

САМЫЕ ОПАСНЫЕ ИНВАЗИОННЫЕ ОКОЛОВОДНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ РОССИИ: АНСАМБЛЕВЫЕ МОДЕЛИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ

© 2023 Хляп Л.А.*, Варшавский А.А., Дергунова Н.Н., Осипов Ф.А.,
Петросян В.Г.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия
e-mail: *khlyap@mail.ru

Поступила в редакцию 20.04.2023. После доработки 21.05.2023. Принята к публикации 27.05.2023

Представлены потенциальные ареалы трёх околородных млекопитающих, входящих в перечень 100 самых опасных инвазионных видов России (канадский бобр, ондатра, американская норка). Созданы карты пригодных местообитаний видов путём ансамблевого моделирования пространственного распространения видов (eSDM) на основе глобальных данных точек находок в нативной и инвазионной частях ареалов, биоклиматических переменных, характеризующих текущий климат. Дана оценка эффективности построения ансамблевых моделей по сравнению с индивидуальными моделями (iSDM). Проанализированы последствия инвазий околородных млекопитающих, рассмотрены особенности контроля численности и ограничения их распространения в будущем на территории России. Подытожены закономерности формирования инвазионной части ареала чужеродных околородных млекопитающих и предсказаны регионы, подходящие для их дальнейшего расселения.

Ключевые слова: ондатра, канадский бобр, американская норка, SDM, ансамблевое моделирование, инвазии.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-238-271

Введение

Среди стратегических задач в области ограничения инвазий, которые были поставлены до 2020 г. на ушедшей в историю Айтинской конференции [CBD, 2010; OANO, 2011; QGABT, 2021] и модифицированы на период после 2020 г. в Куньминско-Монреальской рамочной программе в области биоразнообразия [Decision..., 2022; Kunming-Montreal..., 2022], особое место уделяется выделению приоритетных видов. Среди 10 приоритетных для территории России инвазионных видов млекопитающих [Самые опасные..., 2018] важное место занимают околородные звери, нативный ареал которых лежит в Северной Америке. Это два вида из отряда грызунов: канадский бобр, *Castor canadensis* Kuhl, 1820, и ондатра, *Ondatra zibethicus* (Linnaeus, 1766), и один вид из отряда хищных: американская норка, *Neogale vison* (Schreber, 1777). В статье использовано современное родовое название американской норки – *Neogale vison* (Schreber, 1777), согласно новейшим исследованиям [Patterson et al., 2021]. Такое название

уже использует глобальный международный ресурс GBIF [2022].

Существенным драйвером для интродукции околородных зверей была господствующая в советские годы парадигма обогащения фауны. мех околородных зверей характеризуется высоким качеством, и поэтому каждый из трёх видов представлял ценный пушной ресурс, тем более что высокая цена и спрос на пушнину сохранялись почти до конца XX в. К искусственному расселению пушных зверей по территории Северной Евразии приступили в первой трети XX в. Расселение околородных животных было успешней, чем обитателей других биотопов [Насимович, 1972], что отчасти связано с почти свободными от млекопитающих водно-прибрежными местообитаниями в этот период. Евразийский бобр (*Castor fiber* L., 1758) к концу XIX в. почти повсеместно исчез: в Евразии оставалось лишь 11 удалённых друг от друга небольших локальных популяций, общей численностью около 1200 особей, из них на территории европейской части России – только одна (Во-

ронезская) [Nolet, Rosell, 1998; Petrosyan et al., 2019a]. В то время численность выхухоли (*Desmana moschata* (L., 1759)) и европейской норки (*Mustela lutreola* (L., 1761)) была невысока, а к нашим дням этих зверей стало существенно меньше вплоть до полного исчезновения на большей части их первоначального ареала [Skumatov, Saveljev, 2006; Rutovskaya et al., 2017]. Выдра (*Lutra lutra* (L., 1758)) была и остаётся редким видом. Последние 3 вида в конце 2010-х гг. были включены в 35, 46 и 50 региональных Красных книг России, соответственно [Лисовский и др., 2019].

Занимая сходные биотопы, каждый из трёх инвазионных околководных млекопитающих имеет свою историю расселения в Евразии и особенности инвазий. Динамика инвазий этих видов в некоторых регионах хорошо описана, например, для Карелии [Данилов, 2005; 2009]. Общая характеристика динамики инвазий отражена на обобщающих картах [Бобров и др., 2008; Самые опасные..., 2018; Neronov et al., 2008], которые учитывали региональные данные, карты растительности и ландшафтов России. Однако давность вселения в новые регионы большинства инвазионных видов невелика [Petrosyan et al., 2023], и важно знать не только регионы, уже заселённые видом (фактический или реализованный ареал), но и места пригодные для вида, но ещё не заселённые.

Центральное место в этой области занимают бурно развивающиеся в последние десятилетия теория и практика создания моделей пространственного распространения видов (species distribution models – SDMs) [Phillips et al., 2006, Thuiller et al., 2009, Bellard et al., 2013; Guisan et al., 2017]. Для создания адекватных моделей было важно появление систем спутниковой навигации (GPS), накопление качественных первичных данных о местах находок (ТН) вида, не только в многочисленных разрозненных публикациях, но и в общедоступных глобальных базах данных, таких как GBIF. Широкое применение SDM в теоретических и практических работах стало возможным благодаря появлению открытых глобальных баз данных ТН, биоклиматических переменных разного разрешения, а также совершенствованию математического

аппарата и соответствующего программного обеспечения.

Для инвазионных видов построение моделей распространения позволяет оценить пригодность местообитаний в разных частях видового ареала, в том числе и в инвазионной. Это даёт возможность выявить не только территории, уже освоенные инвайдерами, но и те, которые пока не заселены. Имеются различные подходы к созданию различных индивидуальных SDM-моделей и их объединения в ансамблевые модели. Наша работа касается применения ансамблевого подхода для изучения инвазионных видов [Петросян и др., 2021; Pridannikov et al., 2022]. Однако до сих пор в литературе не существует единого методического подхода и конкретных рекомендаций для применения ансамблевого моделирования и полноценного сравнительного анализа результатов его использования. Настоящая публикация заполняет этот пробел, обобщая новейшие опубликованные и собственные разработки этого направления.

Цель исследования – оценить эффективность применения ансамблевого подхода для изучения инвазионных видов, предсказать регионы, подходящие для дальнейшего расселения трёх околководных видов млекопитающих *C. canadensis*, *O. zibethicus*, *N. vison*, и обобщить данные по динамике и последствиям инвазий этих видов.

Материалы и методы

Настоящая публикация содержит серию карт, построенных на основе создания ансамблевых моделей пространственного распространения видов (ensemble species distribution models – eSDMs). Карты показывают местообитания, с различной вероятностью пригодные для обитания вида. Они сконструированы для каждого из трёх околководных видов в условиях текущего климата, охватывая российскую территорию. Фактическим материалом послужили подготовленные нами базы данных записей о местах регистрации видов (точках находок – ТН) в нативной и инвазионной частях ареала и данных о биоклиматических переменных окружающей среды. В последние годы для создания SDM-моделей чаще используют семь различающихся

методов (далее индивидуальных моделей: iSDM). Они включают два регрессионных метода (GLM: general linear model – обобщённая линейная модель, GAM: general additive model – обобщённая аддитивная модель), 3 машинно-обучаемых метода (ANN: artificial neural network – искусственные нейронные сети, GBM: generalized boosting model – генерализованные бустинг модели, RF: random forest – «случайный лес»), один классификационный метод (FDA: flexible discriminant analysis – гибкий дискриминантный анализ) и один метод максимальной энтропии (MaxEnt) [Phillips et al., 2006, Thuiller et al., 2009]. Разработаны также ансамблевый подход (eSDM), который объединяет прогнозы нескольких iSDM. Ансамблевые модели демонстрируют более высокую производительность и надёжность [Alabia et al., 2016; Tabor, Koch, 2021]. Важно, что при использовании ансамблевого моделирования дисперсия прогнозов становится меньше пропорционально количеству элементов ансамбля. Совокупность этих обстоятельств обусловила наш выбор: использовать ансамблевый подход для создания окончательных (результатирующих) моделей пространственного распространения видов.

Разработанный подход состоит из нескольких шагов: (1) создание наборов данных о точках находок (ТН) вида и предикторных переменных; (2) уменьшение автокоррелированности ТН и разреживание предикторных переменных; (3) определение оптимальных параметров индивидуальных моделей; (4) построение индивидуальных моделей (iSDM) с оценкой их качества; (5) построение финальных ансамблевых (eSDM) моделей распространения вида в условиях текущего климата. Эти этапы в краткой форме представлены на рисунке 1.

Шаг 1. Создание наборов данных о точках находок (ТН) вида и предикторных переменных. Для создания векторной базы данных (ВБД) точек находок (ТН) в среде ArcGIS Desktop 10.8.1 для трёх видов использовали записи из глобальной базы данных по биоразнообразию GBIF [2023]: *C. canadensis* – <https://doi.org/10.15468/dl.i9kocj>, <https://doi.org/10.15468/5qnbjg>; *O. zibethicus* – <https://doi.org/10.15468/dl.ufzxxx>, *N. vison* – <https://doi.org/10.15468/dl.ougwjjh>.

Кроме этого, проанализированы литературные [Самые опасные..., 2018; Petrosyan et al., 2023] и собственные данные. Созданная нами ВБД включает записи как из нативной, так и инвазионной частей видовых ареалов. После объединения всех записей для каждого из трёх видов: *C. canadensis*, *O. zibethicus*, *N. vison*, было получено 17 562, 23 880 и 14 908 ТН, соответственно. Однако после удаления записей дубликатов, записей с отсутствующими датами регистрации или географическими координатами, а также записей, имеющих точность определения координат более 5 км, их количество существенно уменьшилось. После применения вышеуказанных фильтров, количество ТН в нативной (НЧ) и инвазионной (ИЧ) частях ареала соответствовало: *C. canadensis* – НЧ = 4381, ИЧ = 27; *O. zibethicus* – НЧ = 3757, ИЧ = 565; *N. vison* – НЧ = 2996, ИЧ = 497.

Пространственные климатические переменные были взяты из набора данных WorldClim 2.1 [Fick, Hijmans, 2017] с разрешением 2.5 arc minute (≈ 5 км). Данные WorldClim 2.1 включали 19 биоклиматических переменных (Bio_01, Bio2_02, ..., Bio_19), характеризующих ежегодные тенденции, сезонность и диапазон изменения температуры и осадков, которые были интерполированы по глобальным метеорологическим станциям, усреднённых за период 1970–2000 гг.

Шаг 2. Уменьшение автокорреляции ТН и разреживание предикторных переменных. Мы использовали двухэтапную процедуру для уменьшения пространственной автокорреляции ТН. Сначала подготовленные наборы ТН мы разделили на десять подвыборок, используя пакет spThin в R [Aiello-Lammens et al., 2015]. Расстояние между ближайшими точками в каждой подвыборке было одинаково, но в разных варьировало от 20 до 200 км с интервалом 20 км. Затем десять подвыборок данных были подвергнуты дополнительному анализу с использованием среднего индекса ближайшего соседа (ANNI) в ArcGis 10.8.1 [ESRI, 2017]. После этого анализа мы выбрали для каждого вида ту подвыборку записей с географической привязкой, для которой ANNI = 1. В результате количе-

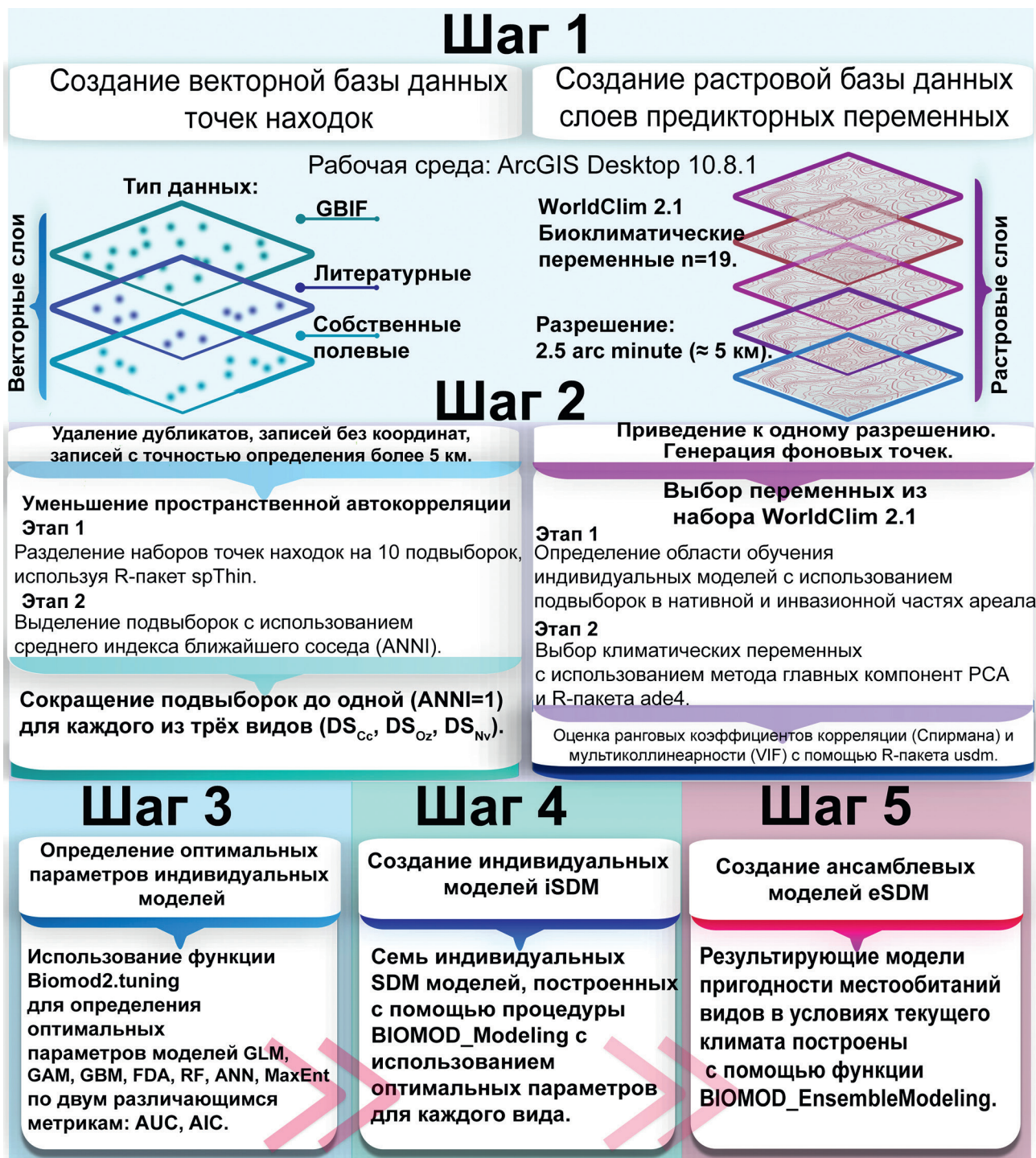


Рис. 1. Обобщённая схема построения ансамблевых моделей eSDM.

ство анализируемых подвыборок сократили до одной для каждого из трёх околородных видов (DS_{Cc} , DS_{Oz} , DS_{Nv}). Эти сокращённые наборы в дальнейшем использовали для построения моделей распространения вида: $eSDM_{Cc}$, $eSDM_{Oz}$, $eSDM_{Nv}$, соответственно.

Для выбора переменных из набора WorldClim 2.1 также использована двухэтапная процедура. На первом этапе определяли область обучения индивидуальных моделей

с использованием сокращённых наборов записей: DS_{Cc} , DS_{Oz} , DS_{Nv} , подготовленных согласно описанной выше процедуре. Мы использовали традиционный способ выбора области обучения, которая определяется как набор выпуклых полигонов, включающих ТН [Rodda et al., 2011]. Поскольку для создания моделей использованы точки находок, расположенные как в нативной части ареала – в Северной Америке, так и в инвазионной – в Рос-

сии, то выпуклые полигоны были построены для нативной и инвазионной частей ареалов в отдельности. При построении набора выпуклых полигонов учитывали рекомендации, представленные в работе [Lobo et al., 2008; 2010]. Далее мы объединили выпуклые полигоны, расположенные в Северной Америке и России, которые включают все точки DS_{CC} , DS_{Oz} , DS_{Nv} .

На втором этапе все ТН из наборов DS_{CC} , DS_{Oz} , DS_{Nv} и фоновых точек (т. е. точки окружающей среды) из области обучения представили в многомерном пространстве биоклиматических переменных Bio_01, Bio_02, ..., Bio_19. Далее мы использовали метод главных компонент (PCA) с помощью R-пакета *ade4* для визуализации в плоскости, образованной двумя осями PCA: а) распределения фоновых точек, ТН каждого вида и построения эллипсоида рассеяния ТН; б) корреляции между климатическими переменными с построением корреляционного круга. Эта процедура позволяет выбрать первые две климатические переменные, которые важны для построения моделей. В качестве первой переменной выбирается та переменная из корреляционного круга, которая параллельна к большой оси эллипсоида рассеяния. В качестве второй переменной выбирается та, которая параллельна малой оси. Остальные переменные из набора Bio_01, Bio_02, ..., Bio_19 выбирали для включения их в модели с помощью пакета *ENMTools* [Warren et al., 2010]. Были исключены те переменные, между которыми парный ранговый коэффициент корреляции Спирмана был больше 0.72 по абсолютному значению. Мультиколлинеарность оценивали по показателю VIF (фактор инфляции вариации) с помощью R-пакета *usdm* [Naimi et al., 2014]. Предикторная переменная считается мультиколлинеарной и исключается из модели, если $VIF > 5$ [Guisan et al., 2017].

Шаг 3. Определение оптимальных параметров индивидуальных моделей. Хотя параметры при построении семи индивидуальных моделей GLM, GAM, GBM, FDA, RF, ANN, MaxEnt по умолчанию в пакете *Biomod2* [Thuiller et al., 2021] основаны на большом наборе эмпирических данных,

тем не менее, недавние исследования показали, что эти модели не всегда эффективны [Radosavljevic, Anderson, 2014; Halvorsen et al., 2016, Pridannikov et al., 2022].

