МОДЕЛИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ГРЕБНЕВИКА *MNEMIOPSIS LEIDYI* A. AGASSIZ, 1865 В КАСПИЙСКОМ МОРЕ В УСЛОВИЯХ ТЕКУЩЕГО И БУДУЩЕГО КЛИМАТА

© 2025 Петросян В.Г.^{а*}, Рубан Г.И.^а, Барабанов В.В.^ь, Дергунова Н.Н.^а, Осипов Ф.А.^а

^а Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия; ^b Волжско-Каспийский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, «ВНИРО» («КаспНИРХ»), Астрахань, 414056, Россия e-mail: **petrosyan@sevin.ru*

Поступила в редакцию 14.03.2025. После доработки 15.05.2025. Принята к публикации 21.05.2025

Гребневик Mnemiopsis leidyi относится к числу «экосистемных инженеров» и является одним из наиболее опасных глобальных вселенцев для морских экосистем. В этом исследовании мы использовали коррелятивный и механистический подходы моделирования, чтобы спрогнозировать потенциально пригодные районы распространения вида на глобальном уровне в условиях текущего климата и построить сезонные детализированные карты пригодных местообитаний на примере Каспийского моря в условиях изменения климата на протяжении XXI столетия. Используя глобальный пул записей точек находок M. leidyi и переменные морской среды из набора Bio-Oracle, мы показали, что гипотеза консерватизма (сходства) реализованных ниш в нативной и инвазионной частях ареала не отклоняется. Созданная глобальная карта показала, что пригодные местообитания M. leidyi расположены на восточных побережьях американских континентов и в морях Евразии, где вид уже натурализован, и выявила области, потенциально благоприятные для его вселения, но где он пока не был обнаружен. Построенные сезонные (декабрь-март, апрель-июнь, июль-сентябрь, октябрь-ноябрь) карты пригодных местообитаний в Каспийском море для высоко- и низкоинтенсивного размножения, а также выживания вида в условиях текущего климата (2010-2020 гг.) и для двух прогнозных периодов (2040–2050, 2090–2100 гг.) в условиях четырёх сценариев (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 и SSP5-8.5), изменения климата показали, что если в условиях текущего климата основное направление межсезонного расселения вида наблюдается с юга на север, то в конце XXI века в условиях сценария потепления (SSP5-8.5) межсезонное расселение в летне-осенний сезон будет происходить в обратном направлении - с севера на юг. Показано, что глобальное потепление, вне зависимости от сценария изменения климата, не приведёт к вымиранию вида в Каспийском море.

Ключевые слова: модели и сценарии изменения климата, вселенец, SDM, экосистема.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-2-116-135

Введение

Каспийское море является крупнейшим замкнутым водоёмом, изолированным от Мирового океана в течение ряда геологических эпох, и славится своей разнообразной эндемичной фауной [Зенкевич, 1963; Карпинский, 2002; Karpinsky, 2010; Wesselingh et al., 2019]. Современная автохтонная фауна Каспийского моря развивалась на протяжении 1.8 млн лет с ограниченным количеством морских видов, обитавших в изолированной и солоноватой воде без серьёзных конкурентов [Карпинский, 2002]. Некоторые нативные виды Каспийского моря, такие как речная дрейсена (Dreissena polymorpha (Pallas, 1771)) и ветвистоусый рачок церкопагис (Cercopagis pengoi (Ostroumov, 1891)), входят в число ста наиболее опасных инвазионных видов в мире [ISSG, 2019]. В то же время многочисленные опасные инвазионные виды вселились в Каспийское море, вызвав серьёзные экологические проблемы. К наиболее известным из последних вселенцев относятся: гребневик мнемиопсис (Mnemiopsis leidyi A. Agassiz, 1865), динофлагеллята пророцентрум (Prorocentrum minimum (Pavillard, 1916) J. Schiller, 1933), восточная корбикула (*Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774), краб Харриса (*Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841)), китайский мохнаторукий краб (*Eriocheir sinensis* (Milne-Edwards, 1853)), морской желудь (*Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854)), два вида Acartiidae (*Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 и *Acartia tonsa* Dana, 1849), ложная мидия (*Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831)), все они были включены в список самых опасных инвазионных видов России [Самые опасные..., 2018; Petrosyan et al., 2023a].

В данной работе основное внимание уделено инвазионному виду – гребневику *M. leidyi*. Родной ареал M. leidyi включает эстуарии, заливы и прибрежные воды вдоль американского побережья Атлантики, от залива Наррагансетт, США, до полуострова Вальдес, Аргентина [GESAMP, 1997]. Mnemiopsis leidyi впервые был обнаружен в Каспийском море осенью 1999 г., куда он был случайно занесён с балластными водами танкеров [Ivanov et al., 2000]. Во второй половине сентября 1999 г. вид был обнаружен в туркменских водах [Шакирова, 2011]. В 1999-2000 гг. он широко распространился по всему Каспию в участках с солёностью не менее 4.3 PSU (Partial salinity unit) [Шиганова и др., 2001].

Один из подходов к исследованию риска инвазии *M. leidyi* заключается в разработке моделей распространения вида (SDM). Потенциальное распространение, полученное на основе SDM, можно рассматривать как приближение к фундаментальной нише вида [Hutchinson, 1957], определяемой как потенциальная площадь и ресурсы, которые вид способен использовать [Araújo, Guisan, 2006]. Фундаментальная ниша в значительной степени определяется толерантностью вида к различным условиям морской среды. Как правило, вид не может полностью реализовать свою фундаментальную нишу из-за наличия таких факторов, как взаимодействие с другими видами и ограниченная способность к расселению во все подходящие местообитания [Агаи́јо, Guisan, 2006]. Местообитания, которые вид занимает в результате этих ограничений, описываются как его реализованная ниша (PH).

Проведённый анализ литературы показывает, что к числу важных факторов морской

среды, способствующих вселению, натурализации и распространению *M. leidyi* в новых средах, относятся температура SST (ТПМ) и солёность SSS (СПМ) поверхностного слоя воды, а также концентрация хлорофилла (Chl), определяющая общую продуктивность водоёма. Эффективность использования этих переменных для моделирования распространения вида была подтверждена рядом авторов [Siapatis et al., 2008; Van Walraven et al., 2013; Collingridge et al., 2014; Shiganova et al., 2019, 2024b].

В работе [Siapatis et al., 2008] представлена коррелятивная прогностическая пространственная обобщённая аддитивная модель (GAM) на основе данных встречаемости *M. leidyi* и спутниковых данных, оценивающих условия его обитания в Восточном Средиземноморье в начале летнего периода. В ней выявлены области Эгейского моря и во всём Средиземноморском бассейне, которые могли бы служить потенциальной средой обитания этого вида.

Для оценки выживания, размножения и распространения M. leidyi в Северо-Европейском регионе были предложены три различные GAM-модели [Van Walraven et al., 2013], а также механистическая модель распространения вида (mSDM) (GETM-ERSEM-BFM - General Estuarine-Ocean Transport Model - European Regional Seas Ecosystem Model -Biogeochemical Flux Model) в Северном море с учётом возможных ограничений по температуре, солёности и наличию пищи [Collingridge et al., 2014]. В работе Шигановой с соавторами [Shiganova et al., 2024b] разработаны прогнозные mSDM карты пригодных районов обитания двух инвазионных видов (M. leidyi и Beroe ovata Bruguière, 1789) для морей Понто-Каспийского бассейна в условиях текущего и будущего изменения климата. В этом исследовании рассматривалось несколько сценариев изменения климата, а именно: равномерное увеличение/уменьшение ТПМ в течение года на 2 °С и только весенние ТПМ увеличиваются/уменьшаются на 2 °С.

Наряду с региональными моделями распространения *M. leidyi* были проведены соответствующие исследования и на глобальном уровне [Shiganova et al., 2019]. В этой работе представлены механистические модели mSDM *M. leidyi* в условиях текущего и будущего климата в соответствии с моделями и сценарием RCP4-8.5 из протокола пятой генерации CMIP5 (Coupled Model Intercomparison Project Phase 5) [IPCC, 2013].

