

## УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ПОПУЛЯЦИЯ

УДК 574.38(574.91)

### МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ САМЫХ ОПАСНЫХ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ ТОП-100 РОССИИ: ПРОВЕРКА ГИПОТЕЗЫ КОНСЕРВАТИЗМА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ

© 2023 г. В. Г. Петросян\*, @, Ф. А. Осипов\*, И. Ю. Фенева\*, Н. Н. Дергунова\*, Л. А. Хляп\*

\* Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

@E-mail: petrosyan@sevin.ru

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Концепция экологических ниш играет важную роль для предсказания потенциального распространения видов в инвазионном ареале и разработки стратегий управления инвазионным процессом. Для проверки гипотезы консерватизма ниш мы использовали математические модели экологических ниш 100 самых опасных инвазионных видов России. Показано, что положение ниши в пространстве предикторных (климатических) переменных в инвазионной и нативной частях ареала сходно для большинства видов, в новом регионе наблюдается очень ограниченное расширение ниши. Ключевые механизмы, определяющие сохранение ниш увеличивают нашу уверенность в пригодности предложенных моделей для прогноза реакции видов на глобальные изменения климата.

*Ключевые слова:* консерватизм ниш, инвазионные виды, модели экологических ниш, изменения климата

DOI: 10.31857/S102634702360022X, EDN: VHADJX

#### ВВЕДЕНИЕ

Проблема биологических инвазий является одной из острых экологических проблем во многих странах мира. Она признана глобальной угрозой биоразнообразию, функционированию экосистем и экономическому развитию (Elliott, 2003; Kovac *et al.*, 2010; Bradshaw *et al.*, 2016; Seebens *et al.*, 2018). Глобализация, продолжающиеся изменения климата, увеличение транспортных потоков ускорили темпы вселения инвазионных видов (ИВ) до беспрецедентных величин и позволили им преодолеть фундаментальные биогеографические барьеры (Seebens *et al.*, 2017). Вселение чужеродных видов оказывает отрицательное влияние на среду – реципиента, где ИВ могут конкурировать с аборигенными видами и/или способны их вытеснять, участвовать в процессах гибридизации, существенно воздействовать на структуры и функции наземных и водных экосистем, причиняя существенный урон биоразнообразию (Самые опасные..., 2018). ИВ также оказывают существенное влияние на здоровье населения и на различные аспекты экономики (гидроэнергетику, сельское, лесное, рыбное и охотничье хозяйство и др.) (Самые опасные..., 2018). Признавая эти воздействия, страны мира взяли на себя обязательство разрабатывать и внедрять научно-обоснованные

политики и стратегии биобезопасности (Wittenberg, Cock, 2001; Clout, Williams, 2009).

В 2018 г. группа российских специалистов подготовила перечень 100 самых опасных ИВ России. Информация об этих видах, представляющих наибольшую опасность для экосистем и здоровья населения России, обобщена в коллективной монографии (Самые опасные..., 2018). В перечень включены 100 ИВ из 6 царств современной биоты: Bacteria, Chromista, Fungi, Plantae (сосудистые растения), Protozoa (альвеоляты), Animalia (гребневики, нематоды, моллюски, членистоногие – ракообразные и насекомые, хордовые – асцидии, лучеперые рыбы, амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие). Для каждого вида приведен очерк с описанием систематического положения и основных синонимов названия вида, нативной (исторической) и инвазионной частей ареала, местообитаний, особенностей биологии, основных воздействий на аборигенные виды, экосистемы и человека, методов контроля; созданы оригинальные географические карты, отражающие основные черты инвазионного процесса. В зависимости от имеющихся данных, на картах показано распространение вида (весь ареал, Евразийская часть или только Российская часть).

Внедряясь в новые регионы и осваивая порой обширные новые пространства, инвазионные ви-

ды оказались уникальной моделью для изучения и решения одного из актуальных биологических вопросов – консерватизма экологических ниш – фокуса многих современных экологических и эволюционных исследований (Sax *et al.*, 2013; Guisan *et al.*, 2014; Sexton *et al.*, 2017; Liu *et al.*, 2020a). Широкое использование концепции экологических ниш связано с ключевой ролью этой концепции для выявления ряда сложных механизмов на стыке различных научных направлений. Например, оценка видовых ниш может помочь выявить закономерности распределения видов на локальном, региональном и глобальном уровнях (Wiens, Graham, 2005; Rolland *et al.*, 2018), темпы видообразования и исчезновения (Sexton *et al.*, 2017; Warren *et al.*, 2008), механизмы, лежащие в основе симпатрического и аллопатрического видообразования (Peterson *et al.*, 1999; Peterson, Holt, 2003), адаптаций видов к различным условиям окружающей среды (Wiens *et al.*, 2009; Tingley *et al.*, 2014), проверки гипотезы географического партеногенеза в сетчатой эволюции (Petrosyan *et al.*, 2019a; Petrosyan *et al.*, 2020b) и др.

В теории биологических инвазий концепция экологических ниш может играть важную роль для разработки методов и инструментов для сохранения биоразнообразия, и стратегий управления инвазионным процессом (Sax *et al.*, 2013, Самые опасные..., 2018). Центральное место в этой области занимают модели, в основе которых лежит учение об экологических нишах (ecological niche models, ENM, и species distribution model, SDM). Такие модели широко используются для прогнозирования потенциальных рисков инвазии или будущих темпов вымирания (Wiens *et al.*, 2009; Guisan *et al.*, 2014). При этом успешность и обоснованность результатов моделирования зависят от выполнения ограничений (предположений), которые заложены в основу этих моделей. Одно из ключевых предположений для примененных моделей ENM и SDM заключается в том, что виды сохраняют или очень медленно изменяют экологические ниши в пространстве и времени (т.е. выполняются условия гипотезы консерватизма ниш). Это означает, что в новых географических регионах и периодах времени виды выбирают те же условия окружающей среды, что и ранее (Pearman *et al.*, 2008; Petitpierre *et al.*, 2012). Хотя в литературе существуют споры относительно выводов о консерватизме и закономерностях динамики ниш, тем не менее, последние обобщающие исследования (Liu *et al.*, 2020a), проведенные на основе эмпирических данных для 434 ИВ, позволили утверждать, что существует очень ограниченное расширение инвазионных ниш видов по сравнению с нативными. Эти результаты подтверждают гипотезу консервативности ниши в целом. Известны случаи сдвига ниш и отклонения от гипотезы консерватизма с использованием

общей концепции (Liu *et al.*, 2020a) для ряда видов островных эндемиков рептилий и амфибий (Stroud, 2020; Liu *et al.*, 2020b).

Общее утверждение о том, что консервативность ниш в целом выполняется (Liu *et al.*, 2020a), потребует проверку гипотезы в каждом отдельном случае для каждого инвазионного вида в отдельности. Знание характера изменения ниш имеет решающее значение для разработки эффективных стратегий сохранения биоразнообразия, а данные о размещении видов в нативной и инвазионной частях ареалов совместно с климатическими данными предоставляют уникальную возможность для ответа на вопрос: сохраняют ли виды ниши и как реагируют на изменения климата? Важность проверки консерватизма в каждом конкретном случае объясняется влиянием огромного количества абиотических и биотических (конкуренции, хищников, паразитов) факторов при вселении вида в новую географическую среду. В процессе вселения и натурализации вида в новой среде инвазивные виды либо сохраняют, либо расширяют, либо сужают пространство своей ниши в результате изменений реализованной ниши под влиянием вышеуказанных факторов (Pearman *et al.*, 2008). Кроме этих факторов на реализованную нишу также могут оказывать влияние существующие ограничения по распространению (например, географический барьер или фрагментация среды обитания). Различные аспекты истории инвазии видов, такие как срок давности вселения и динамика размножения, также могут оказывать влияние на формирование реализованных ниш (Pili *et al.*, 2020). В этой работе мы сосредотачиваемся на реализованных нишах, потому что все точки находок вида, выявленные в инвазионной и нативной частях ареала, уже учитывают влияние различных факторов и позволяют проверить гипотезу консерватизма. С этой точки зрения, накопленные нами наборы данных для ИВ (ТОП-100 России) могут внести существенный вклад в понимание и выполнение проверки ключевой гипотезы экологических и эволюционных исследований – консерватизма видовых ниш.

В нашем исследовании рассматривается ключевой вопрос – сохраняют ли виды в инвазионных частях их ареала ту же климатическую нишу, что и в нативной части. В качестве модельных видов использовали все виды из списка ТОП-100 России. Для достижения цели решались следующие задачи: 1) создание векторных данных точек находок изучаемых видов в нативной и инвазионной частях ареала; 2) создание растровых данных слоев климатических переменных, и дополнительно переменных морской среды, в нативной и инвазионной частях ареалов наземных, пресноводных и морских видов; 3) создание моделей экологических ниш для оценки перекрытия, сходства, сдвига, расширения и ширины ниш ИВ.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для проведения анализа был использован комплексный подход, состоящий из 3 этапов: (1) подготовка набора векторных данных точек находок и растровых данных предикторных переменных среды обитания наземных и водных видов; (2) построение моделей экологических ниш (ENM) в пространстве главных компонент (РСА) и оценка основных метрик экологических ниш; (3) проверка гипотезы консерватизма климатических ниш на основе сравнительного анализа экологических ниш в инвазионной и нативной частях ареала.

### Подготовка набора точек находок (ТН) инвазионных видов и растровых слоев предикторных переменных

Для создания векторной базы данных (ВБД) в среде ArcGIS Desktop 10.6.1 ТН видов использовали собственные полевые наблюдения, а также музейные и литературные данные: локалитеты музейных образцов из Зоологического музея Московского Государственного Университета им. М.В. Ломоносова (МГУ), музея Зоологического института Российской Академии наук (РАН), Гербария МГУ им. Д.П. Сырейщикова, Депозитария живых систем “Ноев ковчег” МГУ, Гербария Ботанического института РАН. Точки находок за пределами России ИВ из списка ТОП-100 на территории стран Северной и Южной Америки, Новой Зеландии, Европы и Азии получены из международных центров коллективного пользования – GBIF ([www.gbif.org](http://www.gbif.org)), CABI ([www.cabi.org](http://www.cabi.org)), OBIS ([obis.org](http://obis.org)), IUCN ([www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)), AquaMap ([www.aquamaps.org](http://www.aquamaps.org)), Early detection and distribution mapping system ([www.eddmaps.org](http://www.eddmaps.org)). В набор данных ТН были включены записи местонахождений трех типов. Первый тип объединяет записи, которые были представлены географическими координатами ТН в литературных статьях и международных источниках открытого доступа. Для этого типа данных был использован фильтр для точности представления ТН и названия вида. Все записи, которые имели точность привязки более 5 км и описание вида (подвида), не входящего в ТОП-100 были исключены. Второй тип характеризуется тем, что в литературе ТН были приведены только на картах без указания координат. Для этого типа данных географические координаты были определены после георегистрации и привязки этих карт к базовым векторным картам России с выбором из не менее 30 опорных точек в среде Arc GIS Desktop 10.6.1. Базовые карты были получены из открытого ресурса Open Street Map (<http://beryllium.gis-lab.info/project/osmshp/>). В третий тип данных входили те точки находок, описание которых позволяло определять географические

координаты с помощью GoogleEarth с точностью до 5 км.

В целом, после объединения трех типов записей и исключения дублирующих записей о местонахождениях видов были получены окончательные наборы ТН. Для каждого набора имелись данные, накопленные за последние двадцать лет (для некоторых видов, например полевой мыши *Apodemus agrarius* более 80 лет) с установленной видовой принадлежностью и точными географическими координатами. Набор данных для комплексного анализа включал 169679 записей, из них 100613 записей касаются локаций ИВ в нативной части ареала и 69066 – в инвазионной (Petrosyan *et al.*, 2023).

Пространственные биоклиматические переменные (BIOCLIM) с номерами 1–19 (Bio1–Bio19) были взяты из набора данных, охватывающего земной шар: WorldClim 2.1 (<http://worldclim.org/version2>) с разрешением 2.5 arc min (~5000 м) (Fick, Hijmans, 2017) для текущего климата. Необходимость использования данных в глобальном масштабе связана с тем, что нативные ареалы ИВ (ТОП-100 России) лежат во всех частях света и омывающих их водах. При таком способе организации базовых слоев предикторных переменных значительно упрощается и ускоряется процесс анализа экологических ниш в нативной и инвазионной частях ареала. Например, если добавляется или удаляется точка находки, то меняется только файл маски, который ограничивает область анализа без изменения базовых слоев. Переменные BIOCLIM представляют собой ежегодные тенденции, сезонность и диапазон изменения температуры и осадков, которые, как известно, влияют на распределение видов (Root *et al.*, 2003; Bellard *et al.*, 2013). В случае пресноводных видов многие исследования выявили сильную корреляцию между пространственными структурами и климатическими переменными (Josque *et al.*, 2010), в основном температурой и доступностью воды, и переменные BIOCLIM успешно использовали для построения моделей для разных околводных и пресноводных видов (Drake, Bossenbroek, 2004; McNyset, 2005; Bellard *et al.*, 2013; Banha *et al.*, 2017).

Дополнительно были созданы растровые слои предикторных переменных в морской среде на основе баз данных MARSPEC (Ocean climate layers for marine spatial ecology) (Sbrocco, Barber, 2013). Они предназначены для построения моделей распределения видов и сравнения экологических ниш морских видов. База данных MARSPEC объединяет информацию, относящуюся к топографической сложности морского дна, с биоклиматическими измерениями температуры поверхности моря и солёности. Все растровые слои предикторных переменных BIOCLIM и MARSPEC были подготовлены для анализа с разрешением 2.5 arc min в форматах \*.asc и \*.geotif.

