черкесии, Краснодарского края, Адыгеи, Абхазии. Прогнозируется расширение границ ареала *A. trifida* в северном (Ставропольский край) и южном (Грузия, Азербайджан) направлениях.

Исходя из известных эколого-биологических особенностей *A. artemisiifolia* и *A. trifida* (чувствительность побегов к воздействию заморозков в весенне-осенний период, гибель семян при промерзании [Резник, 2009; Лучинский, Маковеев, 2011; Ситникова, 2013; Есипенко, 2015]) и установленных зависимостей от биоклиматических параметров, подобное расширение ареала обоих видов объясняется вероятным увеличением температурных показателей в районе исследований.

Заключение

Основными абиотическими факторами, при комплексном воздействии с другими параметрами среды, определяющими распространение *A. artemisiifolia* на Кавказе, являются поток приходящей солнечной энергии в январе и уклон местности (не более 17.5°); меньшее влияние оказывают скорость ветра в январе и значения нормализованного вегетационного индекса в летнее время. Для *A. trifida* основные ограничивающие факторы – поток приходящей солнечной энергии в декабре и скорость ветра в феврале. Приемлемые для видов значения потока приходящей солнечной энергии и скорости ветра в зимнее время, вероятно, обеспечивают поддержание благоприятного для перезимовки семян температурного режима и возможность возобновления популяций в последующий вегетационный сезон.

В настоящее время центр ареала *A. artemisiifolia* на Кавказе расположен в границах Кабардино-Балкарии, Северной Осетии, Ингушетии, восточных районов Карачаево-Черкесии; высока вероятность обнаружения вида также по побережью Чёрного моря (Краснодарский край, Абхазия). Общая площадь потенциально пригодных для вида местообитаний в регионе составляет 10 394.36 км², из которых 4006.8

км² оптимальны для произрастания. Потенциальный ареал *A. trifida* на Кавказе в настоящее время охватывает значительно меньшую территорию (3561.07 км² в целом, 1605.37 км² оптимальных местообитаний) в границах Северной Осетии, Кабардино-Балкарии, Ингушетии и Чечни. В то же время для обоих видов с вероятностью 80–100% возможно проникновение по речным долинам в среднегорные и высокогорные районы.

В соответствии с прогнозируемыми тенденциями климатических изменений (наиболее оптимистичным вариантом изменения концентрации парниковых газов RCP 2.6, принятым МГЭИК при подготовке Пятого доклада) к 2050 г. на Кавказе произойдёт расширение площади потенциально пригодных и оптимальных для *A. artemisiifolia* местообитаний соответственно в 1.95 и 2.48 раза, для *A. trifida* – в 9.78 и 11.78 раза. Прогнозируемое изменение температурных показателей приземного слоя воздуха приведёт к массовому распространению *A. artemisiifolia* от равнинных до высокогорных районов в Кабардино-Балкарии, Северной Осетии, Ингушетии с вероятностью обнаружения вида более 80%. На территории Чеченской Республики, Дагестана, Абхазии и Ставропольского края существенно расширится площадь пригодных местообитаний с вероятностью обнаружения вида 50–80%. В меньшей степени выражена динамика ареала вида в Закавказье. Для *A. trifida* к 2050 г. возможен захват новых обширных территорий по всему району исследований, включая территорию Ставропольского края на севере, Грузии и Азербайджана на юге, Краснодарского края и Чеченской Республики соответственно на западе и востоке. Как и для *A. artemisiifolia*, для *A. trifida* прогнозируется массовое проникновение в высокогорные районы Кавказа.

Учитывая высокую потенциальную способность к распространению *A. artemisiifolia* и *A. trifida*, представленный прогноз климатогенной динамики ареалов этих видов, вероятнее всего, будет соответствовать реальной картине изменения границ их распространения на Кавказе. В то же время целесообразно проведение дальнейших наземных мониторинговых исследова-

ний для отслеживания текущей динамики ареала *A. artemisiifolia*, *A. trifida*. Необходимо принятие мер по ограничению распространения представителей рода *Ambrosia* в горные районы, среди которых – популяризация знаний в области данной проблемы среди местного населения.

