

МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ ВИДОВ РОДА *GALINSOGA* RUIZ ET PAV. В ГРАНИЦАХ НАТИВНОГО И КАВКАЗСКОЙ ЧАСТИ ИНВАЗИОННОГО АРЕАЛОВ

© 2022 Пшегусов Р.Х.*, Чадаева В.А.**

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

Поступила в редакцию 09.03.2021. После доработки 12.01.2022. Принята к публикации 03.02.2022

Адаптации, выработанные *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora* в тропическом климате горных районов Мексики, во многом определяют характер и масштабы прогнозируемого распространения этих видов на Кавказе. Основным фактором, определяющим потенциальное распространение *G. quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе (82 и 48% вклада в построение моделей Maxent), является комплексный фактор влагообеспеченности. В распространении *G. parviflora* значимую роль играют также температурные и орографические предикторы ENVIREM. Центр прогнозируемого ареала *G. quadriradiata* расположен в условиях влажного климата Черноморского побережья, *G. parviflora* – в относительно влагообеспеченных предгорных и среднегорных районах Западного Кавказа. Наименьшая вероятность обнаружения обоих видов прогнозируется в равнинных (степных) районах и в условиях засушливого климата Восточного Кавказа. Инвазионный потенциал *G. quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе схожий: высокая степень перекрытия (Schoener's D = 0.76) и одинаковая ширина (Levins' B – 0.91 и 0.92) экологических ниш, их визуальное наложение в ортогональном пространстве анализируемых экологических факторов. Отличия потенциального пространственного распределения видов на Кавказе связаны с их биологическими особенностями (большая или меньшая чувствительность к водному и температурному режимам, орографическим факторам).

Ключевые слова: *Galinsoga*, экологические ниши, инвазия, моделирование, Кавказ, ENVIREM, Maxent.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-107-122

Введение

Выявление факторов, способствующих распространению чужеродных видов, важно для понимания общих закономерностей их пространственного распределения, обозначения наиболее уязвимых к инвазиям территорий, управления инвазионным процессом. Современный прогресс в данном направлении достигнут в том числе благодаря всё более широкому применению методов прогнозирования потенциальной пригодности местообитаний, таких как моделирование экологических ниш ENM (Ecological niche modeling). Методы ENM, одни из наиболее эффективных для оценки пространственно-временного распределения видов [Franklin, 2010; Zurell, Engler, 2019], нацелены на выявление факторов среды, характеризующих экологические ниши видов, тем самым определяя пространственное распределение подходящих для них местообитаний [Chefaoui et al., 2015; Sillero,

Barbosa, 2021; и др.]. На основе машинного обучения и статистической обработки данных осуществляется соотнесение наблюдений видов в природе (точек присутствия) и характеристик местообитаний (экологических предикторов), что позволяет выявить основные экологические детерминанты ареалов и составить карты потенциального распределения видов в пространстве и времени [Zurell, Engler, 2019]. Моделирование экологических ниш чужеродных видов растений применяют для оценки их потенциального распространения [Qin et al., 2015; Bowen, Stevens, 2020; и др.], прогнозирования динамики пригодности местообитаний на фоне климатических изменений [Banerjee et al., 2019; Thakuri et al., 2019; Shabani et al., 2020; и др.], для выявления коридоров инвазий и наиболее уязвимых территорий [Li et al., 2017; Yan et al., 2019].

При моделировании ареалов зачастую более предпочтительными являются методы

ENM, работающие с данными только о присутствии видов в анализируемом пространстве, в отличие от методов, использующих также данные о местообитаниях, где подтверждено отсутствие видов [Elith et al., 2006; Thakuri et al., 2019; Sillero, Barbosa, 2021; и др.]. Эффективным методом моделирования распределения видов только по присутствию является Maxent (Maxent software for species habitat modeling, version 3.4.1.), позволяющий построить точные прогнозные модели [Elith et al., 2006; Dube et al., 2015; Komori, Eguchi, 2019; и др.]. Основанный на теории максимальной энтропии, Maxent оценивает распределение вероятностей обнаружения видов по распределениям значений свойств среды, аналогичным для местообитаний, в которых найдены виды. Местообитания, определённые с наибольшей вероятностью обнаружения видов, считаются наиболее пригодными. Эффективность метода Maxent в прогнозировании потенциальной среды обитания чужеродных видов подтверждена результатами многочисленных исследований [Moreno-Amat et al., 2015; Dai et al., 2020; Dedeke et al., 2020; и др.].

Одним из развивающихся направлений является прогнозирование распределения видов в новой географической области по результатам анализа их экологических ниш в границах нативного ареала [Peterson, 2004; Ebeling et al., 2008; Wang et al., 2008; Qin et al., 2015; Banerjee et al., 2019; Bowen, Stevens, 2020; и др.]. Этот подход основан на гипотезе пространственно-временного консерватизма экологической ниши как устойчивого набора условий, в которых возможно долгосрочное самоподдержание популяций вида. Следовательно, популяции чужеродных видов могут длительно существовать только в тех районах, которые по экологическим условиям соответствуют их местообитаниям в границах нативного ареала [Peterson, 2004]. Данная гипотеза подтверждена рядом исследований [Ebeling et al., 2008; Petitpierre et al., 2012; и др.], однако существуют доказательства дифференциации (сдвига, расширения) экологических ниш видов в новой географической зоне по причинам их адаптации, изменения биотических связей и т. п. [Keane, Crawley, 2002;

Wang et al., 2008; Duncan et al., 2009; Atwater et al., 2018; Banerjee et al., 2019]. Поэтому применение методов ENM для прогнозирования распределения чужеродных видов путём экстраполяции их присутствия в границах нативного ареала на новый географический ареал без проверки консерватизма экологической ниши может привести к недооценке или переоценке масштабов потенциального распространения видов [Elith et al., 2010].

Исследования соответствия экологических ниш в нативном и инвазионном ареалах особенно актуальны в отношении широко распространённых видов, вторичный ареал которых охватывает несколько континентов, в том числе регионы с высоким биологическим разнообразием [Banerjee et al., 2019]. Одним из таких регионов является Кавказская горная страна, для которой, как и во многих горных регионах мира [Pollnac et al., 2012; Barros, Pickering, 2014; Alexander et al., 2016; и др.], отмечается активное распространение чужеродных видов растений вдоль высотного градиента. При этом исследования закономерностей распространения чужеродных видов растений на Кавказе с применением методов ENM крайне немногочисленны [Файвуш, Таманян, 2011; Егюшин, 2016; Пшегусов и др., 2019].

Широко распространёнными в мировом масштабе, в том числе и на Кавказе, являются симпатрические однолетние представители рода *Galinsoga* Ruiz et Pav. – *Galinsoga quadriradiata* Ruiz & Pav. (галинсога четырёхлучевая) и *G. parviflora* Cav. (г. мелкоцветковая). Нативный ареал обоих видов связан с горными районами Мексики, инвазионный ареал охватывает регионы Южной и Северной Америки, многие страны Европы, Азии, Африки; *G. parviflora* распространена также в Австралии и Новой Зеландии [Самые опасные..., 2018]. Виды активно осваивают горные территории мира: горы Северо-Восточной Индии [Misra et al., 1998; Rai, Tripathi, 2011], район Циньлин-Башань в Китае [Liu et al., 2016], швейцарские Альпы [Becker et al., 2005] (*G. quadriradiata*); горы острова Ява [Santosa et al., 2020], юго-запад Китая [Zhang et al., 2019], Йеменские горы [El-Shabasy, Al-Gifri, 2019], северо-восток Индии [Rai,

Tripathi, 2011] (*G. parviflora*). На территории Российской Федерации *G. quadriradiata* встречается во флоре Хингано-Буреинской горной системы [Антонова и др., 2015], Алтайских [Artemov, Zyкова, 2019] и Уральских [Третьякова, 2011] гор, в горах Центрального [Кушхов, 1977], Восточного [Галушко, 1978] и Западного [Акатова и др., 2009] Кавказа. Верхняя высотная граница вида на южном макросклоне Большого Кавказа достигает 1035 м над ур. м., на северном – 1800–2100 м над ур. м. [Шагапсоев и др., 2018; Акатова, Акатов, 2019]. *G. parviflora* встречается в экосистемах Восточных Саян [Бойков и др., 2016], Урала [Третьякова, 2011], Алтайских гор [Эбель, 2008], во всех регионах Кавказа (с 1897 г. вид известен из окрестностей г. Владикавказ [Виноградова и др., 2010]). Верхняя высотная граница вида на южном макросклоне Большого Кавказа – 200 м над ур. м., на северном – 1400–2100 м над ур. м. [Шагапсоев и др., 2018; Акатова, Акатов, 2019]. Внедрение *G. quadriradiata* и *G. parviflora* в горные районы Кавказа в основном связано с переносом семян транспортным потоком, завозом со

строительными материалами и грунтом при ремонте дорог. Оба вида способны наносить существенный вред сельскому хозяйству и декоративному цветоводству в качестве сорных растений и переносчиков опасных видов нематод, насекомых и вирусов [Виноградова и др., 2010; Самые опасные..., 2018].