Для проверки пространственной автокорреляции переменных среды использовали двухшаговую процедуру: 1) Выбор переменных для построения экологических моделей с помощью R-пакета ENMtools (Warren *et al.*, 2010). Те переменные, между которыми попарный коэффициент корреляции Спирмена был больше 0.75 по абсолютной величине, были исключены. 2) Оценка мультиколлинеарности с помощью VIF (Variation Inflation Factor) с использованием R-пакета Usdm (Naimi *et al.*, 2014). Переменная среды считалась мультиколлинеарной и исключалась из модели, если  $VIF > 5$  (Guisan *et al.*, 2017).

Эта двухэтапная процедура позволила нам выбрать шесть предикторных переменных из набора данных BIOCLIM (Fick, Hijmans, 2017) и MARSPEC (Sbrocco, Barber, 2013) соответственно. Эти переменные BIOCLIM и MARSPEC в дальнейшем использовали для построения ENM для наземных (наземных и пресноводных) и морских видов соответственно. Переменные окружающей среды из набора BIOCLIM включали Bio1 (среднегодовая температура), Bio5 (максимальная температура самого теплого месяца), Bio11 (средняя температура самого холодного квартала), Bio12 (годовое количество осадков), Bio13 (осадки самого влажного месяца), Bio14 (осадки самого засушливого месяца). Переменные окружающей среды, выбранные из набора данных MARSPEC, включали батиметрию (глубина морского дна), Biogeo05 (расстояние до берега), Biogeo08 (среднегодовая соленость поверхности моря), Biogeo11 (годовой диапазон солености поверхности моря), Biogeo13 (среднегодовая температура поверхности моря) и Biogeo16 (годовой диапазон температуры поверхности моря).

#### **Построение моделей экологических ниш инвазивных видов (ENM)**

Модели ENM были построены с использованием общей концепции COUE (унифицированная терминология, принятая для обозначения анализа сдвига центра, перекрытия, неиспользования и расширения ниш, т.е. первые буквы: Centroid shift, Overlap, Unfilling и Expansion niche) (Broennimann *et al.*, 2012; Petitpierre *et al.*, 2012). Эта концепция, по мнению ряда ученых, стала золотым стандартом для оценки метрик экологических ниш (Pili *et al.*, 2020; Liu *et al.*, 2020a). В рамках этой концепции модель реализованной экологической ниши вида представляется в пространстве предикторных переменных среды обитания, изображенном на плоскости первых двух осей главных компонент (PCA). В рамках этой концепции экологически важные характеристики окружающей среды в нативной и инвазивной частях ареала вида привязаны к сетке главных компонент, а данные присутствия видов

были преобразованы в плотности с использованием функции ядра для сглаживания распределения плотностей. Вся окружающая среда, т.е. показатели всех доступных для обитания вида мест в районах исследования, также преобразуются в плотности. Таким образом, все доступные условия для вида оцениваются с учетом его плотности присутствия и плотностей показателей окружающей среды (Petitpierre *et al.*, 2012; Cola *et al.*, 2017). Оценка перекрытия ниш видов в рамках концепции COUE реализуется на основе метода, описанного в работах (Warren *et al.*, 2008; Broennimann *et al.*, 2012) с использованием индекса Шонера (Schoener's) D. Этот индекс отражает меру пересечения ниш в экологическом пространстве и колеблется между 0 (отсутствие перекрытия) и 1 (полное перекрытие). Тест на сходство ниш в рамках концепции COUE реализован с помощью пакета EcoSpat, который определяет: является ли ниша, занимаемая видом в одном ареале, более похожей на занимаемую нишу в другом ареале по сравнению со случайным распределением (Cola *et al.*, 2017).

#### **Проверка гипотезы консерватизма климатических ниш инвазивных видов в рамках концепций COUE и ECOUE**

Проверку гипотезы консерватизма ниш видов в нативной и инвазивной частях ареалов проводили в два этапа. На первом этапе основные метрики (S, E, U) ниш определялись в рамках концепции COUE. Индекс стабильности (S) — это доля использования ниш в инвазивной части ареала вида, которая в многомерном экологическом пространстве пересекается с областями, заселенными видом в нативной части ареала. Индекс расширения (E) — это доля ниш, освоенных в инвазивной части ареала, но не использованная видом в нативной части ареала. Индекс незаполнения (U) — это доля ниш, не занятых видом в инвазивной части ареала вида, но которые освоены в нативной части ареала. Поскольку эти индексы оцениваются в пространстве важнейших переменных, определяющих характер распределения видов, то индекс расширения E характеризует сдвиги ниш в инвазивной части ареала. Индексы, количественно определяющие эти три метрики оценивали в пакете EcoSpat (Cola *et al.*, 2017).

На втором этапе метрики ниш были расширены дополнительными метриками — шириной  $B_n$  (нативной),  $B_i$  (инвазивной) и сходством  $Sim$  ниш, представленными в работе (Liu *et al.*, 2020a). Далее описанное расширение метрик обозначается ECOUE. В рамках схемы COUE величины E и U оцениваются относительно плотности встречаемости вида в инвазивном и нативном ареалах соответственно. Несмотря на то, что S характеризует перекрытие между нативными и инвазивными

нишами, его величина оценивается относительно плотности встречаемости вида в инвазионном ареале и непосредственно рассчитывается как дополнение расширению ниш, т.е.  $S = 1 - E$ . Чтобы преобразовать значения индекса в тот же масштаб, в концепции ECOUE величину  $U$  оценивают относительно плотности встречаемости в инвазионном ареале с помощью формулы  $U^T = (S/(1 - U))/U$ . Поскольку индексы  $E$ ,  $S$ ,  $U^T$  определены в одном масштабе, то новые модифицирование метрики  $E_m$ ,  $S_m$ ,  $U_m$  определяются как  $E_m = E/(E + S + U^T)$ ,  $S_m = S/(E + S + U^T)$  и  $U_m = U^T/(E + S + U^T)$ . В концепции ECOUE метрики  $E_m$ ,  $S_m$ ,  $U_m$  используются для определения ширины нативной и инвазионной частей ареала с помощью формул  $B_n = S_m + U_m$  и  $B_i = S_m + E_m$ . Для удобства интерпретации результатов в концепции ECOUE и сравнительного анализа ниш используется  $\ln$  отношения ширины ниш (breadth ratio, BR), т.е.  $BR = \ln(B_n/B_i)$ . Из этой формулы видно, что если ширина ниш в нативной и инвазионной частях ареала равна  $B_n = B_i$ , то  $BR = 0$ . Если  $B_n > B_i$ , то BR принимает положительные значения, в противном случае – отрицательные значения. В ECOUE относительное положение ниши в двухмерном PCA – пространстве окружающей среды характеризуется как сходство нативной и инвазионной ниш, а не как расстояние между центроидами ниш. Сходство ниш (Sim) количественно оценивается с помощью Sørensen's similarity index (Baselga 2017), т.е.  $Sim = 2S_m/(B_n + B_i)$ . Метрика Sim варьируется от 0 до 1. Это крайние случаи, когда две ниши не перекрываются или перекрываются полностью в пространстве предикторных переменных окружающей среды, соответственно. Если две ниши занимают более сходные позиции (т.е. похожие ниши), то  $Sim > 0.5$ , в противном случае, когда две ниши занимают разные позиции,  $Sim < 0.5$ . Важно заметить, что сходство ниш в концепции ECOUE отличается от теста на сходство ниш в рамках концепции COUE. В концепции ECOUE принимается важное условие по использованию пороговых значений BR и Sim для индикации сохранения или сдвига ниш. Ниши считаются законсервированными, 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 (Woenmann *et al.*, 2007).

Для интерпретации результатов проверки гипотезы консерватизма климатических ниш виды ТОП-100 были разделены на пять групп: 1) мелкие свободноживущие и паразитические организмы, далее условно “микроорганизмы” (бактерии, хромисты, грибы, нематоды, альвеоляты), 2) растения, 3) наземные животные эндотермы (птицы и

млекопитающие), 4) наземные животные эктотермы (земноводные, рептилии, насекомые) и 5) водные животные (асцидии, гребневики, моллюски, ракообразные, лучеперые рыбы).

Мы построили ENM с использованием базовых пакетов языка R (R-версия 3.6.2 2019) и специальных R-пакетов Ecospat (Cola *et al.*, 2017), Raster (Hijmans *et al.*, 2022), ENMtools (Warren *et al.*, 2010), Usdm (Naimi *et al.*, 2014) в среде STUDIO v. 1.4.1106 (RStudio, 2020).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### Общая характеристика базы данных о местах находок опасных ТОП-100 инвазионных видов России

В составе ИВ преобладают 5 таксономических групп: сосудистые растения – 29 видов, насекомые – 15 видов, моллюски – 12, ракообразные – 12 и млекопитающие – 10 видов. Остальные 11 таксономических групп включают от 1 до 5 видов. Созданная нами база данных включает 169709 записей находок в нативной и инвазионной частях ареала видов ТОП-100, в т.ч. бактерий (1117), хромистов (2448), грибов (2350), сосудистых растений (87497), альвеолят (1339), гребневиков (649), нематод (407), моллюсков (12855), ракообразных (11995), насекомых (3780), асцидий (419); лучеперых рыб (15176), амфибий (5197), рептилий (1762), птиц (2269) и млекопитающих (20296).

### Сравнительный анализ климатических ниш в нативной и инвазионных частях ареала в рамках концепции COUE

Оценка сходства и различия ниш ИВ в нативной и инвазионной частях ареалов проводили в рамках концепции COUE (см. методику). Для построения PCA-модели использовались шесть предикторных переменных после их разреживания. Важно отметить, что высокая точность оценок индексов стабильности (S), расширения (E), неиспользования (U) гарантируется тем, что эти оценки базируются на реальных данных ТН в нативной и инвазионной частях ареалов. Все PCA-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 84 до 89% общей вариации предикторных переменных. Мы не включили больше осей, поскольку они объясняют лишь незначительную долю общей вариации. Итоговые оценки трех метрик изменения ниш (стабильности, расширения, неиспользования) и индекс сходства D Schoener's для видов ТОП-100 приведены в табл. 1. Графическое представление экологических ниш видов в плоскости главных компонент дано на рис. 1. Корреляционные круги, отражающие кор-

реляции предикторных переменных с осями главных компонент и экологических ниш видов в нативной части, представлены на рис. 2.

По сходству экологических ниш ИВ в рамках концепции COUE можно разделить на две группы. Для видов первой группы выполняется гипотеза консерватизма ниш, виды второй группы показали сдвиг ниш (табл. 1). К первой группе относятся 28 видов (*Odontella chinensis*, *Ophiostoma novo-ulmi*, *Mnemiopsis leidyi*, *Ashworthius sidemi*, *Arcautula senhousia*, *Corbicula fluminea*, *Dreissena bugensis*, *Dreissena polymorpha*, *Mytilopsis leucophaea*, *Potamopyrgus antipodarum*, *Rangia cuneata*, *Rapana venosa*, *Teredo navalis*, *Cercopagis pengoi*, *Dikerogammarus villosus*, *Gammarus tigrinus*, *Monocorophium acherusicum*, *Oithona davisae*, *Platorchestia platensis*, *Pontogammarus robustoides*, *Corythucha ciliata*, *Cydalima perspectalis*, *Harmonia axyridis*, *Gambusia holbrooki*, *Pseudorasbora parva*, *Pelophylax ridibundus*, *Branta canadensis*, *Phasianus colchicus*). Для этих видов тест на сходство в рамках концепции COUE не отклоняется ( $P < 0.05$ ). Ниши остальных 71 вида в нативной и инвазионной частях ареала значительно различаются в концепции COUE. Для первой группы видов средние индексы сходства равны  $D = 0.3 (\pm 0.04)$ , для второй группы видов  $D = 0.09 (\pm 0.01)$ . Для восьми видов индекс стабильности равен 1, т.е. перекрывание составляет 100%. Кроме того, получено, что для 29 видов (грибов – 1, сосудистых растений – 9, альвеолят – 1, моллюсков – 1, ракообразных – 3, насекомых – 8, рыб – 1, рептилий – 1, млекопитающих – 4) перекрывание ниш составляет 100%, однако тест на сходство отклоняется ( $P > 0.05$ ) (табл. 1). Это объясняется высокими показателями индекса незаполнения (U), которое составляет в среднем  $71 (\pm 16)\%$ . Ниши видов условно можно разделить на две группы с наименьшими и наибольшими значениями индекса сходства D (Schoener's) (рис. 1). Наименьшие значения индекса сходства D наблюдаются для 10 видов *Pectobacterium carotovorum* ( $D = 0.09$ ), *Aphanomyces astaci* ( $D = 0.1$ ), *Acer negundo* ( $D = 0.05$ ); *Prorocentrum minimum* ( $D = 0.01$ ), *Globodera rostochiensis* ( $D = 0.1$ ), *Agrilus planipennis* ( $D = 0.01$ ), *Molgula manhattensis* ( $D = 0.02$ ), *Carassius auratus complex* ( $D = 0.01$ ), *Trachemys scripta elegans* ( $D = 0.1$ ) и *Apodemus agrarius* ( $D = 0.02$ ) (рис. 1а, 1б, 1г, 1д, 1ж, 1к, 1л, 1м, 1о, 1р соответственно). Для этих видов нулевая гипотеза о сходстве экологических ниш отклоняется. Другие шесть видов имеют наибольшее значение индексов сходства в диапазоне от 0.22 до 0.52: – *Ophiostoma novo-ulmi* ( $D = 0.34$ ), *Mnemiopsis leidyi* ( $D = 0.31$ ), *Dreissena polymorpha* ( $D = 0.35$ ), *Dikerogammarus villosus* ( $D = 0.22$ ), *Pelophylax ridibundus* ( $D = 0.43$ ), *Phasianus colchicus* ( $D = 0.52$ ) (рис. 1в, 1е, 1з, 1и, 1н, 1п соответственно). Для этих шести видов выявляется значимое сходство ниш ( $P \leq 0.05$ ). Нативные и инвазионные ниши этих видов также характеризуются относи-

тельно наименьшими сдвигами центроидов ниш, т.е. наименьшими дистанциями между центроидами.

