

МОДЕЛИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ *ALLIUM PARADOXUM* (M. VIEB.) G. DON (ALLIACEAE): ОТ РЕДКОГО ВИДА НА КАВКАЗЕ ДО АГРЕССИВНОГО ИНВАЙДЕРА В ЕВРОПЕ

© 2026 Пшегусов Р.Х.*, Чадаева В.А.**

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

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

Поступила в редакцию 10.04.2026. После доработки 19.07.2026. Принята к публикации 13.08.2026

В статье рассмотрен вопрос консерватизма экологической ниши видов на примере *Allium paradoxum* – редкого и уязвимого вида в нативном ареале (Кавказ, Северный Иран, Туркменистан), но агрессивно инвайдера в странах Западной и Центральной Европы. Экологические ниши субкавказской и европейской популяционных групп вида существенно различаются: общее перекрытие в пространстве комплексных факторов среды не превышает 20% (Schoener's D). Наиболее слабое перекрытие отмечено по параметрам влагообеспеченности – количеству осадков в зимнее время (Schoener's D = 0.17) и водному балансу почв (Schoener's D = 0.24). Нативная климатическая ниша реализована в Европе почти полностью (Unfilling = 4%), тогда как инвазионные популяции освоили 40% новых климатических условий (Expansion = 40%), в первую очередь – местообитания с высокой обеспеченностью зимними осадками (Expansion = 43%). По водному балансу почвы выявлено сужение ниши в инвазионном ареале (Unfilling = 57%). Спрогнозированный ареал субкавказских популяций (1352 тыс. км²) охватывает Кавказ и включает дополнительные ядра в Центральной и Восточной Европе. Потенциальный ареал европейских популяций (1028 тыс. км²) ограничен Западной Европой. Географическое перекрытие ареалов всего 4,6%. Успешная инвазия *A. paradoxum* в Европе обеспечена расширением климатической ниши по фактору зимних осадков, способностью к вивипарии и активным распространением садоводами. Редкость вида в нативной части ареала связана с климатическими ограничениями (Западный Кавказ и Западное Закавказье) и, вероятно, с фрагментацией лесных местообитаний (Центральный Кавказ).

Ключевые слова: *Allium paradoxum*, экологические ниши, ENM- и SDM-модели, нативный и инвазионный ареалы, субкавказская и европейская популяционные группы.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-138-157

Введение

Одной из фундаментальных проблем современной инвазионной биологии является вопрос пространственно-временного консерватизма экологической ниши видов. Консерватизм ниши определяет степень соответствия условий местообитаний вида в новой географической зоне таковым в границах нативного ареала с учётом времени распространения во вторичном ареале, климатической и антропогенной динамики параметров среды [Петросян и др., 2023; Qin et al., 2015; Bowen, Stevens, 2020]. Существует немало подтверждений сохранения устойчивого набора условий, в которых возможно длительное самоподдержание популяций при расширении ареала видов, что в целом ограничивает их распространение [Пшегусов, Чадаева, 2022;

Петросян и др., 2023; Petitpierre et al., 2012; Liu et al., 2020]. С другой стороны, акклиматизация, отсутствие/наличие естественных врагов, изменение параметров репродуктивной биологии и другие факторы могут способствовать сдвигу, расширению или сужению реализованной экологической ниши в новой географической среде [Banerjee et al., 2019; Liu et al., 2020].

Особый интерес в этом контексте представляют виды, редкие (эндемичные, реликтовые, уязвимые) в границах естественного ареала, но демонстрирующие высокую инвазионную активность в регионах вторичного распространения. Так, например, *Heracleum sosnowskyi* Manden., встречающийся на Центральном Кавказе спорадически (последельные луга, вырубки, обочины лесных дорог

в предгорьях-среднегорьях) [Шагапсоев, 2015], получил широчайшее распространение по антропогенным местообитаниям и берегам водотоков во вторичном ареале, включая Европейскую Россию и ряд европейских стран [Самые опасные ..., 2018]. Другой пример – *Rhododendron ponticum* L., редкий уязвимый вид с дизъюнктивным нативным ареалом в Средиземноморье, Малой Азии и на Кавказе [Кабулов, Кабулов, 2015], массово натурализовавшийся в широком диапазоне природно-климатических условий стран Западной Европы, Британских островов и Ирландии [Casati et al., 2022].

К подобным видам можно отнести лук странный (*Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don) – многолетний луковичный эфемероид субкавказского географического типа, ядро естественного ареала которого расположено на Кавказе (Грузия, Азербайджан, Армения, Россия), а отдельные островные популяции – в Северном Иране, Северо-Восточном Ираке и Юго-Западном Туркменистане [Раджи и др., 2008; Fayvush et al., 2017; Pieroni et al., 2017; Drobnik, 2023]. В Российской Федерации *A. paradoxum* встречается в широколиственных лесах от предгорий Республики Дагестан на Каспийском побережье (Восточный Кавказ) до отрогов Сунженского хребта в Республике Северная Осетия – Алания (Центральный Кавказ) [Николаев, 1999; Раджи и др., 2008; Магомедова, 2020; Умаров, 2020]. Западнее указанного региона, несмотря на многолетние поиски на территории Кабардино-Балкарской Республики, вид нами найден не был. На южном макросклоне Большого Кавказа природный ареал *A. paradoxum* также прерывается на границе Центрального и Западного Закавказья. В пределах нативного ареала лук странный рассматривается как третичный реликт гирканской флоры [Камелин, 2017]. Как редкий, уязвимый или сокращающийся в численности вид, *A. paradoxum* внесён в региональные Красные книги Республики Дагестан и Чеченской Республики [Магомедова, 2020; Умаров, 2020], а также в Красную книгу Туркменистана [Атаев, Tagyev, 2024] и предыдущее издание Красной книги Российской Федерации [Раджи и др., 2008]. Лимитирующими факторами вы-

ступают дизъюнктивное распространение и строгая приуроченность к лесным сообществам рефугиумам, низкая семенная продуктивность, вырубка лесов и интенсивный сбор населением в качестве пищевого и лекарственного растения [Раджи и др., 2008; Магомедова, 2020; Умаров, 2020; Fayvush et al., 2017; Pieroni et al., 2017; Ataev, Tagyev, 2024].

Принципиально иную стратегию распространения вид демонстрирует за пределами естественного ареала. В начале 1820-х годов *A. paradoxum* был завезён в Шотландию в качестве декоративного и пищевого растения, а через 40 лет природные популяции вида встречались в лесах вблизи Эдинбурга [Balfour, 1866]. Период от интродукции лука в Ботаническом саду Праги в 1844 г. до обнаружения дикорастущих популяций в парках города составил около 20 лет [Čelakovský, 1870]. В Германии *A. paradoxum* был обнаружен в 1875 г. в парковых зонах ряда населённых пунктов [Rothmaler, 1966]. В 1960–1980-х годах вид натурализовался в лесах и парках отдельных регионов Польши, Нидерландов, Австрии, Бельгии [Rostański, 1961; Weeda, 1979; Forstner, Hübl, 1971; Meerts, 2000]. В настоящее время европейская часть вторичного ареала *A. paradoxum* охватывает Великобританию, Германию, Чехию, Нидерланды, Бельгию, Австрию, Швейцарию, Данию, Польшу, Венгрию, Латвию, Ирландию, где вид сформировал устойчивые дикорастущие популяции в естественных и антропогенных местообитаниях [Drobnik, 2023]. Постепенно расширяя ареал в Западной и Центральной Европе, лук странный формирует монодоминантный напочвенный покров в лиственных лесах, вытесняя аборигенные растения, особенно раннецветущие эфемерофиты [Evarts-Bunders, Bojāre, 2020; Drobnik, 2023]. Вид отмечен в байрачной дубраве Донецкого края на территории Донбасса [Муленкова, Гнатюк, 2024], натурализовался в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина [Соколова и др., 2022].

Использование современных ГИС-технологий и алгоритмов машинного обучения позволяет формализовать экологические ниши видов в n-мерном пространстве факторов среды (Ecological Niche Models, ENMs),

выявить важнейшие экологические предикторы их потенциального распространения (Species Distribution Models, SDMs), оценить степень и характер перекрытия/дифференциации ниш в разных частях ареала [Peterson, 2004; Guisan et al., 2017; Sillero et al., 2021]. *A. paradoxum* является подходящей биологической моделью для таких исследований, учитывая формирование видом двух чётких географически разделённых ареалов – естественного (субкавказского) и вторичного (европейского). Мы считаем, что построение ENM- и SDM-моделей нативной и инвазионной популяционных групп *A. paradoxum* позволит оценить адаптационный потенциал и консервативность ниши вида во вторичном ареале и прояснить причины ограниченности его субкавказского ареала на фоне широкого распространения в Европе.

В этой связи в задачи исследования входило: 1) выявить ключевые климатические характеристики местообитаний *A. paradoxum* в естественном и вторичном ареалах (ENM-модели); 2) проанализировать степень дифференциации/перекрытия экологических ниш субкавказской и европейской популяционных групп вида; 3) оценить характер потенциаль-

ного географического распространения популяционных групп (SDM-модели). Основное допущение исследования – построение ENM- и SDM-моделей на основе только климатической составляющей реализованной ниши вида (climate envelopes) без учёта биотических взаимодействий и антропогенных факторов. Подобное допущение возможно с учётом отбора географических записей присутствия вида в лесных массивах, что в некоторой степени нивелирует изменчивость биотической среды и разнообразие антропогенно трансформированных местообитаний.