Цели исследования – оценить степень и характер дифференциации экологических ниш, сформированных в границах нативного и кавказской части инвазионного ареалов *G. quadriradiata* и *G. parviflora*; провести биоэкологическое моделирование пространственного распределения видов на Кавказе, выявить основные абиотические факторы, определяющие их распространение; сравнить инвазионный потенциал видов на Кавказе на основе анализа параметров их экологических ниш и особенностей прогнозируемого распространения.

Материал и методика

Область исследований инвазионного ареала *G. quadriradiata* и *G. parviflora* (около 441 тыс. км²) охватила Кавказскую горную страну

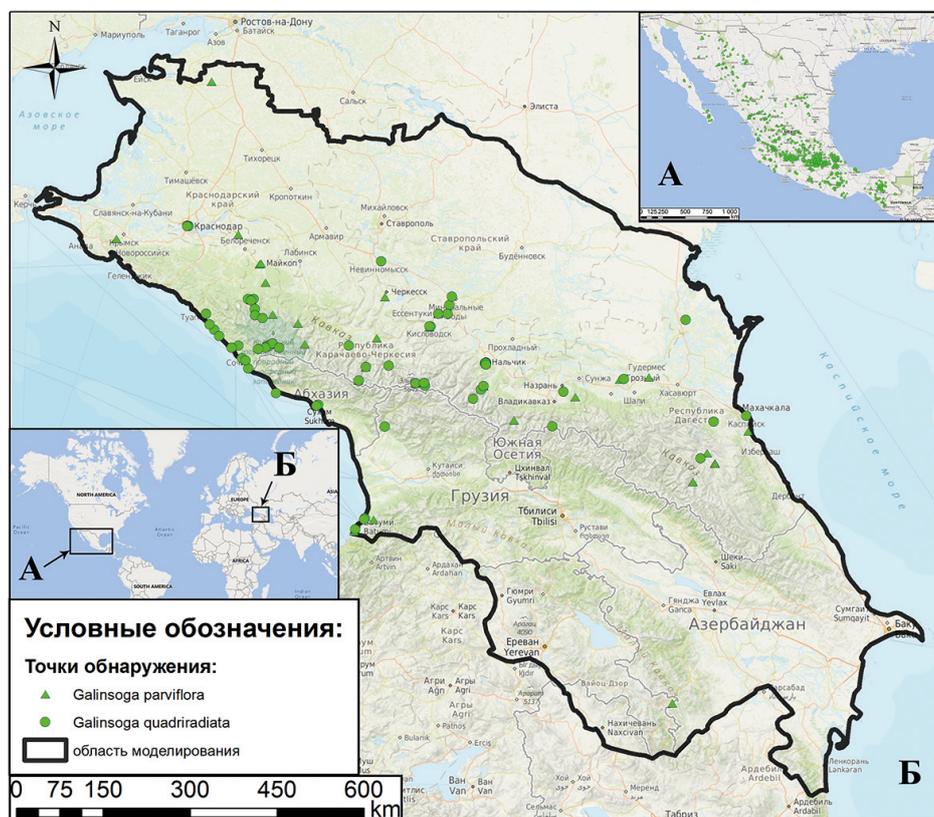


Рис. 1. Расположение и картосхема нативного (А – Мексика) и исследуемой части инвазионного (Б – Кавказ) ареалов *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora*.

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 Черноморскому побережью, на юге – по границам Грузии, Армении и Азербайджана с Турцией и Ираном (рис. 1).

Сбор и обработка исходных данных о распространении видов. В первичный анализ включены GPS-координаты 63 мест произрастания видов на Кавказе, выявленные в ходе полевых исследований 2015–2020 гг.

GPS-координаты мест произрастания *Galinsoga quadriradiata*:

43°15'27.1" с. ш., 42°30'45.9" в. д.
43°13'44.8" с. ш., 42°39'21.1" в. д.
43°04'45.9" с. ш., 43°24'11.9" в. д.
42°45'56.1" с. ш., 44°37'57.9" в. д.
43°42'38.7" с. ш., 40°17'21.0" в. д.
43°39'38.6" с. ш., 40°23'48.2" в. д.
44°05'50.6" с. ш., 40°00'57.5" в. д.
43°17'30.7" с. ш., 41°37'36.5" в. д.
43°39'45.1" с. ш., 40°10'55.7" в. д.
44°02'42.4" с. ш., 39°15'43.7" в. д.
43°18'25.0" с. ш., 45°44'21.6" в. д.
43°08'51.8" с. ш., 40°20'43.9" в. д.
44°01'34.2" с. ш., 40°01'11.0" в. д.
43°59'48.6" с. ш., 40°08'02.2" в. д.
43°00'10.3" с. ш., 40°58'30.5" в. д.
43°28'14.0" с. ш., 43°35'59.5" в. д.
43°15'39.2" с. ш., 42°38'36.5" в. д.
43°38'46.5" с. ш., 40°04'11.1" в. д.
43°47'31.6" с. ш., 39°27'40.2" в. д.
44°11'44.9" с. ш., 39°57'40.4" в. д.
44°14'20.7" с. ш., 43°04'15.0" в. д.
44°37'54.3" с. ш., 41°58'30.1" в. д.
42°49'13.4" с. ш., 47°07'54.3" в. д.
42°23'48.6" с. ш., 46°55'52.2" в. д.
43°09'47.7" с. ш., 44°48'05.4" в. д.
43°16'02.9" с. ш., 40°16'02.7" в. д.
43°36'27.3" с. ш., 43°19'18.3" в. д.
43°34'46.9" с. ш., 43°36'13.0" в. д.
43°19'29.5" с. ш., 43°37'25.8" в. д.
43°08'49.0" с. ш., 43°42'00.2" в. д.
43°14'26.4" с. ш., 43°40'26.2" в. д.
43°09'23.9" с. ш., 44°10'15.8" в. д.
43°04'16.6" с. ш., 44°38'19.6" в. д.

GPS-координаты мест произрастания *Galinsoga parviflora*:

43°15'27.1" с. ш., 42°30'45.9" в. д.
43°15'34.0" с. ш., 42°38'31.7" в. д.
43°13'30.6" с. ш., 43°34'01.4" в. д.
43°39'53.3" с. ш., 40°04'17.1" в. д.
43°42'00.9" с. ш., 40°47'22.7" в. д.
44°23'43.7" с. ш., 40°11'02.0" в. д.

44°02'11.3" с. ш., 40°17'47.6" в. д.
43°56'09.9" с. ш., 40°41'05.2" в. д.
44°36'01.4" с. ш., 40°05'38.1" в. д.
43°17'23.2" с. ш., 41°37'24.5" в. д.
43°18'08.5" с. ш., 45°40'48.0" в. д.
46°35'48.5" с. ш., 39°21'00.0" в. д.
44°52'48.1" с. ш., 37°52'14.9" в. д.
43°13'33.5" с. ш., 43°33'47.9" в. д.
43°30'47.9" с. ш., 39°52'09.8" в. д.
44°11'58.1" с. ш., 39°57'27.0" в. д.
43°19'37.2" с. ш., 46°07'45.9" в. д.
43°46'17.3" с. ш., 41°54'27.7" в. д.
43°53'35.4" с. ш., 42°43'24.8" в. д.
44°03'06.6" с. ш., 42°51'38.0" в. д.
42°42'43.3" с. ш., 47°40'24.2" в. д.
42°20'20.0" с. ш., 47°09'25.4" в. д.
43°05'59.6" с. ш., 44°59'19.7" в. д.
43°36'19.5" с. ш., 43°18'52.8" в. д.
43°31'25.3" с. ш., 43°33'17.7" в. д.
43°16'34.2" с. ш., 43°32'53.4" в. д.
43°17'04.1" с. ш., 43°39'21.7" в. д.
43°10'57.7" с. ш., 43°55'24.2" в. д.
43°02'02.8" с. ш., 44°13'54.6" в. д.
43°01'58.4" с. ш., 44°38'18.7" в. д.