Сравнительный анализ индексов S, U в рамках концепции COUE показал, что наблюдаются как высокие индексы стабильности S, которые варьируются в диапазоне от 0.85 до 0.92 (растения –  $S = 0.92 (\pm 0.03)$ , моллюски –  $S = 0.85 (\pm 0.07)$ , ракообразные –  $S = 0.92 (\pm 0.04)$ , насекомые –  $S = 0.82 (\pm 0.07)$ , млекопитающие –  $S = 0.92 (\pm 0.05)$ ), а также высокие индексы незаполнения U от 0.5 до 0.72 (растения –  $U = 0.64 (\pm 0.03)$ , моллюски –  $U = 0.65 (\pm 0.05)$ , ракообразные –  $U = 0.5 (\pm 0.09)$ , насекомые –  $U = 0.68 (\pm 0.05)$ , млекопитающие  $U = 0.72 (\pm 0.06)$ ) (табл. 1). Относительно низкие показатели индекса стабильности S наблюдаются только для 7 видов: двух видов растений *Galinsoga parviflora* ( $S = 0.74$ ), *Echinocystis lobata* ( $S = 0.74$ ), двух видов моллюсков *Rangia cuneata* ( $S = 0.48$ ), *Rapana venosa* ( $S = 0.65$ ) и трех видов насекомых *Cameraria ohridella* ( $S = 0.1$ ), *Harmonia axyridis* ( $S = 0.66$ ), *Viteus vitifoliae* ( $S = 0.45$ ). Однако для всех этих 7 видов индекс незаполнения U принимает высокие значения *Galinsoga parviflora* ( $U = 0.82$ ), *Echinocystis lobata* ( $U = 0.59$ ), *Rangia cuneata* ( $U = 0.71$ ), *Rapana venosa* ( $U = 0.62$ ), *Cameraria ohridella* ( $U = 0.62$ ), *Harmonia axyridis* ( $U = 0.67$ ), *Viteus vitifoliae* ( $U = 0.64$ ).

Таким образом, в рамках концепции COUE можно отметить, что для всех изученных нами видов наблюдается достаточно высокое среднее значение как индекса стабильности S ( $0.89 \pm 0.18$ ), так и индекса незаполнения U ( $0.63 \pm 0.24$ ). Из этого следует, что вывод о невыполнении консерватизма ниш для 71 вида требует дополнительной проверки в рамках расширенной концепции (ECOUE). Из этих оценок также следует, что в будущем имеется потенциальная возможность расширения ниш в инвазионной части у большинства ИВ.

### Сравнение ниш в рамках концепции ECOUE

Модифицированные значения пяти метрик  $E_m$ ,  $S_m$ ,  $U_m$ , BR и Sim в рамках концепции ECOUE представлены на рис. 3 и 4. Мы обнаружили, что для большинства видов (93) ширина ниши  $V_n$  в нативной части ареала больше, чем в инвазионной части  $V_i$  (рис. 3а). Для этих видов метрика BR равна  $1.25 (\pm 0.09)$ . Наибольшие значения BR наблюдаются для “микроорганизмов” и наземных эндотермов  $1.55 (\pm 0.38)$  и  $1.43 (\pm 0.28)$  (рис. 3б, 3д) соответственно. Для наземных эктотермов, растений и водных организмов средние значения BR составляют  $1.12 (\pm 0.26)$ ,  $1.09 (\pm 0.11)$ ,  $1.05 (\pm 0.17)$  соответственно (рис. 3в, 3г, 3е). Для двух видов водных организмов (*Cercopagis pengoi*, *Pontogammarus robustoides*) BR равен нулю, т.е. ширины ниш в обеих частях ареала не отличаются друг от друга.

**Таблица 1.** Оценка трех метрик экологической ниши видов из списка ТОП-100 в рамках концепции COUE

№ п/п	Вид	D-Sim	P-value	E	S	U
<b>Бактерии</b>						
1	<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	0.05	0.20	0.56	0.44	0.98
2	<i>Pectobacterium carotovorum</i>	0.09	0.13	0.06	0.94	0.74
<b>Хромисты</b>						
3	<i>Aphanomyces astaci</i>	0.10	0.07	0.2	0.8	0.85
4	<i>Odontella chinensis</i>	0.04	0.03	0.00	1.00	0.74
5	<i>Pseudo-nitzschia calliantha</i>	0.12	0.09	0.01	0.99	0.38
<b>Грибы</b>						
6	<i>Batrachochytrium dendrobatidis</i>	0.01	0.07	0.00	1.00	0.94
7	<i>Melampsorium hiratsukanum</i>	0.09	0.15	0.01	0.99	0.57
8	<i>Ophiostoma novo-ulmi</i>	0.34	0.02	0.01	0.99	0.17
<b>Сосудистые растения</b>						
9	<i>Acer negundo</i>	0.05	0.18	0.00	1.00	0.65
10	<i>Amaranthus retroflexus</i>	0.05	0.23	0.06	0.94	0.72
11	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	0.05	0.26	0.07	0.93	0.74
12	<i>Ambrosia psilostachya</i>	0.03	0.24	0.01	0.99	0.80
13	<i>Ambrosia trifida</i>	0.00	0.32	0.04	0.96	0.96
14	<i>Amelanchier spicata</i>	0.04	0.20	0.21	0.79	0.63
15	<i>Bidens frondosa</i>	0.07	0.22	0.02	0.98	0.69
16	<i>Cyclachaena xanthifolia</i>	0.25	0.14	0.09	0.91	0.27
17	<i>Echinocystis lobata</i>	0.08	0.22	0.26	0.74	0.59
18	<i>Elodea canadensis</i>	0.06	0.18	0.01	0.99	0.60
19	<i>Epilobium adenocaulon</i>	0.06	0.17	0.00	1.00	0.56
20	<i>Erigeron annuus</i>	0.14	0.10	0.09	0.91	0.63
21	<i>Erigeron canadensis</i>	0.04	0.26	0.00	1.00	0.64
22	<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	0.06	0.20	0.00	1.00	0.67
23	<i>Galinsoga parviflora</i>	0.02	0.34	0.26	0.74	0.82
24	<i>Galinsoga quadriradiata</i>	0.01	0.26	0.01	0.99	0.84
25	<i>Heracleum sosnowskyi</i>	0.01	0.19	0.07	0.93	0.83
26	<i>Hordeum jubatum</i>	0.32	0.17	0.15	0.85	0.13
27	<i>Impatiens glandulifera</i>	0.03	0.17	0.00	1.00	0.70
28	<i>Impatiens parviflora</i>	0.05	0.35	0.00	1.00	0.61
29	<i>Lupinus polyphyllus</i>	0.03	0.21	0.02	0.98	0.64
30	<i>Oenothera biennis</i>	0.07	0.14	0.04	0.96	0.66
31	<i>Parthenocissus vitacea</i>	0.23	0.12	0.01	0.99	0.43
32	<i>Reynoutria × bogemica</i>	0.03	0.14	0.17	0.83	0.80
33	<i>Rosa rugosa</i>	0.23	0.18	0.00	1.00	0.34
34	<i>Solidago canadensis</i>	0.03	0.14	0.00	1.00	0.71
35	<i>Solidago gigantea</i>	0.11	0.14	0.00	1.00	0.52
36	<i>Symphotrichum × salignum</i>	0.05	0.10	0.13	0.87	0.69
37	<i>Xanthoxalis stricta</i>	0.03	0.23	0.07	0.93	0.77
<b>Альвеоляты</b>						
38	<i>Prorocentrum minimum</i>	0.01	0.23	0.00	1.00	0.98
<b>Гребневники</b>						
39	<i>Mnemiopsis leidyi</i>	0.31	0.02	0.17	0.83	0.03

Таблица 1. Продолжение

№ п/п	Вид	D-Sim	P-value	E	S	U
<b>Нематоды</b>						
40	<i>Ashworthius sidemi</i>	0.42	0.03	0.01	0.99	0.43
41	<i>Globodera rostochiensis</i>	0.10	0.12	0.61	0.39	0.84
<b>Моллюски</b>						
42	<i>Anadara kagoshimensis</i>	0.04	0.08	0.00	1.00	0.64
43	<i>Arcuatula senhousia</i>	0.21	0.05	0.00	1.00	0.47
44	<i>Corbicula fluminea</i>	0.15	0.05	0.06	0.94	0.76
45	<i>Dreissena bugensis</i>	0.18	0.05	0.00	1.00	0.82
46	<i>Dreissena polymorpha</i>	0.35	0.02	0.00	1.00	0.24
47	<i>Lithoglyphus naticoides</i>	0.27	0.07	0.16	0.84	0.65
48	<i>Magallana gigas</i>	0.15	0.16	0.19	0.81	0.68
49	<i>Mytilopsis leucophaeata</i>	0.17	0.04	0.00	1.00	0.76
50	<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	0.21	0.04	0.13	0.87	0.58
51	<i>Rangia cuneata</i>	0.19	0.02	0.52	0.48	0.71
52	<i>Rapana venosa</i>	0.17	0.03	0.35	0.65	0.62
53	<i>Teredo navalis</i>	0.05	0.04	0.02	0.98	0.90
<b>Ракообразные</b>						
54	<i>Acartia tonsa</i>	0.21	0.24	0.15	0.85	0.75
55	<i>Amphibalanus improvisus</i>	0.37	0.06	0.00	1.00	0.41
56	<i>Cercopagis pengoi</i>	0.62	0.01	0.05	0.95	0.05
57	<i>Dikerogammarus villosus</i>	0.22	0.04	0.01	0.99	0.70
58	<i>Eriocheir sinensis</i>	0.02	0.08	0.14	0.86	0.97
59	<i>Gammarus tigrinus</i>	0.09	0.02	0.00	1.00	0.63
60	<i>Monocorophium acherusicum</i>	0.61	0.01	0.04	0.96	0.11
61	<i>Oithona davisae</i>	0.19	0.04	0.10	0.90	0.75
62	<i>Paralithodes camtschaticus</i>	0.11	0.09	0.00	1.00	0.59
63	<i>Platorchestia platensis</i>	0.60	0.01	0.00	1.00	0.22
64	<i>Pontogammarus robustoides</i>	0.61	0.01	0.05	0.95	0.05
65	<i>Rhithropanopeus harrisi</i>	0.16	0.06	0.00	1.00	0.72
<b>Насекомые</b>						
66	<i>Aedes albopictus</i>	0.03	0.06	0.00	1.00	0.69
67	<i>Agrilus planipennis</i>	0.01	0.20	0.00	1.00	0.90
68	<i>Aproceros leucopoda</i>	0.10	0.17	0.24	0.76	0.48
69	<i>Cameraria ohridella</i>	0.14	0.10	0.90	0.10	0.62
70	<i>Corythucha ciliata</i>	0.44	0.02	0.19	0.81	0.23
71	<i>Cydalima perspectalis</i>	0.29	0.02	0.09	0.91	0.30
72	<i>Diabrotica virgifera</i>	0.01	0.08	0.00	1.00	0.96
73	<i>Diaspidiotus perniciosus</i>	0.01	0.15	0.00	1.00	0.84
74	<i>Harmonia axyridis</i>	0.40	0.04	0.34	0.66	0.67
75	<i>Hyphantria cunea</i>	0.12	0.18	0.02	0.98	0.71
76	<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	0.06	0.25	0.00	1.00	0.77
77	<i>Phthorimaea operculella</i>	0.01	0.06	0.00	1.00	0.86
78	<i>Phyllonorycter issikii</i>	0.01	0.19	0.00	1.00	0.80
79	<i>Polygraphus proximus</i>	0.01	0.32	0.00	1.00	0.73
80	<i>Viteus vitifoliae</i>	0.15	0.08	0.55	0.45	0.64

Таблица 1. Окончание

№ п/п	Вид	D-Sim	P-value	E	S	U
<b>Асцидии</b>						
81	<i>Molgula manhattensis</i>	0.02	0.46	0.91	0.09	0.97
<b>Лучеперые рыбы</b>						
82	<i>Carassius auratus complex</i>	0.01	0.49	0.45	0.55	0.99
83	<i>Gambusia holbrooki</i>	0.54	0.02	0.08	0.92	0.09
84	<i>Lepomis gibbosus</i>	0.12	0.07	0.00	1.00	0.75
85	<i>Perccottus glenii</i>	0.18	0.29	0.40	0.60	0.51
86	<i>Pseudorasbora parva</i>	0.04	0.05	0.43	0.57	0.90
<b>Амфибии</b>						
87	<i>Pelophylax ridibundus</i>	0.43	0.05	0.04	0.96	0.09
<b>Рептилии</b>						
88	<i>Trachemys scripta elegans</i>	0.10	0.06	0.00	1.00	0.88
<b>Птицы</b>						
89	<i>Branta canadensis</i>	0.07	0.04	0.00	1.00	0.83
90	<i>Phasianus colchicus</i>	0.52	0.01	0.02	0.98	0.01
<b>Млекопитающие</b>						
91	<i>Apodemus agrarius</i>	0.02	0.29	0.00	1.00	0.68
92	<i>Canis familiaris*</i>					
93	<i>Castor canadensis</i>	0.00	0.20	0.00	1.00	0.94
94	<i>Mus musculus</i>	0.06	0.31	0.13	0.87	0.70
95	<i>Neovison vison</i>	0.02	0.26	0.00	1.00	0.61
96	<i>Nyctereutes procyonoides</i>	0.00	0.21	0.05	0.95	0.92
97	<i>Ondatra zibethicus</i>	0.07	0.20	0.00	1.00	0.55
98	<i>Procyon lotor</i>	0.34	0.07	0.01	0.99	0.37
99	<i>Rattus norvegicus</i>	0.01	0.28	0.02	0.98	0.76
100	<i>Rattus rattus</i>	0.00	0.19	0.07	0.93	0.95