Материал и методика

Район исследований. Исследуемая территория охватывала два участка современного ареала *A. paradoxum*: нативный – субкавказская группа популяций в восточной части Кавказского экорегиона, в Северном Иране и Туркменистане; инвазионный – европейская группа популяций в Западной и Центральной Европе (рис. 1). В естественном ареале вид распространён по широколиственным дубовым, грабовым и буковым лесам в предгорьях-среднегорьях. На юго-востоке ареала *A. paradoxum* отмечен в гирканских лесах Се-

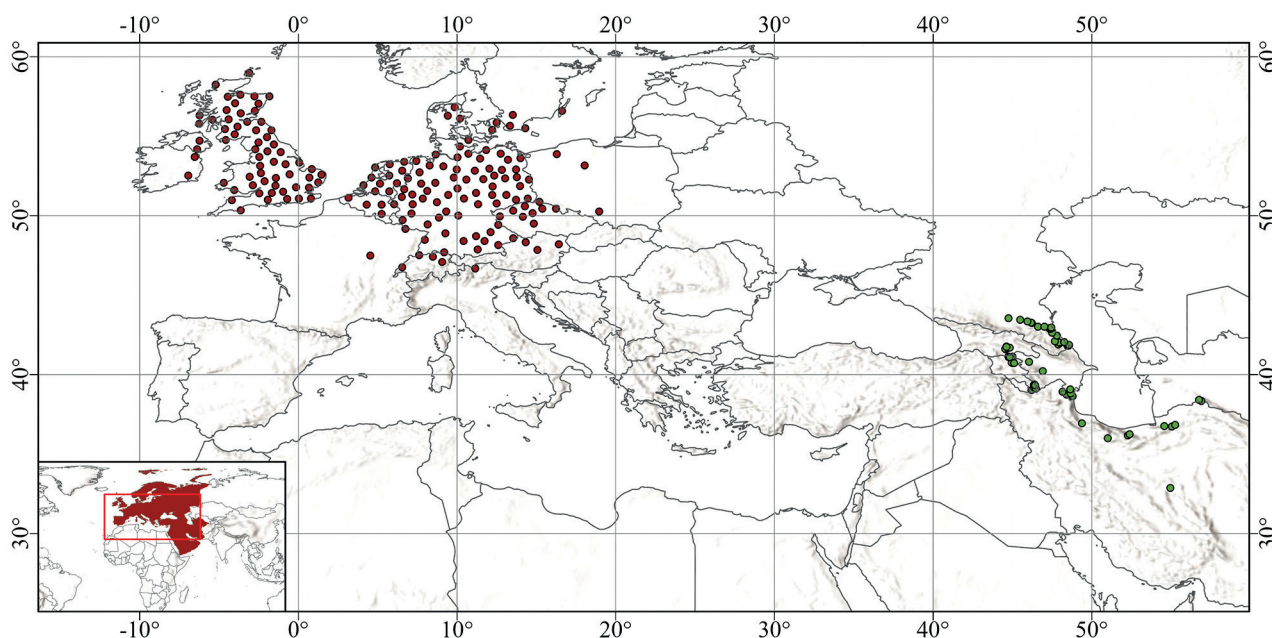


Рис. 1. Территория исследований с местонахождениями *Allium paradoxum*, сгруппированными в два кластера географических точек: субкавказская группа популяций в границах нативного ареала (отмечена зелёным) и инвазионная европейская группа популяций (отмечена красным). Географический охват области моделирования представлен на врезке карты красной областью. Точки представляют 256 разреженных географических записей GBIF. Данные о местонахождениях были спроецированы в WGS84. Карта создана с помощью QGIS версии 3.42.2.

верного Ирана и Азербайджана, копетдагских лесах Туркменистана [Khodadadi et al., 2015]. Климат в полосе распространения этих лесов преимущественно средиземноморский с жарким летом и большей частью осадков в зимне-весенний период (тип Csa, по Кеппен – Гейгеру). Среднегодовая температура – 13 °С, среднегодовое количество осадков – около 570 мм, количество осадков в наиболее влажный квартал – около 230 мм [Пшегусов, Чадаева, 2023].

В Восточном Закавказье *A. paradoxum* отмечен в полосе низко- и среднегорных лесов южного макросклона Большого Кавказа, в широколиственных лесах Азербайджана и Армении [Туниев и др., 2016; Юсифов, 2024]. Данные районы расположены в условиях преимущественно влажного субтропического климата (тип Cfa). Среднегодовая температура здесь 12 °С, среднегодовое количество осадков – около 600 мм, количество осадков в наиболее влажный весенне-летний квартал – около 250 мм. Несколько большим количеством осадков отличается влажно-субтропическая зона Центрального Закавказья (восточная часть Грузии), где буково-грабовые формации занимают в основном полосу среднегорий на высоте 1100–1600 м над ур. м. Среднегодовая температура – 6 °С, среднегодовое количество осадков – около 900 мм, количество осадков во влажный квартал – около 350 мм [Пшегусов, Чадаева, 2023].

На Восточном Кавказе *A. paradoxum* обнаружен в Дагестане – в составе грабово-буковых и дубово-грабовых лесов юго-восточной оконечности Лесистого хребта [Алиев, 2020], хребтов Салатау [Муртазалиев, 2012] и Нарат-Тюбе [Яровенко и др., 2011]. В Чеченской Республике вид распространён по буково-грабовым лесам Терского хребта [Гапаев и др., 2012; Муртазалиев, 2012; Ханчукаев и др., 2013]. Для данного района наиболее характерен континентальный с жарким летом климат (Dfa): среднегодовая температура – 5 °С, среднегодовое количество осадков – около 630 мм, количество осадков в наиболее влажный квартал – около 260 мм [Пшегусов, Чадаева, 2023]. Западная граница северокавказской части ареала *A. paradoxum* проходит по Сунженскому хребту Северной Осетии –

Алании [Николаев, 1999]. Буково-грабовые леса здесь представлены сужающейся к северо-западу полосой, переходящей во фрагментированные участки облесённых территорий Кабардино-Балкарии. Преобладающий тип климата – континентальный с тёплым летом (Dfb): среднегодовая температура – 7 °С, среднегодовое количество осадков – около 760 мм, количество осадков в наиболее влажный квартал – около 300 мм [Пшегусов, Чадаева, 2023].

В Западной и Центральной Европе *A. paradoxum* обнаружен в полуестественных сообществах лесопарков и заброшенных парков, а также по обочинам дорог, окраинам полей, по садам, пустырям, старым деревенским кладбищам [Fabiszewski, Brej, 2007; Evarts-Bunders, Bojäre, 2020; Drobnik, 2023]. Основными природными местообитаниями вида являются широколиственные леса, нередко по берегам водоёмов [Evarts-Bunders, Bojäre, 2020; Drobnik, 2023]. Вторичный ареал *A. paradoxum* характеризуется широким диапазоном типов климата: умеренно морской (Cfb) с тёплой зимой, прохладным или нежарким летом, обильными равномерно распределёнными годовыми осадками (Великобритания, Ирландия, Нидерланды, Бельгия, частично Дания, Швейцария и Германия); умеренно-континентальный (Dfb) с более продолжительной холодной зимой и тёплым летом, меньшим количеством осадков (Чехия, Польша, Латвия, частично Швейцария и Германия); континентальный и горный (ET) с холодной зимой (горы) и жарким летом (равнины), относительно небольшим количеством осадков (Австрия, частично Швейцария, Венгрия) [Peel et al., 2007].

Данные о встречаемости и их обработка. Исходный набор точек присутствия включал 15 247 географических записей *A. paradoxum* из Глобальной базы данных по биологическому разнообразию GBIF [<https://www.gbif.org/>]. Использование данных GBIF нередко приводит к проблеме избыточной пространственной кластеризации точек из наиболее доступных для обследования участков. Эта проблема смещения выборки (sampling bias) в данных о встречаемости может исказить результаты и интерпретацию моделей [Hijmans,

2012; Aiello-Lammens et al., 2015]. В нашей работе также стоял вопрос исключения записей GBIF из антропогенных местообитаний (обочины дорог, элементы ландшафтного дизайна и т.п.). В анализ вошли точки присутствия вида в естественных и полуестественных ценозах (облесённые участки парков, лесопарки, леса). Соответственно исходный набор данных GBIF был скорректирован в четыре этапа.

1. Удаление дубликатов – осталось 9787 точек присутствия. Дубликаты точек удалены при помощи функции `clean duplicate` в библиотеке `ntbox` (ver. 0.7.1) в R [Osorio-Olvera et al., 2020].

2. После удаления дубликатов и фильтрации по координатной погрешности (`coordinateUncertaintyInMeters`) были оставлены только записи с указанной погрешностью, не превышающей 1000 м (что соответствует пространственному разрешению климатических данных CHELSA ~1 км), либо записи, для которых данное поле не было заполнено. Записи, датированные периодом 1830–1980 гг., составили 375 наблюдений, из которых 256 имели координаты, а после фильтрации по координатной погрешности – 106 точек (преимущественно 1970–1979 гг.).

3. Удаление точек за пределами естественных/полуестественных местообитаний – осталось 4106 записей. Использованы глобальный слой населённых пунктов (Global Human Settlement Layer) и карта индекса антропогенного воздействия (Human Footprint Index Map). Глобальный слой населённых пунктов включает пространственные растры GHS-BUILT-C (разрешение 10 м) с границами населённых пунктов [Pesaresi, Politis, 2018]. С помощью пакета `raster` (версия 3.6-20) в R [Hijmans, 2022] мы извлекли значения в точках встречаемости *A. paradoxum* из растра GHS-BUILT-C и удалили записи внутри населённых пунктов (пороговое значение 0). Карта индекса антропогенного воздействия (разрешение 1 км²) содержит интегрированную информацию об относительном антропогенном воздействии на экосистемы Земли в градации от 0 (природные экосистемы) до 100 (сильно нарушенные территории) [Scott, 2020]. С помощью пакета `raster` в R [Hijmans,

2022] мы извлекли значения в точках встречаемости вида из данного растра и удалили точки со значениями выше 60. Следует отметить, что охраняемые природные территории и лесопарки Европы, как правило, характеризуются значительно более низкими значениями индекса антропогенного воздействия (обычно <20–30, редко превышая 40), поэтому выбранный порог позволяет исключить из анализа заведомо антропогенные местообитания, не затрагивая при этом точки произрастания в рекреационных зонах и охраняемых территориях.

4. Оценка пространственной кластеризации точек и их прореживание – 256 итоговых записей GBIF (см. рис. 1). Оставшиеся 4106 точек протестированы на пространственную кластеризацию с использованием среднего индекса ближайшего соседа (Average Nearest Neighbour Index, ANNI) [Clark, Evans, 1954] в пакете `spatialEco` (версия 2.0-0) в R [Evans, Murphy, 2023]. Тестирование показало: ANNI = 0.11, что значительно ниже 1; значение оценки $z\text{-score} = -167.5$, т.е. за пределами критического диапазона (от -1.96 до +1.96; 95% доверительный уровень при $p = 0.05$); вероятность нулевой гипотезы $p = 0.00$. Следовательно, нулевая гипотеза о случайном распределении точек встречаемости была отклонена. Прореживание точек проводили с использованием ожидаемого среднего расстояния (`expected mean distance`) [Pearson et al., 2007] в пакете `spThin` (версия 2.0-0) в R [Aiello-Lammens et al., 2015]. При значении ожидаемого среднего расстояния 80.7 км (против 15.3 км до прореживания точек) нулевая гипотеза о случайном распределении данных о встречаемости была принята, поскольку: ANNI = 0.91 (значение близко к 1); $z\text{-score} = -1.66$ (значение в критическом диапазоне); уровень значимости $p = 0.09$.

Таким образом, в результате для моделирования было отобрано 256 точек, из которых 174 отнесены к инвазионной и 82 – к нативной частям ареала. Таким образом, итоговый набор данных для построения моделей соответствует климатическому периоду CHELSA (1981–2010 гг.) и обладает достаточным пространственным разрешением для корректной экологической интерпретации.

Географический охват моделирования.