Сведения о встречаемости исследуемых видов в границах нативного и кавказского ареалов получены также из Глобальной базы данных по биологическому разнообразию GBIF [2021] (табл. 1). Чтобы избежать чрезмерной подгонки модели и обеспечить достоверность статистического анализа, данные о встречаемости видов проверили на наличие дубликатов (функция `clean duplicate` пакета `ntbox` для языка программирования R [Osorio-Olvera et al., 2020]), в результате чего из анализа исключили координаты близко расположенных друг к другу местообитаний, оставив по одной точке в каждой ячейке сетки размером около 1 км².

Оценка и анализ экологических предикторов. В качестве основных предикторов, характеризующих экологические ниши и пространственное распределение исследуемых видов, использовали набор слоёв окружающей среды ENVIREM (ENVironmental Rasters for Ecological Modeling) [2021]. Набор включает две топографические и 16 биоклиматических переменных, в том числе содержащих информацию о процессах испарения с поверхности почвы и растительности [Title, Vemmels, 2018]. Связь слоёв ENVIREM с физиологическими процессами растений определяет целе-

Таблица 1. Используемые координатные данные о встречаемости *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora* в границах нативного и инвазионного ареалов

Виды	DOI из базы GBIF	Число точек из базы GBIF	Число точек по результатам полевых исследований	Всего точек в анализе
Нативный ареал (Мексика)				
<i>Galinsoga quadriradiata</i>	10.15468/dl.gjxnws	599	–	599
<i>Galinsoga parviflora</i>	10.15468/dl.d4f66f	1189	–	1189
Исследуемый инвазионный ареал (Кавказ)				
<i>Galinsoga quadriradiata</i>	10.15468/dl.hshjty	39	33	72
<i>Galinsoga parviflora</i>	10.15468/dl.yjuq6d	14	30	44

сообразность их использования для моделирования экологических ниш и прогнозирования ареалов растительных объектов.

При проверке гипотезы консерватизма экологических ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora* данные предикторов для точек присутствия видов в границах нативного и кавказской части инвазионного ареалов извлекали при помощи `rtbox`, после чего матрицу извлечённых значений анализировали методом главных компонент PCA в программе PAST 4.0 [Hammer et al., 2001]. Полученные собственные значения главных осей (факторов) PCA, объединяющих отобранные на основе некоррелированности и вклада в построение модели переменные ENVIREM, визуализировали в языке R при помощи библиотек `ggplot2`, `ggpubr`, `plotly`. С применением метода анализа ядерной плотности KDE (Kernel density estimation) экологические ниши были отображены в виде агломераций точек в ортогональном пространстве пар осей PCA, отражающих исходные экологические предикторы. Подобный подход позволил визуально сопоставить экологические ниши *G. quadriradiata* и *G. parviflora* при произрастании на Кавказе, а также между нативными и инвазионными ареалами.

Факторный анализ PCA применяли также при прогностическом моделировании распространения видов на Кавказе для оценки и устранения коллинеарности между исходными переменными ENVIREM, в целом характеризующими биоклиматические и орографические условия исследуемой территории. Факторные оценки четырёх первых ортогональных осей в последующем использовали в качестве слоёв для моделирования в Maxent.

Разработка и оценка моделей потенциального распределения видов. Для получения адекватной модели расчёт проводили с помощью автоматической функции `Auto(LQP)` по пяти повторностям (для достижения доли тестовых точек 20–25%), используя 1000 итераций по каждому пикселю всей анализируемой области. Качество полученных «моделей-кандидатов» оценивали по значениям информационного критерия Акаике для небольших выборок AICc (Akaike's information criterion corrected) и информационного критерия Байеса BIC (Bayesian information criterion), нацеленных на выбор моделей на основе компромисса между их сложностью и точностью. Кроме того, использовали показатель AUC (Area under the curve), отражающий результаты статистического анализа совпадения моделей, построенных по тестовым и тренировочным данным (оценка точности модели). Итоговые (оптимальные) модели в каждом случае отобраны по минимальным значениям показателей AICc и BIC при высоких значениях AUC.

Анализ реплицированных моделей Maxent (пакет ENMtools для языка R [Warren et al., 2010]) применяли также для количественного сравнения и оценки степени дифференциации экологических ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora* по показателям их ширины (Levins' B) и степени перекрытия (Schoener's D) [Levins, 1968; Schoener, 1968].

Результаты

Консерватизм и дифференциация экологических ниш. Основная изменчивость параметров окружающей среды (87.6%) в точках присутствия *G. quadriradiata* и *G.*

Таблица 2. Результаты факторного анализа переменных окружающей среды в точках присутствия *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora* в границах нативного и инвазионного ареалов

Переменные	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
annualPET, мм/год	0.48	0.53	0.66	0.14
aridityIndexThornthwaite	0.41	0.72	0.24	-0.02
climaticMoistureIndex	0.02	-0.92	0.04	-0.26
continentality, °C	-0.98	0.06	-0.15	0.06
embergerQ	0.26	-0.81	0.34	-0.18
growingDegDays0	0.32	0.01	0.94	0.02
growingDegDays5	0.39	0.04	0.91	0.01
maxTempColdestMonth, °C × 10	0.72	0.21	0.65	0.05
minTempWarmestMonth, °C × 10	-0.42	-0.23	0.83	0.00
monthCountByTemp10, месяцы	0.74	0.13	0.48	0.09
PETColdestQuarter, мм/месяц	0.81	0.29	0.47	0.08
PETDriestQuarter, мм/месяц	0.19	0.38	0.69	-0.15
PETseasonality, мм/месяц	-0.95	0.23	0.07	0.06
PETWarmestQuarter, мм/месяц	-0.08	0.66	0.62	0.23
PETWettestQuarter, мм/месяц	0.03	0.62	0.48	0.19
thermInd, °C	0.44	0.01	0.88	0.02
topoWet	-0.06	0.21	0.02	0.94
TRI	-0.08	-0.18	-0.01	-0.94
Собственные значения факторов	8.42	3.76	2.51	1.43
Доля объяснённой дисперсии, %	46.81	20.89	13.95	7.95

Примечание: полужирным шрифтом выделены факторные нагрузки с абсолютной величиной более 0.7; названия и единицы измерения переменных ENVIREM приведены по [Title, Vemmels, 2018].

parviflora в границах нативного и инвазионного ареалов объясняется первыми четырьмя факторами (осями) PCA с собственными значениями выше единицы. Анализ факторных нагрузок показал, что первую главную ось (около 47% дисперсии переменных) в основном формируют пять предикторов (табл. 2).

Три из них непосредственно связаны с температурой приземного слоя атмосферы: continentality – индекс континентальности, отражающий амплитуду годового колебания температуры; maxTempColdestMonth – максимальная температура самого холодного месяца; monthCountByTemp10 – число месяцев, в течение которых средняя температура воздуха превышает 10 °C. Две высококоррелированные переменные первой оси характеризуют потенциальную эвапотранспирацию (показатель максимального количества влаги, испаряемой растениями за единицу времени

с единицы эталонной поверхности при отсутствии дефицита влаги): PETColdestQuarter – среднемесячное значение показателя для самого холодного квартала и PETseasonality – сезонность потенциальной эвапотранспирации. Эвапотранспирация зависит от притока солнечной радиации, температуры воздуха и скорости ветра, способствующих транспирации растений, а также от частоты осадков в регионе [Allen et al., 1998].

Основные переменные второго фактора характеризуют водный режим исследуемых территорий: aridityIndexThornthwaite – индекс аридности климата Торнтвейта; climaticMoistureIndex – индекс относительной влажности и засушливости климата; embergerQ – плувиотермический коэффициент Эмбергера, разработанный для дифференциации климата средиземноморского типа (связан с показателями годовой потен-

циальной эвапотранспирации и экстремальной годовой термической амплитуды).

Третий фактор PCA объединяет четыре температурных показателя: *growingDegDays0* и *growingDegDays5* – сумма среднемесячной температуры за месяцы со средней температурой выше, соответственно, 0 и 5 °С, умноженная на число дней; *minTempWarmestMonth* – минимальная температура самого тёплого месяца; *thermInd* – индекс компенсированной термичности (зависит от суммы среднегодового диапазона температур, минимальной и максимальной температур самого холодного месяца). На четвёртую ось PCA приходятся орографические параметры: TRI (Topographic Ruggedness Index) – индекс неровности местности, характеризующий локальную вертикальную расчленённость рельефа [Riley et al., 1999]; *topoWet* – топографический индекс влажности, используемый при изучении влажности субстратов в разных частях склонов и оползневой опасности в горах [Gruber, Peckham, 2009].