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 животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Акатова Т.В., Акатов В.В. Распространение адвентивных видов растений в Кавказском заповеднике // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. 2013. Вып. 20. С. 84–109.
- Акатова Т.В., Акатов В.В., Ескина Т.Г., Загурная Ю.С. О распространении некоторых инвазивных видов травянистых растений на Западном Кавказе // Экологический вестник Северного Кавказа. 2009. Т. 5. № 2. С. 41–50.
- Абрамова Л.М. Классификация сообществ с инвазивными видами на Южном Урале. I. Сообщества с участием видов рода *Ambrosia* L. // Растительность России. 2011. № 19. С. 3–28.
- Абрамова Л.М. Распространение инвазионных видов рода *Ambrosia* L. на Южном Урале (Республика Башкортостан) // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 7. С. 3–12.
- Васильев Д.С. Амброзия полыннолистная и меры борьбы. Краснодар: Кн. изд-во, 1958. 84 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Глубшева Т.Н., Карпушина Е.Н. Аллелопатия амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) // Научные ведомости Белгородского государственного университета. 2009. № 9(2). С. 5–9.

- Димитриев А.В., Абрамов Н.В., Минизон И.Л., Папченков В.Г., Пузырёв А.Н., Раков Н.С., Силаева Т.Б. О распространении *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) в Волжско-Камском регионе // Ботанический журнал. 1994. Т. 79. № 1. С. 79–83.
- Есипенко Л.П. Формирование консортных связей в системе фитофаг – хозяин на примере адвентивных организмов *Zygogramma suturalis* (F.) (Coleoptera, Chrysomelidae), *Tarachidia candefacta* Hübner (Lepidoptera, Noctuidae) и *Ambrosia artemisiifolia* L. (Ambrosiaceae, Asteraceae) в условиях Юга России и Российского Дальнего Востока. Автореф. дис. ... д. б. н. Краснодар, 2015. 43 с.
- Ефимова В.А., Комжа А.Л., Попов К.П. Новые находки адвентивных растений на Центральном Кавказе // Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 3. С. 149–153.
- 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., Макаев А.В. Сорняк амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia*) в посевах подсолнечника // Научный журнал КубГАУ. 2011. № 69(05). С. 179–187.
- Макаева А.З., Оказова З.П. Флористический состав сорных растений посевов кукурузы в лесостепной зоне Чеченской Республики // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 6. С. 507.
- Москаленко Г.П. Карантинные сорные растения России. М.: Росгоскарантин, 2001. 280 с.
- Никитин В.В. Сорные растения флоры СССР. М.: Наука, 1983. 455 с.
- Осертак Г.А., Морозова Е.В. Карантинные растения (сорняки). Хвойная, 2014. 48 с.
- Пицунда-Миоссерский заповедник / Под ред. С.М. Бебрия. М.: Агропромиздат, 1987. 190 с.
- 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, Хляп Л.А. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Ситникова Н.В. Карантинные сорные растения: Учеб. пособие. Казань: Казанский федеральный университет, 2013. 150 с.
- Терёхина Т.А. Карантинные сорные растения Южной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Мат. XIV Международ. научно-практич. конф. Барнаул: Изд-во Алтайского государственного университета, 2015. С. 41–46.
- Толстикова Т.Н., Еднич Е.М., Куашева Д.А. Представители семейства Asteraceae в урбанофлоре Майкопа // Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг. Мат. II Международ. научно-практич. конф. Майкоп: Изд-во Адыгейского государственного университета, 2015. С. 125–130.
- Чадаева В.А., Шхагапсоева К.А., Цепкова Н.Л., Шхагапсоев С.Х. Мониторинг распространения *Ambrosia artemisiifolia* L. в луговых фитоценозах Кабардино-Балкарской Республики (Центральный Кавказ) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 130–140.
- 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.
- Baldwin R.A. Use of maximum entropy modeling in wildlife research. Entropy. 2009. Vol. 11, Iss. 4. P. 854–866.
- Buckley A. Understanding curvature rasters (Электронный документ). 2010 // (<https://blogs.esri.com/esri/arcgis/2010/10/27/understanding-curvature-rasters>). Проверено 10.08.2019.
- Dgebuadze Yu.Yu. Invasions of alien species in Holarctic: Some results and perspective of investigations // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5, Issue 2. P. 61–64.
- Dong H., Li Y., Wang Q., Yao G. Impacts of invasive plants on ecosystems in natural reserves in Jiangsu of China // Russian Journal of Ecology. 2011. Vol. 42, Issue 2. P. 133–137.
- 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.
- Elith J., Leathwick J.R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 2009. Vol. 40. P. 677–697.
- Fifth Assessment Report (AR5). (Электронный документ). 2014. // (<https://www.ipcc.ch/report/ar5/syr/>). Проверено 07.06.2019.
- Gentili R., Asero R., Caronni S., Guarino M., Montagnani Ch., Mistrello G., Citterio S. *Ambrosia artemisiifolia* L. temperature-responsive traits influencing the prevalence and severity of pollinosis: a study in controlled conditions // BMC Plant Biology. 2019. Vol. 19. P. 155.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2005. Vol. 25. P. 1965–1978.
- IPSL-CM5 (IPSL Earth System Model for the 5th IPCC report). 2015 (Электронный документ) // (<https://portal.enes.org/models/earthsytem-models/ipsl/ipslesm>). Проверено 10.08.2019.
- Lamsal P., Kumar L., Aryal A. et al. Invasive alien plant species dynamics in the Himalayan region under climate change // Ambio. 2018. Vol. 47, Issue 6. P. 697–710.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutso M., Ess F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Nastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Gradow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. // Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends,

