



ЕКОЛОГІЯ

УДК 598.112.23:591.4

DOI 10.35433/naturaljournal.1.2023.43-59

ІНВАЗІЙНИЙ ПОТЕНЦІАЛ DAREVSKIA ARMENIACA (MÉNELY, 1909) В УКРАЇНІ: ОЦІНКА НА ОСНОВІ ГІС-МОДЕЛЮВАННЯ ЕКОЛОГІЧНОЇ НІШИ

О. В. Гарбар¹, Р. К. Романюк², І. Б. Доценко³

Стаття присвячена актуальній проблемі визначення інвазійного потенціалу виду-вселенця, вірменської скельної ящірки *Darevskia armeniaca*. Популяція інтродукованих партеногенетичних скельних ящірок існує в каньйоні р. Тетерів (Житомирська область, Україна) близько 60 років. Їх наявність у герпетофауні України є результатом наукового експерименту, що мав на меті дослідження процесів акліматизації та існування локальної популяції клонів на обмеженій території, можливостей гібридогенезу партеногенетичних і двостатевих видів та інших питань популяційної генетики.

Інвазійний потенціал вірменських скельних ящірок в цьому районі вивчався методом біокліматичного моделювання екологічної ніші. Матеріалом послужили дані Глобальної інформаційної системи з біорізноманіття (GBIF.org (03 November 2021) GBIFOccurrenceDownload. Для моделювання екологічної ніші використано 19 біокліматичних змінних, середньомісячні дані щодо інтенсивності сонячної радіації для сучасного періоду (1970-2000 рр.), дані щодо висоти над рівнем моря з бази даних WorldClim 2.1. Встановлено, що більшість значущих параметрів екологічної ніші для інтродукованої популяції знаходяться в зоні нижнього песимуму. Модель, побудована за всією сукупністю точок реєстрації виду, свідчить, що територія Житомирщини, де вид було інтродуковано в Україні, належить до малоприсаєданих. Проте популяція партеногенетичних скельних ящірок-інтродуцентів нині є стабільною, процвітаючою, багаточисельною та незначно розширює свій ареал, заселяючи нові території. Вочевидь, сприятливі умови для існування *D. armeniaca* тут визначаються не макрокліматичними показниками, а мікрокліматичними.

Аналіз моделі, побудованої на основі точок реєстрації виду в інтродукованій популяції, свідчить, що за сучасних кліматичних умов широка експансія виду в Україні не є можливою,

¹ доктор біологічних наук, професор,
завідувач кафедри екології та географії
(Житомирський державний університет імені Івана Франка)
e-mail: o.v.harbar@gmail.com
ORCID: 0000-0003-4357-4525

² доктор педагогічних наук, кандидат біологічних наук,
професор (б.в.з.) кафедри зоології,
біологічного моніторингу та охорони природи
(Житомирський державний університет імені Івана Франка)
e-mail: melnychenko.ruslana@gmail.com
ORCID: 0000-0002-6306-7427

³ кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник
(Національний науково-природничий музей НАН України, Зоологічний музей)
e-mail: icoronella@gmail.com
ORCID: 0000-0003-2127-1064

хоча невелике розширення його ареалу цілком вірогідне. Також нема підстав прогнозувати перехід скельних ящірок у ранг інвазійних видів.

Ключові слова: інтродукція, інвазійний потенціал, ГІС-моделювання, екологічна ніша, партеногенез, скельні ящірки, *Darevskia armeniaca*.

INVASION POTENTIAL OF DAREVSKIA ARMENIACA (MEHELY, 1909) IN UKRAINE: ASSESSMENT BASED ON GIS MODELING OF THE ECOLOGICAL NICHE.

O. V. Harbar, R. K. Romaniuk, I.B. Dotsenko

The article is devoted to the actual problem of determining the invasive potential of the invader species, the Armenian rock lizard *Darevskia armeniaca*. A population of introduced parthenogenetic rock lizards *Darevskia armeniaca* has existed in the canyon of the Teteriv River (Zhytomyr region, Ukraine) for about 60 years. Their presence in the herpetofauna of Ukraine is the result of a scientific experiment aimed at studying the processes of acclimatization and the existence of a local population of clones in a limited area, the possibilities of hybridogenesis of parthenogenetic and bisexual species and other issues of population genetics.

The invasive potential of rock lizards in this area was studied by the method of bioclimatic modeling of the ecological niche. The material was based on data from the Global Biodiversity Information System (GBIF.org (03 November 2021) GBIFOccurrenceDownload. To model the ecological niche, 19 bioclimatic variables, average monthly data on solar radiation intensity for the modern period (1970-2000), data on altitude from the WorldClim 2.1 database were used. Most of the significant parameters of the ecological niche for the introduced population are in the lower pessimum zone. The model built based on the entire collection of points of registration of the species shows that the territory where the species was introduced in Ukraine is one of the least suitable.

Nevertheless, the population of introduced parthenogenetic rock lizards is now stable, thriving, numerous and slightly expanding its range by inhabiting new territories. Obviously, favorable conditions for the existence of *D. armeniaca* here are determined not by macroclimatic factors, but by microclimatic ones.

The analysis of the model built on the basis of points of registration of the species in the introduced population shows that under existing climatic conditions, wide expansion of the species in this region of Ukraine is not possible, although a small expansion of its range is quite likely. There is also no reason to predict the transition of rock lizards to the number of invasive species.

Keywords: introduction, invasive potential, GIS-modeling, ecological niche, parthenogenesis, rock lizards, *Darevskia armeniaca*.

Вступ

Серед актуальних проблем, які стоять перед людством у XXI ст., однією з найгостріших є деградація природних екосистем. У глобальному звіті «Оцінка екосистем на порозі тисячоліття», над яким працювало понад 1000 науковців різних країн світу, зазначено, що майже 60 % природних екосистем Землі є сьогодні деградованими, а рівень біорізноманіття невпинно знижується. Серед основних причин цього явища зазначено зміни природних місць існування, зміни клімату, інвазійні види, надмірна експлуатація природних ресурсів та забруднення довкілля (Millenium ecosystem Assessment, 2005).

Загальновідомо, що поряд з нативними, аборигенними видами певної місцевості, існують такі, які були цілеспрямовано чи випадково завезені людиною на ту чи іншу територію. Ці інтродуковані (аллохтонні) види пристосовуються до нових умов існування. Трапляється так, що види-вселенці починають активно розмножуватися, розширювати свій ареал і витісняти місцеві види, порушувати рівновагу в природних угрупованнях. Тоді інтродуковані види стають інвазійними. Вони ставлять під загрозу природні екосистеми і ведуть до зниження біорізноманіття.

Сьогодні в країнах Європейського союзу діє документ «Regulation on invasive alien species», законодавчо

закріплений Європарламентом в жовтні 2014 року. Кожна країна має свій перелік видів, а також спільний список інвазійних видів в масштабі ЄС, розташований на офіційному веб-сайті Європейської комісії, останнє оновлення якого було влітку 2019 року (List of Invasive Alien Species of Union, 2019).

На жаль, сьогодні в Україні поняття «інвазійний вид» на законодавчому рівні відсутнє, також немає програм боротьби з такими видами. Не розмежовані поняття інтродукованих та інвазійних видів. Тому дослідження інвазійного потенціалу видів-вселенців є актуальним і відповідає вимогам часу.

Серед рептилій-інтродуцентів, які з'явилися на території України відносно недавно, особливий інтерес представляють скельні ящірки. Особливістю роду *Darevskia* Arribas, 1997 скельних ящірок є те, що в природних умовах існують як двостатеві, так і партеногенетичні види. Самки останніх здатні без участі самців давати нащадків, і це зумовлює значну перевагу у можливості швидко пристосовуватись до несприятливих умов і заселяти нові території. Нині на Житомирщині разом з аборигенними видами ящірок-лацертид існують інтродуковані, штучно акліматизовані партеногенетичні види скельних ящірок роду *Darevskia*.