Визуализация экологических ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora* с применением метода KDE позволяет судить об их дифференциации по первому главному фактору PCA при освоении видами нового географического пространства (рис. 2, 3). Вместе с тем, по второй, третьей и четвёртой осям PCA (параметры соответственно водного, температурного режимов и орографии исследуемых районов) наблюдается значительное перекрытие экологических ниш обоих видов между их нативным и инвазионным ареала-

ми. При этом диапазон значений орографических переменных в точках присутствия видов на Кавказе шире, чем в нативной части их ареалов.

В пользу слабого перекрытия экологических ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora* между их нативным и инвазионным ареалами свидетельствуют крайне низкие (согласно [Rödder, Engler, 2011]) значения индекса Шёнера (Schoener's D) (табл. 3).

При распространении *G. quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе наблюдается выраженное перекрытие их экологических ниш по всем четырём осям PCA (рис. 4).

На схожесть инвазионного потенциала видов при освоении нового географического пространства указывают также значительная степень перекрытия их экологических ниш на Кавказе по показателю Schoener's D (0.76) и практически одинаковые значения показателя ширины ниш Levins' B (0.91 и 0.92).

Прогнозируемое распространение *G. quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе.

В результате пяти репликаций Maxent для каждого исследуемого вида построены пять моделей потенциального распределения на Кавказе. Анализ сложности и точности полученных моделей с использованием показателей AICc, BIC и AUC позволил выделить наиболее оптимальные из них (табл. 4).

Таблица 3. Значения индексов перекрытия (Schoener's D) и ширины (Levins' B) экологических ниш *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora*

Индексы	Виды и их ареалы	Значения индексов
Schoener's D	<i>G. quadriradiata</i> (нативный × инвазионный)	0.02
	<i>G. parviflora</i> (нативный × инвазионный)	0.04
	<i>G. quadriradiata</i> (нативный) × <i>G. parviflora</i> (нативный)	0.80
	<i>G. quadriradiata</i> (инвазионный) × <i>G. parviflora</i> (инвазионный)	0.76
Levins' B	<i>G. quadriradiata</i> (нативный)	0.88
	<i>G. parviflora</i> (нативный)	0.90
	<i>G. quadriradiata</i> (инвазионный)	0.91
	<i>G. parviflora</i> (инвазионный)	0.92

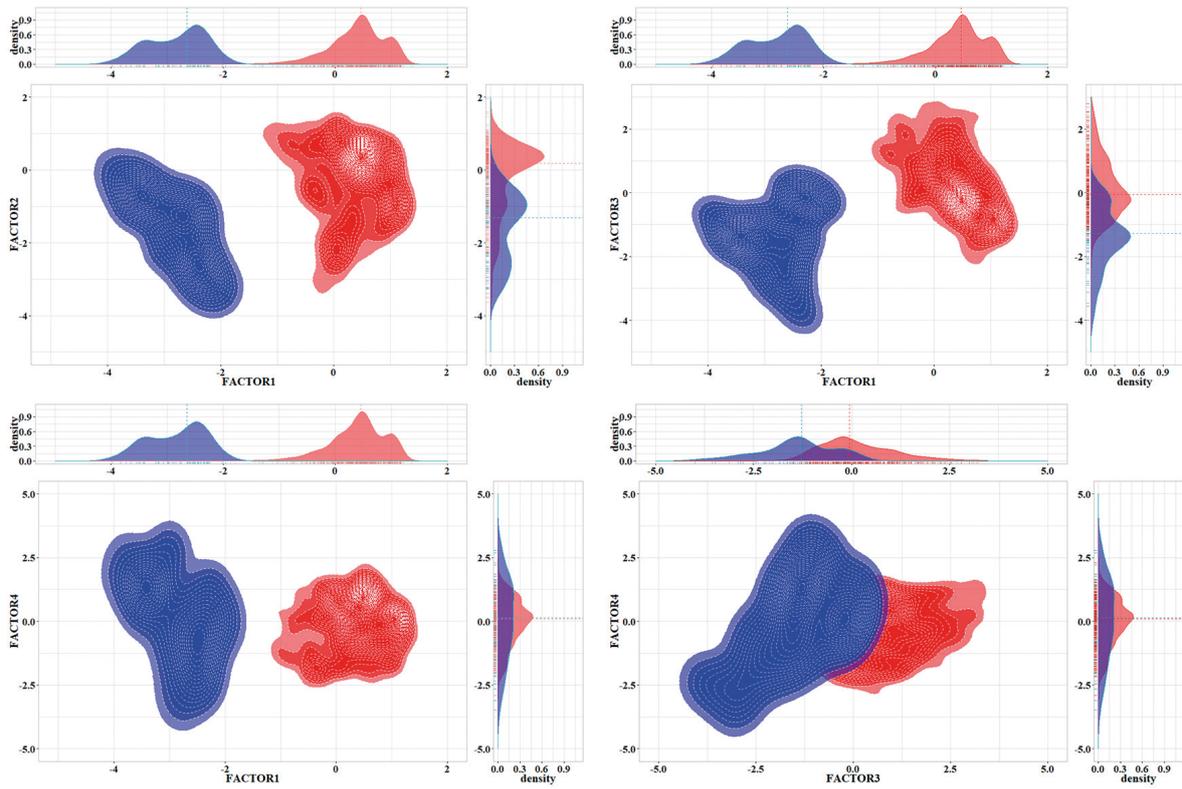


Рис. 2. Визуализация экологических ниш *Galinsoga quadriradiata* в ортогональном пространстве пар факторов (осей PCA). Красная и синяя области соответствуют нативному и инвазионному ареалам вида. Нумерация факторов на рисунке соответствует их нумерации в табл. 2.

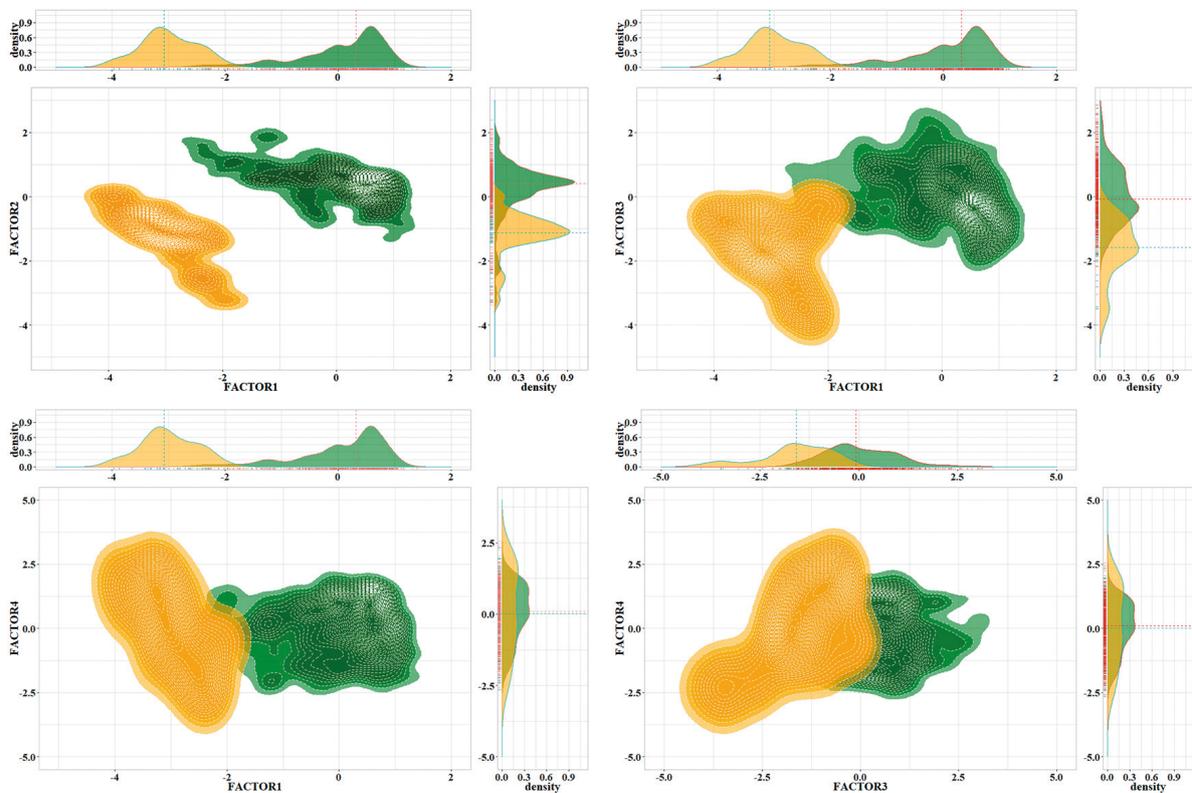


Рис. 3. Визуализация экологических ниш *Galinsoga parviflora* в ортогональном пространстве пар факторов (осей PCA). Тёмно-зелёная и оранжевая области соответствуют нативному и инвазионному ареалам вида. Нумерация факторов на рисунке соответствует их нумерации в табл. 2.