Построение моделей потенциального распространения *A. paradoxum* выполняли в едином географическом пространстве для обеих популяционных групп (нативной и инвазионной). Область моделирования ограничена территорией Европы и Передней Азии (включая Кавказ) в пределах условной границы между Европой и Азией (см. рис. 1). Выбор области моделирования обусловлен необходимостью включения в анализ всех известных местонахождений вида как в нативной, так и в инвазионной части ареала, при этом территория Северной Африки, а также регионы со схожей широтой, но существенно отличающиеся климатом (например, Средний Урал), были исключены из рассмотрения, чтобы избежать включения в модель климатических условий, не имеющих отношения к распространению *A. paradoxum* и не представленных в его первичном и вторичном ареалах. Единый географический охват для обеих моделей обеспечил сопоставимость результатов и соответствует рекомендациям по сравнению экологических ниш [Broennimann et al., 2012; Guisan et al., 2014].

Климатические предикторы и их обработка. В качестве климатических характе-

ристик местообитаний в точках присутствия использовали 13 параметров из набора данных CHELSA [<https://www.chelsa-climate.org>], отобранных экспертным способом с учётом экологии и биологии *A. paradoxum* как ранневесеннего луковичного эфемероида. Включение экологических переменных в модели без проверки на сильные корреляции может привести к неверной оценке их значимости [Sillero, Barbosa, 2021]. Поэтому мы оценили корреляцию климатических предикторов CHELSA с использованием фактора инфляции дисперсии (Variance Inflation Factor, VIF), измеряющего корреляцию каждой переменной со всеми остальными [Dormann et al., 2012]. Тест VIF провели в пакете usdm (версия 2.1-6) в R с использованием команды vifstep [Naimi et al., 2014]. При пороговом значении $VIF \leq 5$ (умеренная корреляция) в анализе осталось 10 переменных, коэффициент корреляции Пирсона (r) которых не превышал 0.7 (табл. 1). Разрешение растров составляло 1 км на пиксель.

ENM-моделирование и оценка перекрытия ниш. Для визуализации экологических ниш субкавказской и европейской популяционных групп в пространстве кли-

Таблица 1. Коэффициент корреляции Пирсона (r) для переменных CHELSA, отобранных с помощью теста VIF (умеренная корреляция, порог $VIF \leq 5$)

Переменные	bio08	bio16	bio19	fcf	fgd	gdgfgd10	gdgfgd5	hursmean	scd	swb	VIF
bio08	1.00	0.22	0.07	-0.56	-0.31	-0.55	-0.67	-0.32	-0.69	-0.42	2.23
bio16	0.22	1.00	0.63	-0.23	-0.08	-0.28	-0.26	0.44	-0.26	0.45	2.88
bio19	0.07	0.63	1.00	-0.19	-0.14	-0.17	-0.21	0.37	-0.21	0.36	1.83
fcf	-0.56	-0.23	-0.19	1.00	0.25	0.51	0.70	0.06	0.59	0.30	2.70
fgd	-0.31	-0.08	-0.14	0.25	1.00	0.27	0.44	0.19	0.49	0.22	1.36
gdgfgd10	-0.55	-0.28	-0.17	0.51	0.27	1.00	0.69	0.25	0.61	0.40	2.23
gdgfgd5	-0.67	-0.26	-0.21	0.70	0.44	0.69	1.00	0.35	0.70	0.47	4.21
hursmean	-0.32	0.44	0.37	0.06	0.19	0.25	0.35	1.00	0.42	0.70	4.76
scd	-0.69	-0.26	-0.21	0.59	0.49	0.61	0.70	0.42	1.00	0.50	4.14
swb	-0.42	0.45	0.36	0.30	0.22	0.40	0.47	0.70	0.50	1.00	4.89

Примечание: bio08 – средняя температура самого влажного квартала, °C; bio16 и bio19 – среднемесячные осадки самого влажного и холодного кварталов, мм/месяц; fcf (Frost Change Frequency) – число переходов температуры через 0°C в год; fgd (First Day of Growing Season) – первый день вегетационного сезона, юлианский день; gdgfgd10 и gdgfgd5 – первый день суммы эффективных температур выше 10 и 5°C соответственно, юлианский день; hursmean – средняя относительная влажность воздуха, %; scd (Snow Cover Days) – число дней со снежным покровом; swb (Soil Water Balance) – водный баланс почвы, мм.

матических переменных использовали метод KDE (Kernel Density Estimation) [Blonder et al., 2014]. KDE позволяет формализовать ниши в виде скоплений точек (климатические переменные) в пространстве осей анализа главных компонент (Principal Component Analysis, PCA) – комплексных факторов, объединяющих исходные климатические переменные. Анализ PCA выполняли в пакете FactoMineR (версия 2.7) в R [Le et al., 2008]. Оси извлечены и визуализированы в пакетах factoextra (версия 1.0.7) в R [Kassambara, Mundt, 2019] и ggplot2 (версия 3.4.0) в R [Wickham, 2009].

Для количественной оценки перекрытия ниш использовали индексы Schoener's D [Schoener, 1968] и Hellinger's I [Warren et al., 2010], а также схему COUE [Guisan et al., 2014]. Schoener's D и Hellinger's I, варьирующие от 0 (ниши совершенно разные) до 1 (ниши полностью перекрываются), рассчитаны с помощью пакета ecospat (версия 4.1.2) в R [Di Cola et al., 2017]. Метод COUE предполагает оценку четырёх параметров: Centroid shift (сдвиг центроида) – изменение среднего положения ниши; Overlap (перекрытие или стабильность) – доля ниши, присутствующая в обоих ареалах; Unfilling (незаполнение) – доля первой ниши, не перекрывающаяся со второй нишей; Expansion (расширение) – доля второй ниши, не перекрывающаяся с первой [Guisan et al., 2014]. Метрика Overlap согласуется с индексами Schoener's D и Hellinger's I [Guisan et al., 2014], поэтому для оценки изменения ниш между нативной и инвазионной популяционными группами мы рассматривали только Unfilling и Expansion. Метрики COUE рассчитывали в пакете ecospat (версия 4.1.2.) в R [Di Cola et al., 2017].

Важно отметить, что все расчёты количественной оценки сдвига экологической ниши проводили в относительном экологическом пространстве на основе двух первых осей PCA, что позволило нивелировать влияние возможных систематических ошибок, присутствующих в исходном климатическом данным, на выводы о направлениях и величине сдвига ниши. Соответствующее обсуждение ограничений, связанных с неопределённостью предикторов, приведено ниже в разделе «Обсуждение».

SDM-моделирование. Набор из 256 записей GBIF и 10 параметров CHELSA был использован в качестве исходных данных для моделирования пространственного распределения популяционных групп *A. paradoxum*. SDM-модели построены с использованием алгоритма Maxent v. 3.4.3 [Phillips, Dudík, 2008], генерирующего вероятность появления вида в каждом пикселе на основе значений предикторов, в той или иной степени схожих с таковыми в реальных местообитаниях [Elith et al., 2011].

Фоновые точки в числе 10 000 созданы с помощью функции random point в пакете dismo (версии 1.3-14) в R [Hijmans et al., 2017] в том же географическом пространстве, что и точки присутствия (без использования файла смещения). Оптимальные настройки моделей Maxent вычислены в пакете SDMtune (версия 1.3.1) в R [Vignali et al., 2020]. Настройки Maxent для моделей-кандидатов: 10 000 фоновых точек, предположительно представляющих всё биоклиматическое разнообразие территории; пятикратная кросс-валидация с 20% тестовых точек и 80% обучающих точек; 500 итераций во всех ячейках; типы признаков (feature types) L, H, Q, P, LQ, LP, LH, LQP, LQPH (Linear-Quadratic-Product-Hinge); множитель регуляризации (regularisation multiplier) от 0.5 до 5.0 с шагом 0.5. По этим настройкам построено 90 моделей-кандидатов для каждой из популяционных групп. Критериями предсказательной точности моделей были площадь под операционной характеристикой приемника по тестовым данным (AUCtest) [Fielding, Bell, 1997] и статистика True Skill по тестовым данным (TSStest) [Allouche et al., 2006]. Оптимально точными при прогнозировании считаются модели с высокими значениями TSStest и AUCtest.

Для субкавказской популяционной группы оптимальной была Maxent модель с настройками – тип признаков LP, множитель регуляризации 0.5 (AUCtest = 0.93, TSStest = 0.86). Для европейской популяционной группы оптимальные настройки модели – тип признака LQPH и множитель регуляризации 0.5 (AUCtest = 0.97, TSStest = 0.92). Итоговые SDM-модели распространения *A. paradoxum*

в границах нативной и инвазионной частей ареала были построены с использованием указанных настроек при пятикратной кросс-валидации в пакете *dismo* (версии 1.3-14) в R [Hijmans et al., 2017]. Усредненные значения AUCtest итоговых моделей показали их высокую прогностическую точность – AUCtest = 0.96 ± 0.04 (субкавказская группа популяций) и AUCtest = 0.96 ± 0.00 (европейская группа популяций).

Путём проецирования вероятностей встречаемости в географическое пространство района исследований были созданы карты потенциального распределения популяционных групп с прогнозируемой вероятностью в каждой ячейке сетки от 0.5 до 1. Выбор консервативного порога 0.5 обусловлен спецификой задачи: мы ставили целью выделение не всех потенциально возможных местообитаний, а лишь наиболее пригодных участков. Такой подход минимизирует долю ложноположительных прогнозов (commission errors), что критически важно при идентификации устойчивых рефугиумов и разработке мер сохранения, и согласуется с практикой

использования относительно высоких порогов для выделения ключевых местообитаний [Franklin, 2009]. Карта распространения *A. paradoxum* создана в пакете *tmap* (версия 3.3-3) в R [Tennekes, 2018].