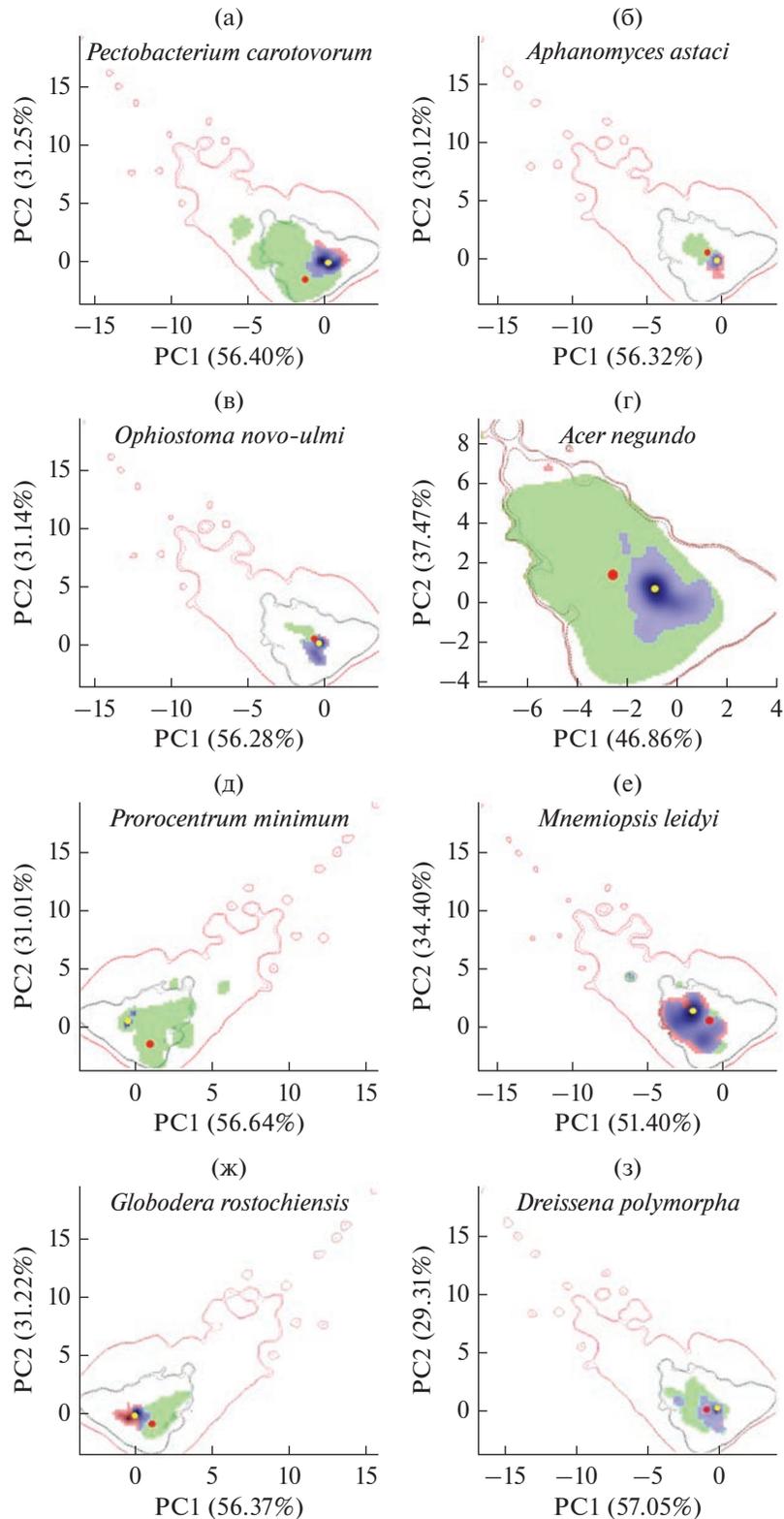
D-Sim – Индекс сходства Шонера D, S – стабильность, E – расширение, U – неиспользование. \* – использованные нами методы нельзя применить для этого вида.

Для четырех видов из каждой группы организмов за исключением “микроорганизмов” (*Cameraria ohridella*, *Mnemiopsis leidyi*, *Hordeum jubatum*, *Phasianus colchicus*) BR меньше нуля, т.е. инвазионная ниша шире нативной.

По метрике индекса сходства Sørensen 42 вида характеризовались высокими значениями Sim = 0.69 (±0.16). Для остальных 57 видов индекс сходства Sørensen составлял Sim = 0.31 (±0.14). Оценки пяти метрик в рамках концепции ECOUE представлены в рис. 4. Сравнительный анализ индексов расширения E<sub>m</sub> в рамках концепции ECOUE показывает, что нет статистически значимых различий между группами (GLM ANOVA: F = 2.15; P = 0.08) (рис. 4).

Наибольшее значение индекса E<sub>m</sub> расширения наблюдается для наземных эктотермов (E<sub>m</sub> = 0.09) и водных организмов (E<sub>m</sub> = 0.05) (рис. 4г, 4в). Для остальных групп (“микроорганизмов”, растений

и наземных эндотермов) E<sub>m</sub> составляет 0.03, 0.02 и 0.007 соответственно (рис. 4а, 4б, 4г). Отсюда следует, что относительно наименьшими значениями E<sub>m</sub> характеризуются наземные эктотермы, а наибольшими – эндотермы. Сравнительный анализ групп организмов по метрике U<sub>m</sub> также показал, что статически значимое различие между группами отсутствует (GLM ANOVA: F = 0.73; P = 0.6). Наибольшими значениями U<sub>m</sub> незаполнения характеризуются “микроорганизмы” (0.67) и наземные эндотермы (0.66) (рис. 4а, 4д). Другие группы живых организмов: растения, водные организмы и наземные эктотермы – характеризуются относительно меньшими значениями U<sub>m</sub> 63%, 0.55 и 0.60 соответственно (рис. 4б–4г). Средний индекс стабильности S<sub>m</sub> для всех групп значительно меньше, чем U<sub>m</sub> и равен 0.34 (t = 7.6; P << 0.01). Из полученных средних оценок трех метрик E<sub>m</sub> (0.04), S<sub>m</sub> (0.34) и U<sub>m</sub> (0.61) следует, что ин-



**Рис. 1.** Перекрытия ниш 16 ИВ в нативной и инвазионной частях ареалов (где сиреневый цвет – S зона стабильности, зеленый цвет – U зона незаполнения, розовый цвет – E зона расширения). Сплошные и пунктирные линии показывают соответственно 100 и 90% области доступной среды в нативной (красные линии) и инвазионной (черные линии) частях ареалов. Красные и желтые точки указывают центры ниш нативной и инвазионной частей ареалов соответственно. Затемненные области показывают высокую плотность точек находок в инвазионной части ареала.

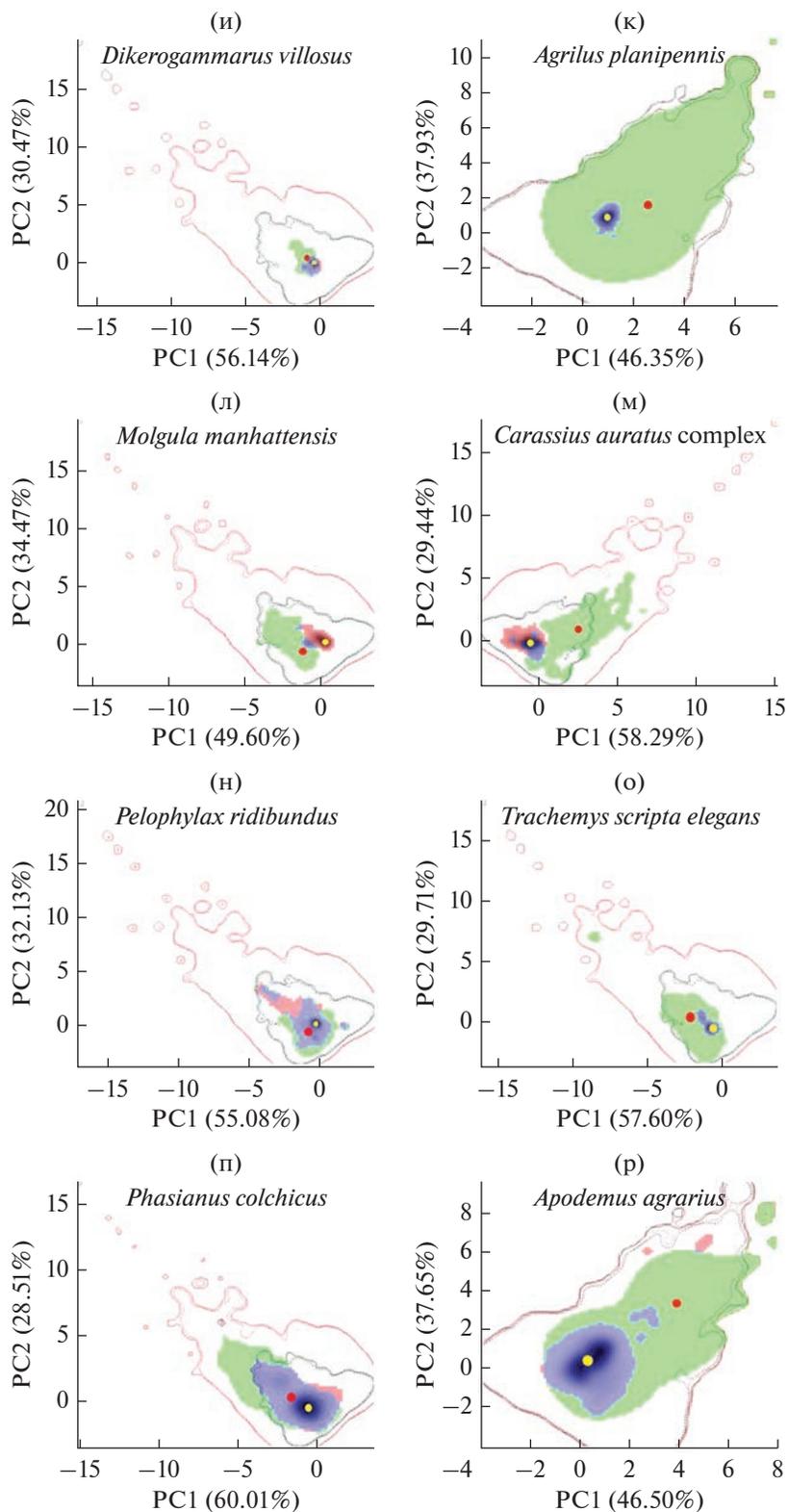
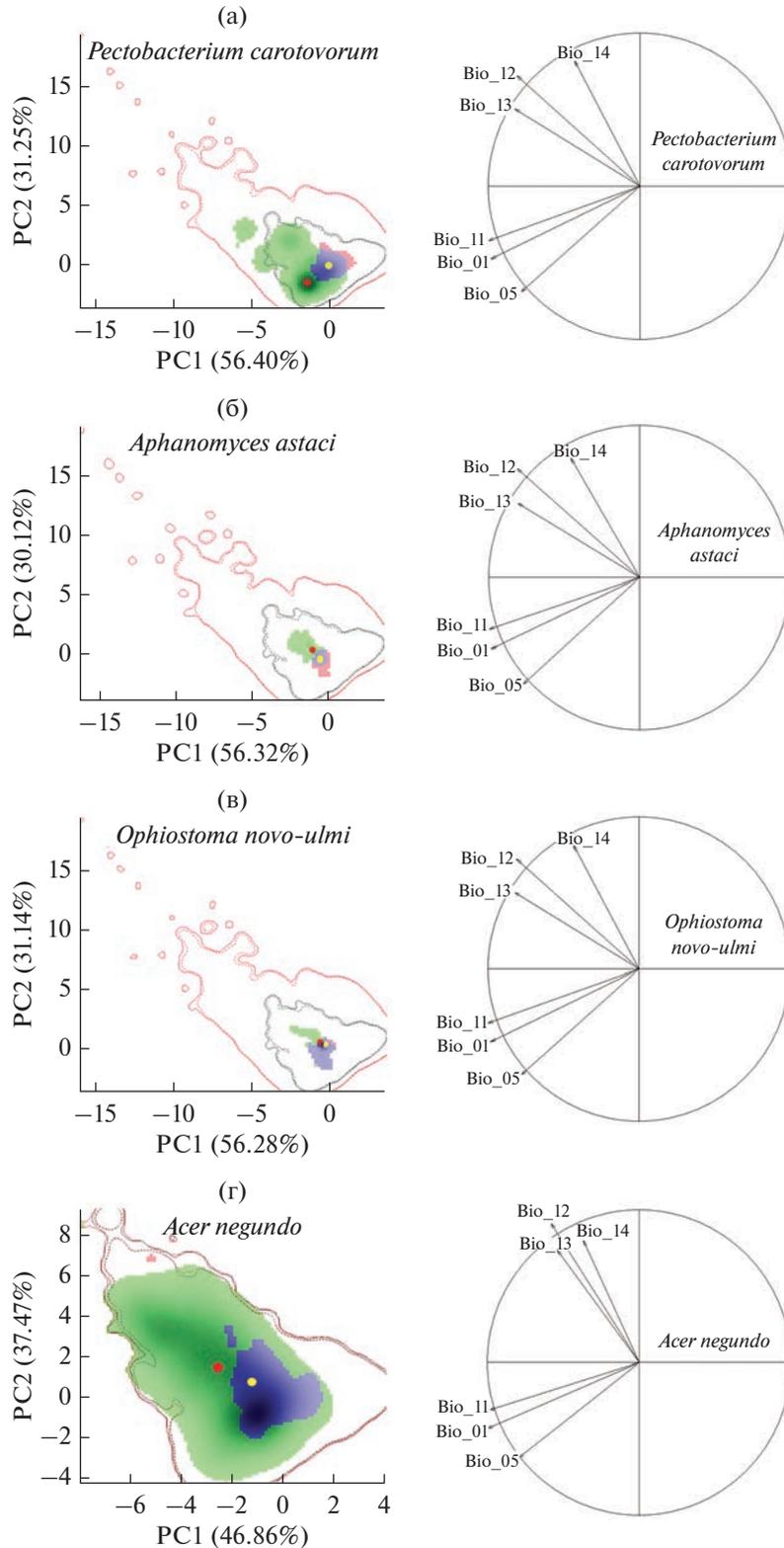


Рис. 1. Окончание.