В целом в большинстве предыдущих исследований картирование пригодных территорий с помощью различных подходов и методов проводилось для GCM пятой генерации СМІР5, для которых не приведены значения метрики равновесной чувствительности (ECS). Она (ECS) является важным климатическим параметром, который используется для сравнения глобальных климатических моделей (GCM). Кроме чувствительности моделей, так же важно учитывать альтернативные сценарии изменения климата SSPх-у (Shared Socioeconomic Pathways), отражающие влияние различных сценариев развития общества на глобальный климат. В прежних исследованиях обычно использовали не более двух сценариев изменения климата, что не позволяет выявить тенденции инвазионного процесса из-за нелинейности связи температуры, солёности и концентрации хлорофилла [IPCC, 2021]. Один из важных пробелов в изучении *M. leidyi* – отсутствие проверки гипотезы консерватизма реализованных ниш, определяемых важнейшими переменными морской среды. Последние публикации [Liu et al., 2020; Петросян и др., 2023] показали, что для надёжной проверки консерватизма климатических и/или реализованных ниш рекомендуется использовать концепции СОUE и ЕСОИЕ. Концепция СОИЕ - унифицированная терминология, принятая для обозначения анализа сдвига центроида, перекрывания, неиспользования и расширения ниш, т.е. первые буквы: Centroid shift, Overlap, Unfilling и Expansion niche [Petitpierre et al., 2012]. Эта концепция, по мнению ряда учёных, стала «золотым стандартом» для оценки метрик ниш [Pili et al., 2020; Liu et al., 2020]. Модифицированная версия COUE названная ECOUE [Liu et al., 2020; Петросян и др., 2023], в отличие от оригинальной версии, расширяет набор метрик ниш шириной и сходством для проверки гипотезы консерватизма. Однако проверка гипотезы консерватизма ниш

требует унифицированных, воспроизводимых и релевантных глобальных данных морской среды.

Моделирование распространения видов стало важным инструментом в экологии, эволюции, биогеографии и сохранении биоразнообразия. Для этого в основном используют растровые слои из двух глобальных баз данных MarSpec (Ocean climate layers for marine spatial ecology) [Sbrocco, Barber, 2013] и Bio-ORACLE (Global environmental dataset for marine species distribution modelling) [Tyberghein et al., 2012; Matteo et al., 2020; Assis et al., 2024]. Эти растровые слои включают максимальные, средние, минимальные значения, а также диапазоны изменения температуры, солёности и концентрации хлорофилла. Кроме них доступны также геофизические слои по глубине, уклону и шероховатости морского дна, удалённости от берега и скорости течения воды на поверхности. Важно отметить, что глобальная база данных Bio-ORACLE была разработана как для климатических моделей пятой CMIP5 [Tyberghein et al., 2012], так и для шестой генерации CMIP6 (2.7≤ESC≤5.6) [Assis et al., 2024]. Последняя версия базы данных v.3 Bio-ORACLE включает растровые слои ключевых переменных морской среды для текущего климата (2010-2020 гг.) и для шести сценариев SSPx-у (SSP1-1.9, SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0, SSP4-6.0, SSP5-8.5) изменения климата с использованием девяти климатических моделей шестой генерации СМІР6 с пространственным разрешением 0.05 arc minute и временным разрешением 10 лет, т.е. с 2020 по 2100 год с шагом 10 лет. В данной работе эти наборы данных используются для построения модели РН и проверки гипотезы консерватизма РН в нативной и инвазионной частях ареала, а также для построения глобальной модели распространения M. leidyi (SDM) в условиях текущего климата и прогноза изменения ареала этого вида в Каспийском море в условиях изменения климата.

Цель исследования – построение моделей пространственного распространения *M. leidyi* в условиях текущего и будущего климата в Каспийском море. Для достижения цели в работе решаются следующие задачи: 1) созда-

ние векторного набора точек находок *M. leidyi* в нативной и инвазионной частях ареала; 2) построение моделей РН в нативной и инвазионной частях ареала и проверка гипотезы консерватизма; 3) построение глобальной модели пространственного распространения *M. leidyi* в условиях текущего климата; 4) оценка динамики изменения сезонных пригодных районов выживания и размножения вида в Каспийском море с использованием моделей и сценариев глобального изменения климата в XXI веке.

1. Методы и материталы

1.1. Создание векторных баз данных точек находок

Для создания векторного набора данных точек находок (TH) M. leidyi в среде ArcGIS Desktop 10.8.1 были использованы записи из двух типов источников. Первый тип включает набор данных, которые были представлены в глобальной базе данных Global Biodiversity information facility (www.gbif.org, https://doi. org/10.15468/dl.avkbpj, 08 November 2024; 4487 records). Для этого типа данных мы использовали временной и пространственный фильтры для удаления неточных записей ТН. Временная фильтрация включала отбор только одной записи для каждого локалитета, т.е. если имелось несколько ТН для определённого локалитета, то в набор включали запись с поздней регистрацией. Это важно, чтобы избежать чрезмерной репрезентативности локалитетов, где имелось несколько записей в разные годы. Пространственная фильтрация включала удаление точек, расстояние между которыми меньше разрешения растровых слоев (т.е. меньше 5 км), а также записей с ложными или неполными географическими координатами. Второй тип местонахождений характеризуется тем, что в литературе были приведены только картосхемы без указания географических координат локалитетов [Самые опасные ..., 2018]. Для этого типа данных координаты были определены после георегистрации и привязки этих картосхем к мировым базовым растровым картам морей [Assis et al., 2024] соответственно с выбором не менее 30 опорных точек в среде ArcGIS

Desktop 10.8.1. Для этих точек мы дополнительно проверяли географические координаты с помощью GoogleEarth.

В целом после объединения всех записей ТН и применения фильтров был получен результирующий набор ТН, который включал 3887 ТН, в том числе 285 в нативной части ареала (в прибрежных водах вдоль американского побережья Атлантики) и 3602 ТН в инвазионной части ареала в Евразии. Для уменьшения пространственной автокорреляции записей мы использовали специальную процедуру, которая описана в литературе [Petrosyan et al., 2023b].

1.2. Предикторные переменные морской среды

Глобальные растровые слои морской среды. Наборы растровых данных v.3 Віо-Oracle [Assis et al., 2024] (https://bio-oracle. org/downloads-to-email.php) включают минимальные, максимальные и средние значения температуры (°C) (SST_min, SST_max, SST_ mean), солёности (PSU) (SSS min, SSS max, SSS mean), концентрации хлорофилла (mg/ m³) (Chl min, Chl max, Chl mean) и скорости поверхностных течений (m/ceк) (Vel min, Vel max, Vel mean). Эти слои включают средние годовые современные и прогнозные данные морской среды с шагом 10 лет за период с 2020 до 2100 г. Кроме этих данных, в работе также используются геофизические слои по батиметрии (глубины (Depth), уклону (Slope) и расстоянию до берега (Dist Shore). Этот набор переменных морской среды использовался для создания коррелятивной модели глобального распространения M. leidyi с использованием метода максимальной энтропии (MaxEnt) [Phillips et al., 2006] в условиях текущего климата.

Растровые слои Каспийского моря. Кроме глобальных данных, в работе также созданы растровые слои предикторов среды Каспийского моря для современного и будущих периодов изменения климата на основе наборов данных, представленных в литературе [Matteo et al., 2020; Assis et al., 2024]. Растровые слои предикторов для современного периода (2010–2020 гг.) включают переменные температуры (°C) (SSTmin, SSTmax,

SSTmean), солёности (PSU) (SSS min, SSS max, SSS mean), концентрации хлорофилла (mg/m³) (Chl min, Chl max, Chl mean) и скорости поверхностных течений (m/ceк) (Velmin, Velmax, Vmean), а в условиях будущего климата включают сценарии SSPx-у (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0, SSP5-8.5) для двух периодов 2040-2050 гг. и 2090-2100 гг. Для определения сезонных районов обитания M. leidyi в Каспийском море используются растровые слои, соответствующие четырём сезонам: декабрь-март, апрель-июнь, июль-сентябрь, октябрь-ноябрь. Усреднение прогнозов, полученных на основе ансамбля моделей шестой генерации GCM СМІР6, позволяет учитывать основные тенденции изменения климата в XXI веке в условиях разных сценариев развития общества в соответствии c SSPx-y (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0, SSP5-8.5): SSP1-2.6 (низкие выбросы парниковых газов (ПГ), при которых выбросы СО, сокращаются до нуля около 2075 года), SSP2-4.5 (промежуточные выбросы ПГ, при которых выбросы СО, увеличиваются примерно с текущей скоростью до 2050 года, а затем уменьшаются, но не достигают нуля к 2100 году), SSP3-7.0 (высокие выбросы ПГ, при которых выбросы СО, удваиваются к 2100 году) и SSP5-8.5 (очень высокие выбросы ПГ, при которых выбросы СО2 утраиваются к 2075 году) [IPCC, 2021; Petrosyan et al., 2023b]. Эти четыре сценария (SSPx-y) характеризуются разным уровнем увеличения солнечной радиации 2.6 Bт/м², 4.5 Bт/м², 7.0 Bт/м² и 8.5 Bт/м², соответственно, при глобальном потеплении климата.