Результаты

Экологические ниши в пространстве климатических факторов PCA. Метод главных компонент PCA выявил два основных комплексных фактора, объясняющих около 65% общей изменчивости климатических характеристик в точках присутствия *A. paradoxum* (табл. П, Приложение). Главный Фактор 1 (45.2% общей дисперсии) включал три переменные с факторными нагрузками >0.7 : среднемесячные осадки самого холодного квартала (bio19, мм/месяц); водный баланс почвы (swb, мм); первый день вегетационного сезона (fgd, юлианский день). Соответственно первый комплексный фактор PCA в основном отражает особенности водного режима местообитаний в зимне-весеннее время и сроки начала активной вегетации. Фактор 2 (19.4% дисперсии) также об-

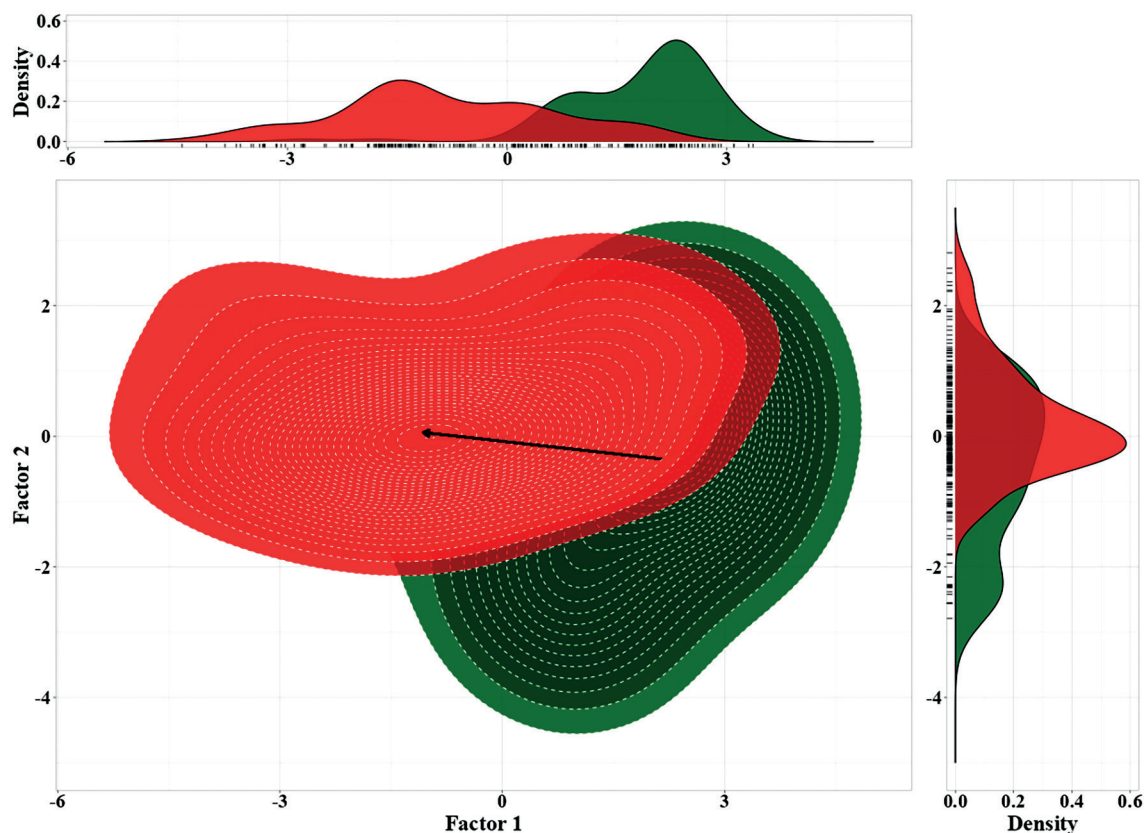


Рис. 2. Экологические ниши субкавказской (отмечена зелёным) и европейской (отмечена красным) популяционных групп *Allium paradoxum* в пространстве комплексных климатических факторов PCA. Чёрная стрелка соединяет центры ниш.

разован тремя основными переменными, две из которых характеризуют особенности температурного режима местообитаний – число заморозков и оттепелей в год (fcf) и первый день суммы эффективных температур выше 5°C (gdgfgd5, юлианский день). Третья переменная с факторной нагрузкой >0.7 – число дней со снежным покровом (scd). Второй фактор PCA дифференцирует местообитания по параметрам температурной изменчивости и степени континентальности (зимней суровости климата).

По Фактору 1 экологические ниши субкавказской и европейской популяционных групп *A. paradoxum* чётко различались между собой (рис. 2). Сходство ниш отмечено по менее значимому Фактору 2, по которому значительная часть гиперобъёмов перекрывалась в экологическом пространстве.

Согласно индексу Schoener's D и менее чувствительному к различиям в экологических оптимумах индексу Hellinger's I, перекрытие ниш *A. paradoxum* в целом не превышает 20 и 40% соответственно. Следовательно, субкавказская и европейская популяционные группы вида занимают климатически существенно разные местообитания. При этом незаполнение Unfilling, характеризующее долю ниши в нативной части ареала, нереализованную в инвазионном ареале, составило всего 4%. Почти вся нативная климатическая

ниша субкавказских популяций *A. paradoxum* реализована в Западной и Центральной Европе. В свою очередь, показатель экспансии Expansion составил 40%; характерные климатические условия местообитаний во вторичном ареале отсутствуют в естественном ареале вида – вид активно осваивает новые климатические условия в Европе.

Дифференциация ниш по исходным климатическим переменным. Показатели перекрытия ниш популяционных групп *A. paradoxum* по исходным климатическим параметрам были рассчитаны для шести переменных с факторными нагрузками >0.7 по двум основным осям PCA. Минимальное перекрытие ниш нативных и инвазионных популяций, согласно значениям Schoener's D и Hellinger's I, характерно по переменным влагообеспеченности bio19 и swb (табл. 2). Местообитания субкавказской группы популяций достоверно отличаются более засушливыми условиями. Количество среднемесячных осадков холодного (зимне-весеннего) квартала bio19 здесь на 1184 мм меньше (см. табл. 2). Водный баланс почвы swb, отражающий соотношение между поступлением и расходом влаги за определённый промежуток времени, в обоих случаях отрицательный: почва теряет воду быстрее, чем получает, её влажность снижается. Однако в нативной части ареала дефицит почвенной влаги выра-

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа природно-климатических параметров местообитаний и количественные показатели дифференциации экологических ниш субкавказских и европейских популяций *Allium paradoxum*

Параметры	Субкавказская группа	Европейская группа	F	p	Schoener's D	Hellinger's I	Unfilling	Expansion
bio19	1041±415	2225±1054	95.1	0.00	0.17	0.27	0.00	0.43
swb	-409±270	-34.8±25	225.8	0.00	0.24	0.40	0.57	0.05
fgd	94.1±40.8	23.4±13.8	211.7	0.00	0.39	0.70	0.18	0.00
fcf	101±49.4	51.6±40.4	57.0	0.00	0.35	0.59	0.22	0.02
gdgfgd5	79.9±17.5	66.9±24.4	18.3	0.00	0.58	0.81	0.03	0.11
scd	72.7±50.9	16.7±9.7	96.6	0.00	0.71	0.88	0.08	0.00

Примечание: представлены средние значения ± стандартное отклонение; F – критерий Фишера; p – вероятность нулевой гипотезы (различия между популяционными группами отсутствуют); Schoener's D и Hellinger's I – индексы сходства экологических ниш; Unfilling и Expansion – метрики незаполнения и расширения ниш; bio19 – среднемесячные осадки самого холодного квартала, мм/месяц; fcf – число переходов температуры через 0°C в год; fgd – первый день вегетационного сезона, юлианский день; gdgfgd5 – первый день суммы эффективных температур выше 5 °C, юлианский день; scd – число дней со снежным покровом; swb – водный баланс почвы, мм.

жен сильнее, что может быть связано с более высокой эвапотранспирацией.

Перекрытие ниш в основном обеспечивается числом дней со снежным покровом (scd) и сроками начала периода с температурой выше 5 °C (gdgfgd5), для которых отмечены высокие (>0.7) и средние (0.4–0.7) показатели Schoner's D и Hellinger's I. Тем не менее средние значения данных параметров в разных частях ареала *A. paradoxum* достоверно различаются. Снежный покров в местообитаниях субкавказских популяций держится в среднем на 56 дней дольше, а начало периода устойчивого тепла (>5°C) запаздывает на 13 дней. Выявленное кажущееся противоречие, вероятно, связано с тем, что индексы Schoner's D и Hellinger's I оценивают сходство формы плотности распределения (узкое-широкое, одно- или двумодальное распределение, асимметрия и т.п.), а не средние значения переменных. Низкое-среднее перекрытие ниш отмечено также для частоты смены заморозков (fcf) и сроков наступления вегетационного сезона (fgd) (см. табл. 2). Европейская группа популяций *A. paradoxum* начинает сезонную вегетацию в среднем на 70 дней раньше в более стабильных температурных условиях зимне-весеннего периода.

Выраженное расширение ниши (Expansion = 43%) во вторичном ареале отмечено по фактору bio19: европейские популяции освоили местообитания с высокой обеспеченностью зимними осадками, что не представлено в нативном ареале (рис. 3).

Наибольшее незаполнение ниши (Unfilling = 57%) характерно по показателю водного баланса почвы swb: субкавказские популяции занимают специфические местообитания с выраженным дефицитом почвенной влаги, отсутствующие во вторичном ареале или «игнорируемые» европейскими популяциями вида (см. рис. 3).

Некоторое расширение ниши *A. paradoxum* в инвазионной части ареала также отмечено по параметру gdgfgd5, в то время как для fcf, fgd и scd выявлено соотношение показателей Unfilling > Expansion, характеризующее сужение ниши. При этом стоит отметить, что значения показателей расширения-сужения

ниши перечисленных параметров не превышают 11–22% (см. табл. 2).

Потенциальное распространение популяционных групп. Площадь пригодных территорий для произрастания субкавказских популяций *A. paradoxum* (0,5 порог пригодности местообитаний) составила 1352 тыс. км². Основное ядро прогнозируемого нативного ареала расположено в восточной и центральной частях Большого Кавказа и Закавказья, включая Каспийское побережье – в основном в границах фактического ареала вида (рис. 4). Кроме того, по условиям местообитаний субкавказских популяций спрогнозированы ещё два ядра инвазионного ареала *A. paradoxum* – в Восточной Европе, на западном побережье Чёрного моря с примыкающими восточноевропейскими странами (Румыния, Болгария, Венгрия, Словакия), и в Центральной Европе, на северо-западе в границах Польши и Чехии.

Потенциальный ареал вида, предсказанный по условиям произрастания европейских популяций (1028 тыс. км²), практически не выходит за границы Западной Европы и представляет собой географически более компактную территорию с наибольшей вероятностью обнаружения *A. paradoxum* (ядро инвазионного ареала) на Британских островах и в центральной части Ирландии, в северной (побережной), северо-восточной и центральной частях Германии (см. рис. 4).

Площадь возможного перекрытия прогнозируемых ареалов двух популяционных групп составила всего 109 тыс. км², или 4.6% от общей площади потенциального ареала вида в районе исследований. Следовательно, выявленная дифференциация экологических ниш субкавказской и европейской популяционных групп *A. paradoxum* отражается и в слабом географическом перекрытии нативной и инвазионной частей потенциального ареала вида.