**Рис. 2.** Перекрывание ниш видов в нативной и инвазионной частях ареалов (слева) и корреляционные круги, показывающие корреляции предикторных переменных с осями главных компонент (справа) (сиреневый цвет – зона стабильности S, зеленый цвет – незаполнения U, розовый цвет – зона расширения E). Сплошные и пунктирные линии показывают 100 и 90% площади доступной среды в нативном (красные линии) и инвазионном (черные линии) ареалах соответственно. Красные и желтые точки обозначают центры ниш в нативном и инвазионном ареалах соответственно. Затемненные области отображают повышенную плотность точек находок ТН в нативной части.

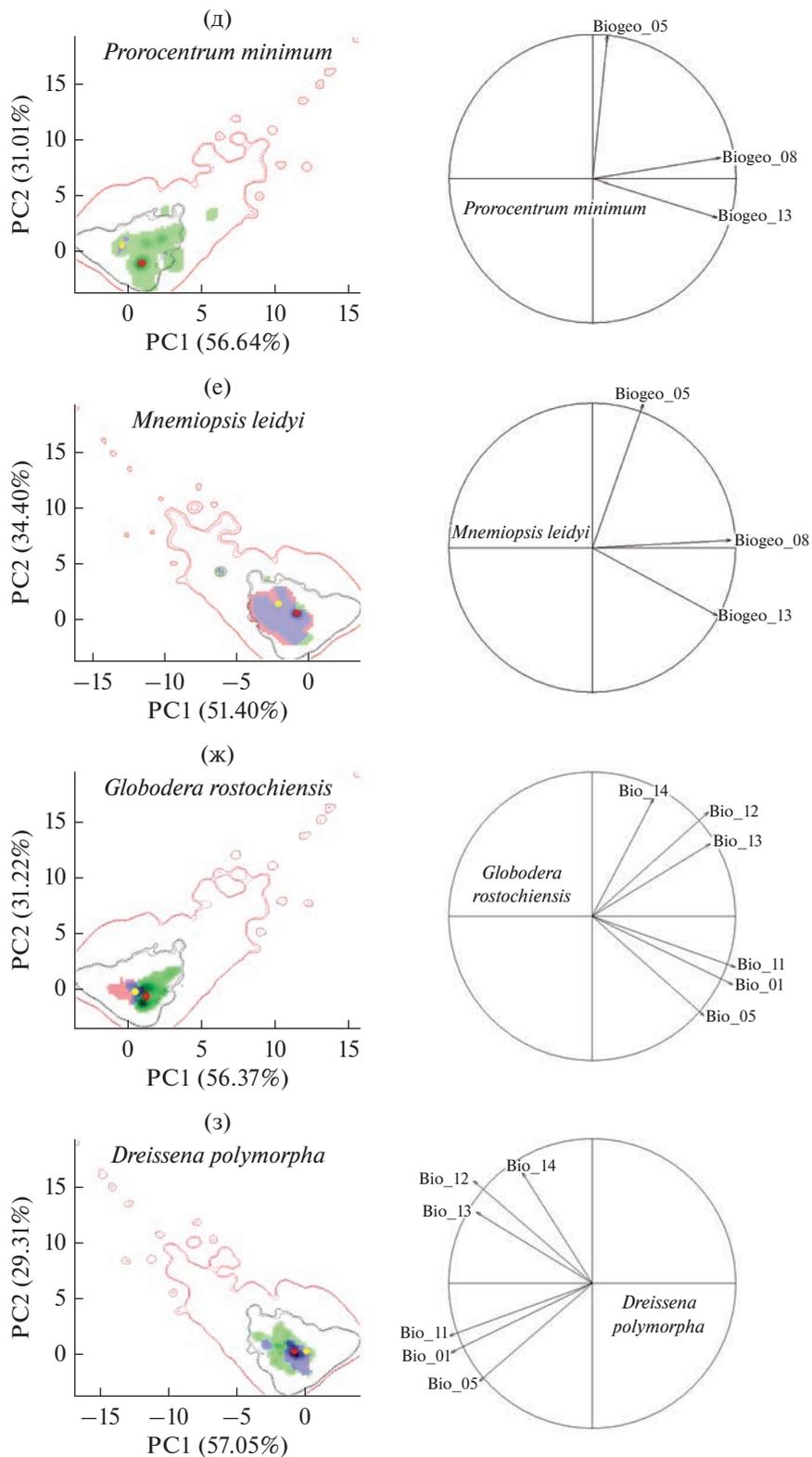


Рис. 2. Продолжение.

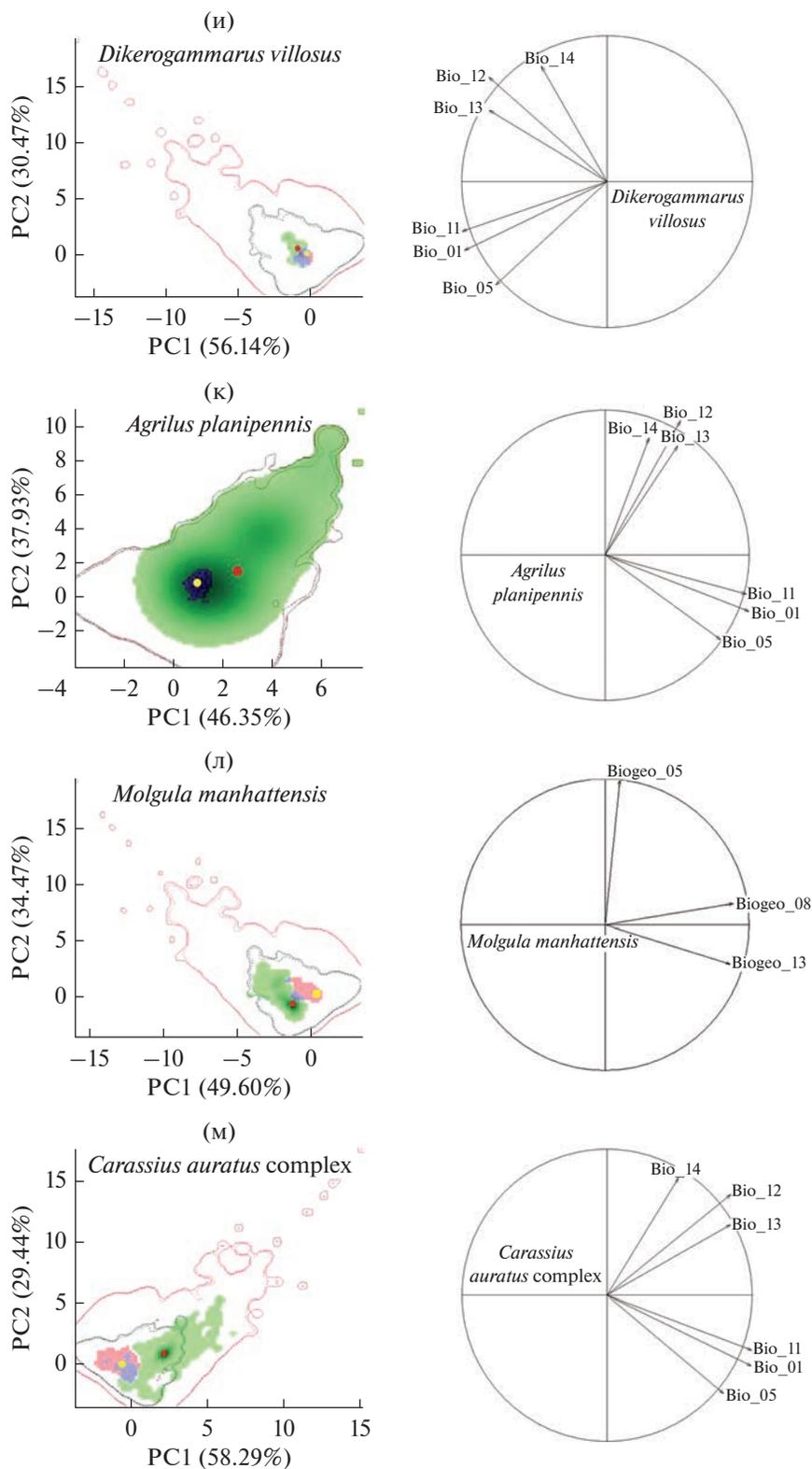


Рис. 2. Продолжение.

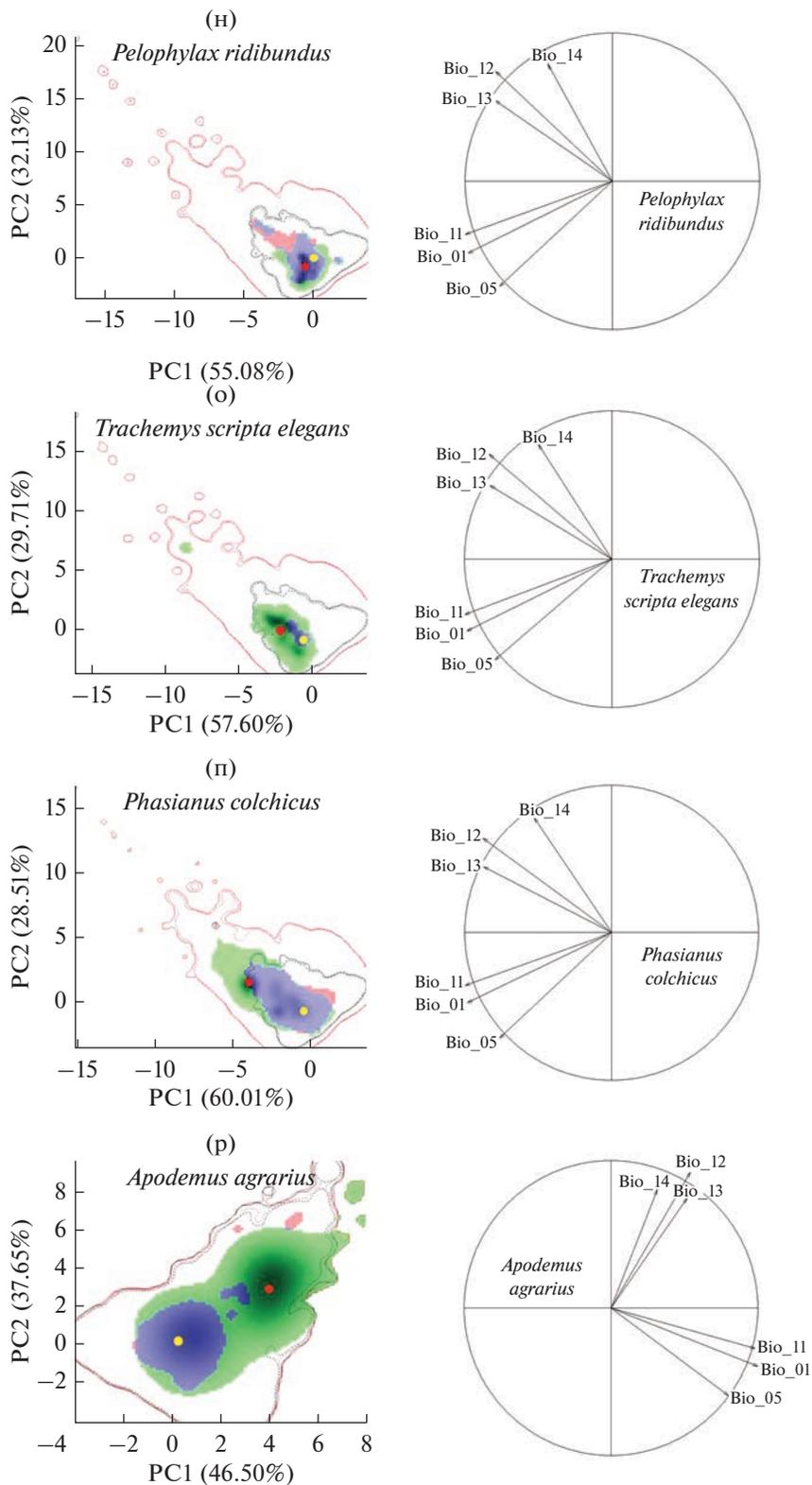
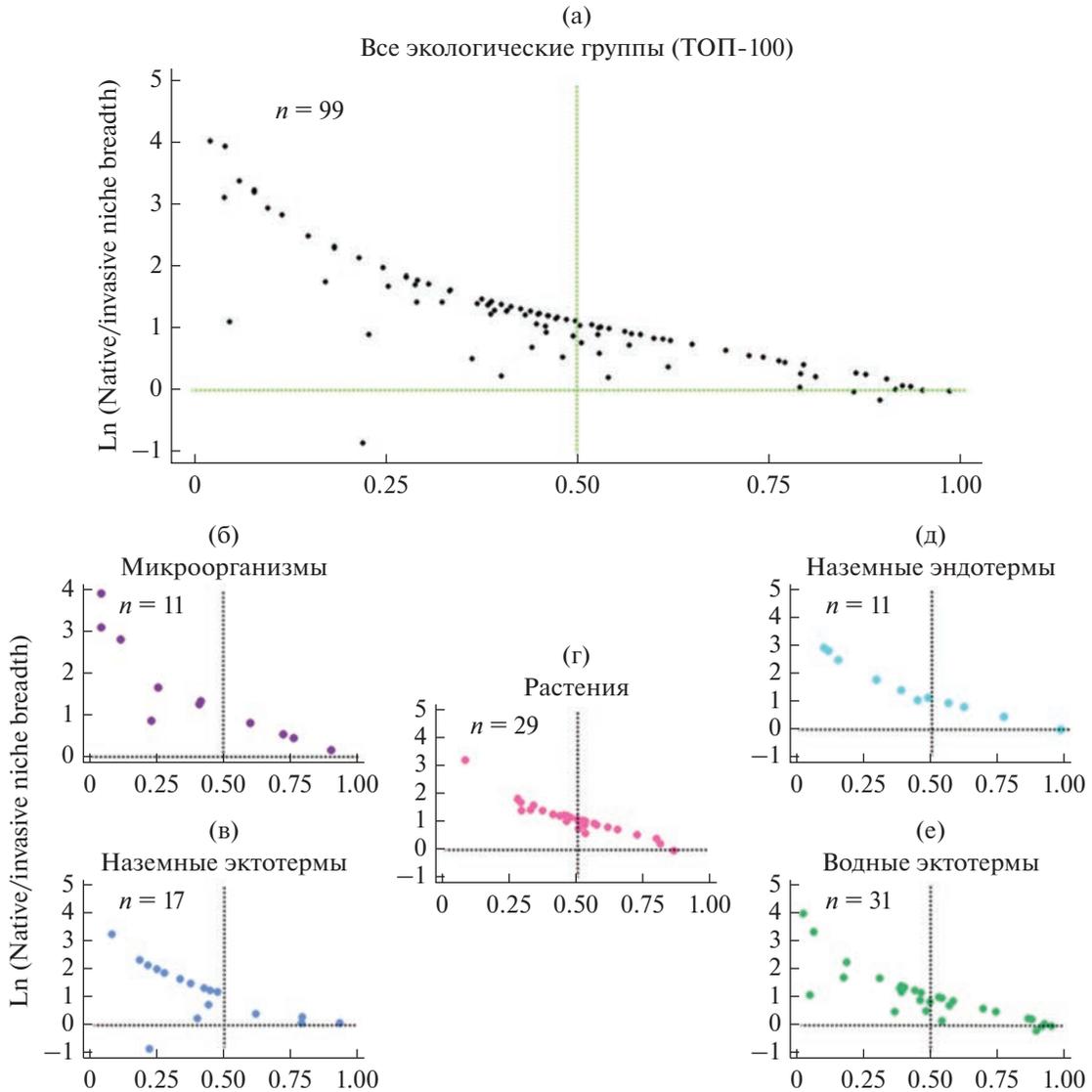


