

БОТАНИКА

УДК 581.91; 502.75; 58.009

DOI: 10.26456/vtbio433

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЕВРОПЕЙСКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ИХ ВОЗМОЖНЫМ ПОЛЕМОХОРНЫМ ПРОИСХОЖДЕНИЕМ НА ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

Е.О. Королькова^{1,2,3}, А.В. Шкурко⁴

¹Московский педагогический государственный университет, Москва

²Полистовский государственный заповедник", Псковская область,
п. Бежаницы

³Государственный заповедник «Рдейский», Новгородская область, г. Холм

⁴Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина РАН, Москва

События Великой отечественной войны на территории России коснулись не только социально-экономической сферы, но и до сих пор отражены в элементах флористического биоразнообразия Северо-Западных регионов Страны. Распространение ряда видов сосудистых растений, характерных преимущественно для Центральной Европы, часто совпадает с историческими маршрутами перемещения германских войск, что позволяет предположить их искусственный занос. Некоторые такие виды – полемохоры – встречаются лишь спорадически (*Meum athamanticum*, *Bromopsis erecta*), в то время как другие уже считаются обычным компонентом локальных флор (*Pimpinella major*, *Primula elatior*, *Cruciata glabra*). При этом вопрос аборигенности этих видов на территории России по-прежнему остается актуальным, как с исторической точки зрения, так и для понимания естественного распространения и миграций видов. В настоящей работе мы применили метод экологического моделирования распространения видов для проверки гипотезы о полемохорном происхождении *Achillea ptarmica*, *Sieglingia decumbens*, *Carex brizoides*, *Heracleum sphondylium* subsp. *sphondylium*, *Luzula campestris*, *Luzula luzuloides*, *Pimpinella major* и *Primula elatior* на Северо-Западе России. Данный метод позволил оценить степень пригодности местообитаний для этих видов в контексте экологических переменных среды и, как следствие, предположить их потенциальный ареал. В результате, полученные модели подтвердили вероятность полемохорного происхождения *Luzula campestris*, *Heracleum sphondylium* subsp. *sphondylium* и *Pimpinella major*, то время как *Achillea ptarmica*, *Luzula luzuloides*, *Primula elatior* и *Sieglingia decumbens* могут быть аборигенными видами. Безусловно, такие сложные вопросы как

актуальное распространение и история миграций видов необходимо решать не одним, а при помощи целого комплекса различных методов, однако наши результаты показывают, что экологическое моделирование ареалов может быть одним из них.

Ключевые слова: растения-полемохоры, заносные виды растений, биологическое разнообразие, центрально-европейские растения, Великая Отечественная война, *MaxEnt*, экологическое моделирование ареалов.

Введение. К полемохорам относятся виды заносных растений, проникшие на ту или иную территорию в результате военных действий. В нашей стране это виды, занесенные войсками германского блока во время Великой Отечественной войны 1941–1945 гг. Для установления «полемохорной» природы видов используется система специальных «фильтров» (Щербаков и др., 2013). В результате планомерной работы многих ботаников за последние годы список потенциально полемохорных видов расширен с восьми, упомянутых в статье А.Н. Сенникова (2012), до четырёх десятков (Решетникова и др., 2021). Наиболее тщательно в последние годы изучались места произрастания полемохоров в Центральной России, однако первые находки таких видов были сделаны в Ленинградской и соседних с ней областях.

Такие «странные» виды, очевидно европейского происхождения, находили на Северо-Западе Европейской части России начиная с 1960-х годов. Однако только в 2000-х годах А.Н. Сенников, долгое время работающий в Финляндии, нашёл публикации Пану Маннеркорпи, и сопоставил находки европейских видов в Ленинградской области с его гипотезой о военном заносе чужеродных растений. Сенников (2012) писал: «Впервые странные находки невиданных на Северо-Западе Европейской России растений, естественный ареал которых охватывает преимущественно Альпы и Карпаты, привлекли внимание эстонского ботаника Адо Хааре в 1965 году, но лишь на 13 лет позднее он опубликовал небольшую заметку об этих находках и постулировал, что необычные находки являются реликтами позднего плейстоцена. Места концентрации этих «реликтов» он назвал «чудо-полянами»». И до сих пор Г.Ю. Конечная с коллегами регулярно находят центрально-европейские виды растений в Северо-Западном регионе России, в частности – в Псковской области (Ефимов, Конечная, 2018). Однако до сих пор не существует даже предварительного списка растений-полемохоров для этой территории.

Ведя систематическую работу по выявлению разнообразия сосудистых растений Полистовского (Псковская область) и Рдейского (Новгородская область) заповедников и их окрестностей, мы неоднократно находили центрально-европейские виды растений:

Heracleum sphondylium L., *Pimpinella major* (L.) Huds. В Центральной России их полемохорное происхождение подтверждается при использовании традиционных «фильтров» (Щербаков и др., 2013). Также на территории наших исследований произрастают виды, полемохорное происхождение которых и на территории Центральной России вызывает сомнение: например, *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin (= *Avenella flexuosa* (L.) Drejer). Ранее нами уже было выполнено биоклиматическое моделирование, которое показало, что условия на территории Средней России являются подходящими для естественного произрастания этого вида (Korolkova, Vasilkov, 2019). В то время как, в этой же работе ряд местонахождений для вида *Carex brizoides* L. оказались за пределами восточной границы предсказанного распространения, охватывающего только северо-западные регионы России, что говорит в пользу её полемохорного происхождения. Однако для ряда других, предположительно полемохорных, видов подобных исследований еще не проводилось.

Цель настоящей работы — выявление потенциального распространения восьми видов растений-полемохоров и выявление границ «оптимума» их местообитаний, для определения вероятности их естественного распространения на территории России.

Материалы и методы. Для определения потенциального распространения исследуемых видов мы выполнили экологическое моделирование их ареалов методом максимальной энтропии в программе MaxEnt v3.4.4 (Phillips et al., 2006; Phillips, Dudík, 2008). Данный метод позволяет оценить взаимосвязи фактического присутствия вида (точки присутствия, ТП) и характеристик среды (экологических переменных) в данном месте, и на основании этого рассчитать степени пригодности других местообитаний для этого вида. Результат представляет собой модель потенциальной экологической ниши вида в контексте исследуемых переменных среды, спроецированную на географическое пространство (Franklin, 1995; Austin, 2002; Elith et al., 2011) т.е. потенциальный ареал вида. В данной работе мы также определили порог «оптимума» пригодности для каждого вида соответствующий порогу максимальной суммы чувствительности (sensitivity) и специфичности (specificity) модели (maximum of the true skill statistic, MaxTSS; Allouche et al., 2006; Liu et al., 2011).