По этой причине мы определили оптимальные параметры каждой из индивидуальных моделей, используя функцию *Biomod2.tuning*. Определение этих параметров требует обычно (при однопоточном – последовательном – режиме вычислений) большое количество компьютерного времени. Чтобы избежать этого, мы воспользовались многопоточным режимом вычислений (т. е. параллельные вычисления) с помощью пакета *doParallel*. Функция *Biomod2.tuning* предусматривает для определения оптимальных параметров две различающиеся метрики: AUC и AIC. Площадь под кривой (AUC) позволяет оценить качество бинарной классификации и эффективность прогнозирования. Значение AUC характеризует предсказательную силу модели [Allouche et al., 2006]. По данным AUC модель оценивалась как «плохая» (при $AUC = 0.6–0.7$), «удовлетворительная» ($AUC = 0.7–0.8$), «хорошая» ($AUC = 0.8–0.9$) или «отличная» ($AUC = 0.9–1.0$) [Allouche et al., 2006]. Метрика Акаике (AIC) – широко используемый показатель оценки сложности (количества используемых независимых переменных) и логарифмического правдоподобия модели. Среди построенных моделей лучше всего подходит для конкретных данных та, для которой значение AIC минимально [Petrosyan et al., 2023]. Для одних моделей; GLM, GAM и MaxEnt, – оптимальные параметры определяются минимизацией AIC, для других – оптимальные параметры определяются максимизацией AUC. Ниже представлено описание основных методов и алгоритмов, которые использовались для определения оптимальных параметров индивидуальных моделей с помощью *Biomod2.tuning*.

Оптимальные параметры GLM. Для этой модели параметры определяются на основе анализа различных альтернативных моделей с использованием линейных, квадратичных или полиномиальных функций и шаговой процедуры включения переменных в модель. Наилучшая модель определяется минимальным значением AIC с исполь-

зованием процедуры `glmStepAIC`. Наиболее важными параметрами, определяемыми `Biomod2.tuning`, являются: `type`, `interaction.level`, `myFormula`, где `type` (тип модели) принимает значение из множества (`simple(=liner)`, `quadratic`, `polynomial`); `interaction.level` (степень взаимодействия переменных) – принимает значение 0 при отсутствии взаимодействия и 1 в противном случае; `myFormula` (конкретная функция зависимости) предлагается процедурой для построения результирующей модели. Остальные параметры устанавливаются по умолчанию.

Оптимальные параметры GAM. Параметры определяются с помощью дополнительного пакета `mgcv`, поскольку этот пакет автоматически подгоняет кривые отклика «как можно ближе» к исходным данным с учётом разрешённого уровня сглаживания и определяет степень сглаживания посредством внутренней перекрёстной проверки. Все параметры пакетом `mgcv` определяются автоматически, однако нужно определить один параметр – `selection`. Этот параметр может принимать два значения «Истина» (1) или «Ложь» (0). Если параметр принимает значение «Истина» (1), то пакет может добавить дополнительный «штраф» к каждому члену, чтобы его можно было оштрафовать до нуля. Это означает, что при оценке параметра сглаживания, который является частью подбора сглаживания, некоторые сочлены модели могут быть удалены. Если параметр принимает значение «Ложь» (0), то дополнительный «штраф» не действует. Таким образом, контролируется степень сглаживания членов для избегания переобучения модели.

Оптимальные параметры GBM. Процедура с помощью R-пакета `gbm` определяет следующие важные параметры: `n.trees`, `interaction.depth`, `shrinkage`, `bag.fraction` и `cv.folds`. Параметр `n.trees` задаёт максимальное количество деревьев, которые должны быть подобраны. Этот параметр эквивалентен количеству итераций, необходимых для построения последовательных деревьев. Параметр `interaction.depth` указывает число внутренних узлов в каждом дереве, которое контролирует сложность ансамбля деревьев. Этот параметр отражает глубину взаимодей-

ствия между предикторами в деревьях (рекомендуется диапазон от 2 до 10). Параметр `shrinkage` известен как скорость обучения, с которой происходит обучение модели при реализации бустинга. Этот параметр регулирует вес, придаваемый последовательным деревьям. Обычно он принимает значения от 0.001 до 0.1, но при меньшей скорости обучения обычно требуется больше деревьев. Параметр `bag.fraction` определяет случайную долю данных наблюдений, используемых для подгонки каждого последовательного дерева. Наконец, параметр `cv.folds` задаёт количество дополнительной перекрёстной проверки и вычисления оценки обобщённой возвращаемой ошибки `cv.error`. Остальные параметры определяются по умолчанию.

Оптимальные параметры FDA. Для определения параметров FDA используется R-пакет `mda`, который не требует большого количества аргументов, за исключением указания MARS в качестве метода подгонки и двух дополнительных параметров `degree`, `prune`. Параметр `degree` – максимальная степень взаимодействия переменных; если он по умолчанию равен 1, то взаимодействия между предикторами отсутствуют. Параметр `prune` – максимальное количество термов (членов) в сокращённой модели. Термин «терм» заимствован из MARS (Multivariate adaptive regression spline), который указывает количество кусочно-линейных (шарнирных) функций, необходимое для построения модели. Его значение по умолчанию равно NULL означает, что все термы, созданные при прямом проходе, остаются в модели. Этот параметр используется для того, чтобы установить верхнюю границу размера модели и сократить время поиска.

Определение параметров RF. Процедура с помощью пакета `randomforest` определяет следующие параметры: `n.tree`, `mtry`, `nodesize`, `maxnodes`. Параметр `n.tree` определяет количество деревьев модели. Это число не должно быть слишком маленьким, чтобы гарантировать, что каждый входной набор будет представлен, по крайней мере, несколько раз. Параметр `mtry` количество переменных, случайно выбранных в качестве кандидатов предикторов при каждом разбиении. Эта переменная

по умолчанию для классификации принимает значение \sqrt{p} , где p – количество предикторных переменных. Параметр `nodesize` указывает минимальное количество терминальных узлов. Параметр `maxnodes` – максимальное количество узлов, которое могут иметь деревья в лесу. Если этот параметр не задан, то деревья создаются до максимально возможного размера (с учётом ограничений по `nodesize`).

Определение параметров ANN. Процедура определяет параметры нейронной сети с использованием пакета `nnet`. Этот пакет наиболее широко используемый и лёгкий для использования, поскольку содержит один уровень (слой) скрытых узлов. Важными параметрами в `nnet` являются «количество единиц в скрытом слое» (размер – `size`) и коэффициент «ослабления веса» (`weight decay`), который управляет процессом оптимизации и позволяет избежать переобучения. Хотя `nnet` не содержит никаких специальных методов для определения этих параметров, однако функция `Biomod2.tuning` позволяет найти искомые параметры.

Определение параметров MaxEnt. Для определения оптимальных параметров `MaxEnt` мы использовали три независимых от порогов метрики: AUC_{Test} , AUC_{Diff} и «информационный критерий» с поправкой на размер Акаике (Akaike (AICc)) для выбора оптимальных параметров `MaxEnt` с использованием R-пакета `Biomod2.tuning`. К основным параметрам `MaxEnt`, оцениваемым с помощью `Biomod2.tuning`, относятся: параметр регуляризации (`RM` – `regularization multiplier`) и типы функций предикторов: линейные (L), квадратичные (Q), их произведения/взаимодействия (P), пороговые (T) и нелинейные (H). Параметр `RM` управляет тем, насколько жёстко модельное распределение «притягивается» к исходным данным ТН. Значение по умолчанию (`RM` = 1) может привести к сильному локализованному модельному распределению, которое более точно соответствует ТН, но при этом может привести к переобучению модели. Известно, что `MaxEnt` использует не предикторы, а числовые их признаки (`features`) для каждого предиктора, т. е. трансформированную форму с помощью различных функций преобразования. Такие

функции могут быть пяти типов – L, Q, P, T, H. Выбор этих типов функций осуществляется функцией `Biomod2.tuning` с помощью R-пакета `ENMeval` [Muscarella et al., 2014]. Однако скорость оценки параметров модели с помощью `Biomod2.tuning` выше, поскольку используется многопоточный режим вычислений. AUC_{Test} – это метрика, которая измеряет дискриминационную способность `iSDM` с использованием ТН тестовой выборки. AUC_{Diff} – это разница между AUC , рассчитанных на основе AUC_{Train} (обучающей) и AUC_{Test} (тестовой) выборок. Эта метрика (AUC_{Diff}) является мерой переобучения модели. Высокие значения AUC_{Diff} характеризуют высокую степень переобучения модели [Warren, Seifert, 2011]. AICc – информационный критерий Акаике, скорректированный с учётом небольшого размера выборки, отражает степень соответствия и сложности [Guisan et al., 2017]. Утверждается, что модель с наименьшим значением AICc является наиболее подходящей моделью среди множества возможных моделей. Пакет `Biomod2.tuning` создаёт ряд моделей `MaxEnt` для каждого набора данных с использованием различных значений регуляризации и классов типов функций, сравнивает их с использованием критерия AICc и предлагает наиболее подходящую модель. Этот пакет обычно выбирает модель, которая менее сложна, чем модель по умолчанию, принятая `MaxEnt`, с приемлемым значением метрики AUC_{Diff} [Halvorsen et al., 2016; Petrosyan et al., 2019b; 2020; 2023].

Шаг 4. Построение индивидуальных моделей (iSDM) и оценка их качества. Индивидуальные модели пространственного распространения видов были построены с использованием семи типов моделей (GLM, GAM, GBM, RF, FDA, ANN, `MaxEnt`), реализованных в R-пакете `Biomod v.4.2` [Thuiller et al., 2021]. Для всех моделей мы сгенерировали 1000 точек псевдо-отсутствия (PA) видов в области обучения моделей трёхкратным повтором с помощью процедуры `BIOMOD_FormatingData`. Точки PA были получены с использованием стратегии генерации `sre`, поскольку эта стратегия уменьшает случайную генерацию ложных псевдо-отсутствий. Затем были построены индивидуальные модели `iSDM` с помощью про-

цедуры BIOMOD_Modeling с использованием оптимальных параметров, определённых на предыдущем шаге для всех типов моделей. Оптимальные параметры в пакете Biomod2 задаются с помощью специальной функции BIOMOD_ModelingOptions, т. е. все параметры по умолчанию для всех моделей заменяются оптимальными их значениями. Прогностическая эффективность каждого типа моделей оценивались путём трёхкратной разбивки выборок ТН на две части, т. е. модели обучались с использованием 80% ТН, а оценка точности проводилась с использованием оставшихся 20% ТН. Для каждого из семи методов были получены 9 моделей для трёх разных наборов РА и трёх различных способов деления ТН на две части выборок для обучения и тестирования, т. е. 3 РА × 3 запуска. Качество индивидуальных моделей оценивали с помощью трёх метрик KAPPA, TSS, AUC. Метрика KAPPA оценивает качество модели по следующей шкале: отличная KAPPA > 0.8; хорошая 0.6 < KAPPA ≤ 0.8; плохая KAPPA ≤ 0.40 [Allouche et al., 2006]. Метрика TSS принимает значение в диапазоне от -1 до +1, где +1 указывает на идеальное согласие, отличное 0.8 < TSS < 1, хорошее 0.6 < TSS ≤ 0.8, удовлетворительное 0.4 < TSS ≤ 0.6, плохое TSS ≤ 0.4 [Thuiller et al., 2009].

На этом этапе функция BIOMOD_Modeling также определяет кривые отклика моделей для каждой биоклиматической переменной в отдельности и относительную важность каждой переменной в модели. В целом, трудно оценивать важность предикторных переменных при построении различных моделей, поскольку они не основаны на одних и тех же алгоритмах, методах и подходах. Тем не менее, в пакете Biomod2 с помощью единого подхода предлагается оценить меру относительной важности каждой переменной, которая не зависит от модели. После того как индивидуальные модели с оптимальными параметрами построены (т. е. имеется стандартный или эталонный прогноз), одна конкретная переменная рандомизируется и создаётся новая модель (прогноз). Далее вычисляется показатель корреляции Пирсона (R) между этим новым прогнозом и стандартным прогнозом, и считается, что это показатель R даёт оцен-

ку важности переменной в модели. Важность переменной определяется по формуле: $VarI = 1 - R$. Это означает, что если имеется высокая корреляция между двумя прогнозами, т. е. они различаются слабо и R близко к 1, то рандомизированная переменная мало влияет на построение прогноза и считается не важной для модели. Напротив, низкая корреляция (R близко к 0) означает значительную разницу в прогнозировании, что свидетельствует о важности этой переменной для модели. Необходимо отметить, что этот метод учитывает только прямые эффекты переменных и не позволяет идентифицировать комбинированный эффект важности переменных.

Шаг 5. Построение результирующих ансамблевых (eSDM) моделей распространения вида в условиях текущего климата. Перечисленные семь индивидуальных iSDM легли в основу создания ансамблевой модели (eSDM) с помощью функции BIOMOD_EnsembleModeling. При создании ансамблевой модели мы исключали те прогнозные индивидуальные модели (iSDM), у которых оценка качества модели была низкой, т. е. TSS ≤ 0.8 [Guisan et al., 2017]. Существует несколько способов объединить несколько моделей iSDM, разработанных параллельно. В нашей работе используется два релевантных варианта объединения в ансамбль – усреднение по комитету (committee averaging – CA) и взвешенное среднее (weighted mean – WM). Если при создании ансамблевой модели в пакете Biomod2 выбрана опция CA, то вероятности модели пригодности сначала преобразуются в бинарные карты качественные/некачественные, используя порог, определяемый max TSS [Guisan et al., 2017]. Далее оценка ансамбля определяется средним значением бинарных прогнозов. Если прогноз близок к 0 или 1, то все модели согласовано прогнозируют 0 или 1, соответственно. Если прогноз составляет около 0.5, то половина моделей предсказывает 1, а другая половина 0. Интересной особенностью меры CA является то, что она даёт как прогноз, так и меру неопределённости. Если в Biomod2 выбрана опция WM, тогда пакет возвращает средневзвешенные (точнее, взвешенную сумму) значения оценок вероятности пригодности каждого сайта ансамблевой модели, т. е.

чем лучше модель, тем большее значение она имеет в ансамбле. Кроме этого, мы определяли коэффициент вариации моделей (CV), входящих в ансамбль, который информирует о том, в какой степени прогнозы различных моделей согласуются (или расходятся) между собой. Эти оценки важны, поскольку они позволяют определить области, в которых предсказания индивидуальных моделей наиболее расходятся. Поскольку заранее не известно, какой способ объединения iSDM при построении eSDM лучше, мы сначала строили модели трёх типов (CA-eSDM, WM-eSDM и CV-eSDM). Затем для получения финальной eSDM мы оценивали качество модели каждого из типов объединения iSDM, используя метрики KAPPA, TSS, AUC, и выбирали лучший вариант.

В рамках концепции построения eSDM в Biomod2 выполнен ряд последовательных действий для проецирования индивидуальных моделей и eSDM с области обучения на область предсказания. В начале для каждого из трёх околородных видов были созданы индивидуальные модели ареалов в пределах России с помощью функции BIOMOD_Projection, далее на основе этих индивидуальных моделей с помощью BIOMOD_EnsembleForecasting были построены ансамблевые модели. Для итоговой оценки пригодности созданных eSDM мы построили десять дополнительных реализаций. Итого для каждого вида были созданы 630 iSDM (по десять реализаций, семи моделей и 9 запусков каждой – см. шаг 4) и 30 ансамблевых моделей (по десять моделей CA-eSDM, WM-eSDM, CV-eSDM, соответственно).

Для окончательной проверки качества eSDM-моделей использовали индекс Бойса (Bind) [Boyce et al., 2002; Hirzel et al., 2006]. У индекса Бойса отсутствуют некоторые недостатки, имеющиеся у индекса AUC [Lobo et al., 2008]. Метрики KAPPA и TSS не имеют таких ограничений, как AUC, однако для их оценки необходима случайная генерация точек PA, что уменьшает точность этих метрик. Преимущество Bind по сравнению с AUC, KAPPA и TSS заключается в том, что для его расчёта необходимы данные только о ТН, поэтому он оценивает качество моделей более корректно. Преимущества использования

этого индекса были показаны в предыдущих исследованиях [Hirzel et al., 2006; Petitpierre et al., 2012; Bellard et al., 2013; Petrosyan et al., 2019b, 2020, 2023]. Мы рассчитали Bind для каждого из 10 запусков eSDM, а затем усреднили значения, чтобы получить окончательные оценки качества моделей.

Результаты

Разреживание ТН, области обучения моделей и выбранные предикторные переменные.

После выполнения процедуры разреживания и случайного отбора ТН для моделирования было изучено 10 подвыборок ТН (см. методику, шаг 2). Для каждого вида были отобраны подвыборки, у которых средний индекс ближайшего соседа (ANNI) равен 1, т. е. имелось случайное распределение. Эти подвыборки различались по количеству ТН (n) и минимальными расстояниями между ними. Отобранные таким образом три сокращённых набора ТН (DS_{Cc} , DS_{Oz} , DS_{Nv}) включали данные о местах находок *C. canadensis*, *O. zibethicus* и *N. vison* в нативной и инвазионных частях их ареала и содержали 196, 150 и 115 ТН, соответственно. Сокращённые наборы ТН, включённые в DS_{Cc} , DS_{Oz} , DS_{Nv} , составляли 4.4, 2.6 и 4.2 % от полного набора точек, соответственно. Размещение отобранных ТН для околородных инвазионных видов представлено на карте (рис. 2).

Диаграммы PCA анализа точек находок (DS_{Cc} , DS_{Oz} , DS_{Nv}) и фоновых точек из области обучения с использованием предикторных переменных Bio_01, Bio_02, ..., Bio_19 представлены в экологическом пространстве, которое задано первыми двумя осями PCA (рис. 3).