Рис. 2. Окончание.



**Рис. 3.** Взаимосвязь между сходством (ось x) и ln-отношением ширины ниш (ось y) для всех видов (а) и для каждой группы организмов (б–е). Сходство ниш оценивается с помощью индекса Sørensen (Sim), а BR – размеры ниш с помощью ln-трансформации отношения ширины ниш в нативной и инвазионной частях ареала. На каждой панели сходство ниш больше 0.5 указывает на то, что эти две ниши занимают сходное положение в экологическом пространстве, а точки с BR больше 0 указывают на то, что нативная ниша больше инвазионной.

вазионные виды характеризуются наименьшим значением индекса расширения  $E_m$ , умеренным значением индекса стабильности  $S_m$  и наибольшим значением индекса незаполнения  $U_m$ , а это означает, что инвазионные виды имеют большой потенциал для заселения новых местообитаний, а соответственно и новых территорий.

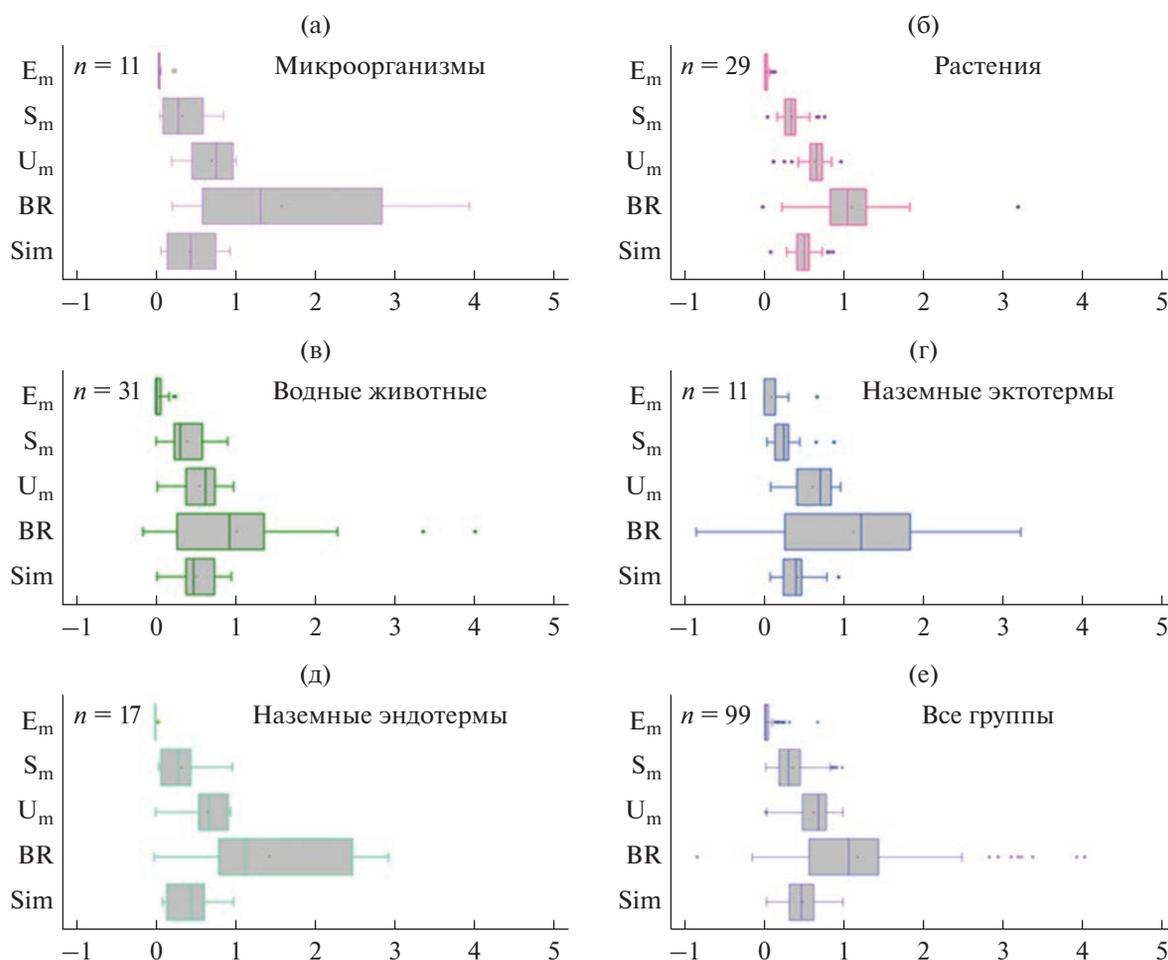
Полученные результаты, позволяют утверждать, что если в рамках концепции COUE гипотеза консерватизма климатических ниш выполнялась для 28 видов, то в рамках модифицированной концепции ECOUE указанная гипотеза выполняется для большинства видов за исключением одного вида *Cameraria ohridella* (каштановая

минирующая моль) (рис. 3в). Для этого вида ширина инвазионной ниши в 2.3 раза больше нативной, а индекс расширения  $E_m$  (0.66) существенно больше  $S_m$  (0.12) и  $U_m$  (0.21).

### ОБСУЖДЕНИЕ

#### Экологические ниши инвазионных видов в нативной и инвазионной частях ареала в рамках двух концепций

Обобщение результатов в рамках проверки гипотезы консерватизма климатических ниш обнаружило, что окончательный вывод о справедливости гипотезы для многих видов зависит от при-



**Рис. 4.** Оценка пяти показателей ниш для каждой группы организмов (а–д) и в целом для всех видов (е). Описание всех метрик представлено в методической части.

нятой концепции и методологии анализа. Если в рамках концепции COUE консерватизм выполняется для 28 видов, то модифицированная концепция ECOUE позволила установить, что гипотеза выполняется для большинства видов за исключением одного. Такое различие выводов объясняется различиями концепций COUE и ECOUE, связанными, в первую очередь, с более точной оценкой ширины и сходства ниш в нативной и инвазионной частях ареала. В частности, если в рамках концепции COUE при незначительных значениях  $E_m$  и больших значениях  $U_m$  гипотеза консерватизма отклоняется для многих видов, то в рамках ECOUE не отклоняется. Например, из рис. 4а, 4б, 4г, 4д, 4и, 4к, 4м, 4о и табл. 1 видно, что средние значения метрик  $E$  (0.08),  $S$  (0.92),  $U$  (0.83) и  $R$ -значения в рамках концепции COUE не позволяют утверждать о выполнении гипотезы консерватизма, несмотря на высокие значения метрик  $S$  и  $U$ . Однако, принимая во внимание непрерывность и незавершенность инвазионного процесса, — об этом можно судить по высокими значе-

ниями  $S$  и  $U$ , и модифицированным значениям  $E_m$ ,  $S_m$ ,  $U_m$ , BR, Sim (рис. 4) — в рамках концепции ECOUE гипотеза консерватизма ниш оказалась для этих видов справедливой. Лю с соавторами (Liu *et al.*, 2020a) провели комплексную проверку гипотезы консерватизма ниши и убедительно показали справедливость этой гипотезы в рамках концепции ECOUE, на примере литературных данных. В этой статье также отмечается, что отклонение этой гипотезы в ранней литературе, вероятно, было артефактом, т. к. для одного и того же вида были получены резко противоположные результаты, оцененные двумя или более исследованиями, или даже в рамках одного исследования, но с использованием разных концепций, методов и разных критериев. В действительности многие исследователи (Radosavljevic, Anderson, 2014; Muscarella *et al.*, 2014; Guisan *et al.*, 2014; Petitpierre *et al.*, 2017; Petrosyan *et al.*, 2019a; Petrosyan *et al.*, 2020b; Liu *et al.*, 2020a) показали, что результаты построения ENM в нативной и инвазионной частях в значительной степени зависят от выполне-

ния ряда важных условий. В этих работах отмечается, что использование пространственно-автокоррелированных точек находок, ограниченный размер набора данных, не учет коррелированности и мультикоррелиарности предикторных переменных, избыточная параметризация модели и применение некорректных критериев оценки пригодности моделей могут приводить к неадекватной оценке сдвига ниш при сравнении их в инвазионной и нативной частях ареала. В нашей работе все эти условия были выполнены и получены приемлемые модели, что подтверждают хорошая точность построения моделей PCA в рамках концепции ECOUE, поскольку первая и вторая компоненты объясняли от 84 до 89% общей вариации предикторных переменных.

#### **Анализ важнейших механизмов и факторов, определяющих консерватизм экологических ниш**

Анализ литературных данных показал, что поддержка гипотезы консерватизма ранее была отмечена у птиц (Strubbe *et al.*, 2013), грибов (Beukema *et al.*, 2018), растений (Petitpierre *et al.*, 2012) и млекопитающих (Strubbe *et al.*, 2015). В литературе ранее также сообщалось о сдвиге ниш у некоторых рептилий (Li *et al.*, 2014), насекомых (Hill *et al.*, 2017), водных беспозвоночных (Torres *et al.*, 2018), пресноводных рыб (Lauzeral *et al.*, 2011) и морских рыб (Pavavicini *et al.*, 2015). Хотя в литературе гипотеза консерватизма климатической ниш имеет дискуссионный характер, тем не менее, в настоящее время имеется ряд исследований, в которых были рассмотрены разные механизмы сохранения ниш у представителей разных таксонов (Wiens, Graham, 2005; Petitpierre *et al.*, 2012; Broennimann *et al.*, 2014; Tingley *et al.*, 2016; Pili *et al.*, 2020; Liu *et al.*, 2020a). За сохранение климатической ниши для ИВ часто отвечают два механизма. Во-первых, преадаптация живых организмов к экосистемам инвазионной части ареала является важнейшей предпосылкой успешных инвазий (Petitpierre *et al.*, 2012; Broennimann *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2020a). Виды, интродуцированные в новые географические регионы, характеризующиеся климатическими условиями близкими к нативным, с большей вероятностью создадут самоподдерживающиеся популяции, тем самым уменьшив возможность смены ниши в климате региона инвазии. Второй механизм связан с тем, что вселенцы могут включать не все разнообразие форм, сформировавшихся в нативном ареале, и поэтому в местах вселения способны освоить лишь часть (подмножество) климатических условий нативной ниши. Кроме этого идиосинкразические реакции видов могут препятствовать генетическому смешиванию интродуцированных популяций, не позволяя инвазионным видам расширять свою ни-

шу в новых климатических условиях (Wiens, Graham, 2005; Tingley *et al.*, 2016).