Обсуждение

Используя корреляционный подход к моделированию экологической ниши, мы формализовали климатическую компоненту ниши *A. paradoxum* в нативной и инвазионной частях ареала вида и оценили дифференциацию/перекрытие ниш между субкавказской и

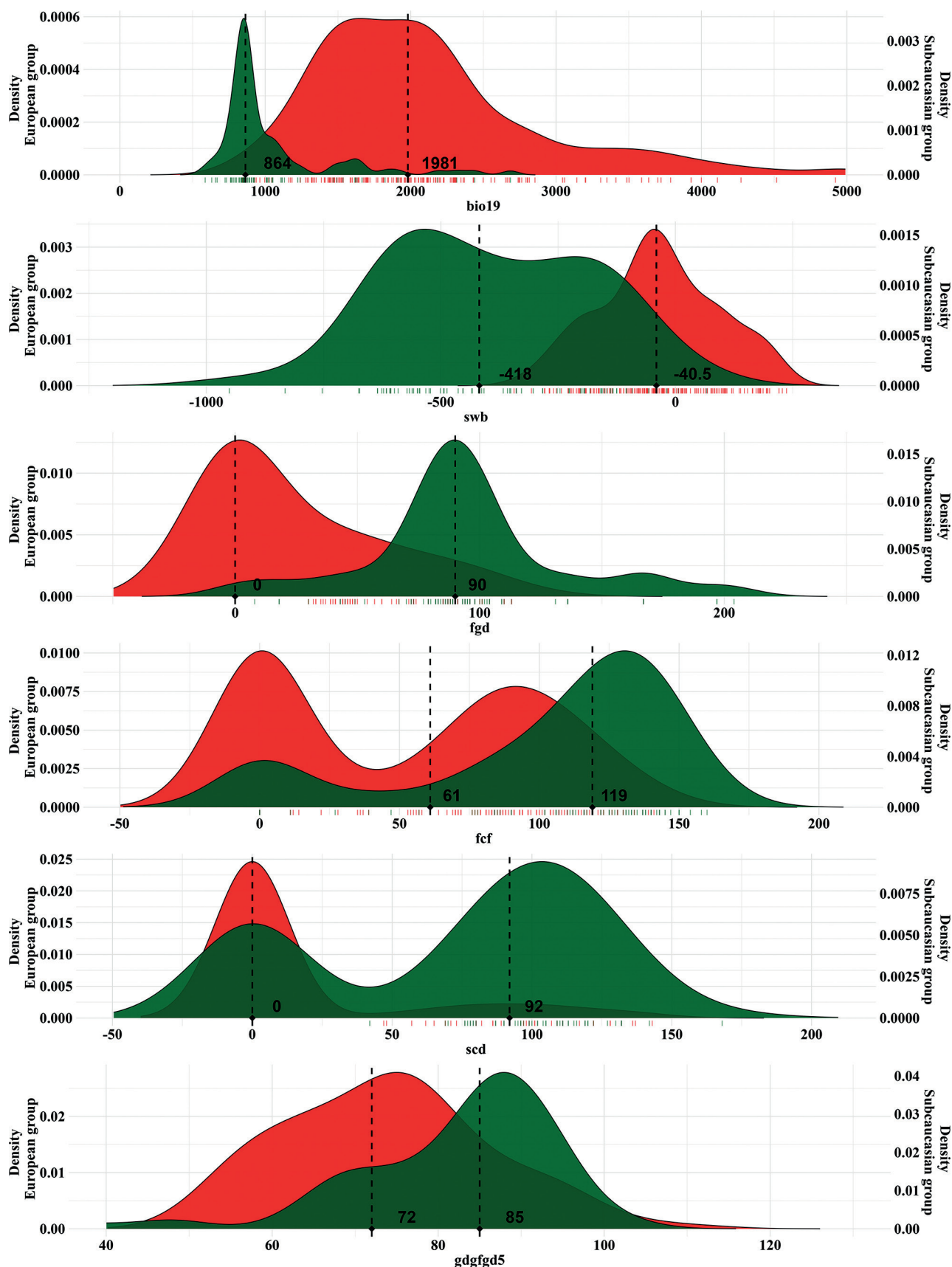


Рис. 3. Изменения параметров экологической ниши *Allium paradoxum* между субкавказской (отмечено зелёным) и европейской (красным) группами популяций. Названия параметров приведены согласно примечанию к табл. 2. Пунктирные линии показывают медианы параметров (центроиды ниш). Неперекрывающиеся доли ниш указывают на показатели расширения Expansion и незаполнения Unfilling.

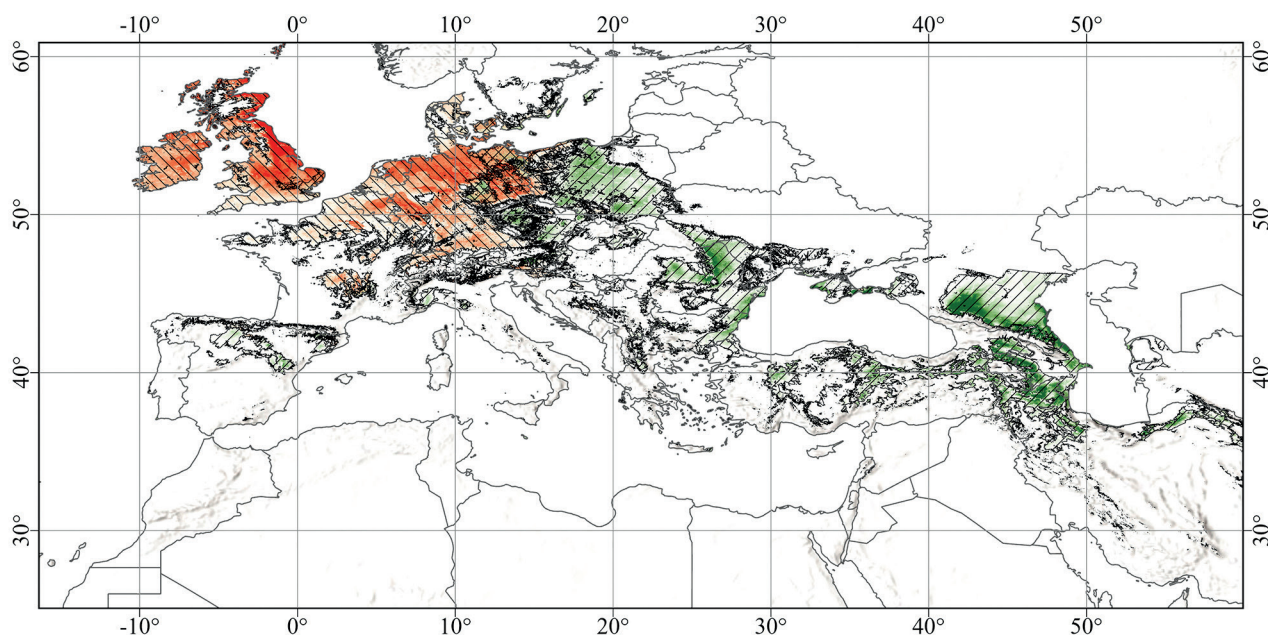


Рис. 4. Карта прогнозируемого распространения популяционных групп *Allium paradoxum*, построенная на основе SDM-модели с использованием 256 записей GBIF. Потенциальный ареал, спрогнозированный по местообитаниям субкавказской группы популяций, обозначен зелёным; прогнозируемый ареал по местообитаниям европейской группы популяций отмечен красным. Для обозначения областей с вероятностью встречаемости вида от 0,5 до 1 использовалась цветовая градация от бледных до насыщенных оттенков.

европейской популяционными группами. Мы также смоделировали потенциальное распространение популяционных групп и оценили площадь возможного перекрытия их ареалов в Европе.

Климатическая компонента экологических ниш. Проведённый анализ выявил существенные различия в экологических нишах субкавказских (нативных) и европейских (инвазионных) популяций *A. paradoxum*. Наиболее выраженная дифференциация ниш связана с параметрами влагообеспеченности местообитаний, по которым в инвазионном ареале отмечено либо расширение ниши (осадки в зимнее время), либо её сужение (дефицит почвенной влаги). Согласно литературным данным, лук странный – вид с неоднозначным отношением к водному режиму. Большинство авторов указывают на гигрофитную тенденцию в распространении вида, тяготеющего к влажным почвам вдоль водотоков, временных водоёмов и других локально увлажнённых местообитаний [Беленикин и др., 2016; Evarts-Bunders, Bojāre, 2020; Drobniak, 2023]. Некоторые исследователи относят *A. paradoxum* к ксеромезофитам, предпочитающим местообитания с умеренным увлажнением [Gurbanova, 2025], что в целом

характерно для видов рода *Allium* [Чадаева, Шхагапсоев, 2016]. Результаты нашего анализа показывают, что местообитания субкавказской группы популяций характеризуются значительно более засушливыми условиями по сравнению с европейскими популяциями. В нативной части ареала вид произрастает в условиях относительного дефицита почвенной влаги, складывающегося в нижнем ярусе сезонно-влажных листопадных лесов – типичных местообитаний вида на Кавказе и в Азии [Раджи и др., 2008; Гапаев и др., 2012; Муртазалиев, 2012; Беленикин и др., 2016]. Это, скорее, подтверждает точку зрения о принадлежности *A. paradoxum* к группе ксеромезофитов. Подобные местообитания с дефицитом почвенной влаги отсутствуют в условиях более влажного европейского климата или не осваиваются видом в инвазионной части его ареала. Здесь *A. paradoxum* осваивает участки с высокой обеспеченностью зимними осадками, не имеющие аналогов в нативном ареале, вероятно, за счёт реализации гигрофитной компоненты экологической стратегии и адаптивного потенциала к фактору влагообеспеченности местообитаний. Так, в климатических условиях Западной и Центральной Европы, где высокая влажность зимнего пе-

риода является нормой, *A. paradoxum* произрастает не только под пологом лесов, но и на более засушливых открытых участках – обочины дорог, кладбища, рудеральные участки [Evarts-Bunders, Bojāre, 2020; Drobniak, 2023], что не характерно для субкавказских популяций.

Наибольшее перекрытие ниш отмечено по числу дней со снежным покровом, что, однако, не означает экологической эквивалентности местообитаний субкавказских и европейских популяций, так как разница в продолжительности залегания снежного покрова составила 56 дней. Вероятно, в обеих частях ареала вид занимает сходную позицию относительно локального градиента данного фактора, но в его разных диапазонах. Важность длительности снежного покрова для *A. paradoxum* заключается в его принадлежности к группе ранневесенних эфемероидов, цветение которых приходится на март – май [Раджи и др., 2008; Беленикин и др., 2016; Магомедова, 2020; Умаров, 2020; Чарыева, 2022; Gurbanova, 2025], а важнейшие этапы органогенеза (закладка зачатков вегетативных и генеративных органов) происходят в зимующих луковицах под защитой почвенного и снежного покровов.

Влияние неопределённостей климатических данных и климатической несоизмеримости на интерпретацию сдвига ниши. При интерпретации полученных результатов необходимо учитывать два взаимосвязанных методологических ограничения: неопределённости, присущие самим климатическим данным (CHELSA), и проблему климатической аналогии между сравниваемыми регионами [Guisan et al., 2014; Brun et al., 2022].

Используемые в анализе климатические переменные CHELSA являются производными оценками, основанными на моделях downscaling и реанализе, и, следовательно, имеют определённые погрешности. Как показано в исследовании Brun et al. (2022), для большинства переменных достигается высокая корреляция с наземными наблюдениями, однако для некоторых показателей (например, числа дней со снежным покровом и относительной влажности) возможны систематические смещения, особенно в горных

регионах со сложным рельефом, к которым относится и Кавказ. Для учёта и возможного снижения влияния этих неопределённостей на выводы о сдвиге ниши были использованы различные методологические решения. Анализ проводился в пространстве главных компонент, построенном на объединённых данных нативной и инвазионной частей ареала, что переводит задачу в плоскость сравнения относительной структуры ниш, а не их абсолютного положения. Как следствие, глобальные систематические ошибки, сдвигающие все значения переменных в одном направлении, оказывают меньшее влияние на индексы перекрытия и показатели динамики ниши, поскольку они оценивают площади перекрытия и уникальных частей ниш в пределах общего экологического пространства [Broennimann et al., 2012; Di Cola et al., 2017].