Из рисунка видно, что большая ось эллипсоида (рис. 3 А) приблизительно параллельна к Bio_15 (коэффициент вариации осадков, %) (рис. 3 Г) и меньшая – к Bio_01 (средняя годовая температура, °C). По этой причине первые две предикторные переменные для *C. canadensis* выбраны Bio_01, Bio_15. На рисунке 3Г эти переменные выделены жёлтым цветом. В набор предикторных переменных для этого вида также были включены Bio_2 (средняя суточная амплитуда температуры,

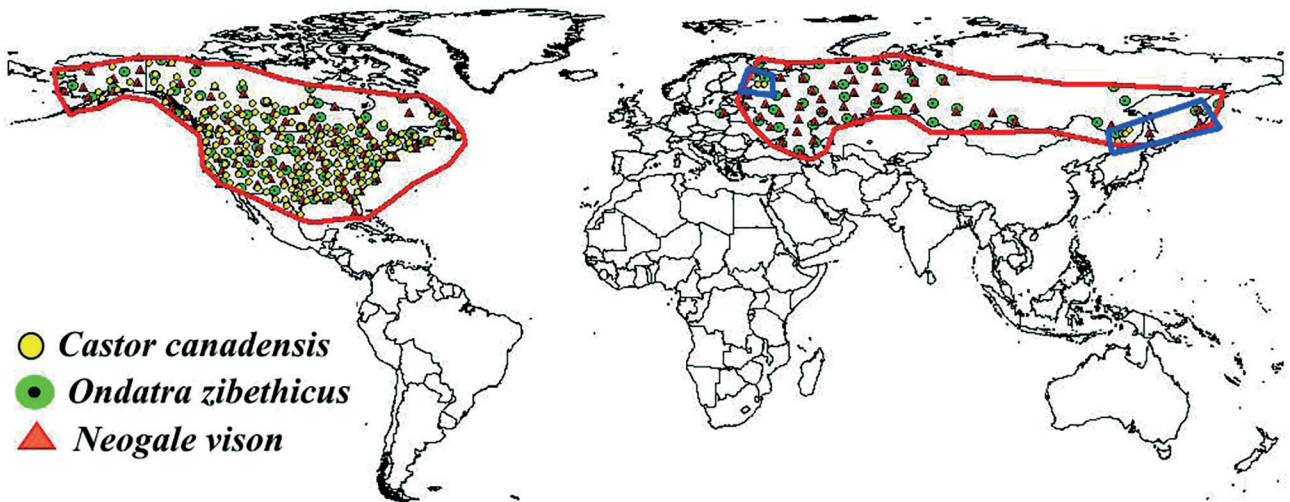


Рис. 2. Места находок (ТН) околотоводных инвазивных млекопитающих (*C. canadensis*, *O. zibethicus*, *N. vison*), по сокращённому набору (DS_{Cc} , DS_{Oz} , DS_{Nv}), отобранному для создания SDM с указанием областей обучения. Красная линия – область обучения для ТН трёх видов в Северной Америке и ТН *O. zibethicus* и *N. vison*, в России; синяя линия – для ТН *C. canadensis* в России.

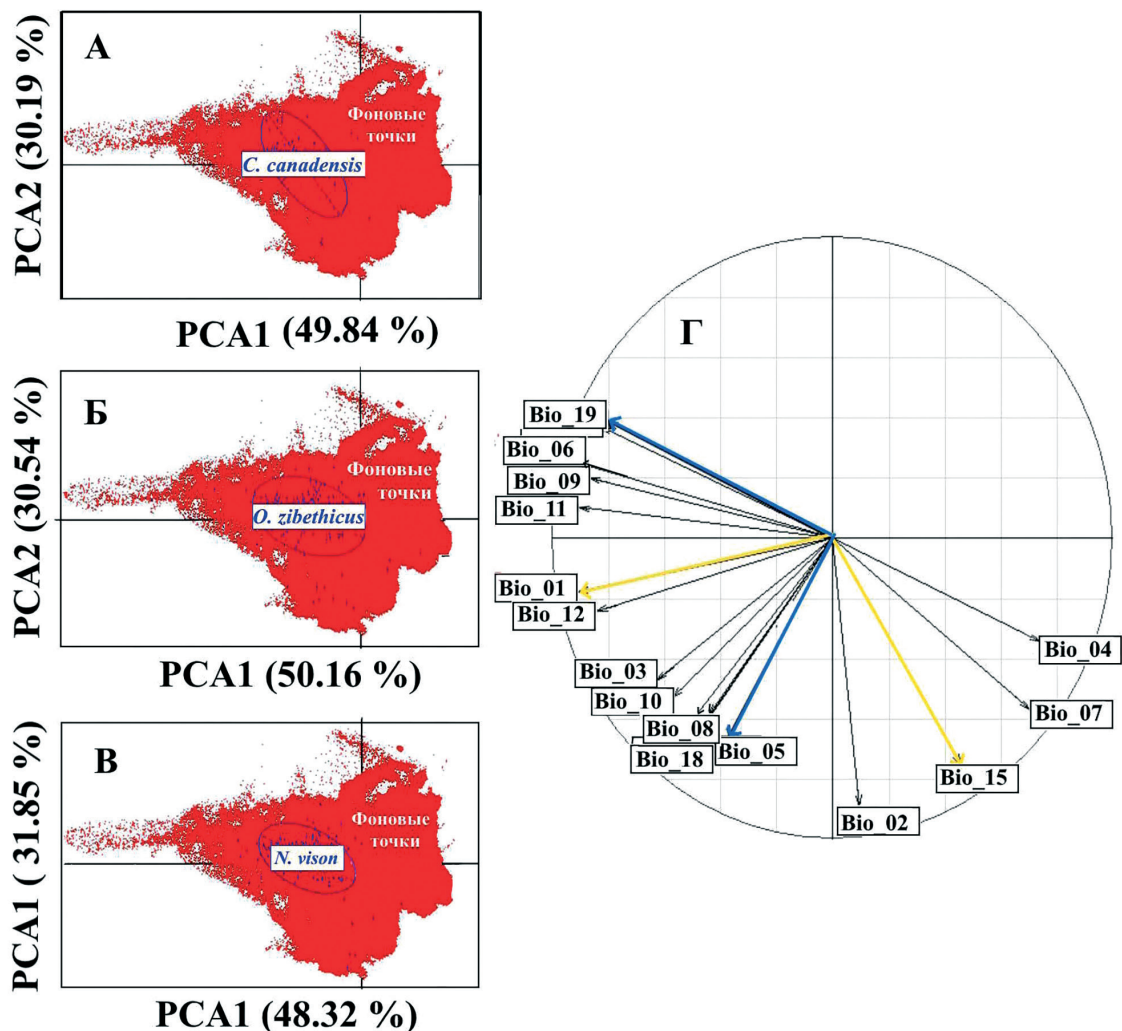


Рис. 3. Распределение точек находок (ТН) *C. canadensis*, *O. zibethicus* и *N. vison* в экологическом пространстве, определяемом первыми двумя осями PCA (А, Б, В) и корреляционным кругом (Г) выбранных биоклиматических переменных. На А, Б, В: красным – фоновые точки, синим – ТН и эллипсоиды по сокращённому набору. На Г: жёлтым – переменные, соответствующие двум осям эллипсоида ТН *C. canadensis*, синим – для эллипсоидов ТН *O. zibethicus* и *N. vison*.

Таблица 1. Оптимальные параметры индивидуальных моделей, определённых с помощью функции тонкой настройки параметров `Biomod2.tuning` *

Название iSDM	Оптимальные параметры
<i>C. canadensis</i>	
GLM	type = 'polynomial'; interaction.level = 1; myFormula = <i>C. canadensis</i> ~ Bio_01 + I(Bio_01^2) + I(Bio_01^3) + Bio_02 + I(Bio_02^2) + Bio_05 + I(Bio_05^2) + I(Bio_05^3) + Bio_12 + I(Bio_12^2) + I(Bio_12^3) + Bio_15 + I(Bio_15^2) + Bio_01:Bio_02 + Bio_01:Bio_05 + Bio_01:Bio_12 + Bio_01:Bio_15 + Bio_02:Bio_05 + Bio_02:Bio_12 + Bio_05:Bio_15 + Bio_12:Bio_15
GAM	select = FALSE
GBM	n.trees = 5000; interaction.depth = 9; shrinkage = 0.005; bag.fraction = 0.5; cv.folds = 3
FDA	degree = 2; nprune = 16
RF	ntree = 500; mtry = 2, nodesize = 5, maxnodes = NULL
ANN	size = 6; weight decay = 0.01
MaxEnt	Linear = TRUE; Quadratic = TRUE; Product = FALSE; Threshold = FALSE; Hinge = TRUE, RM = 3
<i>O. zibethicus</i>	
GLM	type = 'polynomial'; interaction.level = 0; myFormula = <i>O. zibethicus</i> ~ Bio_01 + I(Bio_01^2) + I(Bio_01^3) + Bio_02 + I(Bio_02^2) + I(Bio_02^3) + I(Bio_05^2) + I(Bio_05^3) + I(Bio_12^2) + I(Bio_12^3) + Bio_19 + I(Bio_19^2) + I(Bio_19^3)
GAM	select = TRUE
GBM	n.trees = 900; interaction.depth = 9; shrinkage = 0.005; bag.fraction = 0.5; cv.folds = 3
FDA	degree = 1; nprune = 14
RF	ntree = 500; mtry = 4; nodesize = 5; maxnodes = NULL
ANN	size = 4; weight decay = 0.05
MaxEnt	Linear = TRUE; Quadratic = TRUE; Product = FALSE; Threshold = FALSE; Hinge = FALSE, RM = 4
<i>N. vison</i>	
GLM	type = 'polynomial'; interaction.level = 0; myFormula = <i>N. vison</i> ~ Bio_01 + I(Bio_01^2) + Bio_02 + I(Bio_02^2) + I(Bio_02^3) + I(Bio_05^2) + I(Bio_05^3) + I(Bio_12^2) + I(Bio_12^3) + I(Bio_19^2) + I(Bio_19^3)
GAM	select = FALSE
GBM	n.trees = 100; interaction.depth = 6; shrinkage = 0.05; bag.fraction = 0.5; cv.folds = 3
FDA	degree = 2; nprune = 14
RF	ntree = 500 ; mtry = 3; nodesize = 5; maxnodes = NULL
ANN	size = 6; weight decay = 0.001
MaxEnt	Linear = TRUE; Quadratic = TRUE; Product = FALSE; Threshold = FALSE; Hinge = FALSE, RM = 3

*Оценка качества индивидуальных и ансамблевой моделей с оптимальными параметрами приведена в специальном разделе (см. ниже).

°С), Bio_05 (максимальная температура самого тёплого месяца года, °С), Bio_12 (годовая сумма осадков, мм), поскольку все парные ранговые коэффициенты корреляции Спирмана меньше 0.72 по абсолютному значению и коэффициенты VIF для всех переменных меньше 5.

Проведённый аналогичный анализ направления осей эллипсоидов (рис. 3 Б, 3 В) по сравнению с биоклиматическими переменными показал, что первыми двумя пре-

дикторными переменными для *O. zibethicus* и *N. vison* являются Bio_19 (сумма осадков в самой холодной четверти года, мм) и Bio_05 (максимальная температура самого тёплого месяца года, °С). Эти переменные на рисунке 3Г выделены синим цветом. Дополнительный анализ парных коэффициентов ранговой корреляции Спирмана и коэффициентов VIF позволил расширить набор предикторных переменных с включением Bio_01, Bio_02 и Bio_12, поскольку все парные ранговые ко-

эффиценты корреляции Спирмана меньше 0.72 и коэффициенты VIF меньше 5.

Оценка оптимальных параметров индивидуальных моделей

Оптимальные параметры для построения индивидуальных моделей (iSDM), полученные с помощью пакета Biomod2 представлены в таблице 1. Из таблицы видно, что для построения GLM моделей для всех видов используются полиномиальные модели. Однако параметры отличаются тем, что при построении GLM для *C. canadensis* допускается взаимодействие переменных, а для *O. zibethicus* и *N. vison* не допускается. Формулы, представленные в таблице 1 для *C. canadensis*, различаются взаимодействием переменных.

При построении модели GAM для *C. canadensis* и *N. vison* процесс сглаживания не контролируется, т. е. `select = False`, а для *O. zibethicus* процесс сглаживания контролируется для избегания переобучения модели.

При построении GBM для *C. canadensis* требуется большее количество «деревьев» 5000 (в том числе и итераций), чем для *O. zibethicus* (900) и *N. vison* (100). Наименьшее количество узлов требуется для «деревьев» *N. vison* (6). Для *C. canadensis* и *O. zibethicus* количество узлов больше и для этих двух видов не различается – 9. Тот факт, что GBM модели *C. canadensis* и *O. zibethicus* обучаются медленнее, чем для *N. vison*, виден из значений параметра `shrinkage`, который для *C. canadensis* и *O. zibethicus* равен 0.005, а для *N. vison* `shrinkage` = 0.05. Другими словами, GBM модель для *N. vison* обучается быстрее и менее сложна, чем для *C. canadensis* и *O. zibethicus*.

Из оптимальных параметров моделей FDA следует, что степень взаимодействия предикторных переменных (`degree` = 2) для видов в этих моделях не различается. Однако FDA для *C. canadensis* допускает больше термов (16), чем модели для *O. zibethicus* и *N. vison*, для которых этот параметр равен 14.

Оптимальные параметры модели «случайного леса» (RF) для видов различаются только по параметру `mtry`. Параметр `mtry` – количество переменных, случайно выбранных в качестве кандидатов предикторов при

каждом разбиении, для *O. zibethicus* составляет 4, а для *C. canadensis* и *N. vison* принимает значения 2 и 3, соответственно. Здесь можно заметить, что если значение `mtry` для *C. canadensis* и *N. vison* не сильно отличаются от значения по умолчанию, то для *O. zibethicus* этот параметр значительно отличается от значения по умолчанию. Имеется ещё одна важная особенность построенных деревьев в «случайном лесу», которая заключается в том, что глубина деревьев принимает наибольшее возможное максимальное значение.

Модели построенные, с помощью искусственных нейронных сетей (ANN) различаются либо по количеству нейронов в скрытом слое, либо по величине весов ослабления (`weight_decay`). Количество нейронов в скрытом слое для *C. canadensis* и *N. vison* равно 6, но модели различаются по значению параметра «`weight_decay`», который равен 0.01 и 0.001, соответственно. Модель для *O. zibethicus* отличается меньшим количеством нейронов (4), но относительно большим параметром «`weight_decay`» (0.05).

Оценки оптимальных параметров моделей MaxEnt наглядно показывают, что параметр регуляризации RM существенно отличается от значения по умолчанию 1. Значения RM MaxEnt моделей для видов *C. canadensis*, *O. zibethicus*, *N. vison* с оптимальными значениями составляет 3, 4 и 3, соответственно. Причём средние значения AUC (AUC_{Train} и AUC_{Test}) для всех моделей имеют очень высокие значения от 0.97 до 0.98 (рис. 4). При этом параметр AUC_{Diff} принимает низкие значения (меньше 0.01) (рис. 4).

Оценка относительной важности переменных для созданных индивидуальных моделей

Скрипичные диаграммы важности переменных, построенные на основе 9 реализаций для трёх видов представлены на рисунках 5–7. Из рисунка 5, посвящённого моделям *C. canadensis*, видно, что для двух регрессионных моделей (GLM, GAM) наиболее важной переменной является Bio_01 ($VarI = 0.76 \pm 0.01$). Для машинно-обучаемых моделей (ANN, GBM, RF) важность этой переменной незначительно ниже ($VarI = 0.75 \pm 0.01$). Для

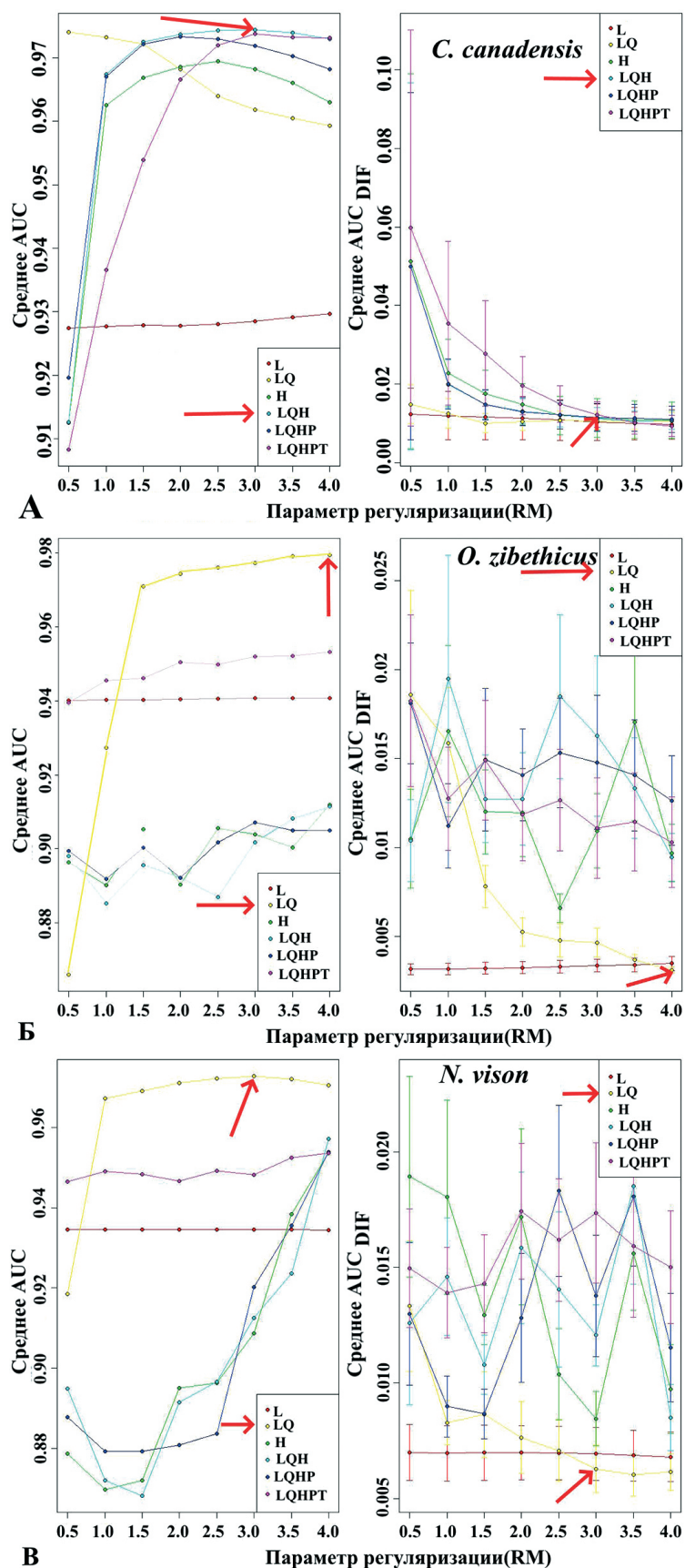


Рис. 4. Оценка параметров моделей MaxEnt для ряда комбинаций классов объектов и параметров регуляризации. А – *C. canadensis*, Б – *O. zibethicus*, В – *N. vison*. Кривые показывают изменения допустимых классов признаков и их сочетаний, где L = линейные, Q = квадратичные, H = нелинейные, P = произведение и T = пороговые. Для всех изученных видов параметры регуляризации выше значения по умолчанию (RM = 1). Оптимальные параметры моделей MaxEnt (сочетания классов признаков и параметры регуляризации) указаны красной стрелкой.