Несмотря на незначительные показатели расширения ниш 10% (табл. 1), некоторые ИВ могут быстро адаптироваться к новым климатическим условиям и заселить новые регионы. В нашем исследовании инвазионный процесс расширения ниш особенно быстро может реализоваться для 38 видов (табл. 1). У них область стабильности полностью перекрывается с нишей нативной части ареала. Однако такое расширение (сдвиг) ниш можно связывать как с быстрой эволюцией фундаментальной ниши (Broennimann *et al.*, 2007; Pearman *et al.*, 2008), так и с тем, что виды занимали подмножество своей фундаментальной ниши в своем нативном ареале из-за ограничений расселения и/или биотических взаимодействий (Simberloff, 2009; Soberon, Arroyo-Pena, 2017).

В литературе существуют наглядные примеры, указывающие на сдвиг ниш, которые связаны с рассмотренными выше двумя механизмами консерватизма ниш. В частности, в ряде исследований сообщается, что ИВ могут быстро эволюционировать, чтобы лучше адаптироваться к различным климатическим условиям в регионе интродукции (Zenni *et al.*, 2014; Rollins *et al.*, 2015; Kooyers, Olsen, 2012). Например, тростниковая жаба (*Rhinella marina*) при интродукции в Австралию из Южной Америки продемонстрировала способность колонизировать как сильно засушливые, так и холодные местообитания. Авторы статьи (Rollins *et al.*, 2015) считают, что одним из важных механизмов успеха колонизации является активация генов, связанных со способностью к расселению и метаболизмом. Имеются наблюдения быстрой адаптивной эволюции интродуцированных популяций белого клевера (*Trifolium repens* L.) в Северной Америке (Kooyers, Olsen, 2012). Кроме этого авторы предполагают, что механизмы, поддерживающие адаптивную изменчивость, могут варьировать в зависимости от популяций вида.

Пластичность двух видов партеногенетических кавказских скальных ящериц, *Darevskia armeniaca* и *D. dahli*, при их интродукции в новую среду показана экспериментально (Petrosyan *et al.*, 2019a; Petrosyan *et al.*, 2020b). Морфологические, экологические, цитологические и генетические исследования показали, что партеногенетический вид *D. armeniaca* в нативной части ареала (Армения, Грузия) образован в результате естественной гибридизации между близкими диплоидными видами *D. mixta* (“материнский” вид) и *D.* (“отцовский” вид), а *D. dahli* образован в результате естественной гибридизации между близкими диплоидными видами *D. mixta* (“материнский” вид) и *D. portschinskii* (“отцовский” вид) (Petrosyan *et al.*, 2020c). В 1963 г. Даревский и Щербак, положили начало эксперименту по ин-

тродукции партеногенетических ящериц из Армении на Украину (Даревский и др., 1967, 1998). Первоначально планировалась только интродукция 126 половозрелых самок *D. armeniaca*. Эти ящерицы были выпущены в каньоне р. Тетерев в 22 км выше г. Житомира. Оказалось, что среди интродуцированных *D. armeniaca*, как минимум, одна особь относилась к *D. dahli* (Доценко и др., 2008–2009). Несмотря на существенную разницу климатических (температуры, влажности) и орграфических условий (высота над уровнем моря), интродукция прошла успешно. Ареал украинской популяции *D. armeniaca* увеличился к 1998 г. примерно в 10 раз, хотя значительная часть вселенцев погибла в первую суровую зиму 1963–1964 гг. (Даревский и др., 1998; Доценко, 2007). Кроме того, в Житомирской области регистрировали две изолированные многочисленные популяции *D. dahli* (Nekrasova, Koistiushyn, 2016), что позволяет утверждать об успешной натурализации двух видов скальных ящериц в новых условиях среды. Проведенные позже исследования по генотипическому разнообразию украинских и армянских популяций партеногенетической ящерицы *D. armeniaca* подтвердили успешность адаптации и показали, что в интродуцированной украинской популяции после интродукции возникли две новые клональные линии (Omelchenko *et al.*, 2016).

Анализ наших и литературных данных показывает, что скорость адаптивной эволюции может быть увеличена за счет улучшенной приспособленности особей к климату региона инвазии (Rollins *et al.*, 2015), хорошего соответствия между генетическим происхождением (адаптированными генотипами) и климатом региона инвазии (Zenni *et al.*, 2014), инвазии гибридных видов (Gaskin, Schaal, 2002; Petrosyan *et al.*, 2020b), множественных и неконтролируемых интродукций ИВ, характеризующихся разнообразием генетического материала (Lavergne, Molofsky, 2007).

Другой способ сдвига климатической ниши согласуется с представлением о том, что в нативном ареале виды занимали подмножество своей фундаментальной ниши, а при их вселении в новую географическую среду ничто не препятствовало им существенно расширить нишу. Например, инвазионные эндемики с островов чаще расширяют ниши в новых регионах, чем континентальные виды (Liu *et al.*, 2020b). Это связано с тем, что на островах эндемичные виды могут занять лишь небольшую часть своей фундаментальной ниши, поскольку острова меньше по размеру и более однородны по экологическим и климатическим параметрам, чем континентальные районы. После интродукции островные эндемики, по крайней мере земноводные и рептилии, расширяли свою реализованную нишу в результате увеличения доступности подходящей среды (Stroud, 2021). Необходимость применения различных моделей расшире-

ния/консерватизма ниши у островных и континентальных видов, вытекающая из исследований (Stroud, 2021; Liu *et al.*, 2020b), обеспечивает теоретическую основу для создания новых тестов гипотезы консерватизма ниши. Поскольку все инвазионные виды, представленные в нашей работе, не являются островными эндемиками, мы полагаем, что консерватизм климатических ниш для большинства исследованных нами видов справедлив. Однако, учет недавнего срока интродукции многих видов (58%) позволяет утверждать, что некоторые из них продемонстрируют большую эволюцию ниши с течением времени.

Сравнительный анализ динамики ниш для разных групп организмов частично объясняет степень различия консерватизма климатических ниш. Растения, водные организмы и наземные эктотермы отличались от других групп и показали наименьшее соотношение ширины, наибольшее сходство ниш и суммы индексов расширения и стабильности. Для них климатические условия считаются важнейшим фактором, определяющим успешность их инвазии. Это означает, что виды из этих групп занимают более сходные климатические условия в разных частях своего ареала. Если выводы для растений и наземных эктотерм согласуются с выводами работ (Liu *et al.*, 2020a, Petitpierre *et al.*, 2012; Bellard *et al.*, 2013), то для водных организмов (Liu *et al.*, 2020a) отмечается, что их более низкая вероятность обнаружения затрудняет сделать окончательные выводы из-за уменьшения наблюдаемого сходства ниш. Выполнение условий консерватизма климатической ниши важно для понимания и прогнозирования реакции видов на будущие климатические изменения (Araújo, Rahbek, 2006). Литературные данные показывают, что темпы эволюции климатических ниш значительно ниже прогнозируемых климатических изменений (Jezkov, Wiens, 2006).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Более 100 лет в научной литературе ведутся споры о том, сохраняется ли экологическая ниша видов в пространстве и времени. Гипотеза консерватизма ниш имеет большое практическое значение для сохранения биоразнообразия и анализа инвазионных процессов на региональном, и глобальном уровнях. В этой работе мы создали интегрированную базу данных точек находок и переменных среды обитания видов в наземных и водных экосистемах для проверки этой гипотезы на примере самых опасных инвазионных ТОП-100 видов России. Построенные модели ENM с помощью PCA в рамках двух концепций COUE и ECOUE позволили проверить эту гипотезу. Показано, что если в рамках концепции COUE гипотеза консерватизма климатических ниш выполнялась для 28% видов, то в рамках расширенной

концепции ЕСОUE эта гипотеза выполняется для 98% видов. Наши результаты в целом подтвердили гипотезу, но мы также обнаружили важные случаи отклонения от этой гипотезы. Наши результаты важны не только для прогнозирования пространственного распределения инвазионных видов, но и для прогнозирования реакции видов на изменение окружающей среды в антропоцене.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны международной организации ERSI за предоставление бесплатной лицензии для использования ArcGIS Desktop 10.6.1 по линии Conservation Grant (User customer number – 535452).

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор, анализ и подготовка материалов для статьи стали возможными благодаря финансовой поддержке РНФ (21-14-00123).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Даревский И.С., Кан Н.Г., Рябинина Н.Л., Мартиросян И.А., Токарская О.Н., Гречко В.В., Щербак Н.Н., Даниелян Ф.Д., Рысков А.П.* Биологические и молекулярно-генетические характеристики партеногенетического вида ящериц *Lacerta armeniaca* (Mehely), интродуцированного из Армении на Украину // Доклады академии наук. 1998. Т. 363. № 6. С. 846–848.
- Даревский И.С., Щербак Н.Н.* Акклиматизация партеногенетических ящериц на Украине // Природа. 1967. № 3. С. 93–94.
- Доценко И.Б.* Состояние экспериментальной популяции кавказских скальных ящериц рода *Darevskia* в Житомирской области Украины // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. 2007. Вип. 21. С. 14–19.
- Доценко И.Б., Песков В.Н., Миропольская М.В.* Сравнительный анализ внешней морфологии скальных ящериц рода *Darevskia*, обитающих ныне на территории Украины и их видовая принадлежность // Збірник праць Зоологічного музею. 2008–2009. № 40. С. 129–140.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Отв. ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Araújo M.B., Rahbek C.* Ecology. How does climate change affect biodiversity? // Science. 2006. V. 313. P. 1396–1397.  
<https://doi.org/10.1126/science.1131758>
- Banha F., Gama M., Anastácio P.M.* The effect of reproductive occurrences and human descriptors on invasive pet distribution modelling: *Trachemys scripta elegans* in the Iberian Peninsula // Ecological Modelling. 2017. V. 360. P. 45–52.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.06.026>
- Baselga A.* Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: Balanced variation in abundance and abundance gradients // Methods Ecol. Evol. 2017. V. 8. P. 799–808.  
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12693>
- Bellard C., Thuiller W., Leroy B., Genovesi P., Bakkenes M., Courchamp F.* Will climate change promote future invasions? // Glob Chang Biol. 2013. V. 19(12). P. 3740–3748.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.12344>
- Beukema W., Martel A., Nguyen T., Goka K., Schmeller D., Yuan Z., Laking A., Nguyen T., Lin Chun-Fu, Shelton Jennifer M.G., Loyau A., Pasmans F.* Environmental context and differences between native and invasive observed niches of *Batrachochytrium salamandrivorans* affect invasion risk assessments in the Western Palearctic // Divers. Distrib. 2018. V. 24. P. 1788–1801.  
<https://doi.org/10.1111/DDI.12795>
- Bradshaw M., Connolly R.* Russia's natural resources in the world economy: history, review and reassessment // Eurasian Geography and Economics. 2016. V. 57(6). P. 700–726.  
<https://doi.org/10.1080/15387216.2016.1254055>
- 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. V. 21. P. 481–497.  
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>
- Broennimann O., Mráz P., Petitpierre B., Guisan A., Müller-Schärer H.* Contrasting spatio-temporal climatic niche dynamics during the eastern and western invasions of spotted knapweed in North America // J. Biogeogr. 2014. V. 41. P. 1126–1136.  
<https://doi.org/10.1111/jbi.12274>
- Broennimann O., Treier U.A., Muller-Scharer H., Thuiller W., Peterson A.T., Guisan A.* Evidence of climatic niche shift during biological invasion // Ecol. Lett. 2007. V. 10. P. 701–709.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01060.x>
- Clout M.N., Williams P.A.* (Eds.) Invasive Species Management: A Handbook of Principles and Techniques. Oxford University Press. 2009. 308 p.  
<https://doi.org/10.1086/656850>
- Cola V.D., 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. V. 40. P. 774–787.  
<https://doi.org/10.1111/ECOG.02671>
- Drake J.M., Bossenbroek J.M.* The potential distribution of zebra mussels in the United States // BioScience. 2004. V. 54 P. 931.  
<https://doi.org/10.1641/0006-3568%282004%29054-%5B0931%3ATPDOZM%5D2.0.CO%3B2>
- Elliott M.* Biological pollutants and biological pollution – an increasing cause for concern // Marine Pollution Bulletin. 2003. V. 46(3). P. 275–280.  
[https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(02\)00423-X](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00423-X)
- Fick S.E., Hijmans R.J.* WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International J. Climatology. 2017. V. 37(12). P. 4302–4315.