Данные о распространении видов были получены из Глобальной информационной системы о биоразнообразии (GBIF, www.gbif.org). Во избежание искажения результатов моделирования из-за неоднородности активности коллекторов, полученные точки присутствия были прорежены при помощи координатной сетки со стороной ячейки 30 км в

программе QGIS 3.16.1. В результате для моделирования было использовано 396 ТП *Achillea ptarmica* L., 155 – *C. brizoides*, 138 – *H. sphondylium* subsp. *sphondylium*, 453 – *Luzula campestris* (L.) DC, 299 – *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilmott, 263 – *P. major*, 270 – *Primula elatior* Hill. Также мы использовали 392 ТП аборигенного вида *Sieglingia decumbens* (L.) Bernh (= *Danthonia decumbens* (L.) DC.) для сравнения результатов его моделирования с предполагаемыми полемохорами. В качестве переменных окружающей среды были выбраны семь биоклиматических слоев CHELSA 2.1 (Karger et al., 2017), пять слоев, характеризующих растительный покров (global consensus landcover classes, Tuanmu et al. 2014) и один слой среднего значения кислотности почв на глубине 15–30 см (Poggio et al., 2021). Из них было скомпилировано два набора переменных среды, состоящие только из слоев пространственно не коррелирующих между собой (коэффициент корреляции Спирмена < 0.7). Список используемых переменных и их описание приведено в таблице 1. Во избежание искажения результатов, связанных с плоскостной проекцией исходных растровых слоев и недостаточной точностью координат ряда ТП (погрешность > 1 км), слои были перепроецированы в коническую координатную систему EPSG:3576 – WGS 84 / North Pole LAEA Russia и усреднены до географического разрешения пикселя в 9 км².

Моделирование было произведено в три этапа. В ходе первого этапа моделирования был применен метод географически структурированной трехкратной кросс-валидации (3-fold cross-validation, spatial jackknifing; Shcheglovitova, Anderson, 2013; Radosavljevic, Anderson, 2014) реализованный в пакете SDMtoolbox 2.4 (Brown, 2014; Brown et al., 2017) для ArcGis, в ходе которого были протестированы различные комбинации наборов переменных среды и параметров моделирования (методы преобразования переменных и β -множитель регуляризации; Merow et al., 2013). Результирующие модели были ранжированы согласно показателям их качества, таких как ошибка оmissии и площадь под ROC-кривой (AUC, area under receiver operating characteristic (ROC) curve, Araújo et al., 2005). Параметры первых 10 моделей с наилучшими показателями качества затем были использованы для второго этапа моделирования, в ходе которого, каждая модель была выполнена в самостоятельном приложении MaxEnt v3.4.4 в 30-ти итерациях бутстрэппинга (где 75% ТП использовались для тренировки модели, а 15% – для тестирования) с использованием 10000 фоновых точек. Полученные модели оценивались по показателям качества AUC и индекса Boyce (Hirzel et al., 2006). Параметры модели с наивысшими значениями двух показателей затем были использованы для третьего – финального этапа моделирования, в результате которого

после 100 итераций бутстрэппинга была получена окончательная модель распространения вида. Финальные модели представляют собой растровые слои (карты распространения) с градиентной цветовой заливкой отражающей расчетную пригодность местообитаний для вида по дважды логарифмической шкале (cloglog).

Таблица 1

Перечень и описание слоев переменных среды, используемых для экологического моделирования ареалов. Коэффициенты 1 и 2 после сокращений указывают присутствие переменной в соответствующем наборе, как описано в разделе «материалы и методы»

| Биоклиматические переменные CHELSA 2.1 | | | |
|--|--|---|--|
| Сокращение | Название слоя | Описание | Единицы |
| bio1 ^{1,2} | среднегодовая температура воздуха | средняя дневная температура воздуха, усреднённая за 1 год | °C |
| bio2 ^{1,2} | диапазон среднесуточных температур воздуха | среднесуточный диапазон температур, усредненный за 1 год | °C |
| bio7 ^{1,2} | годовой диапазон температур воздуха | разница между максимальной температурой самого теплого месяца и минимальной температурой самого холодного месяца | °C |
| bio12 ¹ | среднегодовое количество осадков | общее количество осадков за 1 год | kg m ⁻² year ⁻¹ |
| bio15 ^{1,2} | сезонность осадков | коэффициент вариации - стандартное отклонение месячного количества осадков, выраженное в процентах от среднего значения этих оценок (т.е. среднегодового значения). | kg m ⁻² |
| bio18 ² | среднемесячное количество осадков самого тёплого квартала | самый тёплый квартал года (с точностью до ближайшего месяца). | kg m ⁻² month ⁻¹ |
| bio19 ² | среднемесячное количество осадков в самом холодного квартала | самый холодный квартал года (с точностью до ближайшего месяца). | kg m ⁻² month ⁻¹ |
| Растительный покров (Global consensus landcover classes) | | | |
| Name | Description | | Units |
| cl1 ^{1,2} | вечнозеленые/листопадные хвойные деревья | | % |
| cl3 ^{1,2} | листопадные широколиственные деревья | | % |
| cl4 ^{1,2} | смешанные/другие леса (включая мелколиственные) | | % |
| cl5 ^{1,2} | кустарники | | % |
| cl6 ^{1,2} | травянистая растительность | | % |
| pH почвы(Soil grids, ISRIC Soil Data hub) | | | |
| pH_15-30 ^{1,2} | pH почвы на глубине 15-30 см | | pHx10 |

Результаты и обсуждение. Все полученные модели согласно статистикам AUC и Boyce показывают хорошее качество предсказания (>0.85; Araújo et al., 2005; Hirzel et al., 2006) и совпадают с фактическим присутствием видов. При этом ведущими факторами среды (т.е. переменные, внесшие наибольший вклад в модель распространения

вида) для большинства исследуемых видов являются в первую очередь низкие показатели годовых перепадов температур и количества осадков, а также сравнительно большие количества среднегодовых осадков. Это, в целом, характерно для сравнительно мягкого климата стран зарубежной Европы в сравнении с центральной и восточной частью Европейской России. Однако некоторые виды также показывают не меньшую зависимость от сопутствующего «типа» растительного покрова и/или кислотности почв, как будет рассмотрено отдельно для каждого вида далее.

