

## МОДЕЛИРОВАНИЕ СКОРОСТИ УВЕЛИЧЕНИЯ ПЛОЩАДИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN. И *HERACLEUM MANTEGAZZIANUM* SOMMIER & LEVIER

©2023 Далькэ И.В.\*, Чадин И.Ф.\*\*

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук,  
Сыктывкар, 167982, Россия  
e-mail: \*dalke@ib.komisc.ru; \*\*chadin@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 27.03.2023. После доработки 21.07.2023. Принята к публикации 02.08.2023

На основе разработанной агент-ориентированной модели и эмпирических данных доказана значимость анемохории для переноса мерикарпиев гигантских борщевиков на дальние дистанции (до 55 м от материнского растения). Использование клеточного автомата для моделирования роста площади ценопопуляций растений позволило выявить влияние погодных условий, численности и пространственного распределения растений борщевика в период начала вторжения на скорость инвазии. Верификация результатов работы клеточного автомата на основе спутниковых снимков и полевых наблюдений показала значимый уровень соответствия теоретических расчётов и наблюдаемых результатов. Определены параметры логистических функций, описывающих изменение площади ценопопуляций гигантских инвазионных борщевиков. Ретроспективный анализ спутниковых изображений модельных участков, начиная с 1990-х гг., показал ежегодный рост площадей зарослей борщевиков на 20% в экспоненциальной фазе роста численности ценопопуляции. Значительная вариабельность скорости инвазии (от 5 до 70% в год), зависела от начальных условий и этапа вторжения, режимов использования и экологической ёмкости доступных участков.

**Ключевые слова:** *Heracleum sosnowskyi*, *Heracleum mantegazzianum*, гигантские борщевики, анемохория, агент-ориентированная модель, клеточный автомат, спутниковые изображения, скорость инвазии.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-30-47

### Введение

Исследования экологических особенностей видов *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier, признанных инвазионными на большей части территории Европы, показали, что оба вида могут считаться экологическими двойниками по целому ряду признаков индивидуального развития, структуры и динамики популяций [Půšek et al., 2007; Dalke et al., 2015; Chadin et al., 2021; Захожий и др., 2022; Dalke, Chadin, 2023]. По мнению некоторых авторов, при интродукции крайне сложно было бы собрать мерикарпии исключительно одного вида в местах совместного произрастания *H. mantegazzianum* и *H. sosnowskyi*, так как основной признак, различающий два этих вида – степень рассечённости долей листьев, практически невозможно использовать в период плодоношения [Půšek et al., 2007]. Другие авторы [Эбель и др., 2018, с. 1065]

отмечают, что «...использование названия *Heracleum sosnowskyi* для выращиваемых в культуре и одичавших растений «гигантского борщевика» довольно условно».

Полученные недавно данные свидетельствуют, что большая часть растений гигантских борщевиков, произрастающая на территории Республики Коми и Мурманской обл. относятся к виду *H. mantegazzianum* [Shadrin et al., 2023]. Высока вероятность того, что отнесение этих растений к виду *H. sosnowskyi* является результатом либо начальной ошибочной идентификации вида, либо неосознанной преимущественной селекции растений *H. mantegazzianum* в процессе интродукции, или сочетанием этих двух факторов. Мурманская обл. (коллекция Полярно-альпийского ботанического сада-института КНЦ РАН им. Н.А. Аврорина) и Республика Коми (коллекция Ботанического сада ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН) являлись источниками семян для

интродукции гигантских борщевиков под названием *Heracleum sosnowskyi* в другие регионы СССР. В рамках настоящей работы не проводилась специальная идентификация по морфологическим и (или) молекулярно-генетическим признакам растений гигантских инвазионных видов рода борщевик. Далее эти растения упоминаются в работе как «*H. mantegazzianum* и *H. sosnowskyi*», «гигантские инвазионные виды борщевиков», «гигантские борщевики».

Оценка скорости увеличения площадей, занятых ценопопуляциями гигантских борщевиков является принципиальной как для решения практических задач по контролю численности этих видов, так и для решения теоретических вопросов экологии инвазий. Опубликованные до настоящего времени оценки скорости инвазии этих видов носят предварительный характер и требуют уточнения.

Распространение пропагул является первой стадией расселения и движущей силой биологической инвазии [Richardson et al., 2000; Pyšek, Hulme, 2005; Soons, Ozinga 2005; Mayer, Albrecht 2008; Pyšek, Richardson 2008]. Гигантские инвазионные борщевики осуществляют захват новых территорий только за счёт распространения своих пропагул – мерикарпиев. Эти виды не способны к вегетативному размножению и их распространение целиком зависит от урожая плодов и переноса их на новые территории при помощи ветра, водных потоков, преднамеренных или неосознанных действий человека [Левина, 1957; Clegg, Grace, 1974; Jongejans, Telenius, 2001; Müllerová et al., 2005; Nehrbass et al., 2007; Jongejans et al., 2008; Trottier et al., 2017; Wojewódzka et al., 2019; Кривошеина и др., 2020].