У 1963 році засновник української герпетологічної школи М. Щербак та першовідкривач партеногенезу у рептилій І. Даревський, скориставшись подібністю скельних біотопів Житомирщини та Кавказу, поклали початок експерименту з акліматизації партеногенетичного виду вірменської скельної ящірки *Darevskia armeniaca* (Méhely, 1909) із Закавказзя у локальну ділянку скельних виходів у каньйоні р. Тетерів (Житомирська обл.) (Даревський, Щербак, 1968). Засновниками експерименту було застосовано метод інтродукції самок партеногенетичного виду на ділянку скель (за межі якої тварини, за задумом дослідників, не мали

поширюватися внаслідок своєї стенотопності), з наступним підселенням самців іншого, спорідненого двостатевого виду аджарської ящірки *D. mixta* (Méhely, 1909) для дослідження можливостей гібридогенезу і отримання поліплоїдних видів рептилій. Останнє завдання не було здійснене, оскільки двостатевий вид не зміг акліматизуватися в Україні (Даревський, 2006). Крім того, важливою метою науковців було дослідження екологічних особливостей становлення і розвитку популяції скельних ящірок на невеликій території; вивчення морфологічної мінливості інтродукованих видів-клонів у порівнянні з вихідною популяцією із Закавказзя та інші питання популяційної екології та генетики.

Детально історію експерименту і сучасний стан популяції інтродукованих видів с. Дениші Житомирського району описано у працях І. Доценко (Доценко, 2007; 2013). Крім того, при роботі з колекцією скельних ящірок, що створювалася співробітниками та аспірантами Зоологічного музею Національного науково-природничого музею НАН України (збори з 1966 по 2013 рр.), було виявлено самок іншого партеногенетичного виду – *D. dahli* (Darevsky, 1957), вселення якого не планувалося (Доценко, 2005). Видова приналежність останнього була підтверджена молекулярно-генетичними дослідженнями (Малишева, 2010). Відсутність цього виду в герпетологічних колекціях ранніх зборів і збільшення його частки в останні роки (Доценко, 2005), вочевидь, свідчить про випадкове потрапляння ящірки Даля під час повторних підселень тварин у 1980-х роках, здійснених при неодноразових відвідинах І. Даревським каньйону Тетерева (наприклад, із М. Щербаком та І. Доценко у 1982 р. (Доценко, 2016)).

Сьогодні на Житомирщині існує мета-популяція інтродукованих партеногенетичних скельних ящірок *D. armeniaca* і *D. dahli*, що налічує кількості тисяч особин, з чисельним домінуванням вірменської скельної ящірки. Протягом останніх років було

досліджено біотопи, освоєні інтродуцентами, характер сезонної і добової активності ящірок експериментальної популяції, щільність поселення тварин, описано випадок виявлення самця *D. armeniaca* (Доценко, 2007). Моніторинг популяції скельних ящірок протягом ряду років здійснювався також викладачами і студентами природничого факультету Житомирського державного університету імені Івана Франка під час навчально-польових зоологічних практик (Мельниченко, 2013).

Слід зазначити, що, починаючи експеримент по інтродукції скельних ящірок в каньйоні р. Тетерів, його автори виходили з передумови, що ці петрофільні види тісно пов'язані зі скельними виходами гірських порід, тому цей чинник буде стримувати і обмежувати їх розселення по території України. Проте, у ряді робіт (Доценко, 2016; Nekrasova, 2016) повідомляється про поширення інтродуцентів в західному напрямку по лівому берегу р. Тетерів до с. Буки і в північному напрямку вгору за течією р. Бобрівка (ліва притока р. Тетерева). При цьому авторами відмічено, що у більшості ділянок, де виявлені нові стійкі популяції скельних ящірок, зокрема вздовж русла р. Бобрівка, скелі відсутні.

Більш детальне вивчення нами поширення *D. armeniaca* і *D. dahli* підтвердило наявність постійного чисельного поселення скельних ящірок біля с. Буки поблизу мосту через р. Бобрівка на трасі Житомир-Чернівці. За відсутності скельних виступів тварини успішно заселили міст, покриття із вивітрених та порослих трав'янисто-чагарниковою рослинністю залізобетонних плит площею близько 2500 кв. м. та прилеглі ділянки галявин вздовж річки, крім того, поодинокі особини ящірок обох видів зустрічалися вздовж усього кам'янистого лівого берега р. Бобрівка від санаторію аж до мосту (Доценко, 2016; Юрчук, 2019).

Отже, для інтродукованої на Житомирщині популяції скельних ящірок притаманні такі риси як: швидке зростання чисельності і щільності поселення, освоєння нових

біотопів, зокрема, антропогенно змінених. Проте дотепер залишається не з'ясованим питання можливості експансії скельних ящірок на інші території України.

Ряд робіт іноземних колективів авторів відображає аналіз географічного поширення партеногенетичного виду *D. armeniaca* у нативному ареалі, у тому числі з використанням методів екологічного моделювання (Arakelyan, 2011; Sindaco, 2000; Petrosyan, 2020), проте для популяції інтродукованих в Україну ящірок цього виду такий аналіз виконується вперше.

Метою дослідження є встановити межі екологічної толерантності вірменської скельної ящірки *D. armeniaca* на основі моделювання екологічної ніші та з'ясувати можливість розширення її ареалу в Україні та набуття нею якості інвазійного виду.

Матеріал та методи

У якості модельного виду з двох інтродукованих був обраний саме *D. armeniaca* (рис.1), оскільки другий вид *D. dahli* має суттєво менший ареал (<https://www.lacerta.de/AS/Taxon.php?Genus=33&Species=125>) порівняно з таким вірменської скельної ящірки (<https://www.lacerta.de/AS/Taxon.php?Genus=33&Species=118>), та у значній мірі співпадає з ним (Arakelyan, 2011). Ареал виду охоплює північну та північно-західну Вірменію, південь Грузії (Малий Кавказ), північний схід та північний захід Туреччини, західний Азербайджан, а також північ України (де є інтродукованим) (https://reptile-database.reptarium.cz/species?genus=Darevskia&species=armeniaca&search_param=%28%28search%3D%27Darevskia+armeniaca%27%29%29).

Матеріалом для дослідження послужили дані Глобальної інформаційної системи з біорізноманіття (GBIF.org (03 November 2021) GBIFOccurrenceDownload. У вказаній базі було виявлено 417 геореферованих пунктів реєстрації *Darevskia armeniaca* (Méhely, 1909), які охоплюють сучасний ареал виду.



Рис. 1. Об'єкт дослідження – *Darevskia armeniaca* (Méhely, 1909)

Для екологічного моделювання нами використано 18 точок, що відповідають різним стаціям, у яких зустрічаються ящірки у дослідженій

інтродукованій популяції, згідно з попередніми літературними даними (Доценко, 2007; 2016; Nekrasova, 2016) (рис. 2).