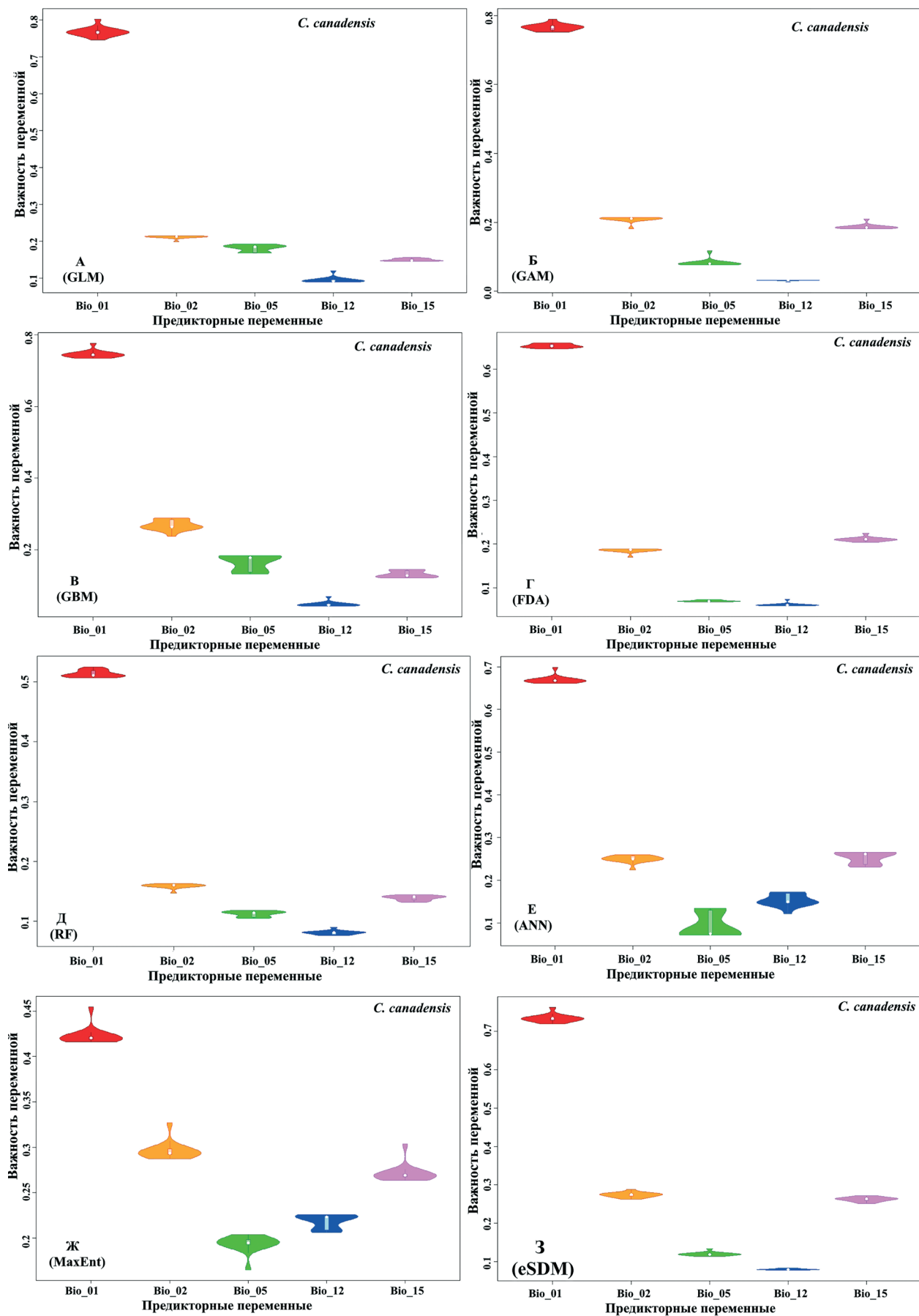


Рис. 5. Оценка относительной важности переменных для созданных индивидуальных моделей пространственного распространения *C. canadensis*. Панели А–З соответствуют iSDM: GLM, GAM, ANN, GBM, RF, FDA, MaxEnt и eSDM.

модели FDA и MaxEnt важность этой переменной составляет $\text{VarI} = 0.65 \pm 0.01$ и $\text{VarI} = 0.42 \pm 0.01$, соответственно. Для ансамблевой (финальной) модели eSDM важность переменной Bio_01 составляет $\text{VarI} = 0.73 \pm 0.01$. По второй важной переменной модели разных типов различаются, но для ансамблевой модели на уровне второй важной переменной выделяется Bio_15 ($\text{VarI} = 0.26 \pm 0.01$), поскольку важность переменных Bio_02 и Bio_15 значимо не различаются. Мы в дальнейшем именно переменные Bio_01 и Bio_15 (см. рис. 3 Г) считали важнейшими для ансамблевой модели eSDM для *C. canadensis*.

Из рисунка 6 видно, что важнейшие переменные для индивидуальных моделей *O. zibethicus* разные. Для регрессионных моделей (GLM, GAM) первой важной переменной является Bio_05 ($\text{VarI} = 0.46 \pm 0.02$), но для машинно-обучаемых моделей (ANN, GBM и RF) эта переменная не является наиболее важной. Для моделей этой группы переменная Bio_05 является важнейшей только для ANN ($\text{VarI} = 0.45 \pm 0.02$), для моделей GBM и RF важнейшей является Bio_01 ($\text{VarI} = 0.59 \pm 0.02$; $\text{VarI} = 0.51 \pm 0.01$). Для FDA и MaxEnt первыми важнейшими переменными являются Bio_01 ($\text{VarI} = 0.48 \pm 0.01$) и Bio_05 ($\text{VarI} = 0.47 \pm 0.01$), соответственно. По важнейшей второй переменной все iSDM различаются, но для ансамблевой модели важнейшими переменными являются Bio_01 ($\text{VarI} = 0.4 \pm 0.01$) и Bio_05 ($\text{VarI} = 0.31 \pm 0.02$). Из двух важнейших переменных для ансамблевой модели лишь одна (Bio_05) совпадает с переменными, которые были выделены с помощью PCA.

Из рисунка 7 видно, что для всех индивидуальных моделей и ансамблевой модели пространственного распространения *N. vison* выделяются две важнейшие переменные: Bio_01 и Bio_02. Для ансамблевой модели мера важности двух переменных Bio_01 ($\text{VarI} = 0.55 \pm 0.01$) и Bio_02 ($\text{VarI} = 0.33 \pm 0.01$) существенно больше показателя важности других переменных, у которых этот показатель меньше 0.11 (± 0.01). Хотя скрипичные диаграммы (рис. 7) показывают иные важнейшие переменные, чем выделенные на основе PCA, тем не менее, по корреляционному кругу (рис.

3 Г) видно, что векторы переменных Bio_01 и Bio_02 перпендикулярны друг к другу.

Оценка качества индивидуальных и ансамблевой моделей

Оценка качества индивидуальных моделей, выполненная по трём метрикам: TSS, AUC, KAPPA, представлена на рисунке 8. Из рисунка 8 А, Б, В видно, что модели, созданные для *C. canadensis*, по всем трём метрикам оценки качества моделей хуже, чем модели, созданные для других видов. Средние значения TSS, KAPPA и AUC для всех iSDM составляют 0.84 ± 0.06 , 0.73 ± 0.13 и 0.93 ± 0.06 , соответственно. Изменение оценки качества в зависимости от типа модели рассмотрим на примере метрики TSS, так как для создания ансамблевых моделей рекомендуется использовать именно её [Guisan et al., 2017]. Хотя среднее значение для TSS (рис. 8 А) достаточно высокое 0.84 ± 0.06 , тем не менее, имеются 4 реализации GLM, у которых этот индекс меньше 0.8 (если количество реализаций со значениями метрики TSS ниже пороговой, обозначить как TSSc, то сокращённая запись выглядит так: TSSc = 4). У моделей разных типов средние значения TSS достаточно высокие: GAM (TSS = 0.81 ± 0.04), GBM (TSS = 0.86 ± 0.09), RF (TSS = 0.86 ± 0.08), FDA (TSS = 0.86 ± 0.08), ANN (TSS = 0.81 ± 0.06), MaxEnt (TSS = 0.89 ± 0.09). Однако количество моделей, у которых значение этой метрики меньше 0.8 составляют: GAM (TSSc = 4), GBM (TSSc = 3), RF (TSSc = 3), FDA (TSSc = 2), ANN (TSSc = 2), MaxEnt (TSSc = 1). Из этого следует, что при пороговом значении TSS = 0.8, при создании ансамблевой модели будет учтено 44 модели, т. е. 70% из всех 63 моделей.

Из рисунков 8 Г, 8 Д, 8 Е видно, что значения метрик TSS, KAPPA и AUC индивидуальных моделей для *O. zibethicus* значительно выше метрик *C. canadensis*. Для всех 63 индивидуальных моделей значения метрики TSS существенно больше 0.8, т. е. все реализации GLM (TSS = 0.87 ± 0.02), GAM (TSS = 0.86 ± 0.03), GBM (TSS = 0.88 ± 0.03), FDA (TSS = 0.84 ± 0.03), RF (TSS = 0.88 ± 0.03), ANN (TSS = 0.86 ± 0.02), MaxEnt (TSS = 0.86 ± 0.02) будут учтены при создании ансамблевой моде-

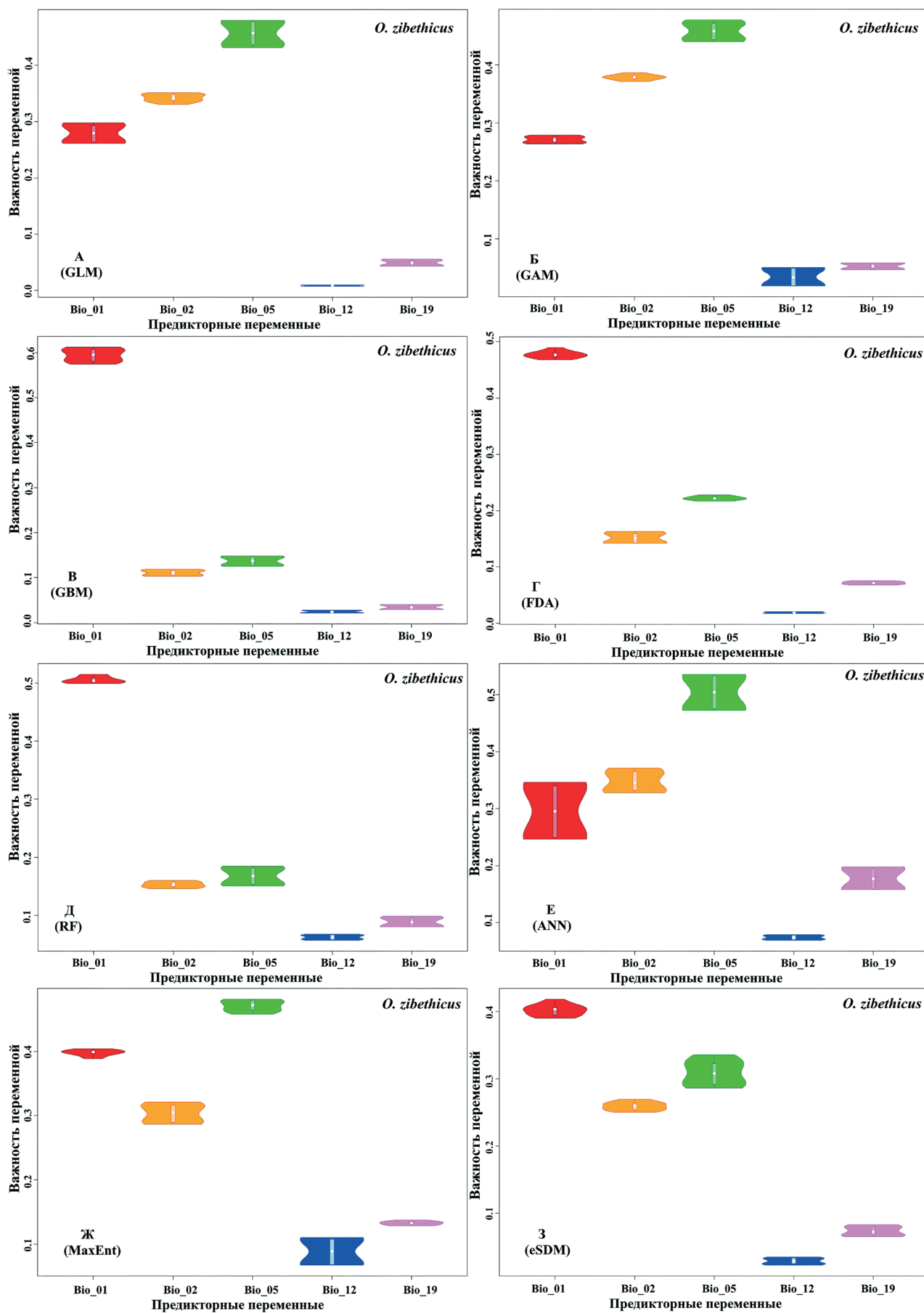


Рис. 6. Оценка относительной важности переменных для созданных индивидуальных моделей пространственного распространения *O. zibethicus*. Панели А–З соответствуют iSDM: GLM, GAM, ANN, GBM, RF, FDA, MaxEnt и eSDM.

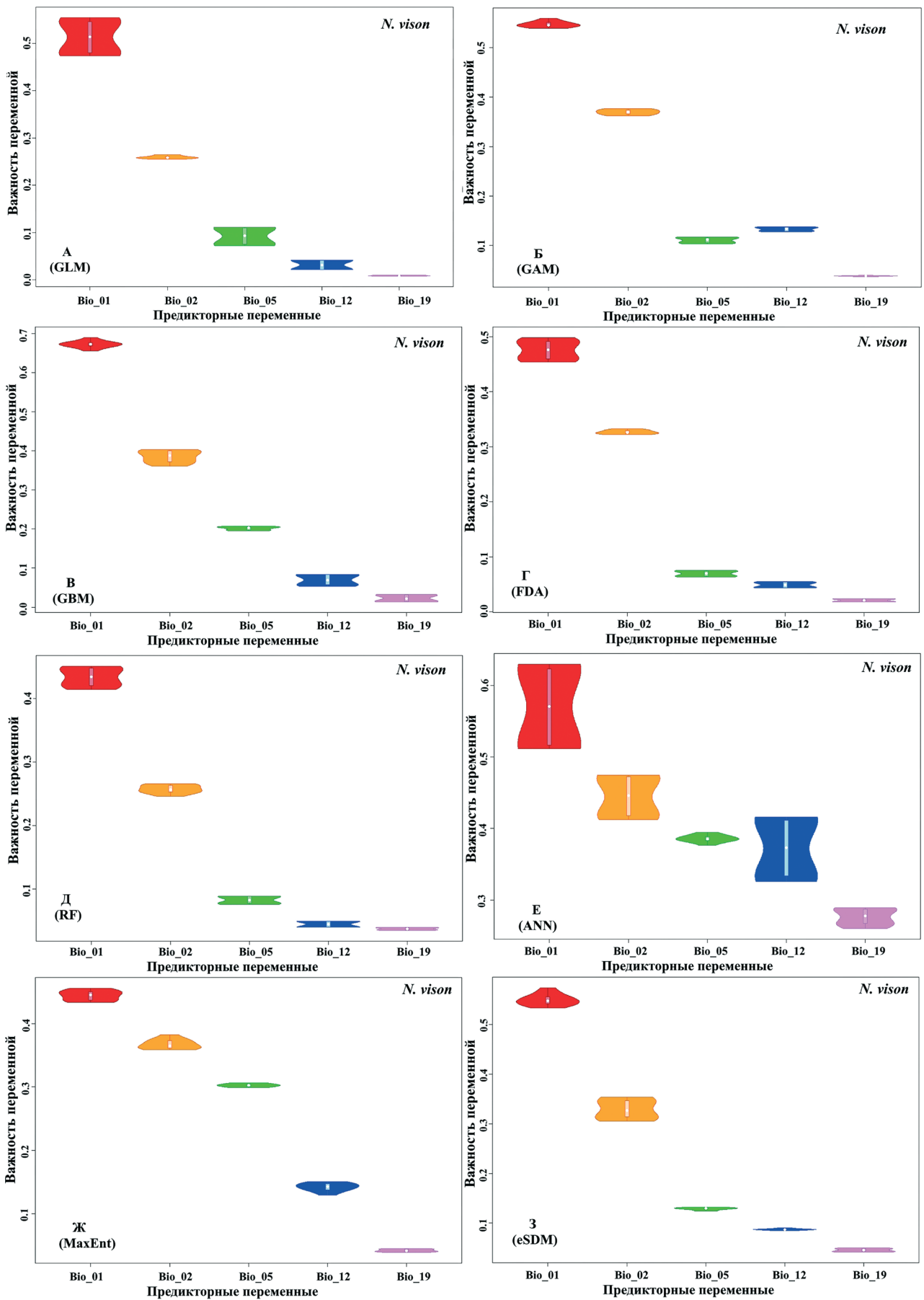


Рис. 7. Оценка относительной важности переменных для созданных индивидуальных моделей пространственного распространения *N. vison*. Панели А–З соответствуют iSDM: GLM, GAM, ANN, GBM, RF, FDA, MaxEnt и eSDM.

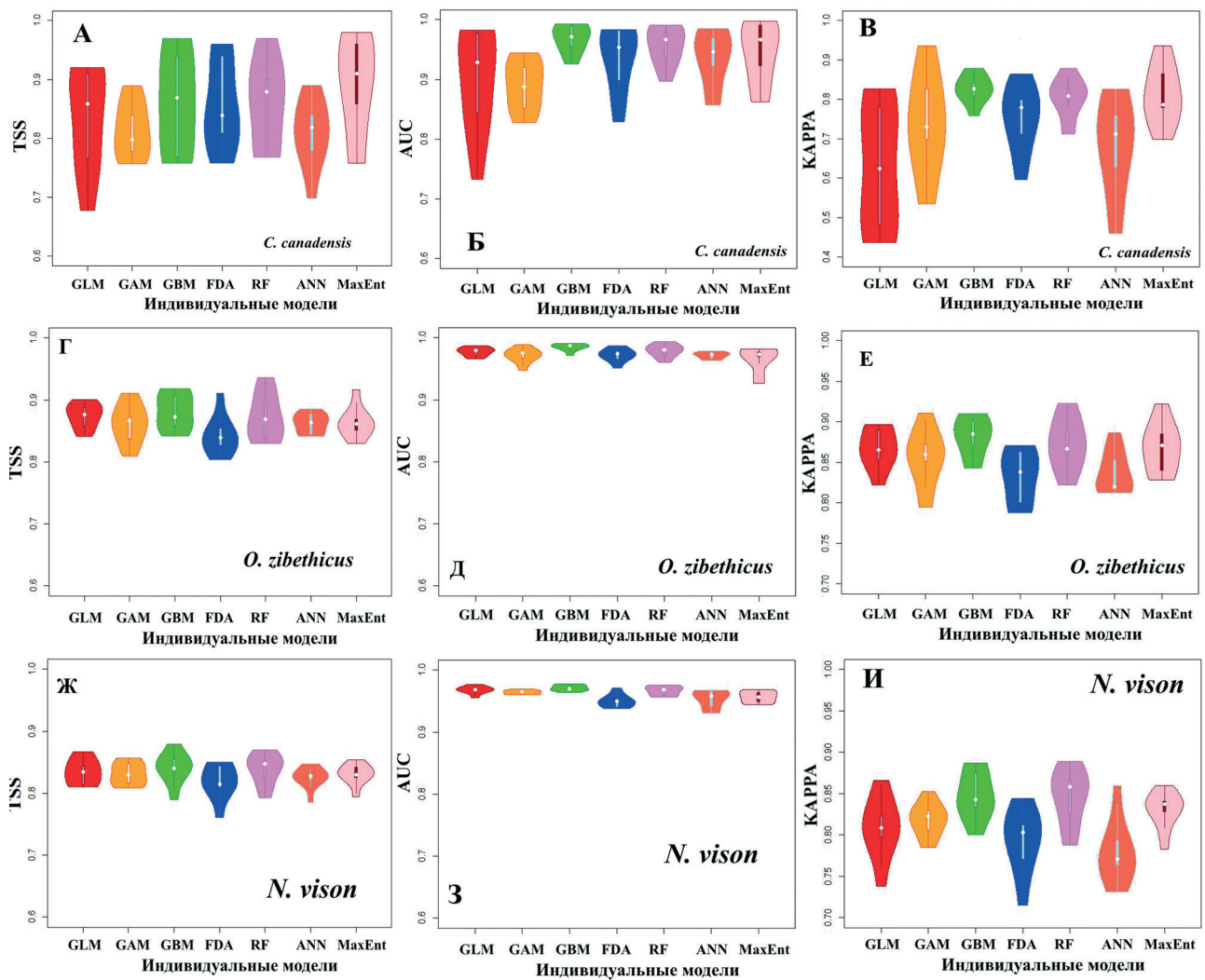


Рис. 8. Скрипичные диаграммы оценок качества индивидуальных моделей по трём метрикам: AUC, TSS, KAPPA. Панели верхней строки (А, Б, В) – модели для *C. canadensis*, средней (Г, Д, Е) – *O. zibethicus*, нижней (Ж, З, И) – *N. vison*.