1.3. Построение моделей РН в рамках концепций СОИЕ и ЕСОИЕ

Проверка гипотезы консерватизма РН вида в рамках СОUE проводилась с использованием трёх метрик ниш S, E, U [Petitpierre et al., 2012; Di Cola et al., 2017]. Индекс стабильности (S) – это доля использования ниши в инвазионной части ареала вида, которая в многомерном пространстве предикторных переменных пересекается с областями, заселёнными видом в нативной части ареала. Индекс расширения (E) – это доля ниши, освоенная в инвазионной части ареала, но неиспользованная видом в нативной части ареала. Индекс неиспользования (U) – это доля ниши, незанятая видом в инвазионной части ареала вида, но освоенная в нативной части ареала. Оценка сдвига ниш с использованием метрик Е, S и U в COUE определялась с использованием индекса Шонера (Schoener's) D [Warren et al., 2008]. Этот индекс отражает меру пересечения РН в пространстве предикторных переменных и колеблется между 0 (отсутствие перекрытия) и 1 (полное перекрытие). Тест на сходство ниш в COUE реализован с помощью пакета EcoSpat, который определяет, является ли РН, занимаемая видом в одном ареале, более похожей на занимаемую РН в другом ареале по сравнению со случайным распределением.

Для проверки гипотезы в рамках расширенной версии COUE (т.е. ECOUE) метрики РН были дополнены новыми метриками ширинами В, (нативной), В, (инвазионной) и сходством Sim ниш, представленными в литературе [Liu et al., 2020]. В концепции ECOUE преобразованные метрики E_m, S_m, U_m используются для определения ширины ниш с помощью формул $\mathbf{B}_{_{n}}=\mathbf{S}_{_{m}}+\mathbf{Um}$ и $\mathbf{B}_{_{i}}=\mathbf{S}_{_{m}}+\mathbf{E}_{_{m}}$ [Liu et al., 2020]. Для удобства интерпретации результатов и сравнительного анализа ниш в ECOUE используется ln отношения ширины ниш (breadth ratio, BR), т.е. $BR = \ln(B_{p}/B_{i})$. Сходство ниш (Sim) количественно оценивается с помощью Sørensen's similarity index [Baselga, 2017], T.e. $Sim = 2S_m/(B_n + B_i)$. Индекс Sim варьирует от 0 до 1, что соответствует крайним случаям, когда две ниши не перекрываются или перекрываются полностью соответственно. Если две ниши занимают более сходные позиции (т.е. похожие ниши), тогда Sim > 0.5, в противном случае, когда две ниши занимают разные позиции, Sim < 0.5. Важно заметить, что сходство ниш в ECOUE отличается от теста на сходство ниш в рамках концепции COUE. В ЕСОUЕ принимается важное условие по использованию пороговых значений BR и Sim для выявления сохранения или сдвига ниш. Ниши считаются консервированными, если: а) ниша расширялась медленно, т.е. нативная ниша была больше, чем инвазионная ниша [Pearman et al., 2008]; б) положение ниши менялось медленно, т.е.

нативная и инвазионная ниши занимали аналогичные позиции в пространстве окружающей среды [Broennimann et al., 2007].

1.4. Построение глобальной коррелятивной модели пространственного распространения *M. leidyi*

Модель пространственного распределения (cSDM) была получена с использованием метода максимальной энтропии MaxEnt 3.4.1 [Phillips et al., 2006] из R-пакета Dismo [Hijmans et al., 2017] с параметрами, определёнными с помощью специальной процедуры. Оптимальные параметры MaxEnt мы определяли с применением информационного критерия AIC с поправкой на размер выборки (AICc) с помощью R-пакета ENMeval [Muscarella et al., 2014]. На следующем этапе для построения cSDM использовали 10 запусков MaxEnt со случайным выбором тестовых и обучающих выборок. Во всех вариантах запуска MaxEnt 80% точек находок использовались как обучающие выборки, а 20% записей - как тестовые выборки. Мы дополнительно использовали индекс Бойса (В_{ілd}) для оценки производительности моделей [Boyce et al., 2002] с использованием R-пакета EcoSpat [Di Cola et al., 2017]. Мы рассчитали индекс В_{ind} для каждой из моделей и усреднили значения, чтобы получить окончательные оценки. При построении cSDM важность каждой предикторной переменной дополнительно определялась с использованием таблицы вкладов (Analysis of variable contributions) MaxEnt, полученной с помощью метода складного ножа (jacknife). Самыми важными переменными считались те, которые вносили существенный вклад в модель, т.е. имели высокие значения (> 5%) перестановочной важности (Permutation importance – PI) или высокие значения процента вклада (Percent contribution -PC) [Phillips et al., 2006].

1.5. Построения локальной механистической модели сезонного распространения *M. leidyi*

Для оценки вероятного сезонного распространения *M. leidyi* в Каспийском море были построены механистические модели (mSDM). В механистических моделях для существования (выживания) вида используются следующие пороговые значения: $3 \circ C \leq SST \leq 29 \circ C$, $4 PSU \leq SSS \leq 45 PSU$, $Chl \geq 0.1 mg/m^3$ [Shiganova et al., 2019]. Для низко- и высокоинтенсивного размножения вида используются следующие пороговые значения: $12 \circ C \leq SST \leq 27 \circ C$, $4 PSU \leq SSS \leq 40 PSU$, $Chl \geq 0.5 mg/m^3$ и $18 \circ C \leq SST \leq 27 \circ C$, $6 PSU \leq SSS \leq 40 PSU$, $Chl \geq 0.5 mg/m^3$ и $18 \circ C \leq SST \leq 27 \circ C$, $6 PSU \leq SSS \leq 40 PSU$, $Chl \geq 0.5 mg/m^3$ и $18 \circ C \leq SST \leq 27 \circ C$, $6 PSU \leq SSS \leq 40 PSU$, $Chl \geq 0.5 mg/m^3$ соответственно [Sarpe et al., 2007; Lehtiniemi et al., 2012; Collingridge et al., 2014].

2. Результаты

2.1. Пространственное разреживание ТН и характеристика выбранных записей для экологического моделирования

В результате применения процедуры разреживания мы получили из полного набора записей для Евразии, Северной и Южной Америки сокращённые наборы записей (рис. 1). Если количество ТН в начале анализа в нативной части ареала составляло 285, то после применения процедуры разреживания осталось 71 TH, т.е. количество записей уменьшилось на 75%. В инвазионной части ареала количество TH уменьшилось на 95%, т.е. если в начале процедуры разреживания количество TH составляло 3602, то после разреживания остались 193 TH.

2.2. Разреживание предикторных переменных для построения моделей РН и распространения *M. leidyi*

Проведённый нами анализ по выбору предикторных переменных с использованием метода ординации показал, что корреляционные круги достаточно ясно выделяют набор слабо коррелированных переменных (рис. 2). Если в модель будут включены все переменные (рис. 2, А), тогда дисперсия относительно двух осей главных компонент (ГК) при проецировании на плоскость объясняет 66.3% общей дисперсии. На рисунке видно, что многие переменные сильно коррелируют с SST mean (средние значения температуры), SSS mean (средние значения солёности) и Chl mean (средние значения концентрации хлорофилла на поверхности воды). Поскольку проекции переменной SSS mean на ось РСА2 (ось Y) больше остальных, а проекции



Рис. 1. Точки находок *M. leidyi*, использованные для создания cSDM с указанием областей обучения моделей: синие линии – области обучения моделей cSDM; NR и IR – нативная и инвазионная части ареала соответственно.

переменных SSS_mean, Chl_mean и Dist_ Shore (расстояние до берега) на PCA1 (ось X) так же больше остальных, поэтому эти переменные выбраны как важнейшие. В итоге для построения модели PH могут быть использованы четыре переменные – SST_mean, SSS_ mean, Chl_mean и Dist_Shore (см. рис. 2). Из рис. 2, В следует, что дисперсия относительно двух осей главных компонент (PCA) при проецировании на плоскость PCA объясняет 81% общей дисперсии. Вклад остальных переменных составляет менее 19%. При этом ось X PCA коррелирует с SSS_mean и Dist_ Shore, а ось Y PCA коррелирует с SST_mean и Chl mean соответственно.