Carex brizoides (рис. 1). В России зона «оптимальной» пригодности местообитаний для вида затрагивает Псковскую, Смоленскую и Брянскую области. Возможно здесь восточная граница естественного ареала вида, но дальнейшее его распространение на восток естественным путём маловероятно. Ведущими факторами распространения вида согласно модели является относительно высокие среднегодовыми температуры (bio1), повышенная кислотность почв и высокое участие древесной растительности (в частности смешанных лесов, cl4) при минимальном участии кустарников (cl5).

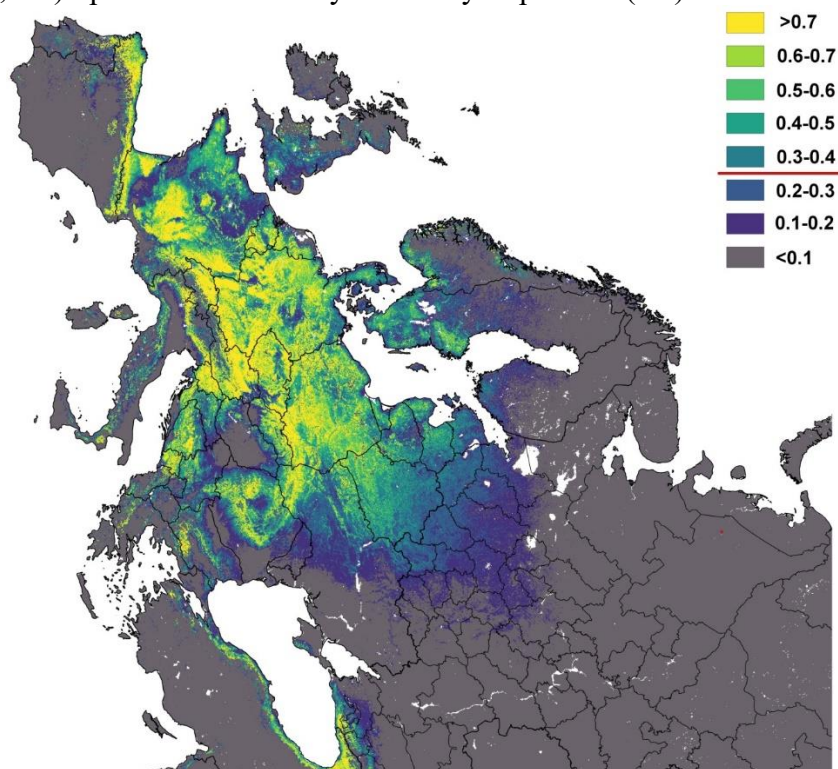


Рис. 1. Модель потенциального распространения *Carex brizoides* в Европе. Цветная шкала отражает расчетную пригодность местообитаний для вида от 0 до 1; красная линия обозначает границу «оптимальных» условий

Данный вид может иметь не только военное, но и «усадебное» происхождение, поскольку в начале XX века газоны засеивали травосмесями, привезенными из Европы. В целом, данная модель совпадает и с результатами предыдущего моделирования вида (Korolkova, Vasilkov, 2019), и литературными данными. Так, например, в ряде районов Брянской области вид, предполагается как аборигенный (Решетникова и др., 2021), однако его присутствие в областях восточнее, может быть связано, скорее, с искусственным заносом.

Heracleum sphondylium subsp. *sphondylium* (рис. 2). В России зона «оптимума» для вида достигает Псковской и частично Тверской области. Согласно модели в этих регионах самый восточный край потенциального ареала вида, и его распространение далее на восток естественным путём маловероятно. При этом ведущими факторами распространения, согласно модели, являются в первую очередь низкие перепады температур в течение года (bio7), а также большое количество среднегодовых осадков (bio12) и их сравнительно низкая сезонность (bio15).

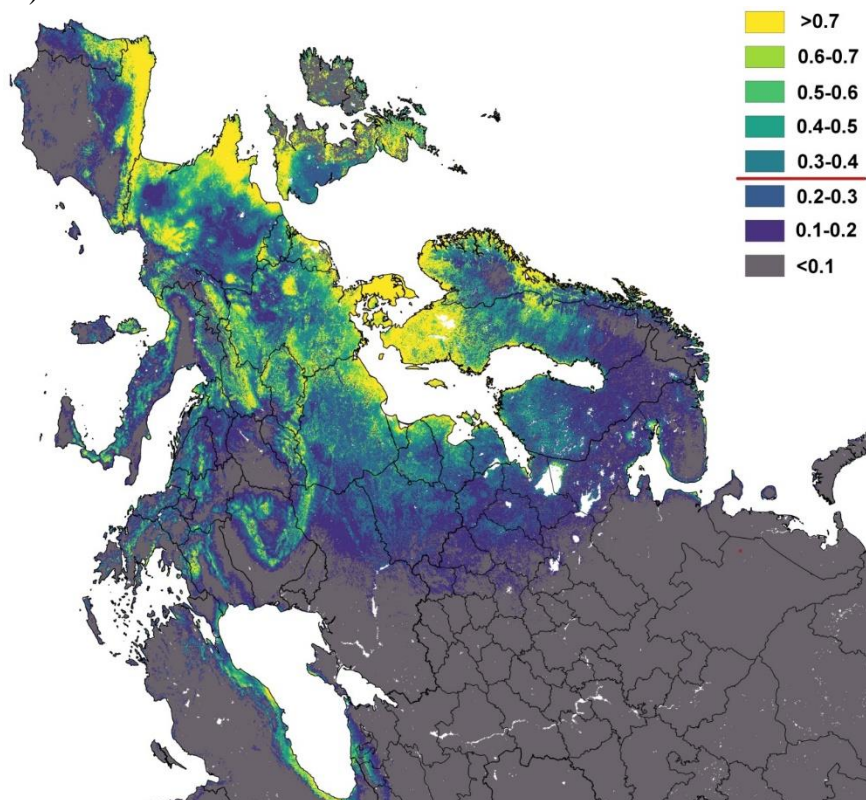


Рис. 2. Модель потенциального распространения *Heracleum sphondylium* subsp. *sphondylium* в Европе. Цветная шкала отражает расчетную пригодность местообитания вида от 0 до 1; красная линия обозначает границу «оптимальных» условий