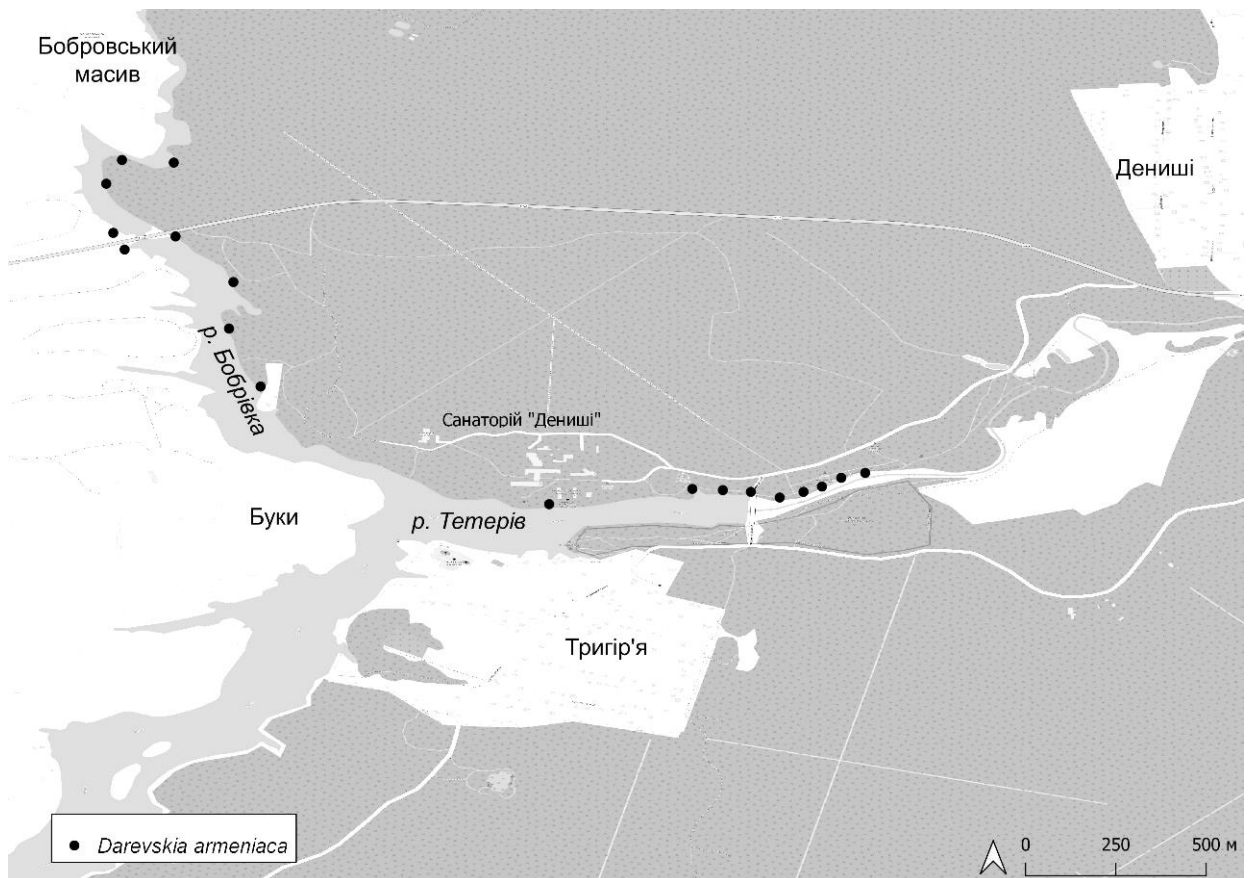


Рис. 2. Точки реєстрації вірменської ящірки *D. armeniaca* в околицях с. Дениші та с. Буки (Житомирська обл.)

Отже, всього для моделювання використано 413 пунктів реєстрації вірменської скельної ящірки (395 – в нативному ареалі та 18 – в околицях с. Дениші і с. Буки Житомирської області).

Для моделювання екологічної ніші вірменської скельної ящірки використано 19 біокліматичних змінних (таблиця 1) та середньомісячні дані щодо інтенсивності сонячної радіації (12 змінних) для сучасного (історичного) періоду (1970-2000 рр.) а також дані щодо висоти над рівнем моря (роздільна здатність 30") з бази даних WorldClim 2.1.

Для моделювання екологічної ніші виду використано підхід максимальної ентропії (MaxEnt 3.4.3) (Steven, 2022). При цьому 25% даних про поширення

було виділено у якості тестових даних, а процедура моделювання MaxEnt була застосована з автоматичними налаштуваннями. Для визначення продуктивності моделі аналізували значення площі під кривою (AUC - area under the curve) з робочих характеристик моделі (ROC - receiver operating characteristics). Для інтерпретації значення AUC прийняті такі порогові значення: $AUC \geq 0,9$ - дуже хороший рівень, $0,9 > AUC \geq 0,8$ - хороший і $AUC < 0,8$ - поганий.

Для статистичного аналізу отриманих даних використано програмний пакет STATISTICA 6.0. Для просторового аналізу та представлення даних використано програмний пакет Q-GIS 3.16.13.

Таблиця 1

Біокліматичні показники, використані для моделювання екологічної ніші

№ змінної	Змінна
Bio01	Середньорічна температура
Bio02	Середній місячний температурний діапазон
Bio03	Ізотермічність
Bio04	Температурна сезонність
Bio05	Максимальна температура найтеплішого місяця
Bio06	Мінімальна температура найхолоднішого місяця
Bio07	Річний температурний діапазон
Bio08	Середня температура наймокрішого кварталу
Bio09	Середня температура найсухішого кварталу
Bio10	Середня температура найтеплішого кварталу
Bio11	Середня температура найхолоднішого кварталу
Bio12	Середньорічна кількість опадів
Bio13	Опади наймокрішого місяця
Bio14	Опади найсухішого місяця
Bio15	Сезонність опадів
Bio16	Опади найвологішого кварталу
Bio17	Опади найсухішого кварталу
Bio18	Опади найтеплішого кварталу
Bio19	Опади найхолоднішого кварталу

Крім макрокліматичних показників, які характеризують преференції виду як у нативному ареалі, так і у місцях успішної інтродукції (що дає можливість їх порівняння), нами використані

характеристики різних стацій у Житомирській обл., у яких масово розселилися ящірки-інтродуценти. Нами було виділено та описано шість типів стацій (Доценко та ін., 2016). У кожній з них було обрано невеликі,

найбільш характерні ділянки площею 4-5 кв.м, на яких переважно проводилися описи та спостереження.

Головні параметри опису стацій подано у таблиці 2:

Таблиця 2

Параметри опису стацій, у яких масово зустрічаються вірменські скельні ящірки

Параметри	Основні складові; одиниці виміру
Характер рельєфу	Скелі, кам'янисті розсипи, ґрунт, об'єкти антропогенного походження: греблі, бетонні плити, опори мосту, асфальтове покриття тощо
Експозиція схилу	N, S, W, E, NW, NE, SW, SE
Кут нахилу схилу	Градуси: 0 – 90°
Проективне покриття рослинності	% (0 – 100)
Характер рослинності	дерева, кущі, трав'янисті рослини(%), основні види рослин
Густина листового опаду	% (0 – 100), см
Період інсоляції ділянки	Години: початок і кінець (від... – до...), тривалість
Температура (max) поверхні під час інсоляції	Град. С
Температура повітря	Град. С
Наявність кількості та щільність розміщення укриттів	тріщини скель, простори під камінням та корінням дерев, нори та ін.
Число ящірок у період інсоляції	Кількість (особин)

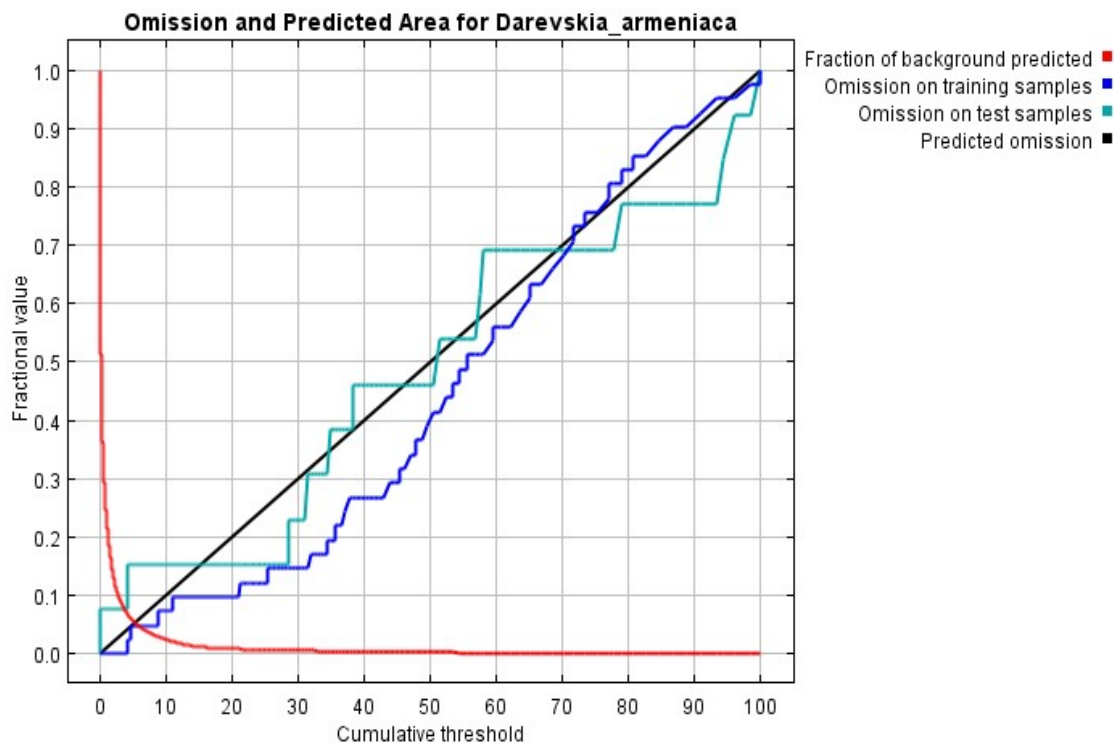


Рис. 3. Зміни омісії моделі в залежності від кумулятивного порогу

Для складання описів стацій та обліків чисельності ящірок використовували світлини, зроблені фотоапаратами Canon EOS 1100D,

Olympus Imaging Corp., Samsung SM-J510H .