ли. Средние значения TSS, KAPPA и AUC для всех iSDM и реализаций составляют 0.87 ± 0.03 , 0.86 ± 0.03 и 0.97 ± 0.01 , соответственно. Из оценок видно, если метрики качества индивидуальных моделей TSS и KAPPA для *C. canadensis* различались, то для *O. zibethicus* они не различаются.

Из рисунков 8 Ж, 8 З, 8 И видно, что качество индивидуальных моделей для *N. vison* по всем метрикам лучше, чем для *C. canadensis*, но хуже, чем для *O. zibethicus*. Оценки показывают, что метрики TSS индивидуальных моделей за исключением двух моделей FDA (TSSc = 1) и ANN (TSSc = 1) больше 0.8. Это означает, что за исключением двух моделей (по одной реализации из FDA и ANN) все остальные реализации моделей (61 из 63) будут использованы для создания ансамблевой

модели. Средние значения метрики TSS таковы: GLM (TSS = 0.84 ± 0.02), GAM (TSS = 0.83 ± 0.02), GBM (TSS = 0.84 ± 0.03), FDA (TSS = 0.81 ± 0.03), RF (TSS = 0.84 ± 0.03), ANN (TSS = 0.82 ± 0.02), MaxEnt (TSS = 0.82 ± 0.02). Средние значения трёх метрик TSS, KAPPA и AUC для всех iSDM *N. vison* и реализаций принимают достаточно высокие значения 0.83 ± 0.02 , 0.81 ± 0.04 и 0.96 ± 0.01 , соответственно.

Сравнение ансамблевых моделей, построенных с помощью различных стратегий объединения индивидуальных моделей

Проведённые оценки метрик качества ансамблевых моделей для двух стратегий объединения СА и WM приведены на рисунке 9. Из этих оценок следует, что для ансамблевых

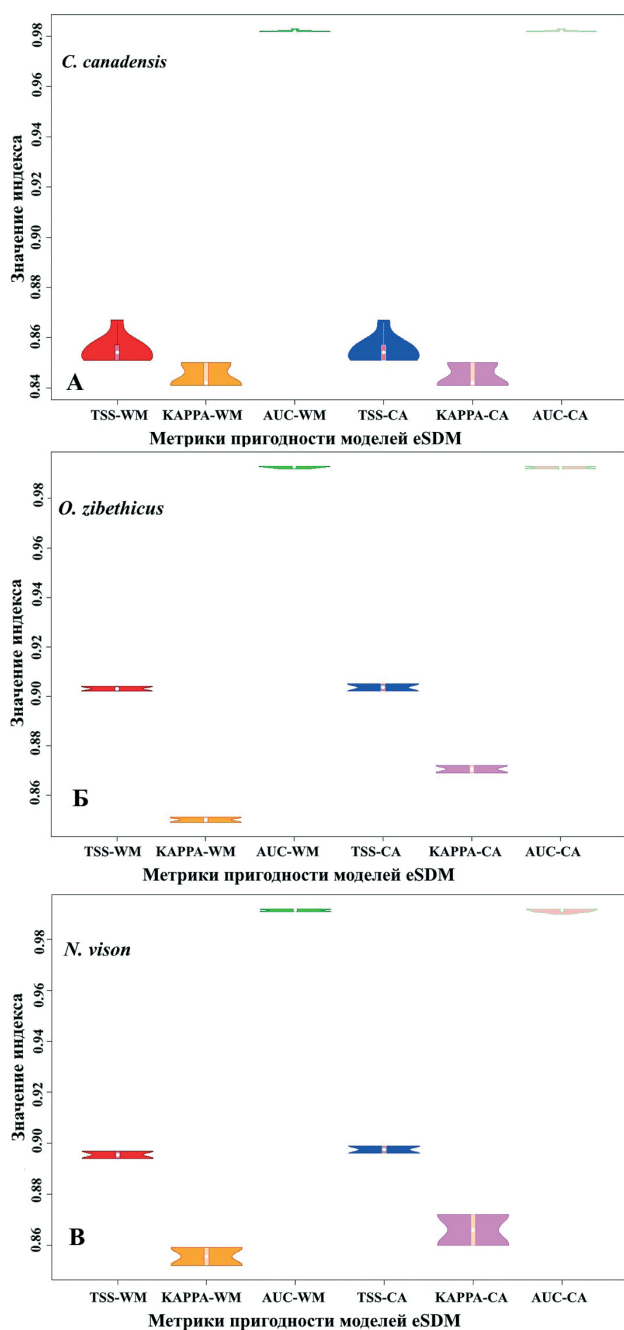


Рис. 9. Скрипичные диаграммы оценок качества ансамблевых моделей, построенных двумя методами СА и WM объединения индивидуальных моделей.

моделей наблюдается улучшение оценок всех метрик TSS, AUC и KAPPA, характеризующих качества моделей как по стратегии объединения моделей СА, так и WM. В частности, если средняя оценка метрики TSS для iSDM *C. canadensis* составляла 0.84 ± 0.06 , то для ансамблевых моделей значения этой метрики выше: по стратегии объединения СА TSS = 0.86 ± 0.003 и по стратегии WM TSS = 0.86 ± 0.003 . При этом дисперсия оценок уменьшилась в 20 раз. Для моделей *C. canadensis* осо-

бенно заметно улучшились оценки качества моделей по метрике KAPPA: для iSDM она составляла 0.73 ± 0.13 , а для eSDM – по стратегии СА 0.85 ± 0.002 и WM 0.85 ± 0.005 . Наряду с увеличением точности на 0.12, также наблюдается уменьшение дисперсий для СА и WM в 65 и 26 раз, соответственно. Такие же существенные улучшения значений также наблюдаются для AUC: для iSDM – AUC = 0.93 ± 0.06 , для eSDM по стратегии СА – AUC = 0.99 ± 0.006 и по стратегии WM 0.98 ± 0.003 .

Общая закономерность улучшения качества ансамблевых моделей по всем трём выбранным метрикам также наблюдается для *O. zibethicus* и *N. vison*. Для *O. zibethicus* значения метрик равны: iSDM: TSS = 0.87 ± 0.03 , KAPPA = 0.86 ± 0.03 , AUC = 0.97 ± 0.01 ; eSDM по стратегии СА: TSS = 0.904 ± 0.002 , KAPPA = 0.87 ± 0.002 , AUC = 0.99 ± 0.001 и по стратегии WM: TSS = 0.903 ± 0.001 , KAPPA = 0.85 ± 0.001 , AUC = 0.99 ± 0.001 ; а значение дисперсии уменьшается более чем в 10 раз.

Наконец, для моделей *N. vison* значения трёх метрик равны: iSDM: TSS = 0.83 ± 0.02 , KAPPA = 0.81 ± 0.04 и AUC = 0.96 ± 0.01 ; eSDM по стратегии СА TSS = 0.9 ± 0.002 , KAPPA = 0.86 ± 0.006 , AUC = 0.99 ± 0.001 и по стратегии WM TSS = 0.9 ± 0.001 , KAPPA = 0.86 ± 0.003 , AUC = 0.99 ± 0.0005 . Здесь также наблюдается увеличение средних значений метрик и уменьшение дисперсий более чем в 6 раз.

Из рисунка 9 видно, что значения всех метрик eSDM по стратегии СА и WM слабо различаются. Однако мы окончательно выбрали модели eSDM, построенные с помощью взвешенного метода усреднения (WM), и провели дополнительную проверку по индексу Бойса (Bind). Проведённые оценки индекса Бойса для 10 реализаций показали достаточно высокие их значения: *C. canadensis* Bind = 0.94 ± 0.004 , *O. zibethicus* Bind = 0.95 ± 0.001 ; *N. vison* Bind = 0.92 ± 0.005 .

Модели потенциального пространственного распространения околотовных видов на территории России (с оптимальными параметрами eSDM), их сравнение с известными ранее данными и динамика инвазий

Castor canadensis. Карта пригодности местообитаний для канадского бобра, построенная с применением ансамблевого моделирования (рис. 10 А), и её сравнение с современными местами обитания бобров этого

вида на территории России [Данилов и др., 2007; Данилов, 2009; Самые опасные..., 2018; Khlyar et al., 2021; рис. 11 А] показывают, что в настоящее время канадские бобры обитают в Евразии далеко не в самых лучших для них

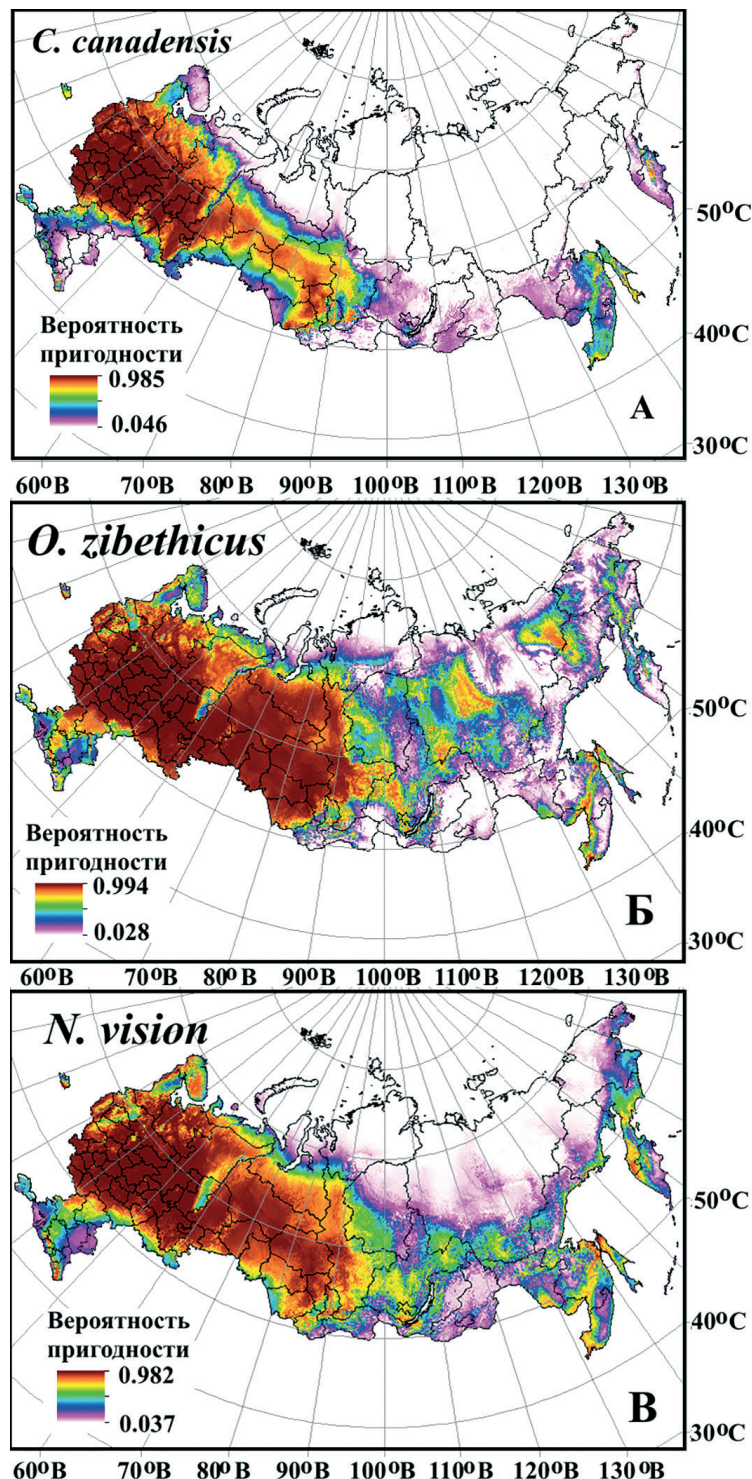


Рис. 10. Прогноз потенциального распространения *C. canadensis* (А), *O. zibethicus* (Б) и *N. vision* (В) с использованием ансамблевого подхода (eSDM), полученного после объединения индивидуальных моделей (iSDM) с помощью метода средневзвешенного усреднения. Все iSDM (GLM, GAM, GBM, FDA, RF, ANN, MaxEnt) оптимизированы с помощью тонкой настройки параметров пакета Biomod2. Все модели построены с использованием выбранных биоклиматических переменных окружающей среды из наборов данных BIOCLIM и точек находок в нативной и инвазионной частях ареала вида.

местах. Канадский бобр появился на территории России в 1950-е гг., т. е. более полувека назад. Карта eSDM (рис. 10 А), построенная с проецированием экологической ниши вида из Северной Америки на территорию Евразии,

показывает, что климатические условия южных районов России ближе к условиям нативной (североамериканской) части видового ареала. Кроме того, область пригодных для канадского бобра местообитаний в Евразии,

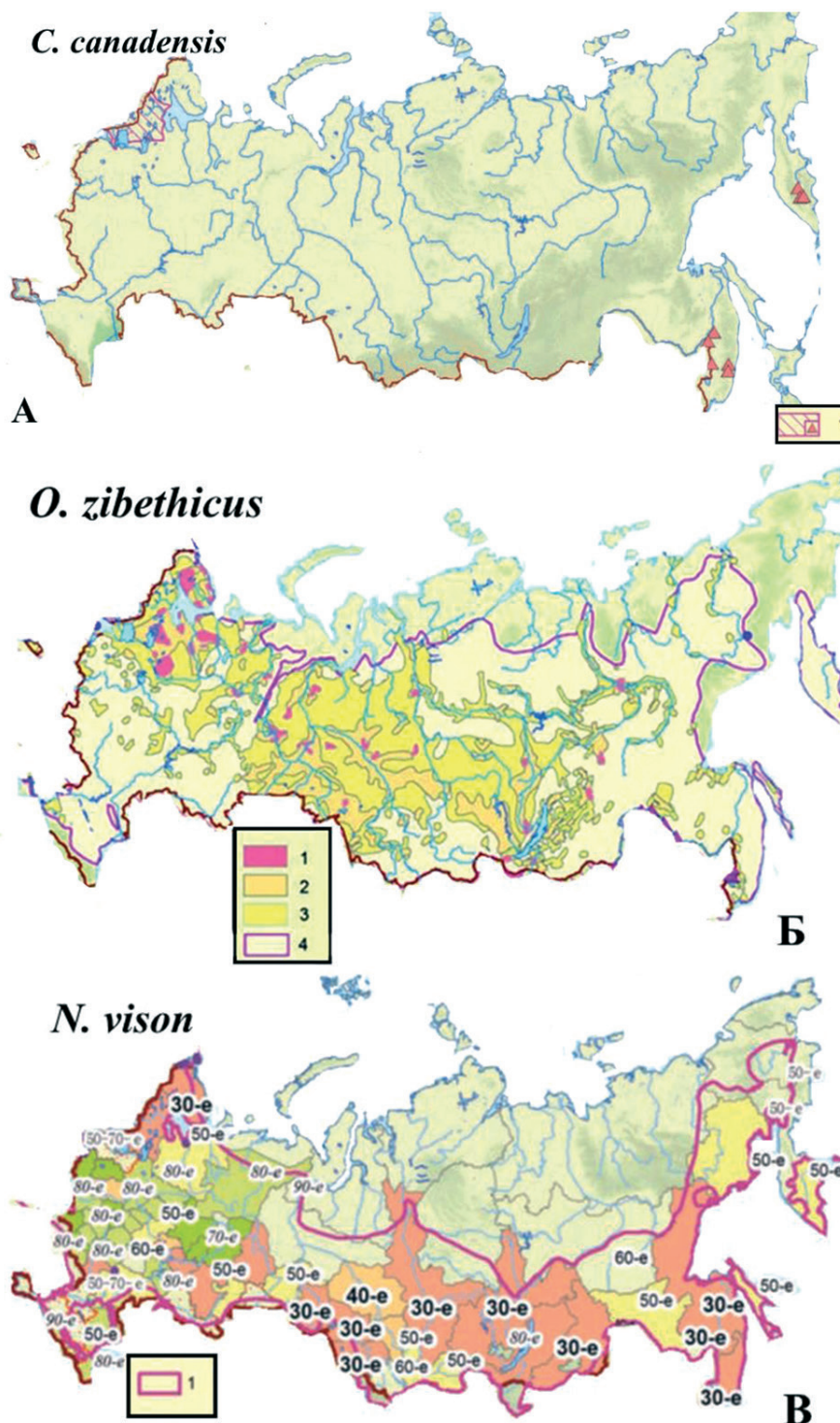


Рис. 11. Инвазионные части ареала в Евразии: *Castor canadensis* (А), *Ondatra zibethicus* (Б) и *Neogale vison* (В) [по: Самые опасные..., 2018 с изменениями]. Рис. 11 А: места современного обитания *C. canadensis* (2022 г.); 11 Б: границы ареала *O. zibethicus* в России [Бобров и др., 2008], где 1 – обитание к началу 1936 г., приращение ареала к началу: 2 – 1941 г.; 3 – 1956 г.; 4 – XXI в.; 11 В: 1 – область распространения на рубеже XX и XXI вв.; 10 В: 1 – динамика ареала *N. vison* с шагом 4–15 лет по литературным источникам [Янушевич и др., 1972; Khlyar и др., 2011; Bonesi, Tom, 2012; Окулова и др., 2017].