Один из наиболее адаптировавшихся полемохорных видов, который хорошо чувствует себя на лугах, обочинах дорог и лесных опушках. Чаще всего обнаруживается вместе с *P. major*, и во многих случаях только эти два вида способны конкурировать с аборигенными видами лугового разнотравья. *Heracleum sphondylium* subsp. *sphondylium* долгое время сохраняется в местах заноса, и, вероятно, способен распространяться из них далее уже естественным путём. Так, в Тверской области вид достаточно широко распространен (Нотов и др., 2023) и встречается в различных фитоценозах (Нотов и др., 2022a). Выявление путей заноса *H. sphondylium* subsp. *sphondylium* требуют дальнейших исследований, однако данные о распространения этого вида в Псковской и Новгородской областях говорят о его полемохорном происхождении (Королькова, неопубликованные данные). По результатам моделирования, прерывистость зоны «оптимума» и пограничные значения степени пригодности местообитаний в этих регионах так же свидетельствуют скорее в пользу «полемохорности» вида.

Pimpinella major (Рис. 3). В России зона оптимума пригодности местообитания вида включает Псковскую область и частично Ленинградскую, Тверскую и Смоленскую области. Здесь может быть восточная граница естественного ареала вида, однако дальнейшее его распространение на восток естественным путём маловероятно.

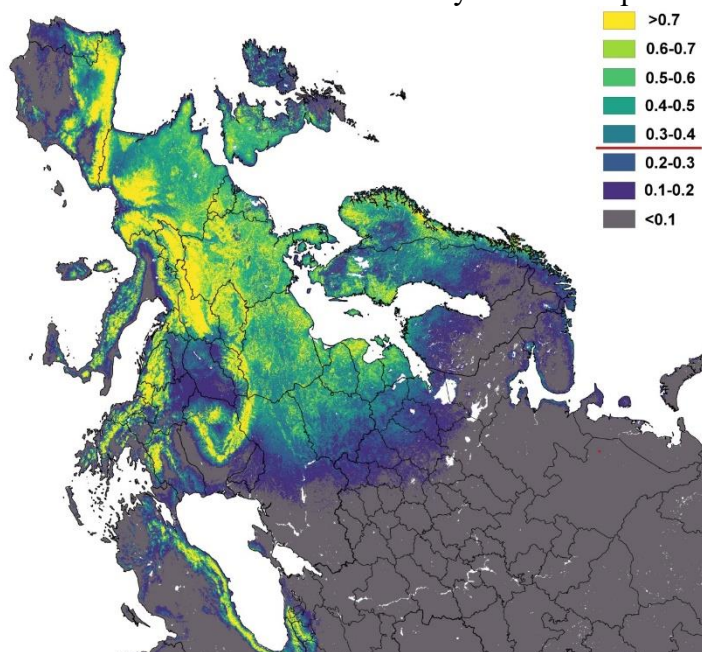


Рис. 3. Модель потенциального распространения *Pimpinella major* в Европе.
Цветная шкала отражает расчетную пригодность местообитания вида от 0 до 1;
красная линия обозначает границу «оптимальных» условий

Ведущими фактором распространения, согласно модели, являются сравнительно низкие значения среднегодовых температур (bio1) и перепадов температур в течение года (bio7).

Может иметь как военное, так и «усадебное» происхождение (Решетникова и др., 2021). В целом, демонстрирует те же тенденции распространения и экологические предпочтения, что и *H. sphondylium* subsp. *sphondylium*. В Тверской области *P. major* встречается во всевозможных растительных сообществах, демонстрируя широкую эколого-фитоценотическую амплитуду (Нотов и др., 2022б). Часто формирует вместе с другими полемохорными видами фитоценозы, сходные с луговыми сообществами Центральной Европы (Нотов и др., 2020), что вместе с полученными данными моделирования говорит скорее в пользу полемохорного происхождения данного вида на территории России.

Luzula luzuloides (рис. 4). В России зона оптимума вида охватывает Псковскую, Тверскую и частично Ленинградскую и Смоленскую области, одновременно показывая достаточно высокие значения степени пригодности. Согласно модели, в этих регионах вид с большой вероятностью является аборигенным. При этом одним из ведущих факторов его распространения, является диапазон перепадов температур в течение года (bio7), значения которого выше, чем

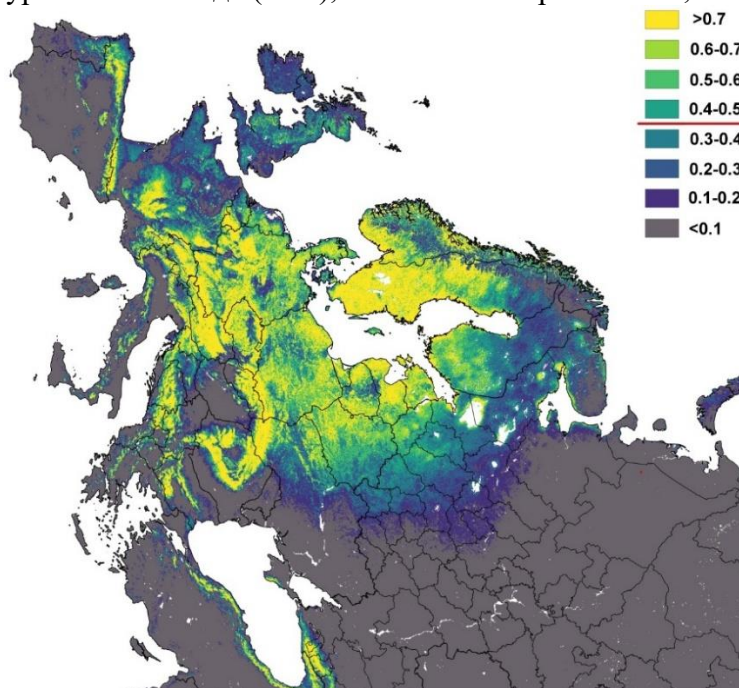


Рис. 4. Модель потенциального распространения *Luzula luzuloides* в Европе.