- Gaskin J.F., Schaal B.A.* Hybrid *Tamarix* widespread in U.S. invasion and undetected in native Asian range // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2002. V. 99. P. 11256–11259. <https://doi.org/10.1073/pnas.132403299>
- Guisan A., Petitpierre B., Broennimann O., Daehler C., Kueffer C.* Unifying niche shift studies: Insights from biological invasions // *Trends Ecol. Evol.* 2014. V. 29. P. 260–269. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.009>
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E.* Habitat suitability and distribution models. Cambridge University Press. 2017. 496 p. <https://doi.org/10.1017/9781139028271>
- Hijmans R.J., Eten J.V., Sumner M., Cheng J., Baston D. et al.* Raster: Geographic Data Analysis and Modeling. (2022) Available online: <https://rspatial.org/raster> [accessed on 9 July, 2022]
- Hill M.P., Gallardo B., Terblanche J.S.* A global assessment of climatic niche shifts and human influence in insect invasions // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2017. V. 26. P. 679–689.
- Hill M.P., Gallardo B., Terblanche J.S.* A global assessment of climatic niche shifts and human influence in insect invasions // *Global Ecology and Biogeography*. 2017. V. 26. P. 679–689. <https://doi.org/10.1111/geb.12578>
- Jezkov T., Wiens J.J.* Rates of change in climatic niches in plant and animal populations are much slower than projected climate change // *Proc. Biol. Sci.* 2016. V. 283. P. 2104. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2104>
- Jocque M., Field R., Brendonck L., De Meester L.* Climatic control of dispersal ecological specialization trade-offs: a metacommunity process at the heart of the latitudinal diversity gradient? // *Global Ecology and Biogeography*. 2010. V. 19. P. 244–252. <https://doi.org/10.1111/J.1466-8238.2009.00510.X>
- Kooyers N.J., Olsen K.M.* Rapid evolution of an adaptive cyanogenesis cline in introduce North American white clover (*Trifolium repens* L.). *Molecular Ecology*. 2012. 21. P. 2455–2468. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05486.x>
- Kovac K.F., Haight R.G., McCullough D.G., Mercader R.J., Siegert N.W., Liebhold A.M.* Cost of potential emerald ash borer damage in U.S. communities, 2009–2019. *Ecological Economics*. 2010. 69(3). P. 569–578. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2009.09.004>
- Lauzeral C., Leprieur F., Beauchard O., Duron Q., Oberdorff T., Brosse S.* Identifying climatic niche shifts using coarse-grained occurrence data: A test with non-native freshwater fish. *Global Ecology and Biogeography*. 2011. 20. P. 407–414. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00611.x>
- Lavergne S., Molofsky J.* Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2007. 104. P. 3883–3888. <https://doi.org/10.1073/pnas.0607324104>
- Li Y., Liu X., Li X., Petitpierre B., Guisan A.* Residence time, expansion toward the equator in the invaded range and native range size matter to climatic niche shifts in non-native species // *Global Ecology and Biogeography*. 2014. V. 23. P. 1094–1104.
- Liu C., Wolter C., Xian W., Jeschke J.M.* Most invasive species largely conserve their climatic niche. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2020a. V. 117(38). P. 23643–23651. <https://doi.org/10.1073/pnas.2004289117>
- Liu C., Wolter C., Xian W., Jeschke J.M.* Reply to Stroud: Invasive amphibians and reptiles from islands indeed show higher niche expansion than mainland species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2020b. V. 118(1). e2020172118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2020172118>
- McNyset K.M.* Use of ecological niche modelling to predict distributions of freshwater fish species in Kansas. *Ecology of Freshwater Fish*. 2005. 14. P. 243–255. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0633.2005.00101.x>
- 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 Ecol. Evol.* 2014. V. 5. P. 1198–1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
- Naimi B., Hamm Na, Groen T.A., Skidmore A.K., Toxopeus A.G.* Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling // *Ecography*. 2014. V. 37. P. 191–203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Nekrasova O.D., Koistiushyn V.A.* Current distribution of the introduced rock lizards of the *Darevskia* (saxicola) complex (Sauria, Lacertidae, Darevskia) in Zhytomyr region (Ukraine) // *Vestnik zoologii*. 2016. V. 50. P. 225–230.
- Omelchenko A.V., Girnyk A.E., Osipov F.A., Petrosyan V.G., Vergun A.A., Ryskov A.P.* Detection of genotypic changes in parthenogenetic lizards (*Darevskia armeniaca* (Mehely)) introduced from Armenia to Ukraine // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2016. V. 7, № 3. P. 275–282. <https://doi.org/10.1134/S2075111716030085>
- Parravicini V., Azzurro E., Kulbicki M., Belmaker J.* Niche shift can impair the ability to predict invasion risk in the marine realm: an illustration using Mediterranean fish invaders // *Ecological Letter*. 2015. V. 18(3). P. 246–253. <https://doi.org/10.1111/ele.12401>
- Pearman P.B., Guisan A., Broennimann O., Randin C.F.* Niche dynamics in space and time // *Trends Ecol. Evol.* 2008. V. 23. P. 149–158. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.005>
- Peterson A.T., Holt R.D.* Niche differentiation in Mexican birds: Using point occurrences to detect ecological innovation // *Ecology Letters*. 2003. V. 6. P. 774–782. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00502.x>
- Peterson A.T., Sanchez-Cordero V., Sober N.J.* Conservatism of ecological niches in evolutionary time // *Science*. 1999. V. 285. P. 1265–1267. <https://doi.org/10.1126/science.285.5431.1265>
- Petitpierre B., Broennimann O., Kueffer C., Daehler C., Guisan A.* Selecting predictors to maximize the transferability of species distribution models: Lessons from cross-continental plant invasions // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2017. V. 26. P. 275–287. <https://doi.org/10.1111/geb.12530>

- Petitpierre B., Kueffer C., Broennimann O., Randin C., Daehler C., Guisan A.* Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders // *Science*. 2012. V. 335. P. 1344–1348.  
<https://doi.org/10.1126/science.1215933>
- Petitpierre B., Kueffer C., Broennimann O., Randin C., Daehler C., Guisan A.* Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders // *Science*. 2012. V. 335. P. 1344–1348.  
<https://doi.org/10.1126/science.1215933>
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Omelchenko A., Varshavskiy A., Danielyan F., Arakelyan M.* Species Distribution Models and Niche Partitioning among Unisexual *Darevskia dahli* and Its Parental Bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) Rock Lizards in the Caucasus // *Mathematics*, 2020b. V. 8(8).  
<https://doi.org/10.3390/math8081329>
- Petrosyan V.G., Osipov F.A., Bobrov V.V., Dergunova N.N., Danielyan F.D., Arakelyan M.S.* Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modelling // *Salamandra*. 2019a. V. 55. P. 173–190.
- Petrosyan V.G., Osipov F.A., Bobrov V.V., Dergunova N.N., Kropachev I.I., Danielyan F.D., Arakelyan M.S.* New records and geographic distribution of the sympatric zones of unisexual and bisexual rock lizards of the genus *Darevskia* in Armenia and adjacent territories // *Biodiversity Data J.* 2020c. V. 8. e56030.  
<https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e56030>
- 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: danger trends and species distribution modelling // *NeoBiota*. 2023. V.82. P. 23–56.  
<https://doi.org/10.3897/neobiota.82.96282>
- 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 // *Sci Rep.* 2020. V. 14; 10(1). P. 7972.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-64568-2>
- Radosavljevic A., Anderson R.P.* Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation // *J. Biogeogr.* 2014. V. 41. P. 629–643.  
<https://doi.org/10.1111/jbi.12227>
- Rolland J., Silvestro D., Schluter D., Guisan A., Broennimann O., Salamin N.* The impact of endothermy on the climatic niche evolution and the distribution of vertebrate diversity // *Nature Ecology & Evolution*. 2018. V. 2. P. 459–464.  
<https://doi.org/10.1038/s41559-017-0451-9>
- Rollins L.A., Richardson M.F., Shine R.* A genetic perspective on rapid evolution in cane toads (*Rhinella marina*) // *Mol. Ecol.* 2015. V. 24. P. 2264–2276.  
<https://doi.org/10.1111/mec.13184>
- Root T.L., Price J.T., Hall K.R., Schneider S.H.* Fingerprints of global warming on wild animals and plants // *Nature*. 2003. V. 421. P. 57–60.  
<https://doi.org/10.1038/nature01333>
- RStudio is an Integrated Development Environment (IDE) for R Language. Available online: <https://www.rstudio.com> (accessed on 9 July 2020).
- Sax D.F., Early R., Bellemare J.* Niche syndromes, species extinction risks, and management under climate change // *Trends Ecol. Evol.* 2013. V. 28. P. 517–523.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.010>
- Sbrocco E.J., Barber P.H.* MARSPEC: ocean climate layers for marine spatial ecology // *Ecology*. 2013. V. 94(4). P. 13.  
<https://doi.org/10.1890/12-1358.1>
- Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E., Genovesi P., Hulme P.E., Jeschke J.M., Pagad S., Pyšek P., van Kleunen M., Winter M., Ansong M., Arianoutsou M., Bacher S., Blasius B., Brockerhoff E.G., Brundu G., Capinha C., Causton C.E., Celesti-Grapow L., Dawson W., Dullinger S., Economo E.P., Fuentes N., Guénard B., Jäger H., Kartesz J., Kenis M., Kühn I., Lenzner B., Liebhold A.M., Mosena A., Moser D., Nentwig W., Nishino M., Pearman D., Pergl J., Rabitsch W., Rojas-Sandoval J., Roques A., Rorke S., Rossinelli S., Roy H.E., Scalera R., Schindler S., Štajerová K., Tokarska-Guzik B., Walker K., Ward D.F., Yamanaka T., Essl F.* The global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools // *PNAS*. 2018. V. 115(10). P. 1–10.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1719429115>
- Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E., Genovesi P., Hulme P.E., Jeschke J.M., Pagad S., Pyšek P., Winter M., Arianoutsou M., Bacher S., Blasius B., Brundu G., Capinha C., Celesti-Grapow L., Dawson W., Dullinger S., Fuentes N., Jäger H., Kartesz J., Kenis K., Kreft H., Kühn I., Lenzner B., Liebhold A., Mosena A., Moser D., Nishino M., Pearman D., Pergl J., Rabitsch W., Rojas-Sandoval J., Roques A., Rorke S., Rossinelli S., Roy H.E., Scalera R., Schindler S., Štajerová K., Tokarska-Guzik B., van Kleunen M., Walker K., Weigelt P., Yamanaka T., Essl F.* No saturation in the accumulation of alien species worldwide // *Nature Communications*. 2017. V. 8(1). P. 1–9.  
<https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Sexton J.P., Montiel J., Shay J.E., Stephens M.R., Slatyer R.A.* Evolution of ecological niche breadth // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2017. V. 48. P. 183–206.  
<https://doi.org/10.1146/ANNUREV-ECOLSYS-110316-023003>
- Simberloff D.* The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2009. V. 40. P. 81–102.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>
- Soberon J., Arroyo-Pena B.* Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson // *PLoS One*. 2017. V. 12. e0175138.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175138>
- Stroud J.T.* Island species experience higher niche expansion and lower niche conservatism during invasion // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2021 Jan 5. 118(1). P. e2018949118.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.2018949118>
- Strubbe D., Beauchard O., Matthysen E.* Niche conservatism among non-native vertebrates in Europe and North America // *Ecography*. 2015. V. 38. P. 321–329.
- Strubbe D., Broennimann O., Chiron F., Matthysen E.* Niche conservatism in non-native birds in Europe: Niche unfilling rather than niche expansion // *Global Ecology and Biogeography*. 2013. V. 22. P. 962–970.
- Tingley R., Thompson M.B., Hartley S., Chapple D.G.* Patterns of niche filling and expansion across the invaded ranges of an Australian lizard // *Ecography*. 2016. V. 39. P. 270–280.

- Tingley R., Vallinoto M., Sequeira F., Kearney M.R. Realized niche shift during a global biological invasion // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2014. V. 111. P. 10233–10238.
- Torres U., Godsoe W., Buckley H., Parry M., Lustig A., Worner S. Using niche conservatism information to prioritize hotspots of invasion by non-native freshwater invertebrates in New Zealand // *Diversity and Distributions*. 2018. V. 24. P. 1802–1815.  
<https://doi.org/10.1111/DDI.12818>
- Warren D., Glor R., Turelli M. ENMtools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models // *Ecography*. 2010. V. 33. P. 607–611.  
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.0614Nice2.x>
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution // *Evolution*. 2008. V. 62. P. 2868–2883.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- Wiens J.A., Stralberg D., Jongsomjit D., Howell C.A., Snyder M.A. Niches, models, and climate change: Assessing the assumptions and uncertainties // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 106 (suppl. 2). 2009. P. 19729–19736.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0901639106>
- Wiens J.J., Graham C.H. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2005. V. 36. P. 519–539.  
<https://doi.org/10.1146/ANNUREV.ECOLSYS.36.102803.095431>
- Wittenberg R., Cock M.J. (Eds.) *Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices (CABI)*. 2001. V.  
<https://doi.org/10.1079/9780851995694.0000>
- Zenni R.D., Bailey J.K., Simberloff D. Rapid evolution and range expansion of an invasive plant are driven by provenance-environment interactions // *Ecol. Lett.* 2014. V. 17. P. 727–735.  
<https://doi.org/10.1111/ele.12278>

## Ecological Niches Modelling of the Most Dangerous Invasive Species Top-100 in Russia: Testing the Hypothesis of Conservatism of Ecological Niches

V. G. Petrosyan<sup>1, #</sup>, F. A. Osipov<sup>1</sup>, I. Yu. Feneva<sup>1</sup>, N. N. Dergunova<sup>1</sup>, and L. A. Khlyap<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Leninsky pr., 33, Moscow, 119071 Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: petrosyan@sevin.ru*

The concept of ecological niches plays an important role in predicting the potential distribution of species in the invasive range and developing invasion management strategies. To test the hypothesis, we used models of ecological niches of the 100 most dangerous invasive species of Russia. Our results show that invasive niches occupy a position similar to native niches in the space of predictor variables and there is a very limited expansion of niches. The results generally support the niche conservatism hypothesis. We also found important exceptional cases of rejection of this hypothesis. The key mechanisms governing the persistence of niche increase our confidence in availability species distribution models to predict the response of species in the framework of ongoing of global climate change.

*Keywords:* niche conservatism, invasive species, models of ecological niches, climate change