2.3. Сравнительный анализ РН в нативной и инвазионной частях ареала в рамках концепции COUE и ECOUE

Оценку сходства и различия PH *M. leidyi* в нативной и инвазионной частях ареалов мы проводили с использованием полных и сокращённых наборов данных. Использование двух наборов данных связано с тем, что при разреживании TH для Евразии количество записей сильно сократилось (95%). По этой причине мы хотели убедиться, что процедура разреживания не оказы-



Рис. 2. Корреляция между предикторными переменными распространения *M. leidyi* и первыми двумя осями главных компонент (PCA): A – с учётом всех переменных, B – с учетом четырёх важнейших переменных.

Таблица 1. Сравнение РН (сходства, перекрывания, расширения) *М. leidyi* в нативной и инвазионной частях ареала в рамках концепции COUE

Набор данных	Индекс сходства D	Р значение	Е	S	U
Сокращённый	0.26	0.009	0.006	0.994	0.033
Полный	0.522	0.01	0.001	0.999	0.103

Примечание: E, S и U – индексы расширения, перекрывания и неиспользования ниши соответственно.

вает существенного влияния на проверку консерватизма РН. Основные метрики РН на глобальном масштабе представлены в табл. 1. РСА-модели, построенные в рамках концепции COUE, достаточно корректно отражают области, связанные с E, S, U метриками в плоскости главных компонент, поскольку первая и вторая компоненты объясняли от 81% общей дисперсии предикторных переменных.

Эти оценки показывают, что в рамках концепции COUE гипотеза консерватизма PH выполняется как для полных, так и для сокращённых наборов данных. Сдвиг центроида и перекрывание PH в плоскости главных компонент представлен на рис. 3, а сдвиг ниш вдоль экологических градиентов (температуры, солёности и концентрации хлорофилла) при сравнении нативной и инвазивной PH представлен на рис. 4.

Из табл. 1 и рис. 3 следует, что индекс стабильности (S) принимает достаточно высокие значения (0.994–0.999) для обоих наборов данных. В инвазионной части ареала доля расширения (E) новых местообитаний составляет менее одного процента. Вид в инвазионной части ареала не полностью (3– 10%) использовал пригодные местообитания, характерные для нативной части ареала.

Из рис. 4, который показывает перекрывание и сдвиг центроида PH вдоль важнейших градиентов с использованием глобального пула данных, следует, что центроид PH инвазионной части ареала характеризуется уменьшением средней температуры поверхности воды, увеличением солёности и концентрации хлорофилла. Из глобального пула данных следует, что PH в обеих частях ареала характеризуется диапазоном TIIM 7.5–30 °C (рис. 4, А). Причём из этого рисунка становится понятным, что диаграмма частоты встречаемости вида в нативной части ареала характеризуется бимодальной формой. Центроид левой моды приходится на ТПМ около 15 °C, правой – около 25 °C. В инвазионной части ареала диаграмма частоты встречаемости вида также отображает бимодальное рас-



Рис. 3. Перекрытие PH в нативной (A) и инвазионной (B) частях ареала M. *leidyi* в плоскости главных компонент: сплошные и пунктирные линии представляют 100 и 95% доступной среды в нативном ареале (черные линии) и инвазионном ареале (красные линии); зеленые области представляют среды, занятые видом только в нативном ареале (U); розовые области указывают на PH, занятую в инвазионном ареале (E); синие области указывают на области, занятые как в нативном, так и в инвазионном ареале (S); затенение указывает на плотность встречаемости вида в нативном (A) и инвазионных (B) ареалах; красные и жёлтые точки указывают центроиды PH в нативном и инвазивном ареалах соответственно.



Рис. 4. Перекрывание и сдвиг центроида РН *M. leidyi* вдоль важнейших градиентов среды: температуры (А), солёности (В) и концентрации хлорофилла (С).

пределение. Однако в этом случае центроид левой моды сдвигается примерно к 12.5 °C, а правая – к 17.5 °C.

В отличие от таковой для ТПМ, диаграмма частоты встречаемости вида в градиентах СПМ отображает тримодальное распределение. В нативной части ареала центроид левой моды СПМ расположен примерно на 22.5 PSU, центроид центральной моды – 32.5 PSU, а центроид правой моды – 37 PSU. В инвазионной части центроид левой моды характеризуется примерно 27.5 PSU, центральной моды – 32.5 PSU, а правой моды – 38 PSU (рис. 4, В).

Диаграмма встречаемости вида в градиентах концентрации хлорофилла в нативной части ареала отображает бимодальное распределение, а в инвазионной части – тримодальное. Центроид левой моды нативной части ареала ориентирован на концентрацию Chl примерно 0.38 мг/м³, а центроид правой моды – 1.75 мг/м³. В инвазионной части ареала центроид левой моды частоты встречаемости гребневика приходится на концентрацию Chl 0.25 мг/м³, центральной моды – 0.55 мг/м³ и правой – 1.25 мг/м³.

Несмотря на изменения положения центроида РН в инвазионной части ареала по сравнению нативной частью, тест на сходство указывает, что гипотеза консерватизма не отклоняется для обоих наборов записей (Р < 0.01). В целом, поскольку установленный консерватизм РН важен для построения коррелятивных и механистических SDM, этот вывод дополнительно был проверен в рамках концепции ECOUE.

Модифицированные значения пяти метрик Em, Sm, Um, BR и Sim в рамках концепции ECOUE представлены в табл. 2. Из этой таблицы следует, что вне зависимости от набора данных ширина PH вида в нативной части ареала (B_n) больше в инвазионной части (B_i) для обоих наборов данных. Из табл. 2 видно, что значения BR (In отношения шири-

Таблица 2. Сравнение PH (сходства, перекрывания, расширения) *М. leidyi* в нативной и инвазионной частях ареала в рамках концепции ECOUE

Набор данных	Em	Sm	Um	B _n	B _i	BR	Sim
Сокращённый	0.0002	0.0309	0.9689	0.9998	0.0311	3.47	0.06
Полный	0.0001	0.0846	0.9154	0.9999	0.0846	2.47	0.16

Примечания. Ет, Sm и Um – модифицированные индексы расширения, перекрывания и «неиспользования» PH соответственно; В_n – ширина PH в нативной части ареала; В_i – ширина PH в инвазионной части ареала; определение индексов BR, Sim приведено в методической части.

ны ниш) больше 0, т.е. гипотеза консерватизма PH не отклоняется. Из этой таблицы также следует, что процедура разреживания TH с целью уменьшения пространственной автокорреляции приводила только к уменьшению BR, что не оказало влияния на общий вывод о консерватизме PH вида.

2.4. Глобальная карта пригодности местообитаний *M. leidyi* в условиях текущего климата

Карта распространения вида, построенная на основе MaxEnt (cSDM) (с оптимальными параметрами – Linear = TRUE; Quadratic = TRUE; Product = TRUE; Threshold = FALSE; Hinge = TRUE, RM = 1.5), представлена на рис. 5. Мы дополнительно оценили качество cSDM с помощью индекса Бойса (В_{ілd}), который имел высокие значения (0.92±0.12). Можно заметить, что в глобальном масштабе потенциально приемлемые для обитания *M. leidyi* условия есть в очень многих прибрежных зонах Мирового океана. Среди них - эстуарии, заливы и шельфовые зоны Тихоокеанского побережья Северной и Южной Америки, Юго-Восточной Азии, Океании и Австралии, а также ряд районов Атлантического и Индийского океанов, находящихся вблизи Африки. В Евразии достаточно приемлемые условия для распространения M. leidyi

есть во всех внутренних морях её западной части, а также, возможно, в Японском море (см. рис. 5).

Важно отметить, что, поскольку при построении cSDM с помощью MaxEnt использовались усредненные слои SST_mean, SSS_mean и Chl_mean, полученная карта, по-видимому, отражает пригодные местообитания в поздний весенний и ранний летний периоды глобального распространения вида. По этой причине мы дополнительно создали более детальные карты сезонного распространения *M. leidyi* в Каспийском море как в условиях современного, так и будущего климата.