Як видно з наступного графіка (рис. 3-4), отримана модель

характеризується високою чутливістю та специфічністю (AUC=0,992).

Змінні, які роблять найбільший внесок в побудову моделі, наведено у таблиці 3.

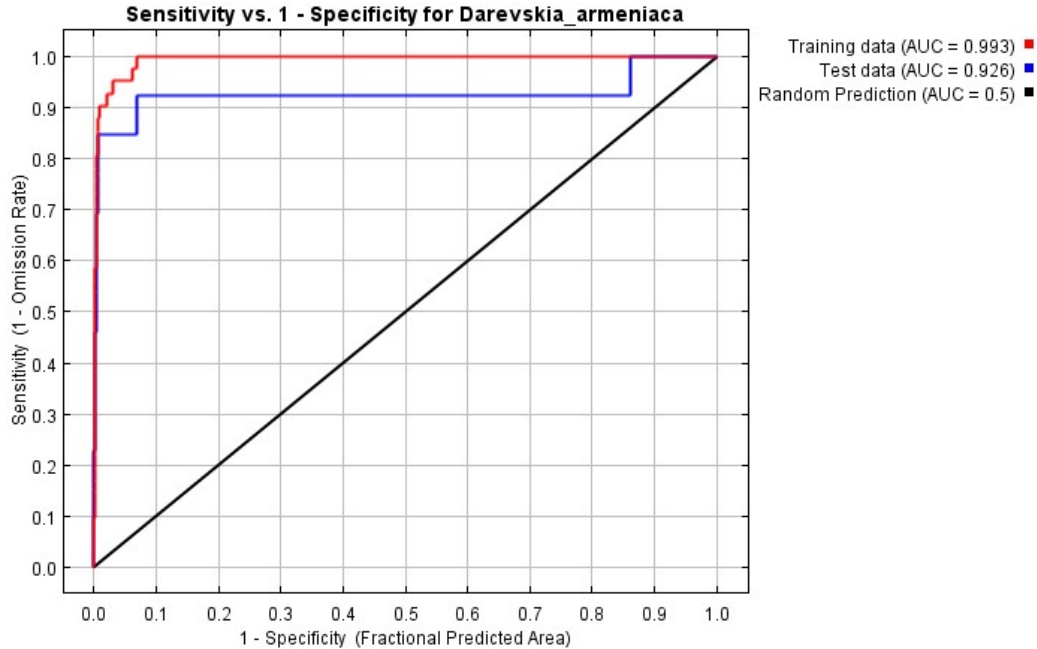


Рис. 4. Чутливість та специфічність моделі екологічної ніші *D.armeniaca*

Таблиця 3

Змінні, що характеризуються найвищим внеском у побудову моделі (%) та їх важливість для пермутації (кольором виділено параметри, спільні для двох моделей)

Усі точки			Популяція с. Дениші		
Змінна	Відсотковий внесок	Важливість для пермутації	Змінна	Відсотковий внесок	Важливість для пермутації
Висота н.р.м.	38,2	0,9	Srad03	36,9	56,3
Bio9	12,8	0,3	Bio15	24,1	7,8
Bio18	12,2	3,3	Srad05	18	2
Srad12	9,4	0	Bio18	6,9	16,3
Srad05	8,3	11,9	Bio7	5,4	0
Bio5	8,1	0	Srad07	3,4	6,2
Bio19	4,1	29,2	Bio2	2,3	0
Srad08	1,8	0	Висота н.р.м.	1	0,2
Srad03	1,5	15,4	Srad09	0,6	5,6
Bio6	1,3	0	Srad02	0,2	2,1
Bio13	1	17,1	Bio6	0,1	3,1
Srad10	0,4	6,9			
Bio14	0,2	9,2			
Bio11	0,1	3			

При цьому ліва частина таблиці характеризує модель, у яку включено всі наявні пункти реєстрації виду, а права частина – модель, побудовану лише за точками реєстрації виду в Україні. Звичайно, обмежена кількість цих точок та їх локалізація на незначній території робить другу модель не дуже надійною, але дозволяє встановити особливості екологічної ніші популяції виду в Україні (інтродукованої). Це, в свою чергу, робить можливим порівняльний аналіз параметрів екологічних ніш виду в нативному ареалі та в умовах інтродукції і встановлення можливості подальшого поширення виду в Україні за сучасних кліматичних умов.

Для першої моделі виділено 14 предикторів (із 32 використаних), які роблять найбільший внесок у побудову моделі або мають високе значення для пермутації (внесок кожної змінної визначається за допомогою випадкової зміни значень цієї змінної у

тренувальних точках і вимірювання зміни AUC). Враховано лише змінні, внесок яких перевищує 1 %. Отримані дані свідчать, що найбільший внесок в модель роблять такі предиктори, як висота над рівнем моря, середня температура найсухішого кварталу (bio 9) та опади найтеплішого кварталу (bio 18). Для пермутації виявились важливими інші предиктори: опади найвологішого місяця (bio 13), інтенсивність сонячної радіації у березні (srad 03) та травні (srad 05). Набір найбільш важливих параметрів екологічної ніші для популяції на Житомирщині дещо відрізняється. Так п'ять предикторів виявились важливими для обох моделей, але їх відсотковий внесок суттєво відрізняється (див. табл. 3). При цьому рівень сонячної радіації у березні (srad 03) виявився найбільш важливим і для побудови моделі і для пермутації.

Таблиця 4

Порівняльний аналіз характеристик екологічних ніш *D. armeniaca* у нативному ареалі та інтродукованої популяції в околицях с. Дениші

Variable	Нативний ареал		Популяція с. Дениші	
	Mean	SE	Mean	SE
srad_03	13217,97	12,51	9916,83	5,30
bio_15	50,17	0,18	41,45	0,10
srad_05	20286,92	17,94	19586,17	19,29
bio_18	133,75	1,04	253,83	0,17
bio_7	34,70	0,08	30,45	0,08
srad_07	24060,23	31,67	20665,83	12,39
bio_2	11,06	0,03	8,34	0,04
elev	1738,46	16,46	224,50	1,91
srad_09	17682,74	27,52	12023,67	11,69
srad_02	9978,86	10,51	5827,67	0,61
bio_6	-11,48	0,10	-7,68	0,04

Для статистичного аналізу параметрів екологічної ніші *D. armeniaca* за допомогою плагіна «Mapswipeool» в Q-gis виділено значення використаних предикторів у точках реєстрації виду. Отримані значення проаналізовано методами варіаційної статистики. У таблиці 3

наведено середні значення (Mean) та їх похибки (SE) для найбільш значущих параметрів екологічної ніші виду (згідно моделі для інтродукованої популяції) для нативного ареалу та популяції на Житомирщині (табл. 4). Як видно з таблиці, значення більшості параметрів екологічної ніші

інтродукованої популяції вірменської скельної ящірки суттєво нижчі порівняно з аналогічними показниками для нативного ареалу.

Графічний аналіз даних дозволяє конкретизувати цей висновок. Більшість значущих параметрів екологічної ніші вірменської скельної ящірки для інтродукованої популяції

знаходяться в зоні нижнього песимуму згідно закону толерантності Шелфорда. Це означає, що значення цих параметрів у біотопі, зайнятому інтродукованою популяцією, знаходяться на критично низькому рівні, який наближається до межі витривалості виду (рис. 5, 6).