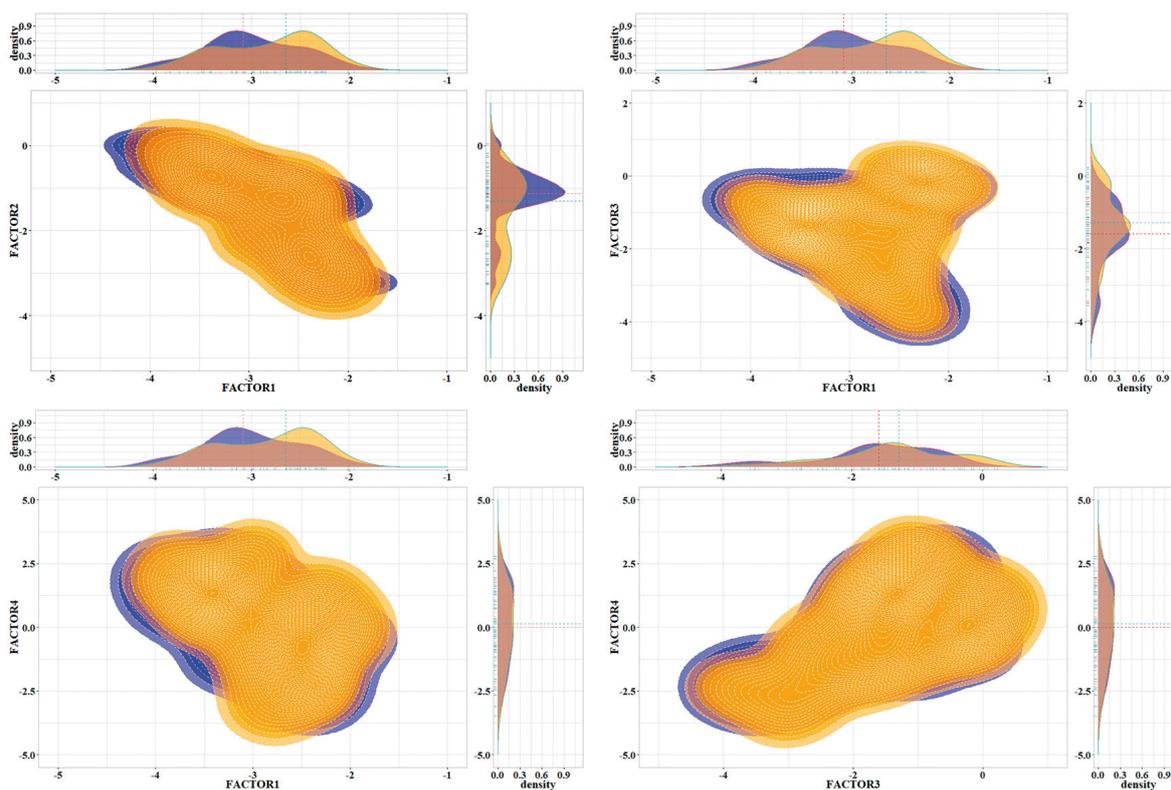


Рис. 4. Визуализация экологических ниш *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora* в ортогональном пространстве пар факторов (осей PCA). Синяя и оранжевая области соответствуют инвазионным ареалам, соответственно, *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora*. Нумерация факторов на рисунке соответствует их нумерации в табл. 2.

Карты, построенные на основе выбранных моделей Махент, показали, что в современных климатических условиях оба исследуемых вида имеют достаточно широкое потенциальное распространение на Кавказе, включая горные территории (рис. 5). При этом, если *G. parviflora* с высокой вероятностью может

встречаться как на северном, так и на южном макросклонах Большого Кавказа, то участки с наибольшей вероятностью обнаружения *G. quadriradiata* в основном сосредоточены на южном макросклоне, включая Черноморское побережье Кавказа с характерным для него влажным субтропическим климатом.

Таблица 4. Оценка моделей Махент потенциального распределения *G. quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе

Вид	Модели	Критерии оценки		
		AICc	BIC	AUC
<i>Galinsoga quadriradiata</i>	Модель 1	1364.82	1374.82	0.86
	Модель 2	1374.15	1385.46	0.82
	Модель 3	1377.18	1389.67	0.81
	Модель 4	1367.79	1377.79	0.83
	Модель 5	1371.75	1384.24	0.83
<i>Galinsoga parviflora</i>	Модель 1	849.99	855.25	0.85
	Модель 2	853.89	859.64	0.86
	Модель 3	853.78	859.53	0.85
	Модель 4	851.16	856.42	0.84
	Модель 5	853.46	859.21	0.85

Примечание: полужирным шрифтом выделены оптимальные модели и значения критериев их оценки: AICc (информационный критерий Акаике), BIC (информационный критерий Байеса) и AUC (площадь под кривой рабочей характеристики приёмника).