- geographical patterns and research needs. 2008. Vol. 80. P. 101–149.
- Moore I.D., Grayson R.B., Ladson A.R. Digital terrain modelling: a review of hydrological, geomorphological, and biological applications // *Hydrological processes*. 1991. Vol. 5, Issue 1. P. 3–30.
- Panda R.M., Behera M.D. Assessing harmony in distribution patterns of plant invasions: a case study of two invasive alien species in India // *Biodiversity and Conservation*. 2018. Vol. 27, Issue 11. P. 1–14.
- Pauchard A., Milbau A., Albiñá 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.
- Pauchard A., Shea K. Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales // *Biological Invasions*. 2006. Vol. 8, Issue 3. P. 399–413.
- Ramirez C.E., Macías G.C. Limited options for native goodeid fish simultaneously confronted to climate change and biological invasions // *Biological Invasions*. 2015. Vol. 17, Issue 1. P. 245–256.
- Sheppard A.W., Shaw R.H., Sforza R. Top 20 environmental weeds for classical biological control in Europe: a review of opportunities, regulations and other barriers to adoption // *Weed. Res.* 2006. Vol. 46. P. 92–117.
- Shuai F., Lek S., Li X., Zhao T. Biological invasions undermine the functional diversity of fish community in a large subtropical river // *Biological Invasions*. 2018. Vol. 20, Issue 10. P. 2981–2996.
- Studley H., Weber K.T. Comparison of image resampling techniques for satellite imagery // *Final Report: Assessing Post-Fire Recovery of Sagebrush-Steppe Rangelands in Southeastern Idaho*. 2011. P. 185–196.
- Terauds A., Chown S.L., Morgan F., Peat H.J., Watts D.J., Keys H., Convey P., Bergstrom D.M. Conservation biogeography of the Antarctic // *Divers Distrib.* 2012. Vol. 18. P. 726–741.
- Zevenbergen L.W., Thorne C.R. Quantitative analysis of land surface topography // *Earth surface processes and landforms*. 1987. Vol. 12, Issue 1. P. 47–56.