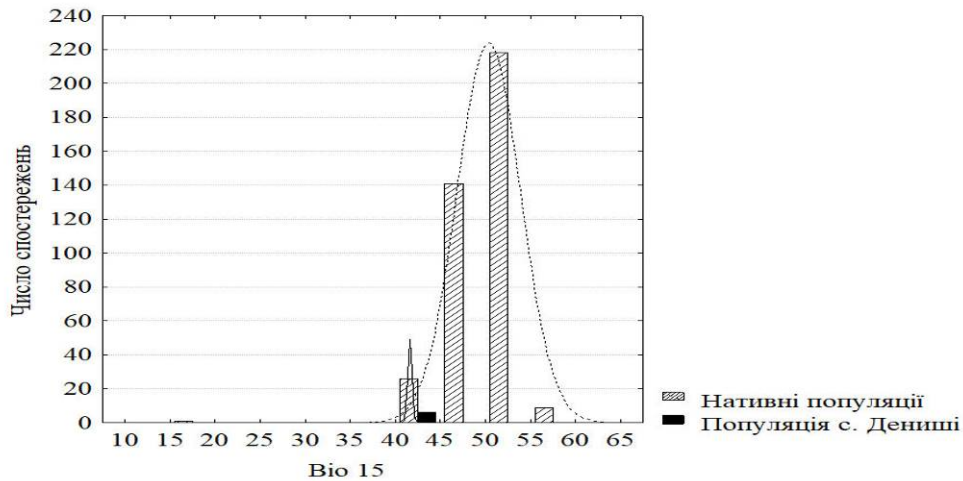


Рис. 5. Розподіл значень сезонності опадів (bio 15)

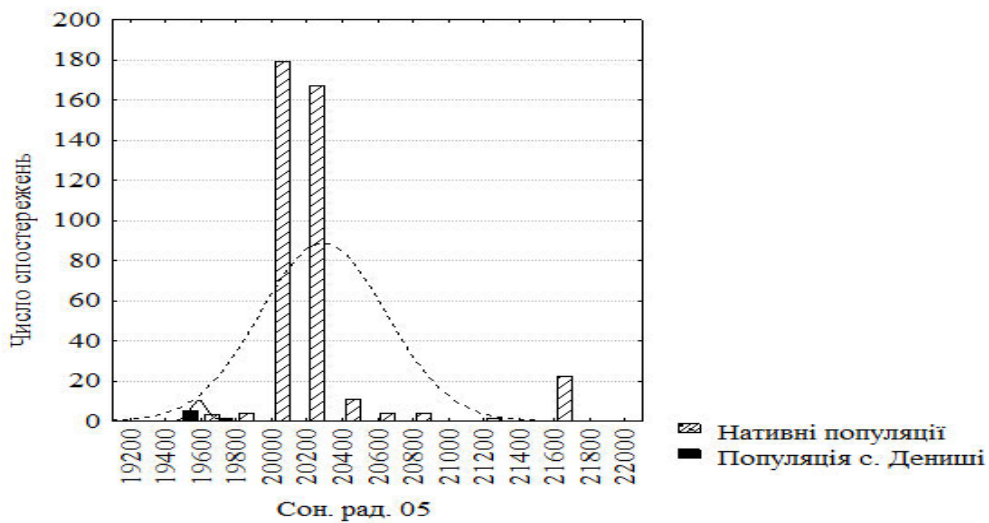


Рис. 6. Розподіл значень інтенсивності сонячної радіації у травні

Лише для двох значущих біокліматичних параметрів спостерігається діаметрально протилежна ситуація (мінімальна температура найхолоднішого місяця

(bio 6) та опади найтеплішого кварталу (bio 18). Значення цих параметрів для інтродукованої популяції лежать у зоні верхнього песимуму (рис. 7).

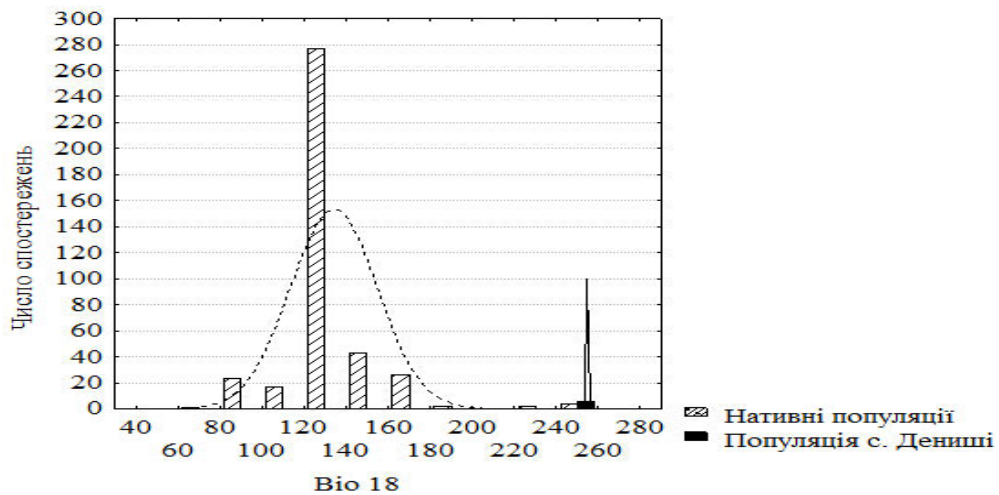


Рис. 7. Розподіл значень опадів найтеплішого кварталу (біо 18)

Окрему групу за характером розподілу складають параметри інтенсивності сонячної радіації. Значення цих параметрів для інтродукованої популяції лежать суттєво нижче їх діапазону в нативному ареалі (рис. 8). Це означає, що вірменська скельна ящірка має широкий діапазон екологічної толерантності по відношенню до

параметрів інсоляції і може успішно виживати навіть при низьких значеннях цих параметрів, які не характерні для нативного ареалу. Не дивлячись на це, для неї критичними є значення інтенсивності сонячної радіації в березні (ймовірно, пов'язано із виходом тварин із зимової сплячки) та у травні (період активного розмноження).

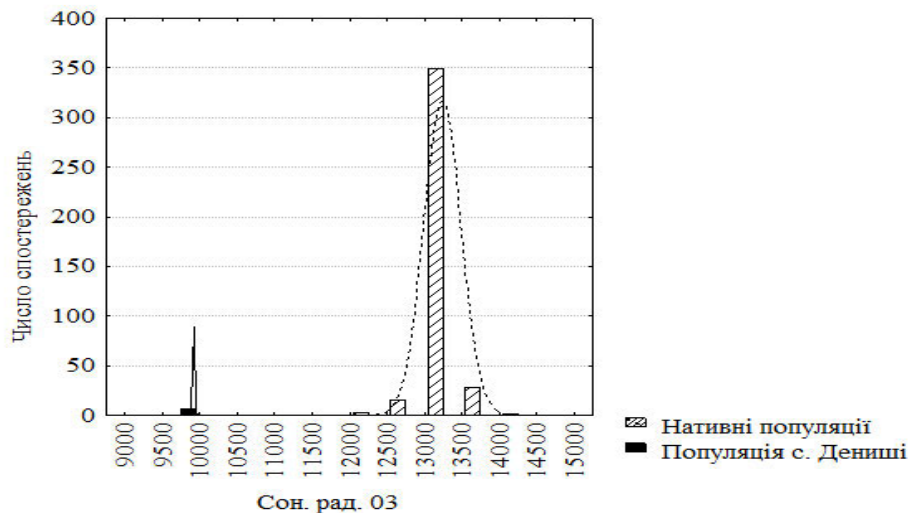


Рис. 8. Розподіл значень інтенсивності сонячної радіації у березні

Модель, побудована за всією сукупністю точок реєстрації виду свідчить, що поза межами нативного ареалу оптимальні для існування виду

умови відсутні (рис. 9). Територія, де вид інтродуковано в Україні, належить до малопродатних.