Цветная шкала отражает расчетную пригодность местообитания вида от 0 до 1;
красная линия обозначает границу «оптимальных» условий

выявленные для других центрально-европейских видов рассмотренных нами ранее. Так же для *L. luzuloides* показана предрасположенность к более низким значениям среднегодовых температур (bio1). К другим факторам, характеризующим полученную модель, относятся сравнительно низкий процент участия кустарников в структуре растительного покрова (cl5) и повышенная кислотность почв.

По данным Н.М. Решетниковой (2021) может сохраняться в парках, а также входил в состав травосмесей, которыми зимой и весной 1943 года немецкие войска маскировали фортификационные сооружения на господствующих высотах в Калужской области (Решетникова и др., 2020). Наша модель предполагает высокую вероятность распространения вида на северо-западе России естественным путём, что, однако, не исключает и его искусственный занос в регионы далее на восток. Тем не менее, для установления истории и источников миграции данного вида требуются дополнительные исследования.

Luzula campestris (рис. 5). В России восточная граница зоны «оптимума» пригодности местообитания затрагивает только частично Псковскую область и дальнейшее его распространение на восток естественным путём крайне маловероятно. Основными факторами, характеризующими модель распространения вида, являются относительно высокие показатели среднегодовой температуры (bio1) и ее сравнительно низкие перепады в течение года (bio7) при относительно высоком уровне среднегодовых осадков (bio12).

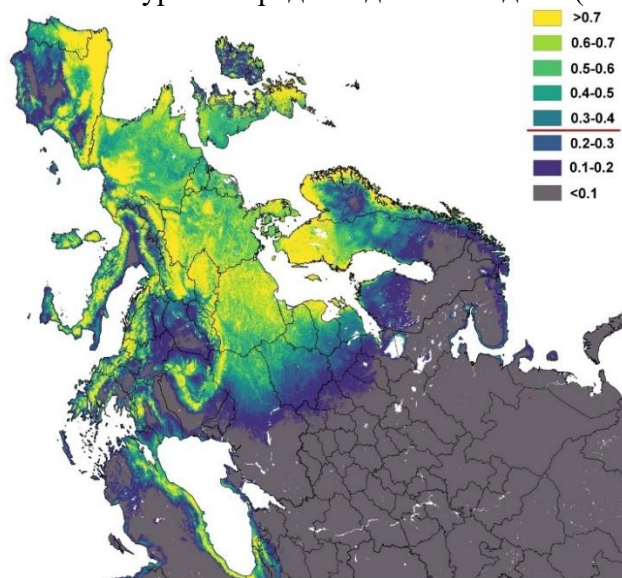


Рис. 5. Модель потенциального распространения *Luzula campestris* в Европе.

Цветная шкала отражает расчетную пригодность местообитания вида от 0 до 1;
красная линия обозначает границу «оптимальных» условий

Вид предлагается к включению в Красную книгу Псковской области как редкий, численность которого уменьшается в связи с зарастанием лугов (Конечная Г.Ю., устное сообщение). В 2020 году *L. campestris* была обнаружена в Калужской области на поляне в березняке вблизи перевалочного пункта у ж/д и полевого аэродрома германских войск (Решетникова и др., 2021). Согласно результатам моделирования, крайне низкие значения пригодности местообитаний так же указывают на то, что присутствие *L. campestris* в Псковской и Ленинградской области вероятнее всего связаны искусственным заносом.

Primula elatior (рис. 6). В России зона «оптимума» пригодности местообитания вида охватывает Псковскую, Новгородскую, Тверскую и частично Ленинградскую и Смоленскую области. Ведущими факторами, характеризующими модель, являются относительно низкие значения перепадов температур в течение года (bio7) при относительно высоких показателях среднегодовых температур (bio1) и количества осадков (bio12), а так же повышенная кислотность почв. Несмотря на эти факторы, схожие с другими видами, являющимися с большой вероятностью полемохорами, относительно высокие показатели вероятности присутствия *P. elatior* говорят скорее в пользу его естественного распространения на северо-западе России.

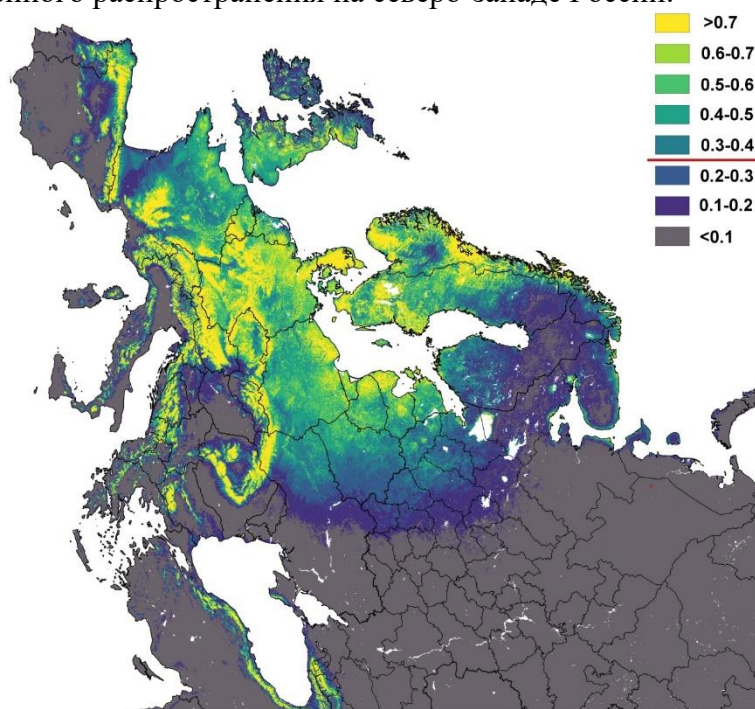


Рис. 6. Модель потенциального распространения *Primula elatior* в Европе. Цветная шкала отражает расчетную пригодность местообитания вида от 0 до 1; красная линия обозначает границу «оптимальных» условий

Вид включен во многие региональные списки редких и охраняемых растений, например, в Красные книги Псковской (2014) и Новгородской (2015) областей. Другие наши наблюдения (Королькова, неопубликованные данные) свидетельствуют скорее в пользу его полемохорного происхождения в окрестностях Локни и Холма. Однако, результаты моделирования *P. elatior* позволяют предположить, что северо-западные регионы России могут входить в естественный ареал обитания вида, а редкая встречаемость может быть связана скорее с текущим сокращением его местообитаний по тем или иным причинам. Данные противоречия показывают, что вопросы, связанные с распространением и историей миграций *P. elatior* остро нуждается в ряде дополнительных исследований, в т.ч. с применением популяционно-генетических методов.