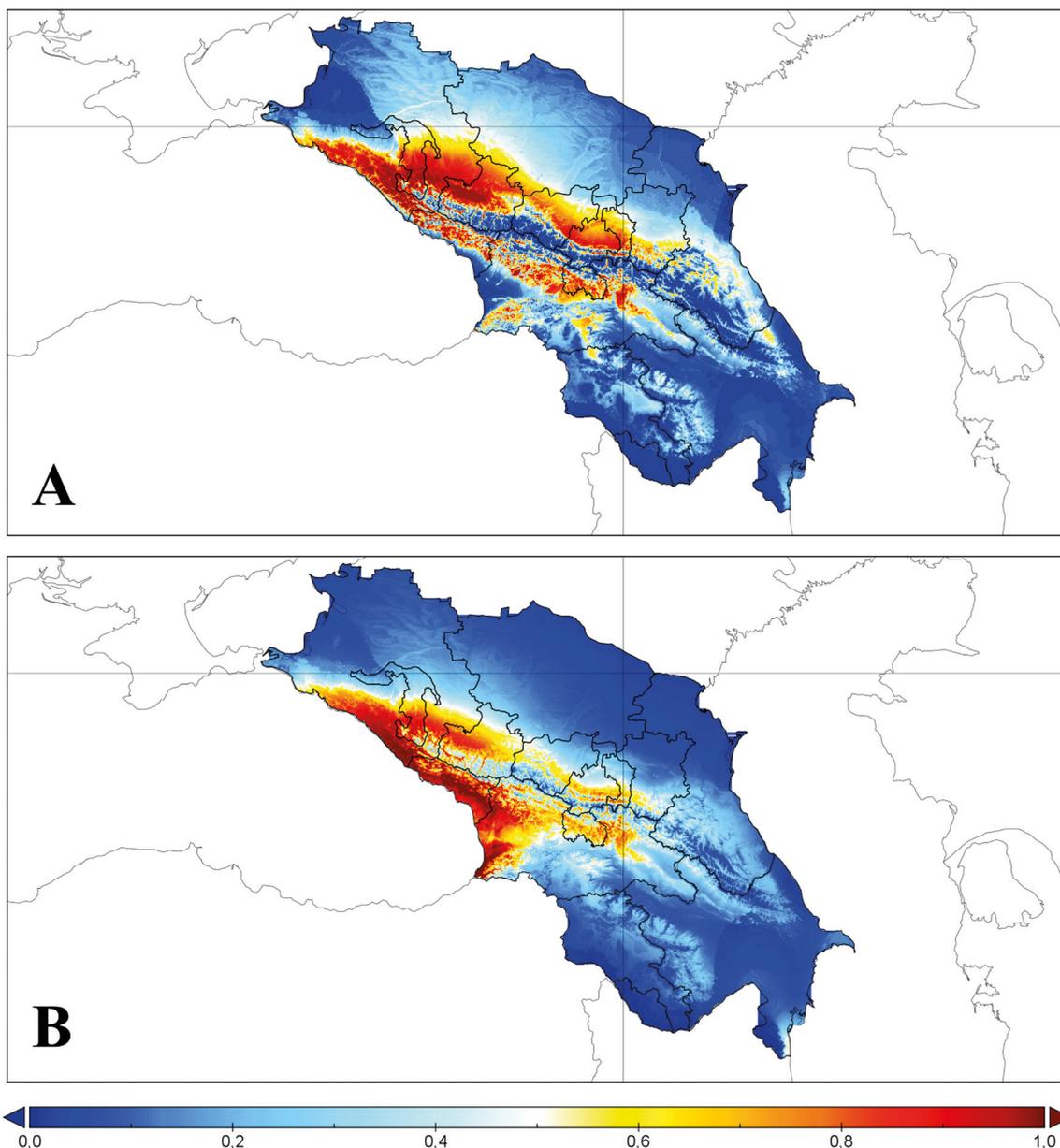


Рис. 5. Картограмма распределения пригодных для *Galinsoga parviflora* (А) и *G. quadriradiata* (В) мест произрастания на Кавказе в настоящее время. 0–0.4 – значения вероятности обнаружения вида для непригодных мест произрастания, 0.5–0.8 и свыше 0.8 – вероятность, соответственно, для пригодных и оптимальных местообитаний.

На северном макросклоне *G. parviflora* имеет высокий потенциал к распространению от предгорий до среднегорий в западной и центральной частях Большого Кавказа. Редко оптимальные для произрастания вида участки встречаются в более засушливой восточной части, в том числе на побережье Каспийского моря. На Черноморском побережье площадь оптимальных для *G. parviflora* местообитаний возрастает в направлении с юго-востока (районы с выраженным влажным субтропическим климатом) на северо-запад (районы с более умеренным климатом).

В целом на южном макросклоне вероятность обнаружения вида выше в достаточно влажных среднегорных районах, заметно сокращаясь к востоку от центральной части Большого Кавказа. Высокогорные участки прогнозируемого ареала *G. parviflora* на Кавказе ограничены небольшими территориями в долинах крупных рек.

Обширные территории оптимальных местообитаний *G. quadriradiata* на южном макросклоне охватывают участки от побережья Черного моря до среднегорий Западного Кавказа. На северном макросклоне районы с

Таблица 5. Вклад экологических параметров среды в формирование области распространения *Galinsoga quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе

Результаты PCA			Вклад факторов PCA в построение модели Maxent			
Факторы PCA	Переменные	Факторные нагрузки переменных	<i>Galinsoga quadriradiata</i>		<i>Galinsoga parviflora</i>	
			PC, %	PI, %	PC, %	PI, %
Фактор 2 (19.72, %)	aridityIndexThornthwaite	0.81	82.2	87	47.8	38.9
	climaticMoistureIndex	-0.90				
	embergerQ	-0.95				
Фактор 4 (5.23, %)	topoWet	0.83	9.8	4.5	26.7	34.3
	TRI	-0.74				
Фактор 1 (61.95, %)	growingDegDays0	0.86	7.3	8.5	25.6	26.7
	growingDegDays5	0.87				
	monthCountByTemp10, месяцы	0.73				
	PETColdestQuarter, мм/месяц	0.95				
	thermInd, °C	0.79				
Фактор 3 (5.77, %)	PETWettestQuarter, мм/месяц	0.89	0.6	0	0	0

Примечание: в скобках указан процент дисперсии, объяснённой соответствующим фактором; приведены переменные ENVIREM с факторными нагрузками выше 0.7; PC (percent contribution) – вклад фактора в построение модели, PI (permutation importance) – коэффициент пермутации.

вероятностью обнаружения вида выше 80% также сконцентрированы в западной части кавказского региона. В центральной и восточной частях обоих макросклонов Большого Кавказа оптимальные для *G. quadriradiata* местообитания ограничены относительно небольшими участками наиболее влагообеспеченных горных территорий, площадь которых сокращается в направлении с запада на восток на градиенте усиления засушливости климата.

Значимость условий водного режима в распространении *G. quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе подтверждает анализ вклада факторов PCA в построение прогнозных моделей распределения видов Maxent. По результатам факторного анализа исходных переменных среды в границах исследуемой территории Кавказа были отобраны четыре фактора (с собственными значениями выше единицы) (табл. 5), в целом схожие с выделенными на этапе моделирования экологических ниш.

Наибольший процентный вклад в построение итоговых моделей Maxent, как при самостоятельном влиянии (PC), так и с учётом коррелированности с другими факторами (PI), вносит Фактор 2, объединяющий параметры водного режима – aridityIndexThornthwaite,

climaticMoistureIndex, embergerQ. Особенно сильное влияние данный комплексный предиктор оказывает на пространственное распределение *G. quadriradiata*.

В прогнозировании ареала *G. parviflora* фактор водного режима местообитаний, оставаясь наиболее значимым предиктором, играет почти вдвое меньшую роль, чем для предыдущего вида. Распространение *G. parviflora* на Кавказе во многом детерминирует Фактор 4, включающий топографические переменные. Так, для данного вида площадь потенциально пригодных мест произрастания в высокогорьях с большими перепадами высот и крутыми склонами на картосхеме распределения видов значительно меньше, чем для *G. quadriradiata*. Большой вклад в формирование пространственного распределения *G. parviflora* на Кавказе вносит также Фактор 1, объединяющий в основном температурные переменные – growingDegDays0, growingDegDays5, thermInd, monthCountByTemp10.

Обсуждение

Наше исследование было направлено на поиск подтверждений гипотез консерватизма или дифференциации экологических ниш

G. quadriradiata и *G. parviflora* при освоении видами территории Кавказа. В результате исследований мы получили свидетельства как сдвига, так и сохранения экологических ниш исследуемых видов в новой географической области. В пользу первой гипотезы свидетельствуют: выраженная дифференциация экологических ниш обоих видов по главному комплексному фактору PCA (индекс континентальности, число месяцев со средней температурой воздуха более 10 °С, максимальная температура самого холодного месяца и показатели потенциальной эвапотранспирации) (рис. 2, 3); слабая степень перекрытия ниш по показателю Schoener's D (табл. 3). Гипотезу о сохранении экологических ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora* подтверждают их значительное перекрытие по остальным трём анализируемым комплексным факторам (характеристики водного режима, атмосферной температуры и орографические параметры), а также схожие значения показателя ширины экологических ниш Levins' B (табл. 3).

Полученные подтверждения дифференциации ниш исследуемых видов могут быть связаны с различием природных условий Мексики и Кавказа, используемых в качестве предикторов – слов окружающей среды, на основе которых проведено моделирование ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora*. В пользу адаптивности исследуемых видов при освоении новых территорий свидетельствуют данные о более широком диапазоне значений орографических переменных в точках их присутствия на Кавказе, чем в нативной части ареалов (рис. 2, 3). Так, несмотря на сведения об отрицательной зависимости встречаемости видов от крутизны склонов [Liu et al., 2016] и высоты над уровнем моря [Misra et al., 1998], на Кавказе, как отмечено выше, их верхняя высотная граница доходит до 2100 м над ур. м.

Перекрытие экологических ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora* между нативными и инвазионными ареалами по второй и третьей осям PCA, вероятно, связано с высокой чувствительностью видов к факторам влагообеспеченности [Wood, 1997; Rai, Tripathi, 2006; Damalas, 2008; Qi et al., 2014; Yang et al., 2018; и др.] и теплообеспеченности [Jursik

et al., 2002; Виноградова и др., 2010; Ivany, Sweet, 2017; и др.]. Таким образом, благодаря выработанным адаптациям к условиям увлажнения и температуры в границах нативного ареала с характерным тропическим климатом, в новом географическом пространстве исследуемые виды в первую очередь осваивают участки территории со сходным водным и температурным режимами.