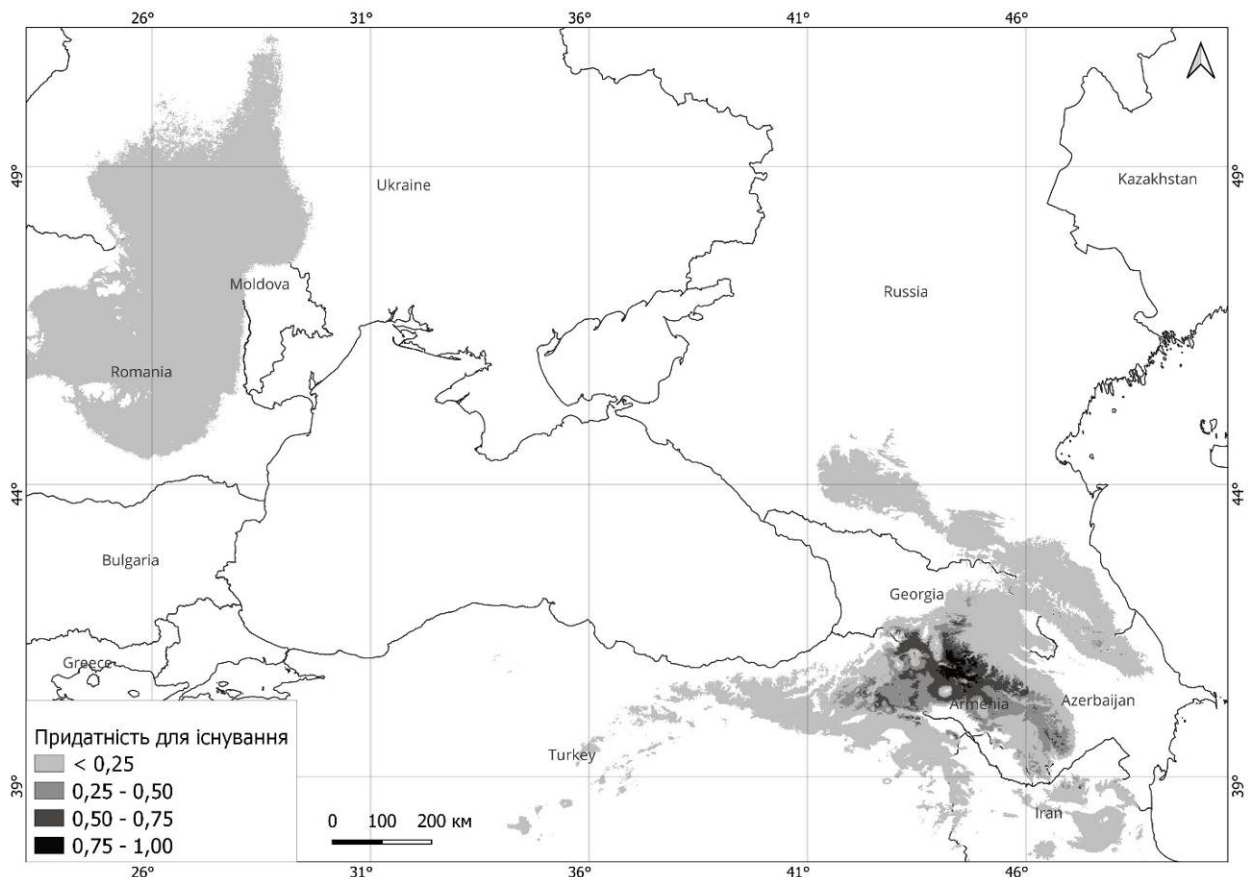


Рис. 9. Модель екологічної ніші *D. armeniaca*, яку побудовано з врахуванням усіх пунктів реєстрації виду

Вочевидь, сприятливі умови для існування виду тут визначаються не макрокліматичними показниками, а мікрокліматичними. Сприятливість останніх для виду з найбільшою вірогідністю, згідно з нашими моніторинговими спостереженнями (Доценко, 2007; 2016), визначається режимом інсоляції, на яку впливають переважно експозиція схилу, особливості рельєфу, характер рослинності. На користь такого висновку свідчить той факт, що в околицях с. Дениші популяція ящірок зосереджена переважно на лівому скелястому березі р. Тетерів, який має південну (і, частково, південно-західну) експозицію і вранці та вдень добре прогрівається сонцем. У той же час на протилежному, також скелястому, березі, куди сонячне проміння сягає лише надвечір, ящірки не зустрічаються далі, ніж 15-20 м від греблі, по якій вони переміщуються

протягом дня. Біотопи ж на р. Бобрівка мають інший режим інсоляції, оскільки лівий берег має західну орієнтацію, правий – східну, обидва вони не високі, тому не дають довготривалої тіні і не перешкоджають сонячному освітленню. Там ящірки утворюють поселення на мосту та по обидва боки річки (Доценко, 2016).

Спостереження за добовою і сезонною активністю скельних ящірок, здійснені нами, підтверджують приуроченість місць скупчення тварин до «вікон» серед лісу, які добре освітлюються, при виборі ними місць для баскінгу, міграції впродовж доби на освітлені місця тощо. Крім того, ще одним надзвичайно важливим чинником для інтродукованих видів роду *Darevskia*, є наявність надійних укриттів, які добре прогріваються (тріщини в скелях, бетонних плитах тощо), що є важливим не тільки для

існування дорослих скельних ящірок, але й для розвитку кладок яєць.

Особливе питання щодо можливості розселення скельних ящірок становить наявність у Житомирській області великої кількості кар'єрів та скельних виходів (<http://surl.li/cvqdd>)

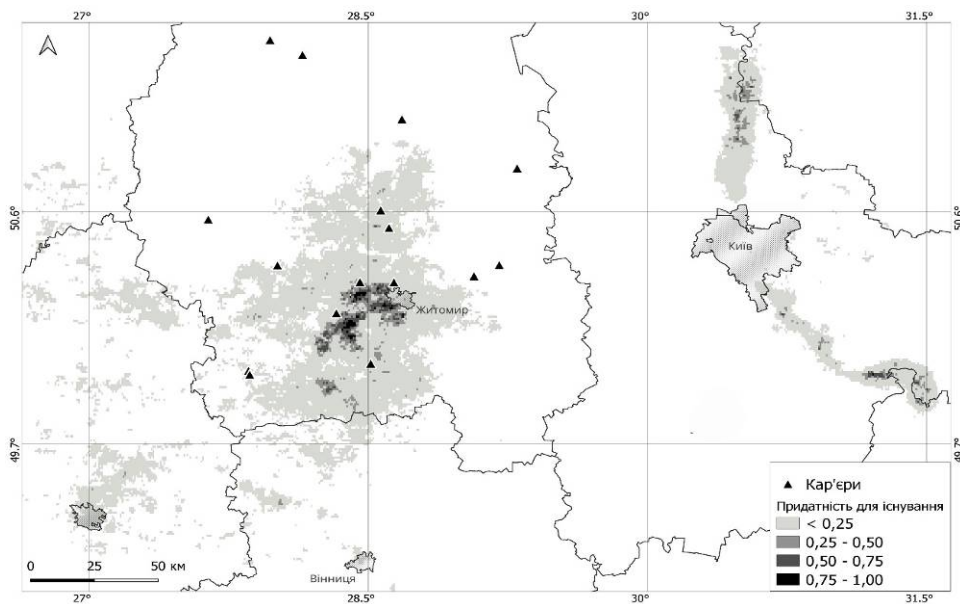
Звертає на себе увагу та обставина, що розміщення гранітних виходів, та, відповідно, кар'єрів, в значній мірі співпадає з найбільш придатними для існування *D.armeniaca* місцями на отриманій моделі екологічної ніші інтродукованої популяції (рис. 10). Кілька з них знаходяться досить недалеко від каньйону р. Тетерів та мосту біля с. Буки, де нині масово зустрічаються скельні ящірки. Тому нами було здійснено огляд ряду таких місць, у першу чергу найближчих до місць розселення скельних ящірок та таких, на які вказує аналіз моделі екологічної ніші інтродукованих скельних ящірок: скельні виходи на території м. Житомир – «Голова Чацького», Соколовський гранітний кар'єр та ін., ділянка берега р. Тетерів від скель поблизу с. Дениші до сіл Нова Рудня, Висока Піч, а також Коростишівський та Корнинський кар'єри, але ні в одному із вказаних місць скельних ящірок не було знайдено.

Аналіз моделі, побудованої на основі точок реєстрації виду в інтродукованій популяції (рис. 10) свідчить, що за сучасних кліматичних умов широка експансія виду в Україні навряд чи можлива. Хоча деяке розширення його ареалу цілком вірогідне.