Achillea ptarmica (рис. 7). В России зона «оптимума» пригодности местообитания вида достигает Московской и Ярославской областей, и в западных регионах вид с большой вероятностью является аборигенным. Ведущими факторами распространения, согласно модели, являются сравнительно небольшие показатели сезонности осадков (bio7, Таб. 1) при большом количестве осадков в летние месяцы (bio18), а также высокое участие хвойных пород деревьев в растительном покрове (c11) и повышенная кислотность почв.

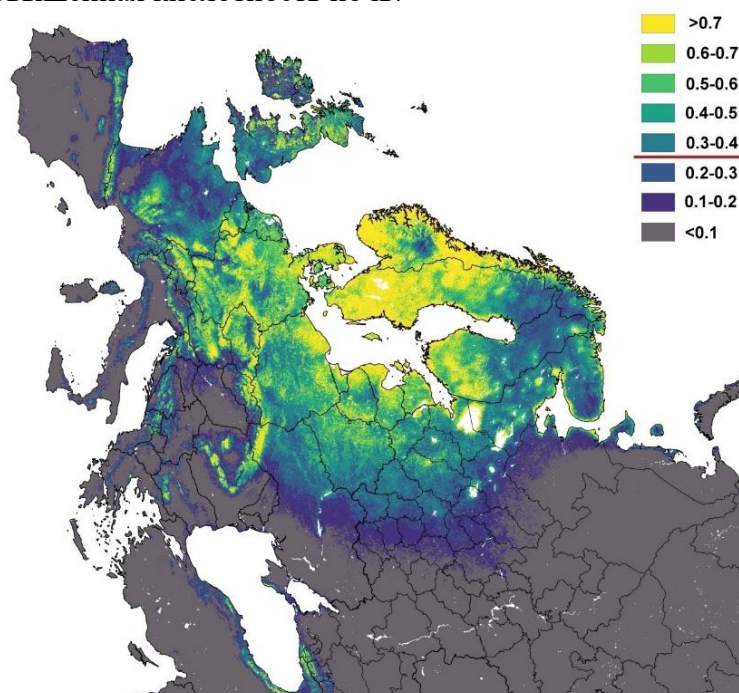


Рис. 7. Модель потенциального распространения *Achillea ptarmica* в Европе. Цветная шкала отражает расчетную пригодность местообитания вида от 0 до 1; красная линия обозначает границу «оптимальных» условий

Полученная модель вполне согласуется с литературными данными о естественном нахождении *A. ptarmica* как в северо-западных, так и в ряде центральных регионов России (Решетникова и др., 2021).

Sieglingia decumbens (= *Danthonia decumbens* (L.) DC.; Рис. 8). В России предсказанная зона оптимума вида охватывает Псковскую, Новгородскую, Тверскую, Ленинградскую и Смоленскую области. Ведущими факторами, характеризующими модель, являются в первую очередь среднегодовые перепады температур (bio7), абсолютные показатели среднегодовой температуры (bio1) и количества осадков (bio12), а так же повышенная кислотность почв.

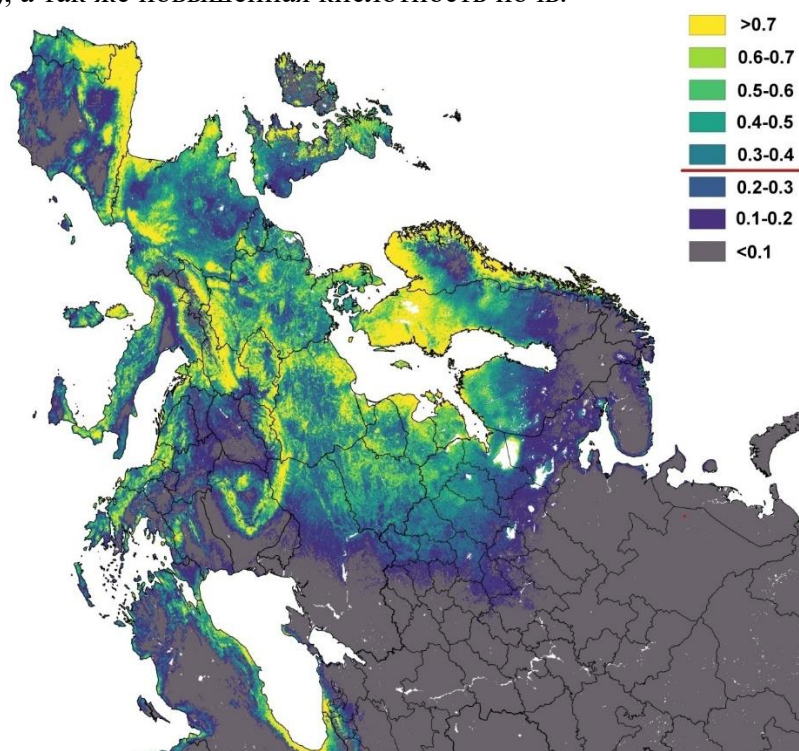


Рис. 8. Модель потенциального распространения *Sieglingia decumbens* в Европе. Цветная шкала отражает расчетную пригодность местообитания вида от 0 до 1; красная линия обозначает границу «оптимальных» условий

Мы не относим данный вид к полемохором и использовали его для сравнения с другими исследуемыми видами. Однако, есть предположения, что его «аборигенность» может оказаться ложной, поскольку с начала XX века *S. decumbens* активно использовалась в газонных травосмесях (Решетникова и др., 2021). Примечательно, что потенциальный ареал распространения вида, равно как и относительно высокие показатели степени пригодности в северо-западных регионах России, схожи с таковыми у *A. ptarmica*, *L. luzuloides* и *P. elatior*, что

позволяет подвергнуть сомнению их статус как полемохоронных видов на данных территориях.