Однако более существенное ограничение связано с проблемой климатической аналогии, на которую указывают Guisan et al. (2014) и Petitpierre et al. (2012). Как показано в работах этих авторов, прямое сравнение экологических ниш между регионами, существенно различающимися по набору доступных климатических условий, может приводить к ошибочным выводам об экологической пластичности вида. Полученные нами результаты ANOVA (см. табл. 2) подтверждают, что условия в точках присутствия *A. paradoxum* в нативной и инвазионной частях ареала статистически значимо различаются, особенно по показателям влагообеспеченности и зимнего температурного режима. Однако эти различия не означают полной неаналогичности климатов регионов. Они свидетельствуют о том, что вид реализует различные климатические ниши в двух регионах, используя разные части доступного климатического спектра.

Для корректной интерпретации показателя Expansion мы используем подход, предложенный в работах Petitpierre et al. (2012) и Guisan et al. (2014). Полученное расширение ниши (40%) может быть частично обусловлено наличием в Европе климатических условий (более влажный умеренный климат), которые слабо представлены в нативном ареале на Кавказе. В то же время, учитывая, что на Кавказе как горной стране присутствует ши-

рокий спектр климатических условий, часть наблюдаемого расширения, вероятно, приходится на аналоговые климаты – условия, которые доступны, но не используются видом в нативном ареале. Это позволяет интерпретировать значительную часть расширения ниши как проявление экологической пластичности вида, а не только как артефакт климатической несоизмеримости.

Дополнительным ограничением метода является чувствительность индексов перекрытия к недостаточной выборке градиента условий, особенно на периферии экологической ниши [Broennimann et al., 2012]. В нашем случае это могло повлиять на оценку степени Expansion, однако использование относительно плотной выборки точек встречаемости (174 точки в инвазионной части) и стандартизованных процедур рандомизации при тестах на эквивалентность и сходство позволяют считать полученные результаты надёжными. Кроме того, включение в анализ широкого набора климатических переменных и их фильтрация по VIF ($VIF < 10$) снижают риск усиления исходных погрешностей за счёт корреляции между предикторами.

Таким образом, несмотря на указанные ограничения, выявленный сдвиг экологической ниши *A. paradoxum* в сторону более влажных и прохладных условий, вероятно, отражает реальную экологическую пластичность вида и не является артефактом неопределённости климатических данных или климатической несоизмеримости регионов. Это согласуется с литературными данными о гигрофитной тенденции вида и его способности осваивать разнообразные местообитания в условиях более влажного европейского климата [Evarts-Bunders, Bojāre, 2020; Drobnik, 2023].

Распространение нативной и инвазионной популяционных групп. Согласно SDM-модели, построенной по условиям местообитаний в точках присутствия субкавказских популяций, основное ядро потенциального ареала *A. paradoxum* расположено в границах фактического произрастания вида на Кавказе и в Азии (см. рис. 4). Спрогнозированные оптимальные территории (вероятность обнаружения вида более 80%)

географически совпадают с указанными в литературе локалитетами: провинции Гилан, Мазендаран и Голестан на севере Ирана [Khodadadi et al., 2015]; Сьунт-Хасардагский государственный природный заповедник на юго-западе Туркменистана [Павленко, Лактионов, 2024]; Басутчайский и Караязский заповедники Азербайджана [Талыблы, 2021; Юсифов, 2024]; Шикахохский заповедник Армении [Туниев и др., 2016]; Мелештинский заказник и леса Табасаранского района Дагестана [Муртазалиев, 2012; Алиев, 2020]; Брагунский, Парабочевский заказники Чеченской Республики [Гапаев и др., 2012; Муртазалиев, 2012; Ханчукаев и др., 2013] и т.д.

В то же время стоит отметить крупный участок климатически оптимальных местообитаний *A. paradoxum* в предгорьях-среднегорьях Кабардино-Балкарской и Карачаево-Черкесской республик, где вид в настоящее время отсутствует (см. рис. 4). Возможно, это связано с эволюционным происхождением вида в крайне восточной части его современного ареала (север Ирана, северо-восток Ирака, юго-запад Туркменистана), с последующим постепенным распространением на запад (естественным или антропогенным), которое к настоящему времени не достигло центральной части Большого Кавказа. В целом данный вопрос требует дополнительных, в том числе палеонтологических, исследований.

С другой стороны, пояс широколиственных лесов с преобладанием бука восточного *Fagus orientalis* Lipsky развит на Западном Кавказе, в Западном и Центральном Закавказье. Здесь он занимает низкогорья-среднегорья северного макросклона и полосу от Черноморского побережья до среднегорий южного макросклона [Соколов, Темботов, 1989]. Однако климатические условия данных территорий спрогнозированы как мало пригодные для произрастания *A. paradoxum* (см. рис. 4), что может объяснить отсутствие вида в Западной части Большого Кавказа.

Наличие центральноевропейского (Польша, Чехия) и восточноевропейского (Румыния, Болгария, Венгрия, Словакия) ядер потенциального ареала *A. paradoxum*, спрогнозированных по местообитаниям субкавказских популяций (см. рис. 4), свидетель-

ствуется о высоком инвазионном потенциале вида в Центральной и Восточной Европе. Фактически вид отмечен на территории Польши, Чехии, Венгрии и Болгарии – в прибрежных лиственных лесах и крупных старых парках [Evarts-Bunders, Bojäre, 2020; Drobnik, 2023], где плотность популяций достигает 420 особ./м² [Fabiszewski, Brej, 2007] с потенциалом к ежегодному удвоению занимаемой видом площади [Korda, 2013].

В то же время местонахождение *A. paradoxum* в старовозрастной дубраве на Донском кряже, позиционируемое авторами как естественная популяция в удалении на более 700 км от основного ареала [Муленкова, Гнатюк, 2024], расположено в климатических условиях, слабо соответствующих таковым в нативной части ареала вида (см. рис. 4). В качестве гипотезы мы рассматриваем вероятность непреднамеренной интродукции *A. paradoxum* на данную территорию, например в результате полемохории. Во время Великой Отечественной войны, когда лук странный был широко известен в Германии как пищевое растение [Drobnik, 2023], он мог быть случайно интродуцирован солдатами.

Крупнейшее западноевропейское ядро потенциального инвазионного ареала *A. paradoxum*, спрогнозированное по точкам присутствия вида в Западной Европе, в значительной степени изолировано от остальной части прогнозируемого вторичного ареала лука странного (см. рис. 4). Здесь предсказанные оптимальные для вида участки сконцентрированы на территориях его фактического произрастания – антропогенные местообитания, парки и пойменные лиственные леса Британских островов, Германии и Бельгии, где вид был классифицирован как инвазионный, а также Нидерландов, Дании и Швейцарии [Drobnik, 2023]. Широкому распространению *A. paradoxum* в Западной Европе, как показано выше, способствовала экспансия климатической компоненты его экологической ниши. Биологическим механизмом, обеспечивающим эффективное расселение в местах инвазии видов рода *Allium* L., в том числе лука странного, считается их способность к вивипарии [Stearn, 1987]. Фактически в инвазионной части ареала преобладает

вариация *Allium paradoxum* var. *paradoxum*, формирующая в среднем 14 дочерних луковичек в соцветиях при немногочисленных или отсутствующих цветках, обычно не вызывающих жизнеспособные семена [Barling, 1971; Evarts-Bunders, Bojäre, 2020; Drobnik, 2023]. Так как выживание дочерних луковиц у дикорастущих луков в гораздо меньшей степени зависит от внешних факторов, чем прорастание семян и приживаемость проростков [Чадаева, Шагапсоев, 2016], вивипария обеспечивает эффективное возобновление популяций *A. paradoxum*. Некрупные дочерние луковички могут легко распространяться водными потоками, особенно учитывая произрастание вида по берегам крупных и малых водоёмов. Кроме того, в настоящее время в Европе *A. paradoxum* нередко позиционируется как ценное дикорастущее пищевое растение, альтернатива редкого и охраняемого лука медвежьего *Allium ursinum* L.; луковички активно распространяются садоводческими порталами, некоммерческими обществами [Drobnik, 2023].

Заключение

Экологические ниши нативной и инвазионной популяционных групп *A. paradoxum* существенно различаются: общее перекрытие в пространстве комплексных экологических факторов не превышает 20% (индекс Schoener's D). Наиболее слабое перекрытие ниш отмечено по параметрам обеспеченности зимними осадками и дефицита почвенной влаги, наиболее высокое – по продолжительности залегания снежного покрова и срокам наступления периода устойчивого тепла (температура выше 5°C). Для последних двух факторов высокие индексы сходства ниш Schoener's D и Hellinger's I, оценивающие форму распределений, а не средние величины переменных, не свидетельствуют об экологической эквивалентности местообитаний. Средние значения параметров в двух частях ареала вида достоверно различаются: длительность сохранения снежного покрова – на 56 дней, начало периода устойчивого тепла – на 13 дней. Соответственно, при интерпретации ENM-моделей и понимании механизмов инвазионного процесса важен ана-

лиз не только формы и метрик расширения/незаполнения ниш, но и их центроидов.

В целом нативная климатическая ниша *A. paradoxum* реализована в Европе практически полностью (Unfilling = 4%), тогда как инвазионные популяции освоили 40% новых климатических условий, не представленных в естественном ареале вида. Наибольшее расширение ниши отмечено по параметру зимних осадков (Expansion = 43%), что свидетельствует о способности вида к адаптации в условиях более влажного европейского климата. Напротив, по водному балансу почвы выявлено сужение ниши (Unfilling = 57%): характерные более засушливые местообитания нативного ареала отсутствуют или не осваиваются в Европе.

Спрогнозированный ареал субкавказских популяций (1352 тыс. км²) охватывает Большой Кавказ и Закавказье, а также включает два дополнительных ядра в Центральной (Польша, Чехия) и Восточной Европе (Румыния, Болгария, Венгрия, Словакия), что указывает на высокий инвазионный потенциал вида в этих регионах. Потенциальный ареал европейских популяций (1028 тыс. км²) практически не выходит за пределы Западной Европы, концентрируясь на Британских островах и в Германии. Географическое перекрытие прогнозируемых ареалов двух популяционных групп невелико (109 тыс. км², или 4,6% от суммарного ареала), что подтверждает экологическую дифференциацию на уровне пространственного распределения. Значительная территория Западного Кавказа и Западного Закавказья, несмотря на наличие подходящих массивов буковых лесов, прогнозируется как малопригодная для вида по климатическим условиям. На Центральном Кавказе, климатически пригодном для произрастания *A. paradoxum*, фактическое отсутствие вида может быть связано с фрагментированностью пояса широколиственных лесов или с иными факторами, не вошедшими в анализ в нашем исследовании.