Подальше розселення виду у Житомирській обл., у безпосередній близькості до вихідного місця, де було започатковано експеримент з інтродукції, згідно з отриманими

результатами аналізу макрокліматичних показників (Див. Рис. 10), може відбуватись на скелястих ділянках берегів р. Тетерів від с. Тригір'я до східної околиці м. Житомир. Проте, враховуючи вирішальний вплив на поширення тварин ступеню та добового розподілу інсоляції, а отже, експозиції схилів, стає зрозуміло, що успішне розселення з протилежного берега (де розташоване с. Тригір'я) навряд чи можливе. Вірогідність такого розселення ще зменшується внаслідок стенотопності скельних ящірок та їх тісного зв'язку зі скелями або їх «замінниками» антропогенного походження (як це спостерігається у поселенні біля мосту через р. Бобрівку). Не виключене також поширення виду по скельних виходах вздовж берегів приток Тетерева у межах цієї ділянки (річки Бобрівка, Гуйва, Гнилопять). Проте більш-менш протяжні рівнинні ділянки території, позбавлені скель або кам'янистих виходів та розсіпів, є суттєвою перепорою на шляху розселення скельних ящірок, як і інші вищезгадані особливості їх стаціональних пререференцій.

Враховуючи темпи і характер розширення популяції виду в околицях с. Дениші, розселятись на нові території ці тварини можуть лише у випадку їх перенесення людиною (антропохорно). Крім того, є припущення про можливість розселення скельних ящірок хижими птахами і сорокопудам та самостійну міграцію вздовж річок, але лише на невеликі відстані до кількох кілометрів (Доценко, 2016). За весь період існування експериментальної популяції (а це майже 60 років), розселення їх відбулося, за нашими даними, на відстань, що не перевищує 10 км від вихідної точки випуску ящірок.

Рис. 10. Модель екологічної ніші інтродукованої популяції *D. armeniaca*

Висновки

Моделювання екологічної ніші вірменської скельної ящірки на основі макрокліматичних показників свідчить про те, що найбільший внесок в модель для всього ареалу виду роблять: висота над рівнем моря, середня температура найсухішого кварталу (bio 9) та опади найтеплішого кварталу (bio 18). Для пермутації виявились важливими опади найвологішого місяця (bio 13), інтенсивність сонячної радіації у березні (srad 03) та травні (srad 05).

Для інтродукованої популяції виду на Житомирщині п'ять предикторів виявились ідентичними з попередньою моделлю. При цьому рівень сонячної радіації у березні (srad 03) виявився найбільш важливим як для побудови моделі, так і для пермутації.

Більшість значущих параметрів екологічної ніші для інтродукованої популяції знаходяться в зоні нижнього песимуму, значення двох біокліматичних параметрів (мінімальна температура найхолоднішого місяця (bio 6) та опади найтеплішого кварталу (bio 18) лежать у зоні верхнього песимуму. Значення параметрів інтенсивності сонячної радіації лежать суттєво нижче їх діапазону в нативному ареалі.

Модель, побудована за всією сукупністю точок реєстрації виду,

свідчить, що поза межами нативного ареалу оптимальні для існування виду умови відсутні. Територія, де вид інтродуковано в Україні, належить до малопритатних. Проте, за даними багаторічних спостережень, популяція партеногенетичних скельних ящірок-інтродуцентів нині є стабільною, процвітаючою, багаточисельною та такою, що розширює свій ареал, заселяючи нові території. Вочевидь, сприятливі умови для її існування тут визначаються не макрокліматичними показниками, а мікрокліматичними.

Вагільність партеногенетичних видів скельних ящірок, зокрема виду *D. armeniaca*, в умовах інтродукції у Житомирській області України виявилася дещо вищою від очікуваної при заснуванні експерименту. Стало можливим незначне розширення ареалу з освоєнням нових антропогенних біотопів, придатних для існування та розмноження.

Аналіз моделі, побудованої на основі точок реєстрації виду в інтродукованій популяції, свідчить про те, що за сучасних кліматичних умов широка експансія виду в Україні не є можливою, хоча невелике розширення його ареалу цілком вірогідне. Також немає підстав прогнозувати перехід скельних ящірок у число інвазійних

видів – як на основі результатів аналізу макрокліматичних показників, що характеризують їх екологічну нішу, так і особливостей біології, а саме їх

стенотопності та зв'язку зі скельними біотопами, де вони переважно не складають конкуренції нативним видам ящірок.

Список використаної літератури

Даревский И. С., Щербак Н. Н. Аклиматизация партеногенетических ящериц на Украине. *Природа*, 1968. 5. № 3. С. 93.

Даревский И. С. Последствия несостоявшейся попытки интродукции двуполого вида скальной ящерицы *Darevskia mixta* (Méhely, 1909) (Sauria, Lacertidae) из Грузии в Житомирскую область Украины. *Вестник зоологии*, 2006. 40. № 4. С. 370.

Доценко И. Б. Состояние экспериментальной популяции кавказских скальных ящериц рода *Darevskia* в Житомирской области Украины. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 2007. 21. С. 14–19.

Доценко И. Б. Історія експерименту з акліматизації скельних ящірок роду *Darevskia* (Arribas, 1999) до каньйону у руслі річки Тетерів у Житомирській області. *Природниче краєзнавство Житомирщини — Волині: історія та сучасність*. Зб. «Велика Волинь», 2013. № 49. С. 128–135.

Доценко И. Б., Даревский И. С. О находке скальной ящерицы Даля *Darevskia dahli* (Darevsky, 1957) в составе популяции армянской скальной ящерицы *Darevskia armeniaca* (Méhely, 1909), интродуцированной на территорию Украины. *Материали Першої конференції Українського герпетологічного товариства*, 2005. С. 47 – 50.

Доценко И. Б., Мельниченко Р. К., Демидова М. И. Особенности биологии и факторы расселения партеногенетических скальных ящериц рода *Darevskia* (Reptilia, Lacertidae), интродуцированных в Житомирской области Украины. *Збірник праць Зоологічного музею*, 2016. 47. С. 41–51.

Мальшева Д. Н., Доценко И. Б. Сравнительный анализ образцов ДНК скальных ящериц *Darevskia dahli* и *D. armeniaca* из популяций Украины и Армении. *Збірник праць Зоологічного музею*, 2010. № 41. С. 122–127.

Мельниченко Р. К., Кротюк О. Л., Радіонов О. А. та ін. Біологія партеногенетичних скельних ящірок роду *Darevskia*, інтродукованих на Житомирщині. *Біологічні дослідження – 2013*: Матер. IV науково-практичної Всеукр. конф. для молодих учених та студентів (м. Житомир 16-18 квітня 2013 р.). Житомир, Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2013. С. 121–124.

Юрчук Є. С., Мельниченко Р. К. Нове поселення інтродукованої популяції партеногенетичних скельних ящірок роду *Darevskia* у Житомирській області. *Актуальні питання біологічної науки*. Матеріали V Міжнародної заочної науково-практичної конференції, м. Ніжин: НДУ імені Миколи Гоголя, 2019. С. 112 – 114.

Arakelyan M. S., Danielyan F. D., Corti C., Sindaco R. & Leviton A. E. Herpetofauna of Armenia and NagornoKarabakh. *SSAR Publications (Society for the Study of Amphibians and Reptiles)*. Salt Lake City, USA, 2011. 154 pp.

GBIF.org (Accessed: 03 November 2021) URL: <https://doi.org/10.15468/dl.z5ncms>

List of Invasive Alien Species of Union. Web-site of European Commission. URL: https://ec.europa.eu/environment/nature/invasivealien/list/index_en.htm (Accessed: 10.07.2022).

Millenium ecosystem assessment, 2005. Guide to the Millenium Assessment Reports. URL: <https://www.millenniumassessment.org/en/index.html>(Accessed: 10.07.2022).

Nekrasova O. D., Kostiusyn V. A. Current Distribution of the Introduced Rock Lizards of the *Darevskia* (Saxicola) Complex (Sauria, Lacertidae, *Darevskia*) in Zhytomyr Region (Ukraine). *Vestnik zoologii*, 2016. № 50 (3). P. 225–230.

Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Nazarenko E., Omelchenko A., Danielyan F. & Arakelyan M. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic

rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modelling. *Salamandra*, 2019. № 55 (3). 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 Journal*, 2020. 8: e56030.