зии занимает обширную площадь: почти всю европейскую часть России (без Большеземельских тундр и пустынно-степных регионов Предкавказья), южные части Западной и Средней Сибири (не достигая оз. Байкал), а также два изолированных фрагмента: Камчатка и Российский Дальний Восток с островом Сахалин. Однако по историческим причинам бобр-пришелец появился на Северо-Западе России и был расселён в самые восточные регионы России [Самые опасные..., 2018]. Эти регионы далеко не самые благоприятные как для канадского, так и евразийского бобров [Petrosyan et al., 2016; 2019a; рис. 10 А]. Кроме того, проникновение канадского бобра к югу на Северо-Западе России может сдерживаться необходимостью дополнительных энергетических затрат на конкурентные отношения с евразийскими бобрами, которые стремительно распространяются на север и уже заняли те территории, которые канадский бобр мог бы ранее беспрепятственно заселить [Данилов и др., 2008a; Каньшиев, 2016].

Вызывает тревогу наблюдающееся в настоящее время сближение и частичное перекрывание областей распространения бобров двух видов (*C. fiber* и *C. canadensis*) на Северо-Западе России, возможность проникновения канадского бобра на запад за пределы Финляндии [Parker et al., 2012], и потенциальное сохранение канадских бобров на стыке Германии, Бельгии и Люксембурга [Dewas et al., 2012] представляет опасность обострением конкуренции за убежища и пищевые ресурсы, а также возможным вытеснением аборигенного/реинтродуцированного евразийского бобра (*C. fiber*). Известная в наши дни область симпатрии бобров двух видов лежит в регионах, где из-за низких температур скорость возобновления древесных кормов невелика, что неблагоприятно для бобров [Petrosyan et al., 2016]. Отсюда конкуренция за пищевые ресурсы здесь выше, чем она могла бы быть в более южных регионах. В то же время плохие кормовые условия могут сдерживать рост численности канадского бобра в этом регионе и замедлять скорость его проникновения в южные регионы России. Например, в Костомукшском заповеднике, где наблюдается дефицит кормов, 50% бобро-

вых поселений относятся к категории слабых (бобры одиночки или пара), а на одно поселение в среднем приходится 2.2 особи [Фёдоров, Данилов, 2018]. Такая популяция имеет слабый потенциал воспроизводства. Следовательно, нет оснований ожидать взрывного роста численности бобрового населения, значительного количества мигрирующих особей, а значит и широкого расселения.

На сегодняшний день не имеется удовлетворительного сценария реализации конкурентных отношений бобров двух видов, которые бы существовали без интродукции канадского бобра в Евразию. С одной стороны, в 2000-х гг. на юге Карелии наблюдали замещение канадского бобра евразийским [Данилов, 2009]. Однако математические модели показали, что вселившиеся канадские бобры (даже одна пара) могут вытеснить евразийского бобра в любых условиях его существования. При этом продолжительность исключения одного вида другим зависит от экологических условий, исходного количества вселившихся особей и плодовитости: при интродукции 12 особей канадского бобра численность евразийского начинает снижаться через 31–146 лет [Petrosyan et al., 2019a].

Ondatra zibethicus. Сравнение карты пригодности местообитаний для ондатры, построенной путём ансамблевого моделирования (рис. 10 Б), с имеющимися картами ареала ондатры [Ондатра..., 1993, Shenbrot, Krasnov, 2005; Бобров и др., 2008; Neronov et al., 2008; Самые опасные..., 2018; рис. 11 Б] говорит о сходстве общих черт расположения области обитания. Важный показатель качества водоёмов для обитания ондатры, который можно использовать как индикатор пригодности водоёмов для жизни ондатры и несложно определить в поле – насыщенность вод растворёнными минеральными соединениями. Показано, что высокое качество достигается при минерализации воды выше 0.1 г/л, однако высокая минерализация (выше 6 г/л) не благоприятна. Отсюда степные водоёмы оптимальней для ондатр, чем тундровые, но засоленные водоёмы пустынь и марши морских побережий не благоприятны [Чашухин, 2007]. Модельные карты более детально показывают регионы (рис. 10 Б), благоприятные

для этого вида. Согласно модели для ондатры мало пригодны Приенисейские горные регионы Средней Сибири, а Колымская, Камчатско-Корякская и Амуро-Уссурийско-Сахалинская части ареала представлены изолятами. Наличие таких изолированных фрагментов в Якутии согласуются с данными Е.С. Захарова и его коллег [Захаров и др., 2023], а размещение пригодных местообитаний на Сихотэ-Алине с картой распространения ондатры в этом регионе [Oleynikov, 2013]. В отличие от канадского бобра, возможности дальнейшего расселения ондатры по территории России в условиях текущего климата невелики.

Российская часть ареала ондатры была близка к её современному расположению уже к 1970-м гг. и, по мнению Н.П. Лаврова [1993], включала к тому времени почти все места, пригодные для обитания вида. Тем не менее, расселение в некоторых регионах продолжалось и позже. Например, р. Вишеру зверёк заселил в конце XX в. [Животный мир..., 2004]. Есть наблюдения о продвижении на север. На Ямале в 1960-х – начале 1970-х гг. северная граница лежала в лесотундре чуть севернее полярного круга [Лавров, 1993; Сосин, 1995], а в 2017 г. ондатру находили на широте 70°19' [Головатин, Соколов, 2017]. В низовьях р. Хатанги (Таймыр) она обнаружена на широте 72°51'17" [Головнюк и др., 2017].

Neogale vison. Сравнение карты потенциального ареала американской норки, построенной путём ансамблевого моделирования (рис. 10 В), с имеющимися картами ареала американской норки [Khlyar и др., 2011; Самые опасные..., 2018; рис. 11 В] показывает сходство основных закономерностей расположения мест обитания чужеродного вида, несмотря на различные подходы построения карт. В частности, прослеживается существенное ухудшение условий в верховьях Нижней Тунгуски. На eSDM-карте заметна также низкая пригодность для американской норки Юго-Восточного Забайкалья, что было упущено при построении ареала по литературным данным [Khlyar и др., 2011].

Возможности дальнейшего расселения американской норки по территории России в условиях текущего климата относительно невелики. Не исключено её расселение на север

Камчатки, что уже наблюдается [Валенцев и др., 2022], объединение камчатского изолята с основной частью евразийского ареала вида, а также проникновение в малоблагоприятные регионы Чукотки.

Последствия инвазий околводных млекопитающих и контроль численности

Castor canadensis. По сравнению с евразийским бобром, канадский раньше созревает, размер семьи больше и выше рождаемость. В выводке в среднем 5.2±1.4 детёныша, против 3.8±1.0 у евразийского бобра [Parker et al., 2012]. Это даёт канадскому бобру конкурентные преимущества при совместном обитании с евразийским [Petrosyan et al., 2019a]. Механизмы взаимодействия этих видов нуждаются в дальнейших исследованиях, требуется мониторинг численности и при необходимости проведение мероприятий по ограничению численности, а возможно и полному искоренению канадского бобра на территории Евразии.

Существующие данные по скорости расселения канадского бобра в Северной Америке показывают, что по водотокам он может расселяться более чем на 50 км [Müller-Schwarze, 2011]. На северо-западе России скорость расселения, оценённая по протяжённости предполагаемых рек расселения, достигала 30 км в год, хотя в районах с относительно равномерным распределением кормовых ресурсов она могла быть небольшой (0.2–1 км в год) [Данилов и др., 2007]. На востоке России канадские бобры также могли переселяться на большие расстояния, но площади, занятые поселениями бобров, остаются небольшими. В российском Приморье канадские бобры преодолели за 5 лет как минимум 330 км [Савельев и др., 2010]. На Камчатке, по сообщению А. Валенцева [Валенцев и др., 2022], бобры в первые 10–12 лет широко расселились, вплоть до нижнего течения р. Камчатка (до 300 км от мест выпуска), возросла их численность.

Среди отмеченных у канадского бобра гельминтов 1 вид относится к скребням [Ромашов, 2015], 1 – к цестодам, 12 – к нематодам и 6 – к трематодам [Ромашов, 2015; Rosell, Campbell-Palmer, 2022]. Большинство

из них встречаются и у других видов теплокровных, но есть 4 вида, которые специфичны для канадского бобра: нематоды *Travassosius americanus*, *Castorstrongilus castoris* и трематоды *Stichorchis subtriquetrus*, *Stephanoproraoides lawi*. Все они отмечены у канадского бобра в его нативном ареале, при этом высокие показатели встречаемости характерны для 2 видов: *S. subtriquetrus* и *T. americanus* [Ромашов, 2015; Rosell, Campbell-Palmer, 2022]. Именно эти 2 вида были завезены с канадскими бобрами в Финляндию, а затем проникли в Ленинградскую обл. Дальнейшее расселение канадского бобра в Карелию и интродукция в Хабаровский край привели к обеднению числа специфичных видов гельминтов до одного (*T. americanus*) [Савельев, 2005; Ромашов, 2015].

В нативном ареале от канадских бобров выделяли возбудителей различных болезней человека и скота (вирусных – 3 патогена, грибковых – 1, бактериальных – 14 и паразитарных – 26). Чаще других у канадских бобров обнаруживали возбудителя туляремии (*Francisella tularensis*) и жиардиаза (лямблия *Giardia spp.*); обычны – возбудители лептоспирозов (*Leptospira spp.*), псевдотуберкулёза (*Yersinia pseudotuberculosis*) и токсоплазмоза (*Toxoplasma gondii*); из редко обнаруживаемых патогенов к самым опасным для человека относится вирус бешенства [Rosell, Campbell-Palmer, 2022].

Доступный путь ограничения численности бобра – охота, особенно в весенний период [Parker et al., 2012]. В России специальных мер по ограничению численности канадских бобров не предусмотрено. Возможен также вылов живых зверей с последующим содержанием в специальных питомниках или зоопарках. Для предотвращения угрозы отдельным особо ценным деревьям рекомендуется их ограждение. Для предотвращения нежелательного затопления местности – применение устройств, понижающих уровень воды в пруду.

Ondatra zibethicus. Ондатра заселила огромные пространства России, и внедрение её в состав водно-болотных экосистем уже вызвало значительные изменения в биотических отношениях полуводных и отчасти на-

земных видов растительности и населения позвоночных и беспозвоночных животных. Эти изменения коснулись в первую очередь трофических связей, пространственной структуры популяций, территориального перераспределения и консортивной организации водных и околководных сообществ [Ондатра..., 1993].

Трофическая деятельность ондатры воздействует, прежде всего, на гидрофильную растительность, что стало сильным экологическим фактором в формировании береговых экосистем. Наблюдается изъятие значительной части фитомассы, снижение скорости лесовозобновления, ухудшение защитных и репродуктивных функций среды, возрастание степени абразионного процесса. Ондатра – важный фактор трансформации водных растительных ценозов в местах её обитания. Будучи прожорливой, она потребляет массу растений и наносит огромный ущерб их зарослям. Поедая корневища, зверёк уничтожает и развивающиеся на них почки возобновления, что губительно для водных макрофитов [Чашухин, 2007]. Это особенно значимо в северных широтах, где вегетация водной растительности замедлена. При этом кормовые условия обитания вида ухудшаются, порой до такой степени, что водоёмы становятся совершенно непригодными для его дальнейшего существования [Данилов и др., 2008а]. В Ленинградской обл. озёра, заселённые ондатрой, заполнялись не использованными зверьком частями растений, дно заиливалось, водоём мелел, берега интенсивно заболачивались. Чрезмерное разрастание телореза вытесняло ценные кормовые растения ондатры. Это наносило ущерб не только самому грызуну, но и другим обитателям водоёмов: водоплавающим и болотным птицам, многим видам рыб. Воздействие трофической деятельности ондатры особенно велико в регионах, где она достигает высокой численности, но слабо промышляется. Наносит большой урон двусторчатым моллюскам (беззубке и перловице). Благополучно существует с выхухолью, в том числе при использовании общих нор, но выедание ондатрой растительности может снижать запасы беспозвоночных – пищевых объектов выхухоли [Лавров,

1957; Ондатра..., 1993; Данилов и др., 2008б; Бобров и др., 2008; и др.]. Отмечено отрицательное влияние ондатры на водяную крысу [Чибыев, 2010]. На кормовых столиках грызуна отмечены редкие виды моллюсков, занесённые в Красную книгу России [Шихова, Ширяев, 2019].

Роющая деятельность ондатры приводит к формированию нежелательного нанорельефа, к разрушению целостности почвенного покрова, ускорению процессов круговорота веществ в экосистемах, к изменению гидро-термического режима и повышению биологической активности почв. Норы грызуна пронизывают берега водоёмов различных типов, и при их создании выносятся большие объёмы почвогрунтов. В Восточной Сибири роющая деятельность ондатры ускоряет процесс образования провальных (термокарстовых) озёр. Её трофическая и роющая деятельность нарушает целостность почвенного покрова по берегам водно-болотных экосистем и служит важным экологическим фактором, снижающим их биологическую продуктивность [Чибыев, Мордосов, 2006; Чибыев, 2010].

Ондатра освоила в разных условиях довольно широкий спектр кормов и сама стала добычей для 69 видов позвоночных животных – млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, рыб. Сформировались различные формы пищевых, пространственных и паразитических связей. Многие грызуны, насекомоядные, птицы, беспозвоночные используют убежища и кормовые столики ондатры как места отдыха, гнездования, устройства жилищ и убежищ, добычи пищи. Зимой зверёк поддерживает незамерзающие лунки во льду, что способствует аэрации воды и предупреждает заморы рыб [Ондатра..., 1993; Чашухин, 2007; Бобров и др., 2008].

Местами *O. zibethicus* наносит большой экономический ущерб, разрушая прибрежные обочины дорог, береговые зоны водохранилищ, ирригационные и другие околородные сооружения. В Якутии было установлено, что эта деятельность достаточно заметна и приносит повреждения сенокосным лугам и пастбищам, сокращая их площадь и делая непригодными для хозяйственного использования [Чибыев, Мордосов, 2006; Чибыев, 2010].

По мере расширения ареала ондатры в Евразии, перечень найденных у этого вида гельминтов увеличивался. К 1993 г. на территории СССР у *O. zibethicus* было обнаружено 49 видов трематод, 13 видов цестод, 16 видов нематод и 3 вида акантоцефалов. Из этого списка 6 видов могут считаться видоспецифичными паразитами ондатры: трематоды *Plagiorchis proximus*, *Echinochasmus schwartzi*, *Echinostoma trivolvis* и *Quinqueserialis quinqueserialis*, нематоды *Longistriata dalrymplei* и *Rideritocaulus ondatrae* [Шалдыбин, 1993]. Интересно, что в Байкальском регионе жизненный цикл завезённой с ондатрами трематоды *Q. quinqueserialis* протекает с участием сибирского вида брюхоногого моллюска *Anisus stroemi* [Фомина и др., 2012]. Среди гельминтозов опасных для человека необходимо отметить участие ондатры в природных очагах альвеококкоза [Шалдыбин, 1993] и эхинококкоза [Мазур, Фомина, 2012].

Ондатра известна как носитель возбудителей зоонозных болезней человека: омской геморрагической лихорадки (ОГЛ), туляремии, паратифа, сальмонеллёза, токсоплазмоза, кокцидиозов и др. [Максимов, Харитоновна, 1975; Ястребов, Якименко, 2014; Кассал, 2017]. Считалось, что природные очаги ОГЛ давно существовали в Западной Сибири, и инвазия ондатры в пределы природных очагов ОГЛ послужила важной причиной эпидемического проявления этой инфекции и подъёма заболеваемости людей [Платонов и др., 2014; Рудаков и др., 2015]. Однако современные исследования показывают, что вирус ОГЛ генетически близок к вирусу клещевого энцефалита (КЭ), и предполагают, что вирус ОГЛ возник в результате адаптаций вируса КЭ к новому виду хозяина (интродуцированной ондатре), при этом изменились и пути его передачи: от трансмиссивного к нетрансмиссивным [Kovalev, Mazurina, 2022]. Ондатра относится к видам высоковосприимчивым и высокочувствительным к возбудителю туляремии и играет значимую роль в природных очагах этой инфекции лесного, пойменно-болотного и степного типа [Тарасов и др., 2019], погибая при эпизоотиях [Ондатра..., 1993; Кассал, 2017].

Имеет хороший красивый мех, изделия из которого во второй половине XX в. были в

России популярны. Во многих регионах занимала ведущее место в заготовках пушнины. В настоящее время в связи с падением спроса на пушнину промысел угасает. В Якутии, например, современное поколение охотников-промысловиков не владеет в полной мере навыками добычи ондатры [Сафронов и др., 2016; Argunov, 2018].

В основе контроля лежит мониторинг численности популяций *O. zibethicus* и регистрация негативных воздействий. При необходимости численность можно снизить организацией интенсивного промысла. Возможно дополнительное изъятие зверьков в периоды естественных спадов численности, в том числе под воздействием таких факторов, как засуха, частичное или полное промерзание водоёмов, образование наледей. Некоторые приёмы позволяют добиться локального снижения ущерба от деятельности ондатры. Например, можно огораживать склоны берегов, не допуская тем самым строительство нор, или спускать воду на зиму в фермерских прудах. Для уничтожения ондатр применяли массовый отлов, отстрел, яды антикоагулянты [Kadleca et al., 2007]. На первых этапах вселения удавалось добиться полного изъятия зверьков, что было достигнуто в 1932–1935 гг. для Великобритании [Robertson et al., 2016]. В Нидерландах затраты на контроль численности грызуна варьировали от 97 до 314 евро/км и в 2016 г. составили 4.5 млн евро. В зависимости от скорости восстановления популяции полный контроль может поддерживаться с использованием 0.5–1 человеко-час/км/год, что соответствует 50–100 евро/км/год [Bos, 2017].