2.5. Сезонные карты пространственного распространения *M. leidyi* в Каспийском море в современных климатических условиях и при потеплении климата в регионе

Карты потенциальных пригодных местообитаний гребневика в Каспийском море в условиях текущего климата (см. Приложение) приведены на рис. 6. Согласно mSDM, приемлемые для гребневика районы размножения в Каспийском море в декабре-марте сейчас находятся лишь на юге Южного Каспия, тогда как на севере Южного и Среднего Каспия формируются условия, позволяющие этому виду выживать и обеспечивать его вос-



Рис. 5. Глобальный потенциальный ареал *M. leidyi* в современных климатических условиях: тёмно-коричневым цветом выделены наиболее приемлемые для гребневика районы (пригодность ≥ 0.8); коричневым – высокопригодные (пригодность ≥ 0.6); жёлтым – умеренно-пригодные (пригодность 0.4-0.6); зеленым – малопригодные (пригодность = 0.2-0.4); голубым – почти непригодные (пригодность = 0.0-0.2).

производство в период межсезонной экспансии (см. рис. 6). Районы Северного Каспия в этот период не могут быть оккупированы гребневиком (категории 0–3, рис. 6, А). В апреле–июне и октябре–ноябре все районы интенсивного размножения *M. leidyi* находят-



Рис. 6. Карты потенциальных пригодных местообитаний *М. leidyi* в Каспийском море в условиях текущего климата, построенные на основе mSDM: цифрами обозначены районы: неподходящие для обитания (0, 1, 2, 3); пригодные для выживания (4); размножения (5) и интенсивного размножения (6).

ся в Южном Каспии (категория 6, рис. 6, В), а начинающегося размножения – в Среднем Каспии (категория 5, см. рис. 6, В). Многие районы Северного Каспия в это время становятся пригодными для выживания гребневика (категория 4, см. рис. 6, В). В самые теплые месяцы (июль-сентябрь) наиболее интенсивно этот вид может размножаться в Среднем Каспии, а также на юге Северного Каспия (категория 6, рис. 6, С). Условия Южного и Северного Каспия в этот период недостаточно приемлемы для интенсивного размножения (категория 5, см. рис. 6, С). Причём самые южные и северные районы Каспия непригодны для выживания M. leidyi из-за высокой ТПМ и низкой СПМ соответственно (категория 3, см. рис. 6, С).

Созданные mSDM-карты показывают, что в 2040–2050 гг. в условиях сценариев SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0, SSP5-8.5 изменения климата в зимне-весенние месяцы (рис. 7, A, D, G, J) пригодные области для слабоинтенсивного размножения гребневика (категория 5, рис. 7) будут занимать большие, чем сейчас, пространства в Южном Каспии. В остальных частях Каспия в это время могут сохраняться обширные районы, условия которых приемлемы для выживания вида (категория 4, см. рис. 7, A, D, G, J).

При смене климатических сценариев от SSP1-2.6 до SSP5-8.5 в апреле-июне и октябре-ноябре, вероятно, существенное расширение пространств, пригодных для интенсивного размножения гребневика (категория 6, рис. 7, В, Е, Н, К). Одновременно с этим следует ожидать сокращение районов категории 5, т.е. тех, где размножение *М. leidyi* было возможно ранее. Однако районы категории 4 (донорные зоны) останутся примерно теми же при всех рассматриваемых вариантах климатических изменений в поздневесенний и осенний периоды года. Достаточно интересная картина наблюдается для периода июль-сентябрь (рис. 7, С, F, I, L). В июле-сентябре при климатической динамике по сценариям от SSP1-2.6 к SSP5-8.5 (см. рис. 7, С, F, I, L) возрастает вероятность последовательного сокращения пространств, где возможно низко- и высокоинтенсивное размножение M. leidyi. Причём если по условиям SSP1-2.6 обширные области пригодные



Рис. 7. Карты потенциальных пригодных местообитаний *M. leidyi* в Каспийском море, построенные на основе mSDM, в условиях сценариев SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 и SSP5-8.5 изменения климата в период 2040–2050 гг.: цифрами обозначены районы: неподходящие для обитания (0, 1, 2, 3); пригодные для выживания (4); размножения (5); интенсивного размножения (6).

для размножения гребневика (категории 5–6) (рис. 7, С) ещё могут наблюдаться на востоке Северного и значительной части Среднего Каспия, то по условиям SSP5-8.5 такие области практически полностью ограничиваются лишь Северо-восточным Каспием (см. рис. 7, С). Однако во всех случаях районы, пригодные для выживания этого вида (категория 4), будут, по-видимому, занимать значительные пространства преимущественно Среднего Каспия. При сценариях дальнейшего потепления климата, в частности в период 2090–2100 гг., в декабре-марте на Каспии по-прежнему могут сохраняться условия, пригодные для размножения гребневика в южной части моря, а также обширные пространства, приемлемые для выживания этого вида (рис. 8, A, D, G, J). В апреле-июне и октябре-ноябре 2090–2100 гг. наблюдается, по сравнению с 2040–2050 гг., постепенное увеличение площадей районов, пригодных для интенсивного размножения *М*. *leidyi* (категория 6, рис. 8, В, Е, Н, К) от сценария SSP1-2.6 к сценарию SSP5-8.5. Причём появлению новых условий категории 6 могло способствовать сокращение подобных условий для категории 5. Если по сценарию SSP1-2.6 районы низко- и высокоинтенсивного размножения занимают примерно одинаковое пространство (рис. 8, В), то согласно сценарию SSP5-8.5 область интенсивного размножения гребневика в периоды апреля–июня и октября–ноября 2090–2100 гг. может значительно расшириться (рис. 8, К). Также можно заметить, что районы, пригодные для выживания вида, практически остаются неизменными при всех возможных сценариях изменения климата в эти месяцы. В июле–сентябре 2090–2100 гг. на востоке Северного и Среднего Каспия, вероятно, ещё могут сохраняться обширные пространства, пригодные для выживания, а также более-менее интенсивного размножения *M. leidyi* (рис. 8, С, F, I), однако по сценарию SSP5-8.5 вероятность не только размножения, но и выживания греб-



Рис. 8. Карты потенциальных пригодных местообитаний *M. leidyi* в Каспийском море, построенные на основе mSDM, в условиях сценариев SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 и SSP5-8.5 изменения климата в период 2090–2100 гг.: цифрами обозначены районы: неподходящие для обитания (0, 1, 2, 3); пригодные для выживания (4); размножения (5); интенсивного размножения (6).

невика в этот период может быть ниже, чем в те же месяцы 2040–2050 гг. Не исключено, что на стыке летнего и осеннего гидрологических сезонов 2090–2100 гг. в Каспии останутся лишь ограниченные области (рефугиумы) временно-го выживания вида (рис. 8, L).

3. Обсуждение

Объединив наиболее полный набор глобальных данных с новыми записями обнаружения *М. leidvi* в Северной Евразии, с использованием передовых подходов к моделированию РН и ключевых переменных морской среды, мы создали модели и карты распространения гребневика в условиях текущего климата на глобальном уровне, а также карты вероятного распространения этого вида в Каспийском море при различных сценариях регионального потепления климата в будущем. На основе анализа глобального пула данных определили ключевые переменные морской среды, оказывающие влияние на вселение, рост, размножение и распространение популяций *М. leidyi*. В частности, проведённые нами расчёты подтвердили выполнение гипотезы консерватизма РН, что увеличивает нашу уверенность в надёжности созданных коррелятивных и механистических SDM для картирования пригодных территорий вида в условиях текущего и будущего изменения климата. Наши результаты, основанные на переменных морской среды и методах построения SDM, хорошо согласуются с полевыми данными присутствия M. leidyi и подтверждают области его натурализации в морях Евразии, ранее представленные в других работах [Siapatis et al., 2008; Van Walraven et al., 2013; Collingridge, 2014; Shiganova et al., 2019]. Поскольку точность коррелятивного подхода для построения cSDM глобального уровня оказалась достаточно высокой, мы использовали выбранные морские переменные для построения сезонных mSDM для различных периодов и сценариев изменения климата на примере Каспийского моря.

3.1. Выполнение гипотезы консерватизма РН

Проведённый сравнительный анализ РН в нативной и инвазионной частях ареала в рамках двух концепций показал, что гипотеза сходства (консерватизма) РН не отклоняется. Причём для сокращённого и полного пула данных ТН индексы стабильности (S) принимают достаточно высокие значения (0.994-0.999). Это означает, что вне зависимости от размеров площади инвазионной и нативной частей ареала M. leidyi стабильно использует сходные местообитания. Это утверждение также подтверждается значениями других метрик – Е (< 0.006) и U (< 0.1). При этом вид не освоил от 3 до 10% пригодных территорий. Хотя гипотеза консерватизма РН всё ещё является дискуссионной, всё же большинство исследователей [Liu et al., 2020] склоняются к мнению, что инвазионные виды, как правило, занимают РН нишу нативного ареала, как это и было подтверждено нами для M. leidyi. Важность выполнения гипотезы РН может гарантировать надёжность построения коррелятивных и механических SDM в условиях текущего климата и будущих его изменений.