Таким образом, успешное распространение *A. paradoxum* в Европе обеспечено расширением климатической ниши (прежде всего, по параметру зимних осадков), а также, вероятно, способностью вида к вивипарии и

его активным распространением садоводами-любителями. Редкость вида в границах западной части нативного ареала, вероятно, связана с климатическими ограничениями. Определённое лимитирующее влияние, учитывая интенсивный сбор местным населением в Дагестане, Чеченской Республике и Северной Осетии, может оказывать также антропогенный фактор.

Финансирование работы

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

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Алиев Х.У. Фитоценотическая и соэкологическая оценка буковых лесов Дагестана // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2020. № 6(2). С. 7–17. <https://doi.org/10.33580/2409-2444-2020-6-2-7-17>
- Беленикин М.С., Криницына А.А., Логачёва М.Д., Купцов С.В., Сперанская А.С. Поиск адаптивных изменений, связанных с устойчивостью к обитанию в условиях высокогорий: высокопроизводительное секвенирование и сравнительный анализ последовательностей хлоропластных геномов из нескольких видов рода *Allium* // Вестник защиты растений. 2016, № 3(89). С. 23–24.
- Гапаев Я.С., Умаров М.У., Каратаев Л.С. Современное состояние растительного покрова Парабачевского заказника // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Серия: Естественные науки. 2012. № 5(171). С. 71–72.
- Кабулов З.Е., Кабулов А.З. Дендрофлора Республики Южная Осетия. Цхинвал: Южная Алания, 2015. 372 с.
- Камелин Р.В. Материалы к анализу флоры Кавказа. Оригинальность флоры Кавказа и положение Гиркании в схеме флористического районирования Земли // Ботанический журнал. 2017. Т. 102, № 4. С. 409–451. <https://doi.org/10.1134/S0006813617040019>
- Магомедова М.А. Лук странный – *Allium paradoxum* (Bieb.) G. Don fil. // Красная книга Республики Да-

- гестан. Махачкала: Типография ИП Джамалудинов М.А., 2020. С. 147.
- Муленкова Е.Г., Гнатюк Н.Ю. Находка субкавказского вида *Allium paradoxum* (Alliaceae) на Донецком кряже // *Turczaninowia*. 2024. Т. 27, № 4. С. 92–99. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.27.4.10>
- Муртазалиев Р.А. Система особо охраняемых природных территорий Восточного Кавказа и их роль в сохранении редких и исчезающих видов растений // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Серия: Естественные и точные науки. 2012. № 2(19). С. 29–32.
- Николаев И.А. Лук странный – *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don fil. // Красная книга Республики Северная Осетия – Алания. Владикавказ: Проект-Пресс, 1999. С. 49.
- Павленко А.В., Лактионов А.П. Высшие растения Сюнт-Хасардагского заповедника в четвёртом издании Красной книги Туркменистана // Современное состояние и проблемы сохранения биоразнообразия плато Устюрт: мат. Международ. науч.-практич. конфер. Астрахань: АГУ им. В.Н. Татищева, 2024. С. 173–179.
- Петросян В.Г., Осипов Ф.А., Фенева И.Ю., Дергунова Н.Н., Хляп Л.А. Моделирование экологических ниш самых опасных инвазионных видов топ-100 России: проверка гипотезы консерватизма экологических ниш // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S70–S92. <https://doi.org/10.31857/S102634702360022X>
- Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А. Моделирование экологических ниш видов рода *Galinsoga* Ruiz et Pav. в границах нативного и кавказской части инвазионного ареалов // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 1. С. 107–122. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-1-107-122> [Pshergusov R., Chadaeva V. Ecological niche modeling of *Galinsoga* Ruiz et Pav. species in the native and Caucasian part of the invasive ranges // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2022. Vol. 13, no. 2. P. 107–122. <https://doi.org/10.1134/S2075111722020102>].
- Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А. Природно-климатическая характеристика единиц высотно-поясной структуры ландшафтов Кавказа А.К. Темботова // Доклады Адыгской (Черкесской) международной академии наук. 2023. Т. 23, № 3. С. 11–27. <https://doi.org/10.47928/1726-9946-2023-23-3-11-28>
- Раджи А.Д., Гусейнов Ш.А., Муртазалиев Р.А. Лук странный – *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don fil. // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 44.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП 100) / ред. Ю.Ю. Дребуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Соколов В.Е., Темботов А.К. Млекопитающие Кавказа: Насекомоядные. М.: Наука, 1989. 548 с.
- Соколова В.В., Хомутовский М.И., Виноградова Ю.К. Инвазионный потенциал растений экспозиции флоры Кавказа в главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15, № 4. С. 55–68. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-4-55-68> [Sokolova V.V., Khomutovsky M.I., Vinogradova Yu.K. Invasive potential of Caucasian plants cultivated in the Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2023. Vol. 14, no. 1. P. 45–56. <https://doi.org/10.1134/S2075111723010113>].
- Талыблы Ф.Т. Мониторинг лесов Хачмазского района Азербайджана // Интернаука. 2021. № 18–2(194). С. 64–65.
- Туниев Б.С., Тимухин И.Н., Алиев Х.У. Хмелеграб обыкновенный (*Ostrya carpinifolia*, Betulaceae) – живое ископаемое Армении // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2016. № 4. С. 41–48.
- Умаров М.У. *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don. – Лук странный // Красная книга Чеченской Республики. Ростов н/Д: Южный издательский дом, 2020. С. 195–196.
- Ханчукаев А.Р., Тайсумов М.А., Гайрабеков Х.Т., Усаева Я.С., Кушалиева Ш.А., Абубакаров А.Дж., Мантаев Х.З., Идрисова Р.А. Ботанические объекты Терского хребта, подлежащие охране // Вестник КрасГАУ. 2013. № 10(85). С. 132–134.
- Чадаева В.А., Шхагапсоев С.Х. Анализ стратегий выживания видов рода *Allium* L. российской части Кавказа // Юг России: экология, развитие. 2016. Т. 11, № 1. С. 104–118.
- Чарыева М. Лекарственное значение природных растительных богатств Туркменистана // Вестник науки. 2022. Т. 5, № 10(55). С. 260–263.
- Шхагапсоев С.Х. Растительный покров Кабардино-Балкарии. Нальчик: Тетраграф, 2015. 352 с.
- Юсифов Э.Ф. Геоботанический анализ тугайных лесов степной зоны Азербайджана // Степи Северной Евразии: мат. 10-го Международ. симпозиума. Оренбург: Институт степи УрО РАН, 2024. С. 1531–1538.
- Яровенко Е.В., Абачев К.Ю., Магомедова М.А. Особенности флоры Нараттю-Бинского хребта (Дагестан) // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 1. С. 75–86.
- Aiello-Lammens M.E., Boria R.A., Radosavljevic A., Vilela B., Anderson R.P. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models // *Ecography*. 2015. Vol. 38(5). P. 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Allouche O., Tsoar A., Kadmon R. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS) // *Journal of Applied Ecology*. 2006. Vol. 43(6). P. 1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>
- Ataev E.A., Tagyev Ch. *Allium paradoxum* // The Red data Book of Turkmenistan (plants). Ashgabat: Türkmen döwlet neşirýat gullugy, 2024. P. 250–251.
- Balfour J.H. On the occurrence of *Allium paradoxum* Don. in woods near Edinburgh // *Transactions of the Botanical Society Edinburgh*. 1866. Vol. 8(1–4). P. 458–460. <https://doi.org/10.1080/03746606609468629>
- Banerjee A.K., Mukherjee A., Guo W., Ng W.L., Huang Y. Combining ecological niche modeling with genetic lineage information to predict potential distribution of *Mikania micrantha* Kunth in South and Southeast Asia

- under predicted climate change // *Global Ecology and Conservation*. 2019. Vol. 20. Article number e00800. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00800>
- Barling D. Studies on Gloucestershire populations of *Allium paradoxum* (Bieb.) G. Don. // *Watsonia*. 1971. Vol. 8. P. 379–384.
- Blonder B., Lamanna Ch., Violle C., Enquist B.J. The n-dimensional hypervolume // *Global Ecology and Biogeography*. 2014. Vol. 23(5). P. 595–609. <https://doi.org/10.1111/geb.12146>
- Bowen A.K.M., Stevens H.H.M. Temperature, topography, soil characteristics, and NDVI drive habitat preferences of a shade-tolerant invasive grass // *Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 10. P. 10785–10797. <https://doi.org/10.1002/ece3.6735>
- Broennimann O., Fitzpatrick M.C., Pearman P.B., Petitpierre B., Pellissier L., Yoccoz N.G., Thuiller W., Fortin M.J., Randin C., Zimmermann N.E., Graham C.H., Guisan A. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data // *Global Ecology and Biogeography*. 2012. Vol. 21. P. 481–497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>
- Brun P., Zimmermann N.E., Hari C., Pellissier L., Karger D.N. Global climate-related predictors at kilometer resolution for the past and future // *Earth System Science Data*. 2022. Vol. 14, no. 12. P. 5573–5603. <https://doi.org/10.5194/essd-14-5573-2022>
- Casati M., Kichey Th., Decocq G. Monographs on invasive plants in Europe: *Rhododendron ponticum* L. // *Botany Letters*. 2022. Vol. 169(2). P. 1–24. <https://doi.org/10.1080/23818107.2022.2052182>
- Čelakovský L. Květena okolí Pražského // *Živa: Sborník vědecký Musea Království českého*. 1870. Vol. 4. P. 1–164.
- CHELSA (Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas) [Electronic resource]. <https://www.chelsa-climate.org> (accessed 28.02.2026).
- Clark P.J., Evans F.C. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations // *Ecology*. 1954. Vol. 35(4). P. 445–453. <https://doi.org/10.2307/1931034>
- Di Cola V., Broennimann O., Petitpierre B., Randin Ch., Engler R., Dubuis A., D'Amen M., Pellissier L., Pottier J., Pio D., Salamin N., Breiner F., Mateo R., Hordijk W., Guisan A. ecospat: An R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions // *Ecography*. 2017. Vol. 40. P. 774–787. <https://doi.org/10.1111/ecog.02671>
- Dormann C., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré G., Diekötter T., García Márquez J., Gruber B., Lafourcade B., Leitão P., Münkemüller T., McClean C., Osborne P.E., Reineking B., Schröder B., Skidmore A.K., Zurell D., Lautenbach S. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance // *Ecography*. 2012. Vol. 35. P. 1–20. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Drobnik Ja. *Allium paradoxum* from Asia to Europe: Ornamental, invasive, edible, and medicinal // *Human Ecology*. 2023. Vol. 51. P. 559–567. <https://doi.org/10.1007/s10745-023-00414-z>
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E., Yates C.J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // *Diversity and Distributions*. 2011. Vol. 17(1). P. 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Evarts-Bunders P., Bojāre A. *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don – a new invasive plant species for the flora of Baltic States // *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis*. 2020. Vol. 20(1). P. 55–60.
- Evans J.S., Murphy M.A. spatialEco. R package version 2.0-1. 2023 [Electronic resource]. <https://github.com/jeffrejevans/spatialEco> (accessed 22.03.2026).
- Fabiszewski J., Brej T. Powiększanie zasięgu czosnku dziwnego *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don w obszarze Wrocławia // *Annales Silesiae*. 2007. Vol. 35. P. 115–116.
- Fayvush G., Aleksanyan A., Mehdiyeva N., Alizade V., Batsatsashvili K., Khutsishvili M., Maisaia I., Sikharulidze S., Tchelidze D., Kikvidze Z., Paniagua Zambrana N.Y., Bussmann R.W. *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don, *Allium ursinum* L., *Allium victorialis* L. Ethnobotany of the Caucasus // R.W. Bussmann (Ed.). Cham: Springer International Publishing, 2017. P. 1–7. https://doi.org/10.1007/978-3-319-50009-6_135-1
- Fielding A.H., Bell J.F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models // *Environment conservation*. 1997. Vol. 24(1). P. 38–49. <https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>
- Forstner W., Hübl E. Ruderal-, Segetal- und Adventivflora von Wien. Wien: Notring Verlag, 1971.
- Franklin J. Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. p. 340.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility) [Electronic resource]. <https://www.gbif.org/> (accessed 22.02.2026).
- Guisan A., Petitpierre B., Broennimann O., Daehler C., Kueffer Ch. Unifying niche shift studies: insights from biological invasions // *Trends in Ecology & Evolution*. 2014. Vol. 29. P. 260–269. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.009>
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N. Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R. Cambridge: Cambridge University Press, 2017. 371 p. <https://doi.org/10.1017/9781139028271>
- Gurbanova L. Distribution areas, morphoecology and prospects for use of some species of the genus *Allium* L. (Azerbaijan) // *Bulletin of Science and Practice*. 2025. Vol. 11, no. 4. C. 19–25. <https://doi.org/10.33619/2414-2948/113/02>
- Hijmans R.J. Cross-validation of species distribution models: removing spatial sorting bias and calibration with a null model // *Ecology*. 2012. Vol. 93. P. 679–688. <https://doi.org/10.1890/11-0826.1>
- Hijmans R. raster: geographic data analysis and modeling. R package version 3.5-29. 2022 [Electronic resource]. <https://CRAN.R-project.org/package=raster> (accessed 26.03.2025).
- Hijmans R.J., Phillips S.J., Leathwick J., Elith J. dismo: Species Distribution Modeling. R package version 1.3-3. 2017 [Electronic resource]. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo> (accessed 26.02.2026).