Результаты проведенного моделирования отражают общие закономерности распространения исследуемых видов, но исключительно в контексте выбранных переменных среды. Более того, в рамках данного исследования мы использовали данные, усреднённые на площади в 9км², и не учитывали локальные факторы местообитаний (топографические характеристики, локальные выходы грунтовых вод, антропогенное влияние и т.д.), которые, могут в определенной степени нивелировать влияние глобальных показателей климатических факторов. Как следствие, влияние таких локальных факторов может способствовать произрастанию вида за пределами рассчитанной нами зоны «оптимума». Другой причиной несоответствия рассчитанного и фактического/ожидаемого присутствия видов, особенно полемохоров и «усадебных» видов, может быть использование растений (с целью озеленения или как кормового объекта) подвергшихся случайному или намеренному селективному отбору на устойчивость и продуктивность и, как следствие, способных отличаться от диких предков экологически. Однако, как и упоминалось ранее, моделирование ареалов лишь один из множества подходов, необходимых для решения рассматриваемых вопросов о распространении и миграции видов. Так, например, еще одной причиной несоответствия предполагаемого и/или фактического распространения вида и полученной модели может быть признаком наличия подвидов или настоящих скрытых видов (cryptic species; Bickford et al., 2007), значимо дивергировавших генетически (и физиологически) под давлением факторов окружающей среды, но плохо или вовсе не отличающихся морфологически по традиционным признакам. В рамках данного исследования, мы предполагаем, что находки исследуемых видов на границе (или за пределами) рассчитанных «оптимальных» условий окружающей среды и относительно невысокие значения пригодности местообитания, может означать меньшую вероятность их естественной миграции, однако вовсе не указывает на невозможность их присутствия. Согласно этому, мы рассматриваем полученные результаты моделирования *L. campestris*, *H. sphondylium* subsp. *sphondylium* и *P. major* как подтверждение теории их полемохорного происхождения.

Обратная ситуация наблюдается в случае *P. elatior*, для которой согласно результатам моделирования на изучаемой территории предсказаны относительно высокие значения пригодности местообитания и потенциальный ареал, схожие с таковыми, полученными для аборигенного вида *S. decumbens*. Согласно этому *P. elatior* так же можно рассматривать как аборигенный вид, однако

частота его встречаемости и некоторые другие данные противоречат этому выводу. Одна из причин такого несоответствия может крыться в наличии барьеров распространения вида (конкуренция, опылители, антропогенное влияние и т.д.) и/или лимитирующих факторов среды, не учитываемых моделью. Другой причиной может быть несоответствие данных о находках и используемых переменных среды, во временных масштабах. В первую очередь это касается биоклиматических данных, рассчитанных и усреднённых за период с 1981 по 2010 год (Karger et al., 2017), что особенно важно учитывать в контексте стремительных глобальных изменений климата (Bellard et al., 2012; Antao et al., 2020). Наравне с прогрессирующим антропогенным давлением, данная причина должна быть рассмотрена особенно пристально, поскольку ее подтверждение может означать сокращение естественных местообитаний, как и для рассматриваемого вида, так и для ряда других.

Список литературы

- Ефимов П.Г., Конечная Г.Ю. 2018. Конспект флоры Псковской области (сосудистые растения). М.: Товарищество научных изданий КМК. 471 с.
- Жукова Л.А. 1980. Луговик извилистый // Биологическая флора Московской области. М., С. 46–57.
- Красная книга Новгородской области. 2015. Санкт-Петербург. 480 с.
- Красная книга Псковской области. 2014. Псков. 544 с.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Иванова С.А. 2020. Сукцессионная динамика фитоценозов с участием полемохоров // Полевой журнал биолога. Т. 2. № 4. С. 260—271.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А., Мидоренко Д.А. 2022а. Динамика фитоценозов с участием полемохоров в окрестностях поселка Мончалово (Тверская область) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(68). С. 100-119.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Петухова Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А. 2022б. Особенности натурализации некоторых полемохоров в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1(65). С. 141-163.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В., Андреева Е.А. 2023. Полемохоры в экосистемах района боевых действий Погорелого-Городищенской операции // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1(69). С. 250-275.
- Решетникова Н.М., Щербаков А.В., Королькова Е.О. 2020. Три участка военной истории — растения-полемохоры Калужской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(60). С. 106-132.
- Решетникова Н.М., Нотов А.А., Майоров С.Р., Щербаков А.В. 2021. Великая Отечественная война как фактор флорогенеза: результаты поиска полемохоров в Центральной России // Журн. общ.биологии. Т. 82. № 4. С. 297-317.

- Сенников А.Н. 2012. Горькая память земли: Растения-полемохоры в Восточной Фенноскандии и Северо-Западной России // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: материалы IV Междунар. науч. конф. Ижевск. С. 182-185.
- Щербаков А.В., Киселева Л.Л., Панасенко Н.Н., Решетникова Н.М. 2013. Растения — живые следы пребывания группы армий «Центр» на русской земле // Флора и растительность Центрального Черноземья — 2013: материалы межрегиональной научной конференции (г. Курск, 6 апреля, 2103). Курск. С. 198-202.
- Allouche O., Tsoar A., Kadmon R. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS) // *Journal of Applied Ecology*. V. 43. P. 1223-1232
- Araújo M.B., Pearson R.G., Thuiller W., Erhard M. 2005. Validation of species-climate impact models under climate change // *Glob. Change Biol.* V. 11. № 9. P. 1504-1513.
- Antão L.H., Bates A.E., Blowes S.A., Waldock C., Supp S.R., Magurran A.E., Schipper A.M. 2020. Temperature-related biodiversity change across temperate marine and terrestrial systems//*Nature ecology & evolution*.V. 4. P. 927-933.<https://doi.org/10.1038/s41559-020-1185-7>
- Austin M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling // *Ecological modelling*. V. 157(2-3). P. 101-118. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00205-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00205-3)
- Bellard C., Bertelsmeier, C., Leadley P., Thuiller W., Courchamp F. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology letters*. V. 15(4). P. 365-377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Bickford D., Lohman D. J., Sodhi N.S., Ng P. K., Meier R., Winker K., Das I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation // *Trends in ecology & evolution*. V. 22(3). P. 148-155.
- Brown J.L. 2014. SDM toolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 5(7). P. 694-700. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12200>
- Brown J.L., Bennett J.R., French C.M. 2017. SDMtoolbox 2.0: the next generation Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses // *PeerJ*, 5, e4095. <https://doi.org/10.7717/peerj.4095>
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudik M., Chee Y. E., & Yates C.J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // *Diversity and distributions*. V. 17(1). P. 43-57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Franklin J. 1995. Predictive vegetation mapping: geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients // *Progress in physical geography* V. 19(4). P. 474-499. <https://doi.org/10.1177/030913339501900403>
- Hirzel A. H., Le Lay G., Helfer V., Randin C., Guisan A. 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences // *Ecological modelling*. V. 199(2). P. 142-152.<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.05.017>
- Karger D.N., Conrad O., Böhner J., Kawohl T., Kreft H., Soria-Auza R.W.,