3.2. Прогнозные пригодные морские местообитания в глобальном масштабе в условиях текущего климата

Карта, отражающая потенциальный ареал *M. leidyi*, построенная с использованием MaxEnt cSDM в условиях текущего климата на основе глобального пула данных и среднегодовых оценок ТПМ, СПМ и концентрации хлорофилла, характеризует поздневесенние и раннелетние условия, благоприятные для обитания этого вида. Эта карта хорошо согласуется с ранее проведёнными исследованиями [Van Walraven et al., 2013; Collingridge et al., 2014; Siapatis et al., 2008; Shiganova et al., 2019]. При очевидной сезонной коррекции этих данных они, тем не менее, позволяют предположить, что есть ещё ряд регионов, где вид может натурализоваться в будущем. К ним относятся области: в Тихом океане – западное побережье Северной и Южной Америки, восточное побережье Азии и воды вокруг Австралии и Новой Зеландии; в Индийском океане – Персидский залив, Аравийское море и восточное побережье Африки; в Атлантике – западное побережье Африки, от Пиренейского побережья до Великобритании (см. рис. 5). В целом эта карта отражает все потенциально пригодные места обитания M. leidyi, включая как нативные и инвазионные части ареала, так и перспективные к заселению районы, расположенные в мелководных прибрежных зонах и внутренних водоёмах. На возможность расселения M. leidyi во многих из этих регионов указывали ранее [Shiganova et al., 2019]. Вместе с тем следует признать, что карты глобального распространения вида не позволяют исследовать сезонную динамику распределения вида, в частности, в Каспии. В этом случае более предпочтительны сезонные mSDM. Один из важных выводов, следующий из построенной mSDM сезонного распространения M. leidyi в Каспийском море, заключается в том, что здесь существуют благоприятные условия для непрерывного размножения вида круглый год.

3.3. Прогнозные карты сезонного распространения вида в Каспийском море в условиях глобального изменения климата

Созданные нами карты для двух периодов 2040-2050 и 2090-2100 гг. предполагают повышение температуры воды (SST), усреднённой по всем сценариям SSPx-у и сезонам в Каспийском море, примерно на 2.5 °С (диапазон 2.39–2.62 °С) и 4.045 °С (диапазон 3.33-4.76 °С) соответственно. Такое потепление зимой для периодов 2040-2050 гг. (категория 5, см. рис. 7, А, D, G, J) и 2090-2100 гг. (категория 5, см. рис. 8 А, D, G, J) может привести только к расширению площади пригодных районов для низкоинтенсивного размножения в Южном Каспии. Высокоинтенсивное размножение при этом не ожидается ни при одном из рассматриваемых сценариев и временных периодов. Наиболее важное различие для высоко- и низкоинтенсивного размножения просматривается для двух периодов (2040-2050, 2090-2100 гг.) в условиях сценария SSP5-8.5 в летний сезон. Если для периода 2040-2050 гг. в условиях сценария SSP5-8.5 в летний сезон небольшие участки для высокоинтенсивного и низкоинтенсивного размножения расположены на востоке Северного Каспия (категории 5 и 6, рис. 7, L), то для периода 2090-2100 гг. в летний сезон на востоке Северного Каспия остаются

только области, пригодные для выживания (категория 4, см. рис. 8, L). Это означает, что если в условиях текущего климата донорные области расположены в Южном Каспии, то в условиях потепления по сценарию SSP5-8.5 донорные области будут расположены на северо-востоке Северного Каспия. Соответственно, при увеличении температуры на 4.76 °С основное направление сезонного расселения вида, характерное для текущих климатических условий (с юга на север), изменится на противоположное – с севера на юг. Другой важный вывод заключается в том, что глобальное потепление не приведёт к вымиранию вида в Каспийском море.

3.4. Биологический контроль *M. leidyi* в Каспийском море

В целом созданные нами карты mSDM в условиях текущего климата и при различных сценариях SSPх-у изменения климата для двух периодов 2040-2050 гг. и 2090-2100 гг. наглядно показали, что в Каспийском море при любых условиях будут сохраняться обширные благоприятные районы, пригодные для существования *М. leidvi*. По этой причине возникает необходимость разработки и принятия конкретных мер по подавлению численности инвазионного вида, например, внедрением узкоспециализированных хищников, паразитов или возбудителей заболеваний. В связи с этой проблемой в литературе широко обсуждался вопрос вселения другого вида гребневика – *В. оvata*, питающегося исключительно гребневиками [Самые опасные..., 2018; Камакин и др., 2018]. Однако в ходе мониторинговых исследований, в сентябре 2020 г., сотрудниками лаборатории гидробиологии Волжско-Каспийского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («КаспНИРХ») этот вид уже был обнаружен на траверзах мыса Песчаный, пос. Кызыл-Узень, мыса Меловой в восточной части Среднего Каспия, что свидетельствует о естественной интродукции *В. очата* в Каспийское море [Разинков и др., 2021]. Кроме этих находок, за последние годы *В. оvata* также был отмечен в разных частях Каспийского моря: в Южном Каспии [Bagheri et al., 2021; Ахундов и др., 2021] и в Среднем Каспии [Востоков и др., 2020; Саяпина

и др., 2021]. В нативной части ареала этот вид обитает в эстуариях Северной и Южной Америки, где взаимодействие между гребневиками осуществляется по модели «хищник - жертва». Гребневик В. ovata характеризуется тем, что: во-первых, он очень специфичен в своём питании, так что даже его личиночная стадия питается *M. leidyi*; во-вторых, его репродуктивная скорость и плодовитость так же велики, как у М. leidyi [GESAMP, 1997]. Благодаря этим особенностям предполагалось, что *B. ovata* способен в максимально короткие сроки образовать жизнеспособную многочисленную популяцию и подавить численность M. leidyi. В действительности модель «хищник – жертва» уже была реализована в Чёрном море, когда случайное вселение *В. оvata* в Чёрное море из Мраморного моря в 1997 г. привело уже в августе 1999 г. к широкому распространению *B. ovata* по всей северо-восточной части Чёрного моря и значительному сокращению популяции М. leidvi, снижению его пресса на зоопланктонное сообщество и, в целом, на экосистему моря [Finenko et al., 2006; Shiganova et al., 2014; Финенко и др., 2017]. Исходя из этого положительного результата использования модели взаимодействия видов «хищник жертва» в Чёрном море, некоторые авторы полагали, что условия обитания и толерантность к внешним факторам среды этих двух близкородственных видов весьма идентичны [Камакин и др., 2018]. Сравнительный анализ биомассы гребневиков в Каспийском море показал, что в пяти из семи локалитетов, где были обнаружены оба вида, биомасса *B. ovata* была выше, чем *M. leidyi*, достигая 0.57–1.73 г/м³ при солёности выше 10 PSU. В локалитетах, расположенных в районах, где солёность была ниже 8 PSU, B. ovata не обнаружен [Shiganova et al., 2023]. С учётом данных Шигановой [Shiganova et al., 2023], указывающих, что нижний предел солёности для выживания *B. ovata* — 7 PSU, а для размножения — 10 PSU, можно утверждать, что северная граница распространения *В. ovata* в Среднем Каспии расположена в районе Аграханского полуострова [Shiganova et al., 2023]. На основе созданных карт сезонных изменений солёности местообитаний в условиях текущего

климата можно предположить, что *B. ovata* может размножаться в Южном Каспии и на юго-востоке Среднего Каспия (рис. П, D, E, F), где биотопы характеризуются солёностью выше 10 PSU. Хотя в литературе [Azzurro et al., 2024; Shiganova et al., 2024a] утверждается, что вселение *B. ovata* будет способствовать восстановлению Каспийского моря, тем не менее мы приходим к выводу, что *B. ovata* может эффективно контролировать *M. leidyi* в ограниченной части Каспийского моря, но для этого требуется проведение дополнительных специальных исследований.