- Kassambara A., Mundt F. Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0.7. 2019 [Electronic resource]. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra> (accessed 16.03.2025).
- Khodadadi S., Nejadshattari T., Naqinezhad A., Ebrahimzadeh M.A. Diversity in antioxidant properties and mineral contents of *Allium paradoxum* in the Hyrcanian forests, Northern Iran // *Biodiversitas*. 2015. Vol. 16. P. 281–287.
- Korda M. Újabb adat a magyar adventívflóra ismeretéhez: az *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don 1827 Magyarországon // *Kitaibelia*. 2013. Vol. 18(1–2). P. 31–34.
- Le S., Josse J., Husson F. FactoMineR: An R package for multivariate analysis // *Journal of Statistical Software*. 2008. Vol. 25(1). P. 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- 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. Vol. 117(38). P. 23643–23651. <https://doi.org/10.1073/pnas.2004289117>
- Meerts P. *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don var. *paradoxum*, new xenophyte for Belgium, at Wezembeek-Oppem and Waremmes // *Dumortiera*. 2000. Vol. 75. P. 24–26.
- Naimi B., Hamm N., Groen T.A., Skidmore A.K., Toxopeus A.G. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling // *Ecography*. 2014. Vol. 37. P. 191–203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Osorio-Olvera L., Lira-Noriega A., Soberón J., Peterson A., Falconi M., Contreras-Díaz R., Martínez-Meyer E., Barve V., Barve N. ntbox: an R package with graphical user interface for modeling and evaluating multidimensional ecological niches // *Methods in Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 11. P. 1199–1206. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13452>
- Pearson R.G., Raxworthy Ch.J., Nakamura M., Peterson A.T. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar // *Journal of Biogeography*. 2007. Vol. 34. P. 102–117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>
- Peel M., Finlayson B., McMahon Th. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification // *Hydrology and Earth System Sciences*. 2007. Vol. 11(5). P. 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Pesaresi M., Politis P. GHS-BUILT-C R2023A – GHS Settlement Characteristics, derived from Sentinel2 composite (2018) and other GHS R2023A data. 2023 [Electronic resource]. <http://data.europa.eu/89h/3c60ddf6-0586-4190-854b-f6aa0edc2a30> (accessed 16.03.2025).
- Peterson A. Predicting the geography of species' invasions via Ecological Niche Modeling // *The Quarterly Review of Biology*. 2004. Vol. 78. P. 419–433. <https://doi.org/10.1086/378926>
- Petitpierre B., Kueffer C., Broennimann O., Randin C., Daehler C., Guisan A. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders // *Science*. 2012. Vol. 335. Article number 1344e1348. <https://doi.org/10.1126/science.1215933>
- Phillips S.J., Dudík M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. Vol. 31(2). P. 161–175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
- Pieroni A., Ahmed H.M., Zahir H. The spring has arrived: traditional wild vegetables gathered by Yarsanis (Ahl-e Haqq) and Sunni Muslims in Western Hawraman, SE Kurdistan (Iraq) // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2017. Vol. 86(1). Article number 3519. <https://doi.org/10.5586/asbp.3519>
- Qin Z., Zhang J.E., DiTommaso A., Wan R., Wu R.S. Predicting invasions of *Wedelia trilobata* (L.) Hitchc. with Maxent and GARP models // *Journal of Plant Research*. 2015. Vol. 128. P. 763–775. <https://doi.org/10.1007/s10265-015-0738-3>
- Rostański K. Interesujące gatunki synantropijne z terenu miasta Wrocławia. Część II // *Fragmenta Floristica et Geobotanica*. 1961. Vol. 7(2). P. 291–298.
- Rothmaler W. *Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen*. Aufl. 5. Berlin: Volk und Wissen Volkseigener Verlag, 1966. 480 p.
- Schoener T.W. The Anolis Lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna // *Ecology*. 1968. Vol. 49. P. 704–726.
- Scott M. The Human Footprint. NASA EarthData. 2020 [Electronic resource]. <https://www.earthdata.nasa.gov/news/feature-articles/human-footprint> (accessed 26.03.2025).
- Sillero N., Arenas-Castro S., Enriquez-Urzelai U., Vale C.G., Sousa-Guedes D., Martínez-Freiria F., Real R., Barbosa A.M. Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling // *Ecological Modelling*. 2021. Vol. 456. Article number 109671. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109671>
- Sillero N., Barbosa A.M. Common mistakes in ecological niche models // *International Journal of Geographical Information Science*. 2021. Vol. 35(2). P. 213–226. <https://doi.org/10.1080/13658816.2020.1798968>
- Stearn W.T. A paradoxical onion, *Allium paradoxum* var. *normale*. Kew Magazine. 1987. Vol. 4(4). P. 194–199. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8748.1987.tb00473.x>
- Tennekes M. tmap: Thematic Maps in R // *Journal of Statistical Software*. 2018. Vol. 84(6). P. 1–39. <https://doi.org/10.18637/jss.v084.i06>
- Vignali S., Barras A.G., Arlettaz R., Braunisch V. SDMtune: An R package to tune and evaluate species distribution models // *Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 10. P. 11488–11506. <https://doi.org/10.1002/ece3.6786>
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models // *Ecography*. 2010. Vol. 33. P. 607–611. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x>
- Weeda E.J. *Allium paradoxum* (Bieb.) G. Don aan de binnenduinrand in burgerend // *Gorteria*. 1979. Vol. 9(7–8). P. 278–281.
- Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York: Springer-Verlag, 2009. 260 p.

Приложение

Таблица П. Анализ главных компонент PCA (метод Varimax) климатических характеристик в местообитаниях *Allium paradoxum* в границах нативного и инвазионного ареалов

Исходные климатические переменные	Фактор 1 (45.23)	Фактор 2 (19.44)
bio19 – среднемесячные осадки самого холодного квартала, мм/месяц	0.98	0.15
scd – число дней со снежным покровом	0.27	0.96
fcf – число переходов температуры через 0°C в год	0.66	0.92
swb – водный баланс почвы, мм	0.82	0.45
fgd – первый день вегетационного сезона, юлианский день	0.86	0.18
gdgfgd5 – первый день суммы эффективных температур выше 5°C, юлианский день	0.30	0.73
bio16 – среднемесячные осадки самого влажного квартала, мм/месяц	0.46	0.68
hursmean – средняя относительная влажность воздуха, %	0.45	0.17
gdgfgd10 – первый день суммы эффективных температур выше 10 °C, юлианский день	0.36	0.40
bio08 – средняя температура самого влажного квартала, °C	0.23	0.01

Примечание: полужирным выделены факторные нагрузки >0.7. В скобках указана доля объясненной фактором дисперсии, %.

ECOLOGICAL NICHE MODELS OF *ALLIUM PARADOXUM* (M. BIEB.) G. DON (ALLIACEAE): FROM A RARE SPECIES IN THE CAUCASUS TO AN AGGRESSIVE INVADER IN EUROPE

© 2026 Pshegusov R.H.*, Chadaeva V.A.**

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Science, Nalchik 360051;
e-mail: *p_rustem@inbox.ru; **v_chadayeva@mail.ru

The article examined the issue of ecological niche conservatism of *Allium paradoxum*, a rare species in the native range (Caucasus, Northern Iran, Turkmenistan), but an aggressive invader in Western and Central Europe. The ecological niches of the Subcaucasian and European population groups differed significantly: the overlap in the space of integrated environmental factors did not exceed 20% (Schoener's D). The weakest overlap was for moisture-related parameters, such as winter precipitations (Schoener's D = 0.17) and soil water balance (Schoener's D = 0.24). The native climatic niche was almost fully realized in Europe (Unfilling = 4%), while invasive populations had occupied 40% of novel climatic conditions (Expansion = 40%), primarily habitats with high winter precipitation (Expansion = 43%). A niche contraction in the invasive range was revealed for soil water balance (Unfilling = 57%). The predicted range of Subcaucasian populations (1,352,000 km²) covered the Caucasus and included additional cores in Central and Eastern Europe. The potential range of European populations (1,028,000 km²) was limited to Western Europe. The geographic overlap of the ranges was only 4.6%. The successful invasion of *A. paradoxum* in Europe was facilitated by the expansion of its climatic niche (particularly for winter precipitation), vivipary, and active dispersal by gardeners. The rarity of the species in its native range is associated with climatic limitations (Western Caucasus and Western Transcaucasia) and, probably, fragmentation of forest habitats (Central Caucasus).

Key words: *Allium paradoxum*, ecological niches, ENM- and SDM-models, native and invasive ranges, subcaucasian and European population groups.