В настоящее время распространение гигантских инвазионных видов борщевика происходит преимущественно за счёт естественных агентов: воздушными и водными потоками. Прекращение выращивания этих растений в качестве декоративных или кормовых культур, признание их инвазионного статуса минимизировали преднамеренное их расселение человеком. Большая часть вторичного ареала этих видов расположена на равнинных территориях, часто заросли этих

видов встречаются на такой дистанции от водотоков, которую нельзя объяснить гидрохорией. Преобладающим способом распространения пропагул гигантских инвазионных борщевиков является их перенос воздушными потоками.

Скорость и направление ветра, действующие на мерикапий в течение времени его падения до поверхности земли, определяют дистанцию и направление его переноса. Разработанная нами механистическая модель анемохорного распространения мерикарпиев гигантских борщевиков [Chadin et al., 2021] позволила пересмотреть роль ветра в их расселении и объяснить наблюдения за экстремальными дистанциями переноса мерикарпиев борщевиков до 50 м [Кондратьев и др., 2015] и 100 м [Ochsmann, 1996], линейную скорость распространения ценопопуляций растений до 26.7 м/год и динамику увеличения количества локалитетов борщевиков [Pyšek, Prach, 1993; Müllerová et al., 2005].

Описанная нами механистическая модель открыла возможность разработки агент-ориентированной модели переноса пропагул инвазионных видов борщевика с учётом метеоусловий конкретной местности, разнообразия конечной скорости падения пропагул и высоты генеративных растений. Результаты работы агент-ориентированной модели, в свою очередь, могут быть использованы для разработки имитационной модели – клеточного автомата, которая позволит описать динамику процесса увеличения площади ценопопуляций инвазионных видов борщевиков и определить факторы, влияющие на скорость захвата этими видами новых территорий.

Целью настоящей работы было моделирование динамики увеличения площади ценопопуляций инвазионных видов борщевика и оценка адекватности результатов моделирования с использованием данных дистанционного зондирования Земли.

В задачи настоящей работы входило:

- 1) Разработать с использованием механистической модели [Chadin et al., 2021] агент-ориентированную модель для расчёта вероятности переноса мерикарпиев инвазионных борщевиков на дистанции и в направлениях, определяемых на основе метеоданных.

3) Создать имитационную модель (клеточный автомат) для оценки скорости изменения площади ценопопуляций инвайдеров на основе фактических данных о погодных условиях.

3) Оценить адекватность моделирования динамики изменения площади ценопопуляций инвазионных борщевиков на основе сопоставления выходных данных имитационной модели и сведений, полученных при анализе данных дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ), доступных в программе Google Earth Pro.

## Методы исследования

**1. Агент-ориентированная модель определения дистанции и направления переноса плодов инвазионных видов борщевиков воздушными потоками.** Для определения вероятности переноса мерикарпиев инвазионных борщевиков ветром на заданные расстояние и направление была создана агент-ориентированная модель, основанная на модели, описанной в работе [Chadin et al., 2021]. Направление и скорость ветра, температуру воздуха получили из архива метеоданных на сайте «Расписание погоды» [2023].

На основе эколого-географического анализа распространения инвазионных борщевиков [Захожий и др., 2022] и фенологических наблюдений было установлено, что при достижении суммы активных температур с основанием 10 °C ( $САТ_{10}$ ) значения около 1100 °C борщевика готовы к расселению мерикарпиев. Эти сведения использовали для расчёта даты созревания мерикарпиев на основе метеорологических данных за конкретный год.

В предварительных опытах было установлено, что мерикарпии борщевиков на одном и том же зонтике имеют различные требования к скорости ветра для их отрыва от соцветия. Для каждой скорости ветра в диапазоне от 0 м/с до 15 м/с задавали долю мерикарпиев, которая отрывалась от зонтика. Часть плодов (до 60%) опадала при минимальных скоростях ветра 1–2 м/с. При умеренном ветре (5–7 м/с) от зонтика отрывалось 75–85% плодов. При скорости ветра более 15 м/с все мерикарпии отрывались от зонтика. Исходное ко-

личество мерикарпиев на зонтике принимали равным 5000 шт., опираясь на эмпирические данные [Dalke et al., 2015].

После определения количества мерикарпиев (N), которые должны были быть оторваны от зонтика при заданной скорости ветра, N раз проводили вычисления дистанции и направления их переноса. Для каждого из N мерикарпиев случайным образом выбирали конечную скорость падения и высоту расположения зонтика из массива данных, опубликованных в работе [Chadin et al., 2021]. Указанные шаги повторяли до исчерпания исходного количества плодов.