Заключение

Созданная обобщённая cSDM-карта позволяет прогнозировать потенциальный ареал вида в глобальном масштабе в условиях текущего климата. Уточнённые, детализированные сезонные локальные карты (mSDM) позволяют выделить пригодные области для высоко- и низкоинтенсивного размножения, а также выживания вида в условиях альтернативных моделей и сценариев изменения климата. Эти карты могут помочь определить территории для распределения ресурсов и проведения мониторинговых работ до того, как возникнет значительная угроза морским экосистемам. Регионы – морские экосистемы, где вид уже натурализован или ожидается его вселение, - требуют построения сезонных детальных карт для выделения географического распределения донорных местообитаний, обеспечивающих межсезонное расселение вида. Использование обобщённых карт, построенных на основе усреднённых переменных морской среды, малоэффективно, поскольку они не могут отражать донорные местообитания для межсезонного расселения вида.

Финансирование работы

Анализ литературных источников и написание статьи выполнены в рамках государственных заданий ИПЭЭ РАН «Экология и биоразнообразие водных сообществ (№ АААА-А18-118042490059-5)» и «Фундаментальные основы охраны живой природы и рационального природопользования (№ FFER-2024-0022)».

Благодарности

Авторы благодарны ESRI (2020) за предоставление бесплатной лицензионной версии Arc GIS Desktop Pro 10.8.1 (ESRI Sales Order number 3128913; ESRI Delivery number 81833751, User customer number 535452).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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



Рис. П. Карты сезонных изменений ключевых переменных среды в Каспийском море в условиях текущего климата, построенные на основе работы [Matteo et al., 2020].

Литература

- Ахундов М.М., Мамедов Э.В., Джафарова Э.Э. Состояние планктонного сообщества в результате появления *Beroe ovata* и его влияние на экосистему Каспийского моря // VIII Научно-практическая конференция. Астрахань, 2021, 22 октября. С. 22–34.
- Востоков С.В., Гаджиев А. А., Востокова А.С., Рабазанов Н.И. Гребневик *Beroe* cf. *ovata* в Каспийском море. Начало нового этапа эволюции Каспийской экосистемы // Юг России: экология, развитие. 2020. № 4. С. 21–35.
- Зенкевич Л.А. Биология морей СССР // Акад. наук СССР. Институт океанологии. М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1963. 739 с.
- Камакин А. М., Ходоревская Р. П. Влияние популяции вселенца *Mnemiopsis leidyi* А. Agassiz, 1865 на рыбное население Каспийского моря // Биология внутренних вод. 2018. 2. С. 51–56.
- Карпинский М.Г. Экология бентоса Среднего и Южного Каспия. М.: ВНИРО, 2002. 283 с.
- Петросян В.Г., Осипов Ф.А., Фенева И.Ю., Дергунова Н.Н., Хляп Л.А. Моделирование экологических ниш

РОССИЙСКИЙ ЖУРНАЛ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИНВАЗИЙ № 2, 2025

самых опасных инвазионных видов топ-100 России: проверка гипотезы консерватизма экологических ниш // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2023. № 7. С. 70–92 [Petrosyan V.G., Osipov F.A., Feneva I.Y., Khlyap L. Ecological Niches Modelling of the TOP-100 Most Dangerous Invasive Species in Russia: Testing the Hypothesis of Ecological Niche Conservatism. Biology Bulletin. 2023. 50 (Suppl 1). 63–84. https://doi. org/10.1134/S106235902360126X].

- Разинков В.П., Парицкий Ю.А., А. В. Михайлова А.В., Хурсанов А.С., Грозеску Ю.Н. Состояние запасов, факторы внешней среды и эффективность воспроизводства популяции анчоусовидной кильки (*Clupeonella Engrauliformis* Borodin) в современных условиях // Рыбное хозяйство. 2021. № 6. С. 76–79.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / под. ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Петросяна В.Г., Хляпа Л.А. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Саяпина В.В., Ушивцев В.Б., Олейникова Е.П., Досаев Ф.Г. Гребневик, *Beroe ovata* Bruguière, 1789 – новый инвайдер в экосистеме Каспийского моря // Океанология. 2021. 61 (5). С. 753–758.
- Финенко Г.А., Аннинский Б.Е., Дацык Н.А. *Mnemiopsis leidyi* А.Аgassiz, 1865 (Сtenophora: Lobata) в прибрежных районах Чёрного моря: 25 лет после вспышки // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 4. С. 110–120 [Finenko, G.A., Anninsky, B.E. & Datsyk, N.A. *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Ctenophora: Lobata) in the Inshore Areas of the Black Sea: 25 Years after Its Outbreak. *Russ J Biol Invasions* 9, 86–93 (2018). https://doi.org/10.1134/S2075111718010071].
- Шакирова Ф.М. Гребневик *Млетіорsis leidyi* (А. Agassiz, 1865) в прибрежных водах восточного Каспия (Туркменский сектор) // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 4. С. 88–97 [Shakirova F.M. Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) in the coastal water of the east Caspian Sea (Turkmen sector). Russian Journal of Biological Invasions. 2012. 3. 58–63. https://doi.org/10.1134/S2075111712010110].
- Шиганова Т.А., Камакин А.М., Жукова О.П. и др. Вселенец в Каспийское море гребневик *Mnemiopsis* и первые результаты его воздействия на пелагическую экосистему // Океанология. 2001. Т. 41, № 4. С. 542–549.
- Araújo M.B., Guisan A. Five (or so) challenges for species distribution modeling // Journal of Biogeography, 2006, 33, 1677–1688.
- Assis J., Fernández Bejarano S.J., Salazar V.W., Schepers L., Gouvêa L., Fragkopoulou E., Leclercq F., Vanhoorne B., Tyberghein L., Serrão E.A., Verbruggen H., De Clerck O. Bio-ORACLE v3.0. Pushing marine data layers to the CMIP6 Earth system models of climate change research // Global Ecology and Biogeography. 2024. 33 (4). e13813. https://doi.org/ 10.1111/geb.13813 geb.13813
- Azzurro E., Bahri T., Valbo-Jurgensen J., Ma X., Strafella P.,Vasconcellos, M. (eds.) // Fisheries responses to invasive species in a changing climate – Lessons learned from case studies. FAO Fisheries Technical Paper, 2024. No 704. Rome, FAO. https://doi.org/10.4060/cd1400en

- Bagheri S., Sayad B.M., Babaei H., Roohi A., Ghandi A.D. Investigation on the effects of fish farming in marine cages on abundance and structure of *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* (Ctenophora: Lobata) in the southwestern Caspian Sea during 2018–2020 // Iranian Journal of Fisheries Sciences. 2021. 20 (5). P. 1262–1276. https:// doi.org/10.22092/ijfs.2021.351053.0
- Baselga A. Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: Balanced variation in abundance and abundance gradients // Methods Ecol. Evol. 2017. 8. P. 799–808. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12693
- Boyce M.S., Vernier P.R., Nielsen S.E., Schmiegelow F.K. Evaluating resource selection functions // Ecological Modelling, 2002. 157. P. 281–300. https://dx.doi. org/10.1016/S0304-3800(02)00200-4
- Broennimann O., Treier U.A., Muller-Scharer H., Thuiller W., Peterson A.T., Guisan A. Evidence of climatic niche shift during biological invasion // Ecology Letters. 2007. 10. P. 701–709. http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01060.x
- Collingridge K., van der Molen J., Pitois S. Modelling risk areas in the North Sea for blooms of the invasive comb jelly *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 // Aquatic Invasions. 2014. 9. P. 21–36.
- Di Cola V., Broennimann O., Petitpierre B., Breiner F., D'Amen M., Randin, C., Engler R., Pottier J., Pio D., Dubuis A., Pellissier L., Mateo R., Hordijk W., Salamin N., Guisan A. Ecospat: An R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions // Ecography. 2017. 40. P. 774–787. https://doi. org/10.1111/ECOG.02671.
- ESRI (Environmental Systems Research Institute. Arc GIS Desktop 10.8.1. Available online: https://support.esri. com/en/products/desktop/arcgis-desktop/arcmap/10-8-1 (accessed on 9 July 2020).
- Finenko G., Kideys A., Anninsky B., ShiganovaT., Roohi A., Tabari M.et al. Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea: feeding, Respiration, reproduction, and predatory impact on the zooplankton community // Marine ecology Progress series. 2006. 314. P. 171–185.
- GESAMP (Joint Group of Experts on the Scientific Aspects of Marine Pollution), International Maritime Organization. Reports and Studies London, UK. No 58. 1997. 84 p. http://doi.org/10.13140/RG.2.2.35203.91689
- Hijmans R.J., Phillips S., Leathwick J., Elith J. Dismo Package for R. Available online. 2017. https://cran.r-project. org/package=dismo (accessed on 9 July 2020).
- Hutchinson G. E. Concluding remarks // Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 1957, 22, 145–159.
- IPCC (2021) Sixth Assessment Report of the IPCCWorking Group, I. Available online: https://www.ipcc.ch/assessment-report/ar6/ (accessed on 9 July 2020).
- IPCC, 2013. Stocker T.F., Qin D., Plattner G.-K., Tignor M., Allen S.K., Boschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V., Midgley P.M. (Eds.), Climate Change: the Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York. 2013. 1535.