***Neogale vison*.** Вселение американской норки в экосистемы европейской части России считают важной (но далеко не единственной) причиной сокращения численности, а местами и полного исчезновения европейской норки [Rozhnov, 1993; Туманов, 2009]. В Центрально-Лесном заповеднике (Тверская обл.) до конца 1980-х гг. обитала только европейская (аборигенная) норка. В первое время после появления американской норки аборигенный вид продолжали регистрировать, с 1993 г. началось устойчивое снижение численности, и после 2006 г. европейскую норку в заповедни-

ке не обнаруживали [Кораблёв М. и др., 2020]. Такая ситуация – прогрессирующее снижение численности европейской норки после появления норки американской – типична для многих регионов. Наблюдая за ней, специалисты пришли к выводу, что сохранить европейскую норку возможно лишь там, где американская норка отсутствует [Терновский, Терновская, 1994; Kisleiko et al., 2022]. Кроме европейской норки, этот вид может вытеснять из околородных местообитаний других кунных, охотно посещающих берега рек и ручьёв: чёрного хоря, колонка. Рацион американских норок чрезвычайно широк, а размеры многих жертв могут превышать размеры тела хищника [Чашухин, 2009]. В окрестностях Телецкого озера американская норка конкурирует с выдрой, истребляет рыбу, приносит ощутимый вред домашнему птицеводству [Терновский, 1958]. В Якутии разоряет гнёзда и поедает яйца водоплавающих и других околородных птиц, а также вредит запасам рыб, особенно на небольших реках [Argunov, 2018]. В Карелии рыба встречалась в 42.4% исследованных желудков и экскрементов американских норок, в Ленинградской обл. – 41% в бесснежный период и 23% зимой. Однако питание рыбой не причиняет существенного вреда рыбному хозяйству, так как зверёк добывает в основном мелкие малоценные виды рыб [Данилов, 2009]. Сравнение рационов питания выдры и американской норки показало разницу их пищевых предпочтений: лягушки составляли (соответственно) 73 и 42%, рыба – 67 и 21%, млекопитающие – 6.1 и 44%. На отдельных водоёмах *N. vison* может наносить существенный урон поголовью ондатры. На Курильских островах наличие норки отрицательно сказывается на численности птиц, гнездящихся на земле. В Финляндии стала одним из главных врагов дичи в прибрежных биоценозах [Tenovu, 1963; Kauhala, 1996]. В Швеции наблюдали подъём численности американской норки в период падения численности лисицы (*Vulpes vulpes*), что связывают с уменьшением пищевой конкуренции этих хищников [Carlsson et al., 2010].

Показано участие *N. vison* в циркуляции лептоспир *Grippotiphosa*, вызывающих у людей водную лихорадку. В Восточной Испании у диких американских норок обнаружен ви-

рус SARS-CoV-2 [Aguiló-Gisbert et al., 2021]. В природных очагах туляремии (в основном пойменно-болотного типа) роль незначительна [Тарасов и др., 2019]. Играет ключевую роль в очагах описторхозов Воронежской обл. [Ромашов и др., 2013]. В Якутии у зверьков обнаружены нематоды – *Capillaria putorii* (Rudolphi, 1819), *Soboliphyme baturini* Petrow, 1930, *Skryabingylus nasicola* (Leuckart, 1842). В Кировской области у американских норок из природных биотопов и урбоценозов обнаружено 18 видов паразитических червей, относящихся к трематодам (5 видов), нематодам (12 видов) и цестодам (1 вид), доминируют 5 видов гельминтов: *Imelis*, *A. alata*, *A. putorii*, *A. mucronata* и *Sk.nasicola*, эпизоотологическую и эпидемиологическую опасность представляют *A. alata* (larvae), *M. bilis*, *Trichinella* spp. [Масленникова, Стрельников, 2020]. В Томской обл. у одной из 7 исследованных американских норок обнаружены *Trichinella nativa* [Коняев и др., 2022]. Отмечено более низкое разнообразие паразитофауны американской норки в инвазионной части её ареала по сравнению с нативной частью, например, на территории бывшего СССР у норки отмечено 17 видов паразитов, а в Северной Америке – 46 [Контримавичус, 1969].

Вместе с американской норкой во многие страны Евразии (в том числе в Испанию и Финляндию на западе и в Китай – на Востоке) проник вирус алеутской болезни норки – опасного заболевания куньих, которое приносит серьёзный экономический ущерб звероводческим хозяйствам и может снижать численность свободноживущих куньих [Скуматов, Бельтюкова, 2002; Каштанов, Сальникова, 2017].

Ценный пушной зверёк, но при добыче капканами одновременно могут изыматься редкие виды куньих, в том числе европейская норка. В настоящее время в связи с падением спроса на пушнину промысловой охоты на американскую норку нет [Данилов, 2009; Argunov, 2018].

В России *N. vison* прочно вошла в околотоводные экосистемы многих регионов, и далеко не всегда возможно её полное изъятие. Частичное изъятие можно осуществлять общепринятыми приёмами её промысла. Наи-

более остро вопрос ограничения численности вида стоит в ещё оставшихся регионах его совместного обитания с аборигенной европейской норкой. Однако приёмы добычи этих видов сходны. И.Л. Туманов [2009] считает, что в местах совместного обитания норок двух видов возможна лишь кратковременная охота на американскую норку в IV квартале года. Возможно также, ловить норок живыми с последующим изъятием только инвазионного вида. Опыт других стран (Исландия и Великобритания), где осуществляли программы по элиминации американских норок из природных биотопов, показывает, что добиться желаемого эффекта не всегда удаётся [Birnbbaum, 2013]. В любом случае принятие решения о необходимости изъятия американской норки, разработка программ и действия по ограничению численности этого инвазионного вида должны строиться на научной информации, которой все еще не достаточно [Bonesi, Palazon, 2007].

Обсуждение

Применение подхода ансамблевого моделирования является мощным инструментом для изучения пространственного распространения, выявления видоспецифических требований видов к факторам окружающей среды и определения их реализованной экологической ниши в географическом пространстве. Отсутствие существенных различий прогнозов пригодных местообитаний для каждого вида на основе различных подходов и методов (регрессионных, машинно-обучающих, классификации, максимальной энтропии) позволяют утверждать, что выбранные нами предикторные переменные являются важными, определяющими их пространственное распространение. Основываясь на наших результатах, мы можем предложить набор экологических факторов, контролирующих распространение околотоводных видов на территории России, и эффективный подход построения ансамблевых моделей с высокими показателями метрик их качества (TSS, KAPPA, AUC, Boyce) на базе набора индивидуальных моделей с оптимальными параметрами.

Карты предпочтительных местообитаний околотоводных видов млекопитающих *S.*

canadensis, *O. zibethicus* и *N. vison* (рис. 10 А, Б, В) показывают, что их потенциальные ареалы существенно различаются. Прогнозный потенциальный ареал *S. canadensis* охватывает на юге европейской и азиатской частей России зоны мелколиственных и смешанных лесов, на севере европейской части – темнохвойные и редкостойные леса, на Дальнем Востоке широколиственные, хвойно-широколиственные, мелколиственные и смешанные леса. В отличие от канадского бобра потенциальный ареал ондатры охватывает природные зоны с богатой травянистой растительностью от тундр до степей. Потенциальный ареал американской норки занимает промежуточное положение по сравнению с *S. canadensis* и *O. zibethicus*, охватывает всю лесную зону России, тундровую и степную зоны в европейской части России.

Получено, что коэффициенты вариации моделей (CV), указывающие степени согласования прогнозов между моделями, статистически незначимы. Это означает, что не существуют области, на территории которых прогнозы моделей значимо различаются, т. е. все модели, использующие разные подходы и методы указывают достаточно высокую согласованность выделения пригодных местообитаний для видов на территории России. Важно отметить, что имеются некоторые общие черты размещения пригодных местообитаний околотовных видов в азиатской части России. В частности, прогнозные карты трёх видов показывают, что в условиях современного климата наблюдается протяжённый разрыв ареалов от Предбайкалья до Среднего Приамурья, сходный с европейско-восточно-азиатским разрывом ареалов, который отмечен у многих видов автохтонных наземных позвоночных [Матюшкин, 1976].

Основные черты формирования инвазионных частей ареалов трёх околотовных млекопитающих

Представленные карты современного пространственного распространения трёх видов (рис. 11) и динамика их расселения по времени позволяют утверждать, что основные закономерности формирования инвазионной части ареала ондатры и американской

норки были сходными. Это (1) полицентричность, (2) рост численности, который сначала происходит в местах первичной интродукции (ядер формирования инвазионного ареала) и способствует относительно быстрому расселению, (3) дополнительная интродукция и возникновение новых ядер, (4) слияние зон самостоятельного расселения в единый сплошной ареал, его расширение и уплотнение, (5) рост общей численности как за счёт роста в благоприятных местообитаниях, так и за счёт общей площади ареала.

Этапы формирования инвазионной части ареала канадского бобра принципиально не отличаются, но ядер формирования инвазионного ареала было много меньше. Они располагались на разных концах континента и были разделены несколькими тысячами километров биогеографически неоднородной территории, непреодолимой для бобров.

При анализе формирования инвазионной части ареала 100 самых опасных инвазионных видов России было получено, что среди них стали широко распространены в Северной Евразии виды, которые впервые появились здесь около 200 лет назад [Petrosyan et al., 2023]. Однако ондатра и американская норка заняли обширные пространства нового материка намного быстрее. Эти виды стали обычными обитателями многих регионов, спустя полвека после начала их интродукции, хотя процесс расселения продолжается до сих пор. Основные причины быстрого освоения территории, превышающей первичный ареал этих видов, несомненно, кроются в отмеченной выше полицентричности и широких масштабах инвазии.

Перечисленные закономерности формирования инвазионной части ареала млекопитающих в таких случаях существенно отличаются от того, что происходит при изменении ареала естественным путём без вмешательства человека, когда наблюдается постепенный и медленный прирост новых площадей. Преднамеренная интродукция привела к нарушению пространственно-временных закономерностей формирования ареала.

Не менее важное последствие инвазий околотовных млекопитающих – коренные изменения структуры населения животных

Таблица 2. Изменения в населении млекопитающих околородных местообитаний европейской части России

Виды	В конце XIX века	В наши дни	Прогноз
<i>Desmana moschata</i>	Редка, местами обычна	Исчезла или очень редка	Близка к исчезновению
<i>Mustela lutreola</i>	Редка	Исчезла или очень редка	Близка к исчезновению
<i>Lutra lutra</i>	Редка	Редка	Редка
<i>Arvicola amphibius</i>	Обычна, местами многочисленна	Численность сокращается	Продолжит сокращаться
<i>Castor fiber</i>	Почти повсеместно исчез	Обычен или многочислен	Обычный или многочисленный
<i>Castor canadensis</i>	Не обитал	Обычен на Северо-Западе России	Возможно проникновение к югу и последующее вытеснение аборигенного бобра
<i>Ondatra zibethicus</i>	Не обитала	Обычна	Обычна
<i>Neogale vison</i>	Не обитала	Обычна	Обычна, местами многочисленна

малых рек, пронизывающих густой сетью гумидные ландшафты России. Особенно ярко это проявляется в европейской части России (табл. 2).

Если в конце XIX в. в околородных местообитаниях Европейской России встречалось 4 вида, из которых лишь не крупная водяная полёвка, на зиму переходящая к подземному образу жизни в луговых долинных местообитаниях, была местами многочисленна, а остальные околородные виды млекопитающих из-за комплекса преимущественно антропогенных факторов были редки, то в наши дни видовое разнообразие вдвое возросло. Среди новых видов три переселенца из Америки, о которых речь была выше. Они стали обычными обитателями водоёмов почти по всей России или в её отдельных регионах. Четвёртый вид – реинтродуцированный евразийский бобр, который сейчас не только широко расселился, но и, будучи экосистемным инженером, привёл к существенным преобразованиям околородных местообитаний [Завьялов, 2015; Бобры..., 2018].

Полученные результаты по прогнозу будущих инвазий околородных млекопитающих трёх интродуцированных видов показывают высокую пригодность для их жизни обширных площадей европейской части России и многих регионов в азиатской части. Можно ожидать их устойчивого существования и продолжения вызванных ими модификаций экосистем.

Благодарности

Авторы благодарны ESRI (США) за предоставление бесплатной лицензионной версии Arc GIS Desktop Pro 10.6.1 (Esri Sales Order number 3128913; Esri Delivery number 81833751, User custome rnumber 535452).

Финансирование работы

Статья подготовлена в рамках проекта Российского научного фонда (РНФ) № 21-14-00123.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.М. Неронов. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2008. 232 с.
- Бобры в заповедниках европейской части России // Труды государственного природного заповедника «Рдейский» / Ред. Н.А. Завьялов, Л.А. Хляп. Великие Луки: Великолукская типография, 2018. Т. 4. 536 с.
- Валенцев А.С., Снегур П.П., Примак Т.И. Итоги акклиматизации американской норки в Камчатском крае // Вестник охотоведения. 2022. Т. 19. № 3. С. 143–150.
- Головатин М.Г., Соколов В.А. Распространение ондатры на Ямале (Ямало-Ненецкий автономный округ) // Фауна Урала и Сибири. 2017. № 2. С. 189–191.

- Головнюк В.В., Соловьёв М.Ю., Поповкина А.Б. Находки некоторых видов позвоночных на краях ареалов в низовьях реки Хатанга (юго-восточный Таймыр) // Фауна Урала и Сибири. 2017. № 2. С. 48–61.
- Данилов П.И. Охотничьи звери Карелии. М.: Наука, 2005. 340 с.
- Данилов П.И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 308 с.
- Данилов П.И., Каньшиев В.Я., Фёдоров Ф.В. Речные бобры Европейского Севера России. М.: Наука, 2007. 200 с.
- Данилов П.И., Каньшиев В.Я., Фёдоров Ф.В. Европейский (*Castor fiber*) и канадский (*Castor canadensis*) бобры на Северо-Западе России // Зоологический журнал. 2008а. Т. 87. № 3. С. 348–360.
- Данилов П.И., Фёдоров Ф.В., Каньшиев В.Я. Роль некоторых североамериканских видов животных в прибрежных биоценозах Карелии // Естественные науки. 2008б. № 3. С. 20–24.
- Животный мир Вишерского края: позвоночные животные / Ред. А.И. Шепель. Пермь: Книжный мир, 2004. 208 с.
- Завьялов Н.А. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в европейской части России // Труды Государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 3. Великий Новгород, 2015. 320 с.
- Захаров Е.С., Сметанин Н.Н., Сидоров И.А., Захарова О.И., Филиппова В.В., Захарова Н.Н. Распространение ондатры (*Ondatra zibethicus* L.) и американской норки (*Neovison vison* Schreber) в Якутии (Северо-Восточная Азия, Россия) // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 3.
- Каньшиев В.Я. История и современное состояние популяции бобров на территории национального парка «Водлозерский» // Труды гос. природн. заповедника «Кивач». Вып. 7. Петрозаводск, 2016. С. 161–165.
- Кассал Б.Ю. Инвазия ондатры в Омской области // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 2. С. 46–60.
- Каштанов С.Н., Сальникова Л.Е. Алеутская болезнь норки: эпидемиологические и генетические аспекты // Успехи современной биологии. 2017. Т. 137. № 5. С. 468–478.
- Контримвичус В.Л. Гельминтофауна куньих и пути её формирования. М.: Наука, 1969. 432 с.
- Коняев С.В., Малкина А.В., Иванова Н.В., Клепцына Е.С. Фауна гельминтов охотничье-промысловых животных Томской области // Ветеринария Кубани. 2022. № 3. С. 32–34.
- Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н. Популяционная биология куньих (лесная куница, лесной хорь, американская норка, европейская норка). М.: Тов-во научных изданий КМК, 2020. 215 с.
- Лавров Н. П. Акклиматизация ондатры в СССР. М.: Изд-во Центросоюза, 1957. 531 с.
- Лавров Н.П. История акклиматизации ондатры и её современный ареал // В кн.: Ондатра. Морфология, систематика, экология / Ред. В.Е. Соколов, Н.П. Лавров. М.: Наука, 1993. С. 39–47.
- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Ермаков О.А., Козлов Ю.А., Смирнов Д.Г., Стахеев В.В., Глазов Д.М. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. 191 с.
- Мазур О.Е., Фомина А.С. Обнаружение *Echinococcus multilocularis* (Leuckart, 1856) у ондатры (*Ondatra zibethicus*) дельты реки Селенги (Россия) // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 3. С. 38–43.
- Максимов А.А., Харитонов Н.Н. Болезни ондатры в СССР // Эпизоотии в популяциях ондатры в СССР. Новосибирск: Наука, 1975. С. 18–31.
- Масленникова О.В., Стрельников Д.П. Влияние среды обитания на заражённость американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) гельминтами // Дальневосточный аграрный вестник. 2020. № 4 (56). С. 88–96.
- Матюшкин Е.А. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных // Зоол. журн. 1976. Т. 55. № 9. С. 1277–1291.
- Насимович А.А. Акклиматизация, население животных и зоогеография // Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие) / Ред. О.Л. Россолимо, В.А. Долгов. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972. С. 34–50.
- Окулова Н.М., Гражданов А.К., Неронов В.В. Структура и динамика сообществ млекопитающих Западного Казахстана. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2017. 980 с.
- Ондатра. Морфология, систематика, экология / Ред. В.Е. Соколов, Н.П. Лавров. М.: Наука, 1993. 542 с.
- Петросян В. Г., Осипов Ф.А., Кривошеина М.Г., Дергунова Н.Н., Хляп Л.А. Применение ансамблевого подхода для создания моделей динамики ареалов самых опасных инвазионных видов растений России в условиях глобальных климатических изменений // Математическое моделирование в экологии // Матлы Седьмой Национальной научн. конф. с международным участием, 9–12 ноября 2021 г. / Ред. П.Я. Грабарник, Д.О. Логофет. Пушкино: ФИЦ ПНЦБИ РАН, 2021. С. 96–98.
- Платонов А.Е., Ciccozzi M., Карань Л.С., Якименко В.В., Lo Presti A., Rezza G. Современные методы изучения филогенеза вирусов (на примере вируса омской геморрагической лихорадки) // Эпидемиология и инфекционные болезни. Актуальные вопросы. 2014. № 2. С. 57–64.
- Ромашов Б.В. Гельминты речных бобров: *Castor fiber* и *Castor canadensis*. Воронеж: ФГБОУ ВПО Воронежский ГАУ, 2015. 214 с.
- Ромашов Б.В., Рогов М.В., Беспалова Н.С., Манжурина О.А., Скогорева А.М., Ромашова Н.Б. Галюзина Н.А., Фофонова Е.Н., Меза Х. Наиболее распространённые природно-очаговые гельминтозы в Воронежской области – эпидемиологические риски // Теория и практика паразитарных болезней животных. 2013. № 14. С. 317–320.
- Рудаков Н.В., Ястребов В.К., Якименко В.В. Эпидемиология омской геморрагической лихорадки. // Эпидемиология и Вакцинопрофилактика. 2015. 14 (1). С. 39–48. <https://doi.org/10.31631/2073-3046-2015-14-1-39-48>