Выходные данные агент-ориентированной модели содержали:

1) Сведения о дистанции переноса каждого из 5000 мерикарпиев для каждого года и каждой метеостанции;

2) Сводную статистику о дистанциях переноса 50% и 99% мерикарпиев, максимальных дистанциях, на которые переносятся воздушными потоками семена для каждого года для каждой метеостанции;

3) Набор данных о вероятности переноса семян на каждую из дистанций от 0 м до максимальной из рассчитанных дистанции с шагом 1 метр с учётом направлений ветра.

Алгоритмы агент-ориентированной модели были реализованы на языке R [Chadin et al., 2023c].

**2. Имитационная модель (клеточный автомат) скорости увеличения площади ценопопуляций.** Для количественной оценки скорости захвата растениями новых площадей использовали модель клеточного автомата с набором правил:

1) Решётка (поле) была ограничена размерами 100 на 100 ячеек. Площадь одной ячейки имитировала реальную площадь земной поверхности площадью 1 м<sup>2</sup>.

2) Ячейка могла быть свободной (равна 0) или занятой. Занятая ячейка имела значение равное целому положительному числу. Это число увеличивалось на каждом шаге работы клеточного автомата и отражало число лет, которые эта ячейка остаётся занятой борщевиком.

3) Один шаг цикла работы клеточного автомата имитировал один календарный год.

Каждая занятая ячейка (то есть имевшая значение равное или более 1) увеличивала своё значение на единицу на каждом шаге.

4) Ячейка оказывала влияние на состояние соседних ячеек, если её значение было не менее 3. Это условие отражало переход инвазионных борщевиков к репродукции не ранее третьего года жизни [Pergl et al., 2006; Далькэ и др., 2023].

5) Вероятность перехода ячейки из состояния 0 (ячейка свободна) в состояние 1 (ячейка занята растением первого года жизни) определялась расстоянием и направлением до ближайшей ячейки, имеющей значение 3 или более.

6) Наборы данных, содержавшие вероятность перехода ячейки из состояния 0 в состояние 1 в зависимости от расстояния и направления до ближайшей ячейки, имеющей значение 3 и более, были получены с помощью описанной выше агент-ориентированной модели. Ячейки, находившиеся в любом направлении на расстоянии 2 и менее метра от ячеек, имеющих значение 3 и более переходили в состояние 1 с вероятностью равной 1.

7) Количество шагов определялось наличием свободных ячеек на поле. Цикл работы клеточного автомата останавливался, если все ячейки поля имели значения 3 и более.

Алгоритм работы клеточного автомата был реализован на Python [Chadin et al., 2023b]. Результаты выполнения отдельных запусков скрипта объединяли и усредняли.

Динамику увеличения площади ценопопуляций инвазионных борщевиков, рассчитанную по результатам работы клеточного автомата, описывали логистической функцией [Perrins et al., 1993]:

$$S = a + \frac{K}{1 + e^{-r(t-m)}} \quad (1)$$

где  $S$  – площадь, занятая ценопопуляцией,  $m^2$ ;  $t$  – год,  $r$  – собственная скорость роста,  $K$  – асимптотическое значение (доступная для роста ценопопуляции площадь),  $m$  – точка перегиба,  $a$  – пересечение с осью  $S$ .

Подбор параметров логистической модели выполняли в среде R [R Core Team, 2022].

Результаты, полученные в ходе работы клеточного автомата, использовали для рас-

чёта показателей ежегодной абсолютной скорости роста площади (*Areal rate of spread* – *ARS*) и относительной скорости роста площади (*Relative growth rate of spread* – *RGRS*) ценопопуляций инвазионных борщевиков. *ARS* выражается в единицах площади ( $m^2/год$ ) и даёт представление о фактических размерах территорий, захватываемых инвазионным видом за год. *ARS* оценивали по угловому коэффициенту линейной функции:

$$S_t = ARS \times t + S_{start} \quad (2)$$

где  $S_t$  – площадь ценопопуляции в момент времени  $t$ ,  $m^2$ ;  $t$  – шаг работы клеточного автомата (год жизни ценопопуляции); *ARS* – абсолютная скорость роста площади ценопопуляции,  $m^2/год$ ;  $S_{start}$  – начальная площадь ценопопуляции (при  $t = 0$ ),  $m^2$ .

*RGRS* – это скорость роста площади ценопопуляции в единицу времени в пропорции к её размеру в данный момент времени (экспоненциальный рост). *RGRS* является безразмерной величиной, которая применима для оценки начальных этапов вторжения. Этот показатель позволяет сравнивать скорости захвата новых территорий между разнородными участками. Данную величину рассчитывали на основе экспоненциальной функции:

$$S_t = S_{start} e^{(RGRS \times t)} \quad (3)$$

где  $S_t$  – площадь ценопопуляции в момент времени  $t$ ,  $m^2$ ;  $t$  – шаг работы клеточного автомата (год жизни ценопопуляции); *RGRS* – относительная скорость роста площади ценопопуляции,  $m^2/m^2$  в год;  $S_{start}$  – начальная площадь ценопопуляции (при  $t = 0$ ),  $m^2$ .