Вторая часть исследований была посвящена сравнительной оценке экологических ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora* в кавказской части их инвазионных ареалов. Нами получены данные, подтверждающие как схожесть, так и различия экологических ниш видов при освоении ими данного географического пространства. С одной стороны, отмечены визуальное наложение экологических ниш двух видов в ортогональном пространстве всех четырёх пар факторов PCA, высокий показатель перекрытия ниш Schoener's D и сходные значения показателя их ширины Levins' B (рис. 4, табл. 3). С другой стороны, моделирование пространственного распределения *G. quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе показало характерные отличия их потенциальных ареалов. Центр инвазионного ареала *G. quadriradiata* в настоящее время расположен в наиболее влажных районах Кавказа – на побережье Чёрного моря; минимальная вероятность обнаружения вида прогнозируется в засушливых районах Восточного Кавказа. Чувствительность *G. quadriradiata* к водному режиму подтверждает высокий процентный вклад комплексного фактора влагообеспеченности (82%) в построение модели распространения этого вида (табл. 5). Меньшая зависимость от параметров водного режима характерна для *G. parviflora* (процентный вклад фактора влагообеспеченности – 48%). Вид широко представлен на картах потенциального распределения в границах северного и южного макросклонов Большого Кавказа, занимая достаточно влагообеспеченные территории от предгорий до среднегорий, избегая районы как с сухим континентальным климатом (равнины, часть территории Восточного Кавказа), так и с выраженным влажным субтропическим климатом (юго-восток

Черноморского побережья). Данные результаты соответствуют ранее полученным сведениям об особенностях распределения видов в кавказской части ареала [Гроссгейм, 1949; Понерт, 1971; Акатова и др., 2009], согласно которым *G. parviflora* имеет в регионе более давнее и широкое распространение, тяготея к менее влажным районам, чем *G. quadriradiata*, которая массово отмечалась на южном макросклоне Западного Кавказа ещё в 1970-х гг., а на северном макросклоне – только с 2009 г. Отметим, что проникновение обоих видов в районы с сухим климатом (Восточный Кавказ, равнинная зона Центрального и Западного Кавказа) возможно в условиях орошаемого земледелия, периодического полива газонов, клумб и т. п. Выявленная высокая зависимость *G. parviflora* от комплексного топографического фактора может объяснить относительно слабое распространение вида в высокогорных районах Кавказа.

Заключение

Эволюционно выработанные адаптации *G. quadriradiata* и *G. parviflora* к водному и температурному режимам при произрастании в горных районах Мексики с характерным тропическим климатом во многом детерминируют характер и масштабы прогнозируемого распространения видов в границах кавказской горной страны. С другой стороны, выявленные доказательства дифференциации экологических ниш исследуемых видов в новом географическом пространстве свидетельствуют об адаптационном потенциале *G. quadriradiata* и *G. parviflora* на Кавказе.

Несмотря на значительное перекрытие и схожую ширину экологических ниш *G. quadriradiata* и *G. parviflora* в исследуемой части инвазионного ареала, биологические особенности видов определяют различия их потенциального пространственного распределения на Кавказе. Полученные результаты вносят вклад в понимание закономерностей инвазионных процессов при межконтинентальном распространении растений и являются основой дальнейшего мониторинга ареалов исследуемых видов на Кавказе.

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. [Akatoва 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>].
- 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.
- Антонова Л.А., Рубцова Т.А., Грибков В.В. Адвентивный компонент флоры заповедника «Бастак» // Biodiversity and Environment of Far East Reserves. 2015. № 4. С. 16–27.
- Бойков Т.Г., Суткин А.В., Рупышев Ю.А. Состав и структура адвентивного элемента флоры Республики Бурятия и Забайкальского края // Вестник КрасГАУ. 2016. № 3(114). С. 19–28.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Галушко А.И. Флора Северного Кавказа: Определитель. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского университета, 1978. Т. 1. 320 с.
- Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа. М.: Советская наука, 1949. 747 с.
- 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.
- Кушхов А.Х. О новых сорных растениях Северного Кавказа // Новости систематики высших растений. 1977. Т. 14. С. 231–233.

- Понерт Й. Критические заметки о флоре Колхиды // Новости систематики высших растений. 1971. Т. 8. С. 292–293.
- 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. [Pshегusov 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>].
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП 100) / Ред. Ю.Ю. Дребуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Третьякова А.С. Инвазионный потенциал адвентивных видов Среднего Урала // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 62–69. [Tretyakova A.S. Invasive potential of adventive plant species of the Middle Urals // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. Vol. 2. No. 4. P. 281–285. <https://doi.org/10.1134/S207511171104014X>].
- 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.
- 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., Tsepkova 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>].
- Эбель А.Л. Новые и редкие виды цветковых растений для флоры Алтайской горной страны // *Turczaninowia*. 2008. Т. 11. № 4. С. 77–85.
- Allen R.G., Pereira L.S., Raes D., Smith M. FAO Irrigation and drainage paper No. 56. Crop Evapotranspiration. Rome, 1998. 300 p.
- 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>
- Artemov I., Zykova E. Invasive and potentially invasive plant species in State Nature Biosphere Reserves of the Altai Republic (Russia) // *Acta Biologica Sibirica*. 2019. Vol. 5. P. 73–82. <https://doi.org/10.14258/abs.v5.i4.7059>
- Atwater D.Z., Ervine C., Barney J.N. Climatic niche shifts are common in introduced plants // *Nature Ecology & Evolution*. 2018. Vol. 2(1). P. 34–43. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0396-z>
- 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>
- Barros A., Pickering C.M. Non-native plant invasion in relation to tourism use of Aconcagua Park, Argentina, the highest protected area in the Southern Hemisphere // *Mountain Research and Development*. 2014. Vol. 34(1). P. 13–26. <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-13-00054.1>
- Becker T., Dietz H., Billeter R., Buschmann H., Edwards P.J. Altitudinal distribution of alien plant species in the Swiss Alps // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2005. Vol. 7. P. 173–183.
- 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>
- Chefaoui R.M., Assis J., Duarte C.M., Serrão E.A. Large-scale prediction of seagrass distribution integrating landscape metrics and environmental factors: the case of *Cymodocea nodosa* (Mediterranean-Atlantic) // *Estuaries and Coasts*. 2015. Vol. 39. P. 123–137. <https://doi.org/10.1007/s12237-015-9966-y>
- Dai J., Roberts D., Stow D., An L., Hall Sh., Yabiku S., Kyriakidis Ph. Mapping understory invasive plant species with field and remotely sensed data in Chitwan, Nepal // *Remote Sensing of Environment*. 2020. Vol. 250. Article number 112037. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.112037>
- Damalas C.A. Distribution, biology, and agricultural importance of *Galinsoga parviflora* (Asteraceae) // *Weed Biology and Management*. 2008. Vol. 8. P. 147–153. <https://doi.org/10.1111/j.1445-6664.2008.00290.x>
- Dedeke O., Akomolafe G., Fabolude G., Onwusiri K. Predicting the distribution of the invasive species *Hyptis suaveolens* in Nigeria // *European Journal of Environmental Sciences*. 2020. Vol. 10. P. 98–106. <https://doi.org/10.14712/23361964.2020.11>
- Dube T., Mutanga O., Seutloali K., Adelabu S., Shoko C. Water quality monitoring in sub-Saharan African lakes: a review of remote sensing applications // *African Journal of Aquatic Science*. 2015. Vol. 40(1). P. 1–7. <https://doi.org/10.2989/16085914.2015.1014994>
- Duncan R.P., Cassey P., Blackburn T.M. Do climate envelope models transfer? A manipulative test using dung beetle introductions // *Proceedings: Biological Sciences*. 2009. Vol. 276(1661). P. 1449–1457.
- Ebeling S., Welk E., Auge H., Bruehlheide H. Predicting the spread of an invasive plant: Combining experiments and ecological niche model // *Ecography*. 2008. Vol. 31. P. 709–719. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05470.x>
- El-Shabasy A., Al-Gifri N. Vegetative Anatomy of *Galinsoga parviflora* Cav. (A Newly Recorded Genera in Jazan Region, KSA) // *Journal of Agriculture and Life Sciences*. 2019. Vol. 6. No. 2. P. 42–46. <https://doi.org/10.30845/jals.v6n2p6>