- Савельев А.П. Изменение гельминтофауны бобров в результате искусственного расселения // Паразитол. исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Матлы 2-й Междунар. науч. конф. паразитологов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 2005. С. 173–177.
- Савельев А.П., Штуббе М., Штуббе А., Путинцев Н.И., Олейников А.Ю. Перемещения бобров в естественной обстановке и в местах интродукции // Вестник охотоведения. 2010. Т. 7. № 2. С. 340–344.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Сафронов В.М., Захаров Е.С., Корякина Л.П. Ценные виды млекопитающих Северной Якутии // Достижения науки и техники АПК. 2016. Т. 30. № 11. С. 88–93.
- Скуматов Д.В., Бельтюкова З.Н. Распространение алуутской болезни норки у свободноживущих куньих // VIII Молодёжная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар, 2002. С. 54–56.
- Сосин В.Ф. Некоторые особенности расселения ондатры на Ямале // Сб.: Современное состояние растительного и животного мира полуострова Ямал / Ред. В.С. Балахонов. Екатеринбург: Урал. изд. фирма «Наука», 1995. С. 141–145.
- Тарасов М.А., Поршаков А.М., Казакова Л.В., Кресова У.А., Романов Р.А., Слудский А.А. Современный кадастр видов носителей туляремийного микроба в очагах разных типов на территории России // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2019. Т. 19. № 1. С. 70–78.
- Терновский Д.В. Биология и акклиматизация американской норки (*Lutreola vison* Brisson) на Алтае / Ред. А.А. Максимов. Новосибирск: Книжное изд-во, 1958. 139 с.
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г. Экология кунцеобразных / Отв. ред. В.И. Евсиков. Новосибирск: Наука; Сиб. изд. фирма, 1994. 221 с.
- Туманов И.Л. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). СПб.: ООО «Бранко», 2009. 448 с.
- Фёдоров Ф.В., Данилов П.И. Характеристика населения канадского бобра Костомукшского заповедника // В кн.: Бобры в заповедниках европейской части России. Труды государственного природного заповедника «Рдейский» / Ред. Н.А. Завьялов, Л.А. Хляп. Великие Луки: Великолукская типография, 2018. Т. 4. С. 40–51.
- Фомина А.С., Мазур О.Е., Пронин Н.М. Новые данные о заражённости ондатры трематодой *Quinqueserialis quinqueserialis* (NOTOCOTYLIDA: Notocotyliidae) в дельте реки Селенги // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2012. Т. 5. № 4. С. 155–158.
- Чашухин В.А. Ондатра: причины и следствия биологической инвазии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 133 с.
- Чашухин В.А. Норка американская. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2009. 103 с.
- Чибыв В.Ю. Ондатра аласных экосистем Лено-Амгинского междуречья: систематика, экология, воздействие на аласные биогеоценозы, биотехния. Якутск: Изд-во ЯГУ, 2010. 131 с.
- Чибыв В.Ю., Мордосов И.М. Методика расчёта разрушения береговой линии водоёмов роющей деятельностью ондатры // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. 2006. Т. 3. № 1. С. 134–135.
- Шалдыбин Л.С. Гельминты ондатры с территории бывш. СССР // В кн.: Ондатра. Морфология, систематика, экология / Ред. В.Е. Соколов, Н.П. Лавров. М.: Наука, 1993. С. 444–461.
- Шихова Т.Г., Ширяев В.В. Таксономический состав моллюсков в районе ондатры *Ondatra zibethicus* (L., 1766) на инвазионной территории // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2019. Т. 124. № 3. С. 3–12.
- Янушевич А.И., Айзин Б.М., Кыдыралиев А.К. и др. Млекопитающие Киргизии. Фрунзе: Илим, 1972. 463 с.
- Ястребов В.К., Якименко В.В. Омская геморрагическая лихорадка: итоги исследований (1946–2013) // Вопросы вирусологии. 2014. Т. 59. № 6. С. 5–11.
- Aguiló-Gisbert J., Padilla-Blanco M., Lizana V., Maiques E., Muñoz-Baquero M., Chillida-Martínez E., Cardells J., Rubio-Guerri C. First Description of SARS-CoV-2 Infection in Two Feral American Mink (*Neovison vison*) Caught in the Wild // *Animals* (Basel). 2021 May 16; 11(5):1422. doi: 10.3390/ani11051422.
- Aiello-Lammens M.E., Boria R.A., Radosavljevic A., Vilela B., Anderson R.P. Silva DPSpThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models // *Ecography*. 2015. 38 (5): 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Alabia I.D., Saitoh S.I., Igarashi H., Ishikawa Y., Usui N., Kamachi M., Awaji T. and Seito M. Ensemble squid habitat model using three-dimensional ocean data // *ICES Journal of Marine Science*. 2016. 73 (7). P. 1863–1874.
- Allouche O., Tsoar A., Kadmon R. Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS): Assessing the accuracy of distribution models // *J. Appl. Ecol.* 2006. 43. 1223–1232.
- Argunov A.V. Alien species of the mammalian fauna in Yakutia // *Russ. J. Biol. Invasions*. 2018. Vol. 9. No. 4. P. 313–326.
- Bellard C., Thuiller W., Leroy B., Genovesi P., Bakkenes M., Courchamp F. Will climate change promote future invasions? // *Global Change Biology*. 2013. 19 (12): 3740–3748. <https://doi.org/10.1111/gcb.12344>
- Birnbaum C. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Neovison vison* (Электронный ресурс) // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS // (www.nobanis.org). Date of access x/x/201x. 2013. Downloaded 18.06.2018.
- Bonesi L., Palazon S. The American mink in Europe: Status, impacts, and control // *Biological Conservation*. 2007. 134 (4). P. 470–483. DOI: 10.1016/j.biocon.2006.09.006
- Bonesi L., Tom M. *Neovison vison* Schreber (American mink) // *A Handbook of Global Freshwater Invasive Species* / R.A. Francis (Ed.). London; New York, Earthscan, 2012. P. 378–390.

- Bos D. Information on measures and related costs in relation to species included on the Union list: *Ondatra zibethicus* (Электронный ресурс) // Technical note prepared by IUCN for the European Commission. 2017 // (<https://circabc.europa.eu/sd/a/7cf3a0bb-8ac3-48be-8e12-12c7783caa3e/TSSR-2016-003%20Ondatra%20zibethicus.pdf>). Проверено 18.12.2022.
- Boyce M.S., Vernier P.R., Nielsen S.E., Schmiegelow F.K. Evaluating resource selection functions // *Ecological Modelling*. 2002. 157 (2–3): 281–300. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00200-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00200-4)
- Carlsson N.O.L., Jeschke J.M., Holmqvist N., Kindberg J. Long-term data on invaders: when the fox is away, the mink will play // *Biol Invasions*. 2010. Vol. 12. P. 633–641. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9470-z>
- CBD (Convention on Biological Diversity) Strategic Plan for Biodiversity (2011–2020) and the Aichi Biodiversity Targets. 2010. Report № UNEP/CBD/COP/DEC/X/2, https://doi.org/10.1007/978-94-007-6172-8_119-2.
- Decision adopted by the conference of the parties to the convention on biological diversity. 15/27. Invasive alien species. CBD/COP/DEC/15/27. 19 December 2022. Montreal, Canada. 22 pp. // (<https://www.cbd.int/decisions/cop/?m=cop-15>). Проверено 19.03.2023.
- Dewas M., Herr J., Schley L., Angst C., Manet B., Landry P., Catusse M. Recovery and status of native and introduced beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* in France and neighboring countries // *Mammal Review*. 2012. Vol. 42. P.144–165.
- ESRI (Environmental Systems Research Institute). ArcGIS Desktop 10.4.1. ESRI, Redlands, California. 2017.
- Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: New 1-km Spatial Resolution Climate Surfaces for Global Land Areas // *International Journal of Climatology*. 2017. Vol. 37. P. 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility) (Электронный ресурс) // (gbif.org). Проверено 19.12.2022.
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. Habitat suitability and distribution models. Cambridge University Press, 2017. 496 p. <https://doi.org/doi.org/10.1017/9781139028271>
- Halvorsen R., Mazzoni S., Dirksen J., Nasset E., Gobakken T., Ohlson M. How important are choice of model selection method and spatial autocorrelation of presence data for distribution modelling by MaxEnt? // *Ecological Modelling*. 2016. 328: 108–118. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.02.021>
- Hirzel A.H., Lay G.L., Helfer V., Randin C., Guisan A. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences // *Ecological Modelling*. 2006. Vol. 199. P. 142–152. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLM-ODEL.2006.05.017>
- Kadlec R.H., Pries J., Mustard H. Muskrats (*Ondatra zibethicus*) in treatment wetlands // *Ecological Engineering*. 2007. Vol. 29. Is. 2. P. 143–153.
- Kauhala K. Minkki // In: Lindén H., Hario M., Wikman M. (eds). Riistan jäljille. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Edita, Helsinki. 1996. P. 72–75.
- Khlyap L., Andronova R., Kutenkov A., Valencev A., Osipov F., Petrosyan V. Database of North American beaver (*Castor canadensis* Kuhl, 1820) in Russia. A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences. 2021. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/5qnbjg> accessed via GBIF.org on 2021-07-13
- Khlyap L.A., Warshavsky A.A., Bobrov V.V. Diversity of Alien Mammal Species in Different Regions of Russia // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2011. Vol. 2. No. 4. P. 293–299. DOI: 10.1134/S2075111711040059
- Kisleyko A.A., Dinets V., Grishchenko M.Y., Kozlovskiy E.E., Khlyap L.A. The European Mink (*Mustela lutreola*) on Kunashir Island: confirmed survival 40 years after introduction // *Mammal Study*. 2022. Vol. 47. No. 3. P. 155–164. DOI <https://doi.org/10.3106/ms2021-0044>
- Kovalev S.Y., Mazurina E.A. Omsk hemorrhagic fever virus is a tick-borne encephalitis virus adapted to muskrat through host-jumping // *Journal of Medical Virology*. 2022. Vol. 94 (6). P. 2510–2518. <https://doi.org/10.1002/jmv.27581>
- Kunming-Montreal Global biodiversity framework CBD/COP/15/L25. 18 December 2022. Montreal, Canada. 13 pp. // (<https://www.cbd.int/article/cop15-final-text-kunming-montreal-gbf-221222>). Проверено 19.03.2023.
- Lobo J.M., Jimenez-Valverde A., Hortal J. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography*. 2010. 33 (1): 103–114. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06039.x>
- Lobo J.M., Jiménez-Valverde A., Real R. AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models // *Global Ecology and Biogeography*. 2008. 17 (2): 145–151. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x>
- Müller-Schwarze D. The Beaver: Its Life and Impact (2nd edn). New York: Cornell University Press, 2011. 192 p.
- Muscarella R., Galante P.J., Soley-Guardia M., Boria R.A., Kass J.M., Uriarte M., Anderson R.P. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MaxEnt ecological niche models // *Methods in Ecology and Evolution*. 2014. 5 (11): 1198–1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
- Naimi B., Hamm N.A.S., Groen T.A., Skidmore A.K., Toxopeus A.G. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling // *Ecography*. 2014. 37 (2): 191–203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Neronov V.M., Khlyap L.A., Bobrov V.V., Warshavsky A.A. Alien species of mammals and their impact on natural ecosystems in the biosphere reserves of Russia // *Integrative zoology*. 2008. No. 3. P. 83–94.
- Nolet B.A., Rosell F. Comeback of the beaver *Castor fiber*: An overview of old and new conservation problems // *Biological Conservation*. 1998. Vol. 83. 165–173. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00066-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00066-9).
- OANO (Overview of the Aichi-Nagoya Outcomes). The Strategic Plan for Biodiversity 2011–20, the Aichi Biodiversity Targets and National Implementation, David Duthie, CBD Secretariat Istanbul, Turkey, October 2011.

2011. 29 pp. // (<https://www.cbd.int/doc/nbsap/nbsapcbw-casi-02/nbsap-istanbul-scbd-nagoaya-outcomes-national-implement.pdf>). Проверено 18.12.2022.
- Oleynikov A.Yu. Distribution of native and introduced semiaquatic mammals in Sikhote-Alin // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2013. Vol. 4. No. 3. P. 180–189.
- Parker H., Nummi P., Hartman G., Rosell F. Invasive North American beaver *Castor canadensis* in Eurasia: a review of potential consequences and a strategy for eradication // *Wildlife Biology*. 2012. Vol. 18 (4). P. 354–365.
- Patterson B.D., Ramirez-Chaves H.E., Vilela J.F., Soares A.E.R., Grewe F. On the nomenclature of the American clade of weasels (Carnivora: Mustelidae) // *Journal of Animal Diversity*. 2021. Vol. 3 (2). P. 1–8. DOI 10.29252/JAD.2021.3.2.1.
- Petitpierre B., Kueer C., Broennimann O., Randin C., Daehler C., Guisan A. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders // *Science*. 2012. 335 (6074): 1344–1348. <https://doi.org/10.1126/science.1215933>
- Petrosyan V.G., Golubkov V.V., Zavyalov N.A., Goryainova Z.I., Dergunova N.N., Omelchenko A.V., Bessonov S.A., Albov S.A., Marchenko N.F., Khlyap L.A. Patterns of population dynamics of Eurasian beaver (*Castor fiber* L.) after reintroduction into nature reserves of European part of Russia // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2016. Vol. 7. No. 4. P. 355–373.
- Petrosyan V.G., Golubkov V.V., Zavyalov N.A., Khlyap L.A., Dergunova N.N., Osipov F.A. Modelling of competitive interactions between native Eurasian (*Castor fiber*) and alien North American (*Castor canadensis*) beavers based on long-term monitoring data (1934–2015) // *Ecological Modelling*. 2019a Vol. 409. 1 October 2019. 108763 <https://doi.org/10.1016/J.ECOLMOD-EL.2019.108763>
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Nazarenko E., Omelchenko A., Danielyan F., Arakelyan M. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modeling // *Salamandra*. 2019b. 55 (3). P. 173–190.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Omelchenko A., Varshavskiy A., Danielyan F., Arakelyan M. Species Distribution Models and Niche Partitioning among Unisexual *Darevskia dahlia* and Its Parental Bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) Rock Lizards in the Caucasus // *Mathematics*. 2020. 8 (8). 1329. <https://doi.org/10.3390/math8081329>
- Petrosyan V., Osipov F., Feniova I., Dergunova N., Warshavsky A., Khlyap L., Dzialowski A. The TOP-100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: invasion trends and species distribution modeling // *NeoBiota*. 2023. 82: 23–56. <https://doi.org/10.3897/neobiota.82.96282>
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. // *Ecological Modelling*. 2006. Vol. 190. P. 231–259.
- Pridannikov M.V., Zinovjeva S.V., Khudyakova E.A., Limantseva L.A., Osipov F.A., Dergunova N.N., Petrosyan V.G. Range dynamics of potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Skarbilovich, 1959 under conditions of global climate change in Russia // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2022. Vol. 13. No. 4. P. 510–529. Doi: 10.1134/S2075111722040099
- QGABT (Quick guide to the Aichi Biodiversity Targets). 2021. CBD, 2 pp. // Available online: (<https://www.cbd.int/doc/strategic-plan/targets/T9-quick-guide-en.pdf>). Проверено 18.12.2022.
- Radosavljevic A., Anderson R.P. Making better MaxEnt models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*. 2014. 41: 629–643. <http://dx.doi.org/10.1111/jbi.12227>
- Robertson P.A., Adriaens T., Lambin X., Mill A., Roy S., Shuttleworth C.M., Sutton-Croft M. The Large-Scale Removal of Mammalian Invasive Alien Species in Northern Europe // *Pest Management Science*. 2016. <https://doi.org/10.1002/ps.4224>.
- Rodda G.H., Jarnevich C.S., Reed R.N. Challenges in identifying sites climatically matched to the native ranges of animal invaders // *PLoS ONE*. 2011. 6 (2): e14670. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014670>
- Rosell F., Campbell-Palmer R. Beavers. Ecology, Behaviour, Conservation, and Management. Oxford, UK: University press, 2022. 454 p.
- Rozhnov V.V. Extinction of the European mink: ecological catastrophe or a natural process? // *Lutroloa*. 1993. No. 1. P. 10–16.
- Rutovskaya M.V., Onufrenya M.V., Onufrenya A.S. Russian desman at the edge of disappearance // *Nature Conservation Research. Заповедная Наука*. 2017. Vol. 2 (Suppl. 1). P. 100–112. DOI: 10.24189/ncr.2017.020
- Shenbrot G.I., Krasnov B.R. An Atlas of the Geographic Distribution of the Arvicoline Rodents of the World (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia & Moscow: Pensoft Publishers, 2005. 336 p.
- Skumatov D.V., Saveljev A.P. The distribution of European mink in Russia and estimation of trapping impact // In: *Proceedings of the International Conference on the Conservation of European Mink (Mustela lutreola)*, 5–8 November 2003. Logroño, Spain, 2006. P. 253–266.
- Tabor J.A. and Koch J.B. Ensemble models predict invasive bee habitat suitability will expand under future climate scenarios in Hawai'i // *Insects*. 2021. 12 (5). P. 443.
- Tenovuo R. Minkki saaristoalueilla // *Suomen riista*. Helsinki, 1963. No. 16.
- Thuiller W., Georges D., Gueguen D., Engler R., Breiner F. Ensemble Platform for Species Distribution Modeling (Электронный ресурс) // (<https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/biomod2.pdf>). Accessed on July 6, 2021.
- Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Ara_ujo M.B. BIO-MOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions // *Ecography*. 2009. Vol. 32. P. 369–373.
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models // *Ecography*. 2010. 33: 607–611, doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x
- Warren D.L., Seifert S. Ecological niche modeling in MaxEnt: The importance of model complexity and the performance of model selection criteria // *Ecological Applications*. 2011. 21 (2): 335–342.

THE MOST DANGEROUS INVASIVE NEAR-WATER MAMMALS IN RUSSIA: ENSEMBLE MODELS OF SPATIAL DISTRIBUTION

© 2023 Khlyap L.A.*, Warshavsky A.A., Dergunova N.N., Osipov F.A., Petrosyan V.G.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071, Russia
e-mail: *khlyap@mail.ru

The potential ranges of three near-water mammals included in the list of the 100 most dangerous invasive species of Russia (Canadian beaver, Muskrat, American mink) were presented. Maps of suitable habitats of species were created by ensemble modeling of spatial distribution of species (eSDM) based on global species occurrence records in native and invasive range, bioclimatic variables characterizing the current climate. The efficiency of the construction of ensemble models as compared to individual models (iSDM) is evaluated. The results of analysis of consequences of invasions of near-water mammals are presented and the features of control of number and limitation of their distribution in the future on the territory of Russia are considered. The patterns of formation of the invasive part of the range of alien near-water mammals are summarized and suitable regions for their future invasions are predicted.

Keywords: muskrat, Canadian beaver, American mink, SDM, ensemble modeling, invasions.