SPATIAL MODELING OF THE RANGE AND LONG-TERM CLIMATOGENIC DYNAMICS OF *AMBROSIA* L. SPECIES IN THE CAUCASUS

© 2019 Pshegusov R.H.^{a,*}, Chadaeva V.A.^{a,**}, Komzha A.L.^{b,***}

^a A.K. Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Sciences
Nalchik 360051; Russia;

^b North Ossetian State Nature Reserve, Alagir 363245; Russia;

e-mail: *p_rustem@inbox.ru; **balkarochka0787@mail.ru; ***alkomzha@yandex.ru

The main limiting factors for living of *Ambrosia artemisiifolia* L. in the Caucasus are the incoming solar energy flux in January (5250–5950 kJm⁻²day⁻¹) and slope (0–17.5°). The limiting factors for *A. trifida* L. are wind speed in February (2–2.4 m/s) and the incoming solar energy flux in December (4400–4800 kJm⁻²day⁻¹). In accordance with the predicted trends of climate change by 2050, it is possible to expect the expansion of the total area of potentially suitable for the species habitats by 1.95 (*A. artemisiifolia*) and 9.78 (*A. trifida*) times (20295.29 and 20295.29 km²). At that, the area of optimal habitats may increase by 2.48 and 11.78 times, respectively (9932.73 and 18914.11 km²), including the mountainous areas.

Key words: *Ambrosia*, geographic information systems, invasion, the Caucasus, MaxEnt.

Приложение

Используемые в анализе GPS-координаты мест произрастания *A. artemisiifolia*:

43°76'87" с. ш., 43°36'57" в. д.; 43°76'04" с. ш., 43°37'05" в. д.; 43°66'65" с. ш., 43°41'02" в. д.;
 43°78'82" с. ш., 43°15'81" в. д.; 43°76'79" с. ш., 43°28'24" в. д.; 43°73'56" с. ш., 42°96'68" в. д.;
 43°85'59" с. ш., 43°13'81" в. д.; 43°81'46" с. ш., 43°12'03" в. д.; 43°45'82" с. ш., 42°99'79" в. д.;
 43°46'18" с. ш., 42°99'16" в. д.; 43°22'90" с. ш., 42°65'56" в. д.; 43°22'99" с. ш., 42°65'27" в. д.;
 43°25'55" с. ш., 42°63'96" в. д.; 43°25'88" с. ш., 42°64'19" в. д.; 43°25'66" с. ш., 42°51'54" в. д.;
 43°63'82" с. ш., 43°54'95" в. д.; 43°65'14" с. ш., 43°52'00" в. д.; 43°22'72" с. ш., 43°55'97" в. д.;
 43°78'26" с. ш., 42°96'24" в. д.; 43°39'77" с. ш., 42°92'22" в. д.; 43°10'95" с. ш., 43°14'73" в. д.;
 43°66'42" с. ш., 44°01'83" в. д.; 43°82'76" с. ш., 43°80'26" в. д.; 43°48'06" с. ш., 44°10'01" в. д.;
 43°57'39" с. ш., 43°74'55" в. д.; 43°35'85" с. ш., 43°93'10" в. д.; 44°17'31" с. ш., 40°10'42" в. д.;
 43°39'39" с. ш., 39°39'26" в. д.; 43°33'31" с. ш., 39°49'20" в. д.; 43°38'42" с. ш., 39°44'12" в. д.;
 45°12'44" с. ш., 39°40'52" в. д.; 44° 49'06" с. ш., 38°23'07" в. д.; 44°36'37" с. ш., 40°06'13" в. д.;
 45°00'04" с. ш., 37°13'07" в. д.; 43°05'11" с. ш., 40°48'09" в. д.; 44°17'31" с. ш., 40°10'43" в. д.;
 44°53'45" с. ш., 37°57'50" в. д.; 42°58'30" с. ш., 41°04'42" в. д.; 43°01'32" с. ш., 40°57'38" в. д.;
 44°09'93" с. ш., 43°00'72" в. д.; 44°76'57" с. ш., 42°00'22" в. д.; 42°70'60" с. ш., 47°62'923" в. д.;
 42°92'97" с. ш., 47°45'05" в. д.; 43°01'60" с. ш., 47°24'72" в. д.; 44°08'86" с. ш., 40°01'63" в. д.;
 43°99'42" с. ш., 40°13'63" в. д.; 43°88'43" с. ш., 40°71'74" в. д.; 43°93'55" с. ш., 40°68'46" в. д.;
 43°17'70" с. ш., 45°23'28" в. д.; 43°24'43" с. ш., 45°30'85" в. д.; 43°17'39" с. ш., 46°03'23" в. д.;
 43°08'54" с. ш., 45°89'06" в. д.; 43°25'95" с. ш., 44°97'713" в. д.; 43°29'045" с. ш., 46°67'42" в. д.;
 42°98'74" с. ш., 47°44'26" в. д.; 44°23'97" с. ш., 42°02'52" в. д.; 43°29'24" с. ш., 41°62'95" в. д.;
 43°44'26" с. ш., 41°74'64" в. д.; 43°46'17" с. ш., 44°39'13" в. д.; 43°20'00" с. ш., 44°24'44" в. д.;
 43°19'040" с. ш., 44°12'45" в. д.; 43°16'01" с. ш., 44°16'12" в. д.; 43°08'05" с. ш., 44°25'20" в. д.;
 43°12'56" с. ш., 44°23'44" в. д.; 43°13'11" с. ш., 44°20'51" в. д.; 43°07'35" с. ш., 44°27'36" в. д.;
 43°09'13" с. ш., 44°23'56" в. д.; 43°09'40" с. ш., 44°24'24" в. д.; 43°12'06 " с. ш., 44°23'40" в. д.;
 43°07'09" с. ш., 44°30'58" в. д.; 43°09'28" с. ш., 44°21'11" в. д.; 43°04'00" с. ш., 44°27'28" в. д.;
 43°04'26" с. ш., 44°28'03" в. д.; 42°59'55" с. ш., 44°23'08" в. д.; 42°53'47" с. ш., 43°42'13" в. д.;
 43°00'30" с. ш., 43°47'55" в. д.; 42°47'43" с. ш., 44°00'25" в. д.; 42°49'32" с. ш., 44°12'35" в. д.;
 42°47'34" с. ш., 43°55'22' в. д.; 42°49'07" с. ш., 44°15'20" в. д.; 42°49'16" с. ш., 44°14'26" в. д.;
 42°55'26" с. ш., 44°28'03" в. д.; 42°50'26" с. ш., 44°30'43" в. д.; 42°47'28" с. ш., 44°37'56" в. д.;
 43°01'59" с. ш., 44°45'25" в. д.