- 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>
- Elith J., Kearney M., Phillips S. The art of modelling range-shifting species // *Methods in Ecology and Evolution*. 2010. Vol. 1(4). P. 330–342. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x>
- ENVIREM (Environmental rasters for ecological modeling). (Electronic resource) // (<https://envirem.github.io/>). Accessed 11.02.2021.
- Franklin J. *Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction* (Ecology, Biodiversity and Conservation). New York: Cambridge University Press, 2010. 338 p.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility). (Electronic resource) // (<https://www.gbif.org/>). Accessed 22.02.2021.
- Gruber S., Peckham S. Land-surface parameters and objects in hydrology // In book: *Geomorphometry: Concepts, Software, Applications* / Hengl T., Reuter H.I. (eds). Amsterdam: Elsevier, 2009. P. 121–140. [https://doi.org/10.1016/S0166-2481\(08\)00007-X](https://doi.org/10.1016/S0166-2481(08)00007-X)
- Hammer O., Harper D., Ryan P. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. P. 1–9.
- Ivany J., Sweet R. Germination, growth, development, and control of *Galinsoga* // *Weed Science*. 2017. Vol. 21. Iss. 1. P. 41–45. <https://doi.org/10.1017/S0043174500031647>
- Jursik M., Soukup J., Holec J., Kohout V. Germination, emergence and dormancy of *Galinsoga ciliata* Blake // *Journal of Plant Diseases and Protection*. 2002. Vol. 2. P. 205–211.
- Keane R.M., Crawley M.J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis // *Trends in Ecology and Evolution*. 2002. Vol. 17(4). P. 164–170. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02499-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02499-0)
- 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
- Levins R. *Evolution in changing environments*. Monographs in population biology, No. 2. New Jersey: Princeton University Press, 1968. 120 p.
- Li L., Huiyu L., Lin Z., Jia J., Liu X. Identifying priority areas for monitoring the invasion of *Solidago canadensis* based on Maxent and Zonation // *Acta Ecologica Sinica*. 2017. Vol. 37(9). P. 3124–3132. <https://doi.org/10.5846/stxb201601260182>
- Liu G., Zhang L.L., Kong B.B., Wei X.H., Zhu Z.H. The population growth dynamic of *Galinsoga quadriradiata* Ruiz & Pav. on Qinling-Bashan Mountain // *Acta Ecologica Sinica*. 2016. Vol. 36. P. 3350–3361. <https://doi.org/10.5846/stxb201506301371>
- Misra J., Pandey H., Tripathi R. Population dynamics and growth of *Galinsoga ciliata* in relation to method of cultivation, crop type and altitude // *Indian Journal of Agricultural Sciences*. 1998. Vol. 68. P. 611–615.
- Moreno-Amat E., Mateo R.G., Nieto-Lugilde D., Morueta-Holme N., Svenning J.-C., García-Amorena I. Impact of model complexity on cross-temporal transferability in Maxent species distribution models: an assessment using paleobotanical data // *Ecological Modelling*. 2015. Vol. 312. P. 308–317. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.05.035>
- 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>
- Peterson A. Predicting the Geography of Species' Invasions via Ecological Niche Modeling // *The Quarterly review of biology*. 2004. Vol. 78. P. 419–33. <https://doi.org/10.1086/378926>
- Petitpierre B., Kueffer C., Broennimann O., Randin C., Daehler C., Guisan A. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders // *Science*. 2012. Vol. 335. Article number 1344e1348. <https://doi.org/10.1126/science.1215933>
- 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>
- Qi S.-Y., Duan J.-P., Guo T.-T., Dong J.-J. Seed germination of invasive species *Galinsoga parviflora* under drought stress simulated by PEG // *Chinese Journal of Ecology*. 2014. Vol. 33. P. 1190–1194.
- Qin Z., Zhang J.E., DiTommaso A., Wan R., Wu R.S. Predicting invasions of *Wedelia trilobata* (L.) Hitchc. with Maxent and GARP models // *Journal of plant research*. 2015. Vol. 128. P. 763–775. <https://doi.org/10.1007/s10265-015-0738-3>
- Rai J.P.N., Tripathi R.S. Population regulation of *Galinsoga ciliata* and *G. parviflora* // *Weed Research*. 2006. Vol. 23. P. 151–163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1983.tb00533.x>
- Rai J.P.N., Tripathi R.S. Effects of density and soil nitrogen levels on growth of *Galinsoga quadriradiata* and *G. parviflora* in pure and mixed stands // *Canadian Journal of Botany*. 2011. Vol. 64. P. 2708–2715. <https://doi.org/10.1139/b86-357>
- 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.
- Rödger D., Engler J.O. Quantitative metrics of overlaps in Grinnellian niches: advances and possible drawbacks // *Global Ecology and Biogeography*. 2011. Vol. 20. Iss. 6. P. 915–927. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00659.x>
- Santosa E., Guntoro D., Susila A. Agroecology and Uses of *Galinsoga parviflora* as Indigenous Vegetable in Highland of Kuningan, Banjarnegara and Wonosobo, Indonesia // *Jurnal Agronomi Indonesia*. 2020. Vol. 48. P. 339–347. <https://doi.org/10.24831/jai.v48i3.32800>
- Shabani F., Ahmadi M., Kumar L., Solhjoui F.S., Tehrani M., Shabani F., Kalantar B., Esmacili A. Invasive weed species' threats to global biodiversity: Future scenar-

- ios of changes in the number of invasive species in a changing climate // *Ecological Indicators*. 2020. Vol. 116. Article number 106436. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106436>
- Schoener T. W. Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna // *Ecology*. 1968. Vol. 49. P. 704–726.
- Sillero N., Barbosa A.M. Common mistakes in ecological niche models // *International Journal of Geographical Information Science*. 2021. Vol. 35. Iss. 2. P. 213–226. <https://doi.org/10.1080/13658816.2020.1798968>
- 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>
- Thakuri S.S., Shrestha P., Deuba M., Shah P., Bhandari O.P., Shrestha S. Potential habitat modeling of water hyacinth in lakes of Nepal using maxent algorithm // *ISPRS Annals of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*. 2019. Article number IV-5/W2. P. 103–110. <https://doi.org/10.5194/isprs-annals-IV-5-W2-103-2019>
- Wang Y.-S., Xie B.-Y., Wan F.-H., Xiao Q.-M., Dai L.-Y. Application of ecologic niche models in explanation of niche shift of invasive alien species // *Acta Ecologica Sinica*. 2008. Vol. 28. P. 4974–4981.
- Warren D., Glor R., Turelli M. ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models // *Ecography*. 2010. Vol. 33. P. 607–611. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x>
- Wood J.R.I. Handbook of the Yemen Flora. Royal Botanic Gardens, Kew. 1997. 434 p.
- 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>
- Yang Y.-B., Liu G., Shi X., Zhang W.-G., Cai X.-W., Ren Zh.-L., Yao N.-N., Zhu Zh.-H., Nie H. Where will Invasive Plants Colonize in Response to Climate Change: Predicting the Invasion of *Galinsoga quadriradiata* in China // *International Journal of Environmental Research*. 2018. Vol. 12. P. 929–938. <https://doi.org/10.1007/s41742-018-0146-3>
- Zhang Zh., Chen Y., Jiang X., Zhu P., Zeng Y., Tang T., Li L. Characterization of the complete chloroplast genome sequence of *Galinsoga parviflora* and its phylogenetic implications // *Mitochondrial DNA Part B*. 2019. Vol. 4. Iss. 2. P. 2106–2108. <https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1623106>
- Zurell D., Engler J. Ecological niche modelling // In book: Effects of Climate Change on Birds / Dunn P.O., Møller A.P. (eds). Oxford: Oxford University Press, 2019. P. 60–73. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198824268.001.0001>

ECOLOGICAL NICHE MODELING OF *GALINSOGA RUIZ ET PAV.* SPECIES IN THE NATIVE AND CAUCASIAN PART OF THE INVASIVE RANGES

© 2022 Pshegusov R.H.*, Chadaeva V.A.**

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

*p_rustem@inbox.ru; **v_chadayeva@mail.ru

Adaptations of *G. quadriradiata* and *G. parviflora* developed in the tropical climate of the Mexican mountain region determine largely the predicted distribution of the species in the Caucasus. The complex factor of humidity is the main factor determining the potential distribution of *G. quadriradiata* and *G. parviflora* in the Caucasus (82 and 48% of the contribution in the Maxent models). Temperature and orographic ENVIREM predictors also play a significant role in the distribution of *G. parviflora*. The predicted range center of *G. quadriradiata* is located in the humid climate of the Black Sea coast, *G. parviflora* – in the relatively moisture foothill and mid-mountain regions of the Western Caucasus. The lowest probability of finding both species is predicted in the lowland (steppe) regions and in the arid climate of the Eastern Caucasus. The invasive potential of *G. quadriradiata* and *G. parviflora* in the Caucasus is similar: a high degree of overlapping (Schoener's $D = 0.76$) and the same width (Levins' $B = 0.91$ and 0.92) of ecological niches, their visual overlapping in the orthogonal space of the analyzed ecological factors. Differences in the potential spatial distribution of the species in the Caucasus are due to their biological characteristics (greater or lesser sensitivity to water regime and orographic factors).

Key words: *Galinsoga*, ecological niche, invasion, modeling, Caucasus, ENVIREM, Maxent.