Sindaco R., Venchi A., Carpaneto G. M., Bologna, M. A. The reptiles of Anatolia: a checklist and zoogeographical analysis. *Biogeographia*. 2000. Vol. XXI. P.441 – 554.

Steven J. Phillips, Miroslav Dudík, Robert E. Schapire. Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1). URL: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/ (Accessed: 03.10.2022).

The reptile database.

URL: https://reptiledatabase.reptarium.cz/species?genus=Darevskia&species=armeniaca&search_param=%28%28search%3D%27Darevskia+armeniaca%27%29%29/

WorldClim. URL: <https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html> (Accessed: 03.11.2021).

References (translated & transliterated)

Darevckiy, I. C., Shcherbak, N. N. (1968) Akklymatyzatsiya paptenohenetycheckyykh yashchepyt na Ukrayne [The acclimatization of parthenogenetic lizards in Ukraine] *Prypoda* [Nature]. 5. № 3. S. 93 [in Russian].

Darevskiy, I. S. (2006). Posledstviya nesostoiavsheisia popytki introduktsii dvupoloho vida skalnoi yashcheritsy *Darevskia mixta* (Méhely, 1909) (Sauria, Lacertidae) iz Gruzii v Zhytomyrskuju oblast Ukrainy [Consequences of the failed attempt to introduce the bisexual rock lizard *Darevskia mixta* (Méhely, 1909) (Sauria, Lacertidae) from Georgia to the Zhytomyr region of Ukraine]. *Vestnik zoologii* [Bulletin of Zoology]. 40. № 4. S. 370 [in Russian].

Dotsenko, I. B. (2007). Sostoianie eksperymentalnoi populiatsii kavkazskikh skalnykh yashcherits roda *Darevskia* v Zhytomyrskoi oblasti Ukrainy [The state of the experimental population of Caucasian rock lizards of the genus *Darevskia* in the Zhytomyr region of Ukraine]. *Naukovyi visnyk Uzhhorodskoho universytetu. Seriya Biologiya*. [Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Biology]. 21. S. 14–19 [in Russian].

Dotsenko, I. B. (2013). Istoriia eksperymentu z aklymatyzatsii skelnykh yashchirok rodu *Darevskia* (Arribas, 1999) do kanionu u rusli richky Teteriv u Zhytomyrskii oblasti [The history of the experiment on the acclimatization of rock lizards of the genus *Darevskia* (Arribas, 1999) to the canyon in the bed of the Teteriv River in the Zhytomyr region]. *Pryrodnyche kraieznavstvo Zhytomyrshchyny — Volyni: istoriia ta suchasnist*. [Nature local history of Zhytomyr region- Volynia: history and modernity]. Zb. «Velyka Volyn». 49. S. 128–135. [in Ukrainian].

Dotsenko, I. B., Darevskiy, I. S. (2005). O nakhodke skalnoi yashcherytsy *Dalia Darevskia dahli* (Darevsky, 1957) v sostave populiatsyy armianskoi skalnoi yashcherytsy *Darevskia armeniaca* (Mehely, 1909), introdutsyrovannoi na terrytoriyu Ukrainy [About finding of the rock lizard *Darevskia dahli* (Darevsky, 1957) in the population of the rock lizard *Darevskia armeniaca* (Mehely, 1909) introduced into the territory of Ukraine]. *Materialy Pershoi konferentsii Ukrainskoho herpetologichnoho tovarystva*. [Materials of the First Conference of the Ukrainian Herpetological Society]. S. 47 – 50 [in Russian].

Dotsenko, I. B., Melnychenko, R. K., Demydova, M. Y. (2016). Osobennosti byologii i factory rasseleniya paptenohenetycheskikh skalnykh yashcherits roda *Darevskia* (Reptilia, Lacertidae), intpodutsyrovannykh v Zhytomyrskoi oblasti Ukrainy [Characteristics of biology and resettlement factors of the genus *Darevskia* (Reptilia, Lacertidae) parthenogenetic rock lizards, introduced into the Zhytomyr region of Ukraine]. *Zbirnyk prats Zoolohichnoho muzeyu* [Collection of works of the Zoological Museum]. 47. S. 41–51. [in Russian].

Malysheva, D. N., Dotsenko, I. B. (2010). Sravnytelnyy analiz obraztsov DNK skalnykh yashcheryts *Darevskia dahli* y *D. armeniaca* iz populiatsyi Ukrainy s Armenyy [Comparative analysis of DNA samples of rock lizards *Darevskia dahli* and *D. armeniaca* from the

populations of Ukraine and Armenia]. *Zbirnyk prats Zoolohichnoho muzeyu* [Collection of works of the Zoological Museum]. № 41. S. 122–127 [in Russian].

Melnichenko, R. K., Krotiuk, O. L., Radionov O. A. ta in. (2013). *Biologia papterohenetychnykh skelnykh yashchirok rodu Darevskia, introdukovanykh na Zhytomyrshchyni* [Biology of parthenogenetic rock lizards of the genus *Darevskia*, introduced into the Zhytomyr region]. *Biolohichni doclidzhennia – 2013: Mater. IV naukovo-praktychnoi Vseukr. konf. dlia molodykh uchenykh ta studentiv (Zhytomyr 16-18 kvitnia 2013 p.)*. Zhytomyr, Vyd-vo ZhDU im. I. Franka. C. 121–124 [in Ukrainian].

Yurchuk, Ye. S., Melnichenko, R. K. (2019). *Nove poselennia introdukovanoi populatsii partenohenetychnykh skelnykh yashchirok rodu Darevskia u Zhytomyrskii oblasti* [The new settlement of the introduced population of parthenogenetic rock lizards of the genus *Darevskia* in Zhytomyr region]. *Aktualni pytannia biolohichnoi nauky* [Current issues of biological science]. *Materialy V Mizhnarodnoi zaochnoi naukovo-praktychnoi konferentsii*. Nizhyn: NDU imeni Mykoly Hoholia. S. 112 – 114 [in Ukrainian].

Arakelyan, M. S., Danielyan, F. D., Corti, C., Sindaco, R. & Leviton A. E. (2011). *Herpetofauna of Armenia and NagornoKarabakh. SSAR Publications (Society for the Study of Amphibians and Reptiles)*. Salt Lake City, USA, 154 pp. [in English].

GBIF.org (Accessed: 03 November 2021) URL: <https://doi.org/10.15468/dl.z5ncms> [in English].

List of Invasive Alien Species of Union. Web-site of European Commission. URL: https://ec.europa.eu/environment/nature/invasivealien/list/index_en.htm (Accessed: 10.07.2022) [in English].

Millenium ecosystem assessment, 2005. Guide to the Millenium Assessment Reports. URL: <https://www.millenniumassessment.org/en/index.html> (дата звернення: 10.07.2022) [in English].

Nekrasova, O. D. & Kostiusyn, V. A. (2016). Current Distribution of the Introduced Rock Lizards of the *Darevskia* (*Saxicola*) Complex (*Sauria*, *Lacertidae*, *Darevskia*) in Zhytomyr Region (Ukraine). *Vestnik zoologii*. № 50 (3). P. 225–230 [in English].

Petrosyan, V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Nazarenko E., Omelchenko A., Danielyan F. & Arakelyan M.. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modelling. *Salamandra*. 2019. 55 (3). P. 173– 190 [in English].

Petrosyan V. G, Osipov, F. A, Bobrov ,V. V, Dergunova, N. N, Kropachev, I. I, Danielyan, F. D & Arakelyan, M. S. (2020). 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 Journal*. 8: e56030 [in English].

Sindaco, R., Venchi, A., Carpaneto, G. M. & Bologna, M. A. (2000). The reptiles of Anatolia: a checklist and zoogeographical analysis. *Biogeographia*. Vol. XXI. P.441 – 554 [in English].

Steven, J. Phillips, Dudík, Miroslav & Schapire Robert E. (2022). Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1). URL: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/ (Accessed: 03.10.2022) [in English].

The reptile database. URL: https://reptile-database.reptarium.cz/species?genus=Darevskia&species=armeniaca&search_param=%28%28search%3D%27Darevskia+armeniaca%27%29%29/ [in English].

WorldClim. URL: <https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html> (Accessed: 03.11.2021) [in English].

Отримано: 8 червня 2022
Прийнято: 14 вересня 2022