Используемые в анализе GPS-координаты мест произрастания *A. trifida*:

43°27'31" с. ш., 44°01'89" в. д.; 43°25'84" с. ш., 44°01'11" в. д.; 44°09'92" с. ш., 43°00'77" в. д.;
 44°63'65" с. ш., 40°08'38" в. д.; 44°62'19" с. ш., 40°16'32" в. д.; 43°17'012" с. ш., 40°33'78" в. д.;
 43°14'67" с. ш., 45°75'75" в. д.; 43°14'73" с. ш., 45°24'94" в. д.; 43°22'29" с. ш., 45°06'38" в. д.;
 43°17'31" с. ш., 46°03'27" в. д.; 43°08'54" с. ш., 45°89'07" в. д.; 43°47'15" с. ш., 44°39'02" в. д.;
 43°11'19" с. ш., 44°01'18" в. д.; 43°16'05" с. ш., 44°16'06" в. д.; 43°16'05" с. ш., 44°17'22" в. д.;
 43°17'17" с. ш., 44°29'00" в. д.; 43°13'10" с. ш., 44°23'20" в. д.; 43°14'10" с. ш., 44°20'17" в. д.;
 43°13'10" с. ш., 44°20'50" в. д.; 43°12'14" с. ш., 44°23'30" в. д.; 43°11'45" с. ш., 44°32'42" в. д.;
 43°03'20" с. ш., 44°47'36" в. д.; 43°09'28" с. ш., 44°21'11" в. д.; 43°00'46" с. ш., 44°38'46" в. д.;
 43°03'20" с. ш., 44°38'37" в. д.; 43°04'05" с. ш., 44°37'07" в. д.; 43°04'33" с. ш., 44°39'42" в. д.;
 43°02'21" с. ш., 44°41'59" в. д.; 43°00'58" с. ш., 44°13'28" в. д.; 43°05'25" с. ш., 44°20'35" в. д.;
 43°10'44" с. ш., 44°17'39" в. д.; 42°48'59" с. ш., 44°15'00" в. д.