ISSG (Invasive Species Specialist Group). (2019). *Global invasive species database*. http://www.iucngisd.org/ gisd/100_worst.php (accessed on 9 July 2024).

Ivanov V.I., Kamakim A.M., Ushivtzev V.B., Shiganova T., Zhukova O., Aladin N., Wilson S.I., Harbison G.R., Dumont H.J. Invasion of Caspian Sea by the comb jellyfish *M. leidyi* (Ctenophora) // Biological Invasions. 2000. 2. P. 255–258.

Karpinsky M.G. Review: The Caspian Sea benthos: Unique fauna and community formed under strong grazing pressure // Marine Pollution Bulletin. 2010. 61 (4–6). P. 156–161. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.02.009

Lehtiniemi M., Lehmann A., Javidpour J., Myrberg K. Spreading and physico-biological reproduction limitations of the invasive American comb jelly *Mnemiopsis leidyi* in the Baltic Sea // Biological Invasions. 2012. 14. P. 341–354. http://dx.doi.org/10.1007/s10530-011-0066-z

Liu C., Wolter C., Xian W., Jeschke, J.M. Most invasive species largely conserve their climatic niche // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2020. 117. 38. P. 23643–23651. https://doi. org/10.1073/pnas.2004289117

Matteo L., Thomas W., Niels R. Data S1. Caspian Sea environmental variables: an extension of the Bio-ORACLE ocean data set. Figshare. 2020. https://doi.org/10.6084/ m9.figshare.9980954.v1 (accessed on 9 July 2020).

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. P. 1198–1205. http://dx.doi. org/10.1111/2041-210X.12261

Pearman P.B., Guisan, A., Broennimann, O., Randin, C.F. Niche dynamics in space and time // Trends in Ecology and Evolution. 2008. 23. P. 149–158.

Petitpierre B., Kueer C., Broennimann O., Randin C., Daehler C., Guisan A. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders // Science. 2012. 335. P. 1344–1348. 10.1126/science.1215933

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. 2023a. 82: P. 23–56. https://doi.org/10.3897/ neobiota.82.96282

Petrosyan V., Dinets V., Osipov F., Dergunova N., Khlyap L. Range Dynamics of Striped Field Mouse (Apodemus agrarius) in Northern Eurasia under Global Climate Change Based on Ensemble Species Distribution Models // Biology. 2023b. 12. 1034. https://doi.org/10.3390/ biology12071034

Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // Ecological Modelling. 2006. 190 (3–4). P. 231–259. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026

Pili A.N., Tingley R., Sy E.Y., Diesmos M.L.L., Diesmos A.C. Niche shifts and environmental non-equilibrium undermine the usefulness of ecological niche models for

invasion risk assessments // Scientific Reports. 2020. 14. 10 (1). 7972. https://doi.org/10.1038/s41598-020-64568-2

Sarpe D., Grosskopf T., Javidpour J. *Mnemiopsis leidyi*: analysis of an invader in the Kiel Fjord with focus on respiration and reproduction rate // 42nd European marine biology symposium, 2007, 27–32 August 2007, Kiel, Germany.

Sbrocco E.J., Barber P.H. MARSPEC: Ocean climate layers for marine spatial ecology // Ecology. 2013. 94 (4). e979. https://doi.org/10.1890/12-1358.1

Shiganova T.A., Legendre L., Kazmin A.S., Nival P. Interactions between invasive ctenophores in the Black Sea: assessment of control mechanisms based on long-term observations // Marine Ecology Progress Series. 2014. 507. P. 111–123.

Shiganova T.A., Alekseenko E., Kazmin A.S. Predicting range expansion of invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. agassiz 1865 under current environmental conditions and future climate change scenarios // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2019. 227. 10634. https://doi. org/10.1016/j.ecss.2019.106347

Shiganova T.A., Kamakin A.M., Pautova L.A., Kazmin A.S., Roohi A, Dumont H.J. An impact of non-native species invasions on the Caspian Sea biota (Chapter 2) // Advanses in Marine biology, 2023. P. 70–147. https:// doi.org/10.1016/bs. amb.2023b.01.002

Shiganova T.A., Mamedov E.V., Akhundov M.M., Jafarova E.E., Kazmin A.S. Invasion of ctenophore *Beroe ovata* Bruguière, 1789 in the Caspian Sea: is it a chance for ecosystem recovery? // Biological Invasions 26. 2024a. 217–236. https://doi.org/10.1007/s10530-023-03171-8

Shiganova T.A., Alekseenko E.V., Mirzoyan Z.A., Kazmin A.S. Prediction of ctenophore *Beroe ovata* Bruguiere, 1789 habitat expansion and control of invading *Mnemiopsis leidyi* Agassiz, 1865 in the Ponto-Caspian basin associated with climate change // Marine Environmental Research, 194, 2024b, 106315, https://doi.org/10.1016/j. marenvres.2023.106315

Siapatis A., Giannoulaki M., Valavanis V.D., Palialexis A., Schismenou E., Machias A., Somarakis S. Modelling potential habitat of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Aegean Sea // Hydrobiologia. 2008. 612. P. 281–295. https://doi.org/10. 1007/s10750-008-9497-7

Tyberghein L., Verbruggen H., Pauly K., Troupin C., Mineur F., De Clerck O. Bio-ORACLE: A global environmental dataset for marine species distribution modelling // Global Ecology and Biogeography. 2012. 21. P. 272–281. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00656.x

Van Walraven L., Langenberg V.T., Van der Veer H.W. Seasonal occurrence of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the western Dutch Wadden Sea // Journal of Sea Research. 2013. 82. P. 86–92.

Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution // Evolution. 2008. 62. P. 2868– 2883. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x

Wesselingh F., Neubauer T.A., Anistratenko V., Vinarski M.V., Yanina T. et al. Mollusc species from the Pontocaspian region – an expert opinion list // ZooKeys, 2019. 827. P. 31–124.

SPATIAL DISTRIBUTION MODELS OF THE CTENOPHORE MNEMIOPSIS LEIDYI A. AGASSIZ 1865 IN THE CASPIAN SEA UNDER CURRENT AND FUTURE CLIMATE CONDITIONS

© 2025 Petrosyan V.G.^{a*}, Ruban G.I.^a, Barabanov V.V.^b, Dergunova N.N.^a, Osipov F.A.^a

^a A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071, Russia;
^b Volga-Caspian branch of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, «VNIRO»

(«CaspNIRKh»), Astrakhan, 414056, Russia

e-mail: *petrosyan@sevin.ru

Mnemiopsis leidyi is one of the "ecosystem engineers" and is among the most dangerous global invaders of marine ecosystems. In this study, we applied correlative and mechanistic ecological modeling approaches to predict potentially suitable areas for the global distribution of this species under current climate conditions, and to construct detailed seasonal maps of suitable habitat using the Caspian Sea as a case study under climate change throughout the 21st century. By using a global dataset of species occurrence records and marine environmental variables from the Bio-Oracle databases, we showed that the hypothesis of realized niches conservatism (similarity) in the native and invasive parts of the range was not rejected. The created global map confirmed that suitable habitats for M. leidyi are located along the eastern coasts of the American continents and in the seas of Eurasia, where the species is already naturalized, and also identified areas that are potentially favorable for its future establishment, but where it has not yet been recorded. Seasonal predictions (December-March, April-June, July-September, October-November) of suitable habitats in the Caspian Sea for maximum, minimum reproduction and survival of the species under current climate conditions (2010–2020) and for two periods (2040–2050, 2090–2100) under four scenarios (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 and SSP5-8. 5) of climate change showed that while under the current climate the main direction of inter-seasonal dispersal of the species is from south to north. However, under the strong warming scenario (SSP5-8.5), this dispersal is projected to reverse – from north to south – during the summer and autumn seasons by the end of the century. The results also suggest that global warming regardless of the climate change scenario would not lead to extinction of the species in the Caspian Sea.

Keywords: climate change models and scenarios, invader, SDM, ecosystem.