- Zimmermann N.E., Linder P., Kessler M. 2017. Climatologies at high resolution for the Earth land surface areas // *Scientific Data*. 4 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- Korolkova E.O., Vasilkov Ya.E. 2019. Bioclimatic modeling of *Avenella flexuosa* (L.) Drejer distribution in connection with its possible polemochoral origin on the territory of Central Russia // *Environment and Human: Ecological Studies*. Vol. 9.No. 4.P. 414-425.
- Liu C., White M., Newell G. 2011. Measuring and comparing the accuracy of 555 species distribution models with presence-absence data // *Ecography*. V. 34. P. 232-243
- Merow C., Smith M.J., Silander Jr.J.A. 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter // *Ecography*. V. 36(10). P. 1058-1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- Phillips S.J., Dudik, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. V. 31(2). P. 161-175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
- Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*. V. 190(3-4). P. 231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Poggio L., de Sousa L.M., Batjes N.H., Heuvelink G.B.M., Kempen B., Ribeiro E., Rossiter D. 2021. SoilGrids 2.0: producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty, *SOIL*, 7, 217–240, <https://doi.org/10.5194/soil-7-217-2021>.
- Radosavljevic A., Anderson R.P. 2014. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation // *Journal of biogeography*. V. 41(4). P. 629-643. <https://doi.org/10.1111/jbi.12227>
- Shcheglovitova M., Anderson R.P. 2013. Estimating optimal complexity for ecological niche models: a jackknife approach for species with small sample sizes // *Ecological Modelling*. V. 269. P. 9-17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.08.011>
- Tuanmu M.-N., Jetz W. 2014. A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modeling // *Global Ecology and Biogeography*. V. 23(9). P. 1031-1045. Data available on-line at <http://www.earthenv.org/>.

SPECIES DISTRIBUTION MODELING OF CENTRAL EUROPEAN VASCULAR PLANT SPECIES FOR ASSESSING THEIR POSSIBLE POLEMOCHOROUS ORIGIN IN NORTH-WESTERN RUSSIA

E.O. Korolkova^{1,2,3}, A.V. Shkurko⁴

¹Moscow Pedagogical State University, Moscow

²Polistovsky National Nature Reserve, Bezhanitsy settlement, Pskov region

³Rdeisky National Nature Reserve, Holm, Novgorod region

⁴Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Moscow

The events of The Second World War in Russia have affected not only the social-economic sphere but also have left the footprints on the elements of plant biodiversity in the North-Western regions of the country. The distribution of several vascular plant species that are typical for the Central Europe often follows the historical routes taken by German troops across North-Western part of Russia, suggesting that their presence there may have been caused by human activity. Some of these species (known as polemochores) have been found only sporadically (*Meum athamanticum*, *Bromopsis erecta*), while the others have become an integral part of the local flora (*Pimpinella major* and *Primula elatior*). However, the origin of these species in Russia is still a matter of debate, both in terms of history and in terms of understanding their natural distribution and migration patterns. In the current study, we implemented the species distribution modeling to test the hypothesis of polemochores origin for *Achillea ptarmica*, *Sieglingia decumbens*, *Carex brizoides*, *Heracleum sphondylium* subsp. *sphondylium*, *Luzula campestris*, *Luzula luzuloides*, *Pimpinella major* and *Primula elatior* in northwestern Russia. This method allows to evaluate the degree of habitat suitability for these species according to considered environmental factors and, consequently, to predict their potential areal. The resulting models supported the possibility of polemochorous origin for *Luzula campestris*, *Heracleum sphondylium* subsp. *sphondylium* and *Pimpinella major*, while *Achillea ptarmica*, *Luzula luzuloides*, *Primula elatior* and *Sieglingia decumbens* seemed to be rather native species. Although solving complex issues such as the actual distribution and migration patterns of species requires the implementation of more than one approach, our results suggest that the species distribution modeling is a valuable tool.

Keywords: polemochores plants, adventive plants, biodiversity, Central European vascular plants, The Second World War, MaxEnt, species distribution modeling.

Об авторах:

КОРОЛЬКОВА Екатерина Олеговна – доцент, кандидат биологических наук, лаборант кафедры ботаники, Московский педагогический государственный университет, 119435, Москва, ул. Малая Пироговская, дом 1, строение 1, научный сотрудник, ФГБУ "Полистовский государственный заповедник", 182840, Псковская область, п. Бежаницы, ул. Советская, 9Б, ФГБУ «Государственный заповедник «Рдейский», 175271, Новгородская область, г. Холм, ул. В. Челпанова, 27, e-mail: korol-k@mail.ru.

ШКУРКО Анна Валентиновна – младший научный сотрудник, Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина РАН, 127276, Москва, Ботаническая ул., д. 4, e-mail: shen-ku@bk.ru.

Королькова Е.О. Экологическое моделирование распространения центральноевропейских видов сосудистых растений в связи с их возможным полемохорным происхождением на территории Северо-Запада России / Е.О. Королькова, А.В. Шкурко // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 4(80). С. 102–120.

Дата поступления рукописи в редакцию: 06.06.25

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25