Расчёт *ARS* и *RGRS* проводили за период времени, который прошёл от начала инвазии (старт работы клеточного автомата) до начала периода, когда наблюдали снижение скорости роста площади ценопопуляций борщевиков.

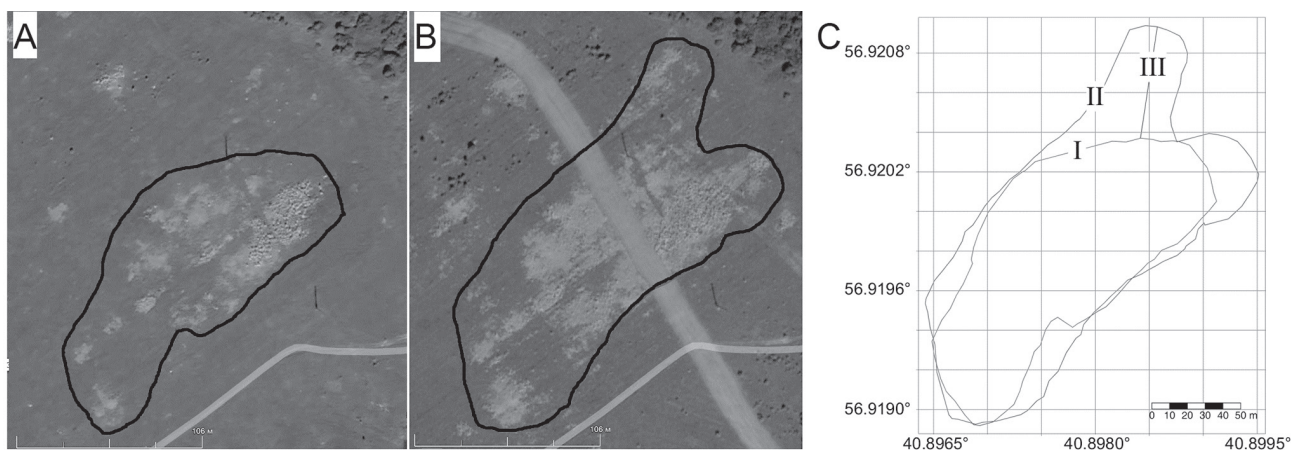
Использование экспоненциальной функции для оценки инвазионных процессов [Higgins, Richardson, 1996] и в частности для определения прироста площади зарослей борщевиков было основано на допущениях: 1) ценопопуляции гигантских борщевиков находились в благоприятных для роста эколого-климатических условиях [Захожий и др.,

2022]; 2) потенциальная площадь модельного участка, пригодная для обитания инвайдеров ( $S_{pot}$ ), была достаточно велика, то есть растения могли длительное время осуществлять экспансию, увеличивая свою численность до наступления ограничения ресурсов среды [Миркин, Наумова, 2011]; 3) участки не подвергались кардинальным изменениям, таким как, вспашка, посевы, строительные работы (оценка на основе визуальной дешифровки доступных спутниковых изображений участков).

**3. Определение скорости увеличения площади** ценопопуляций инвазионных борщевиков на основе данных дистанционного зондирования Земли. Для оценки адекватности имитационного моделирования проводили количественную оценку изменений площадей ценопопуляций инвазионных борщевиков на основании временных серий спутниковых снимков земной поверхности. Благодаря габитусу (высота растений до 3–5 м, длина листьев до 3 м) инвазионные борщевики хорошо различимы на аэрофотоснимках и спутниковых изображениях [Müllerova et al., 2005; Далькэ и др., 2018]. В период цветения (июнь – июль) соцветия крупных особей выделяются белым цветом, а в периоды плодоношения и расселения мерикарпиев (июль – сентябрь) – коричневыми оттенками, что позволяет визуально выделять на сним-

ках местности участки их массового роста.

Участки местности с зарослями растений выбирали на основе опубликованных данных [Chadin et al., 2017; Далькэ и др., 2018; Захой и др., 2022] и открытых ресурсов iNaturalist.org [2023]. При критическом анализе сведений о находках инвазионных борщевиков предпочтение было отдано участкам, которые мы верифицировали при визуальной оценке пространственно-привязанных фотографий, доступных в режиме панорамы местности картографических сервисов Google Maps [2023] и Яндекс.Карты [2023]. После проверки участков на присутствие зарослей гигантских борщевиков были просмотрены все доступные архивные спутниковые изображения территорий с помощью программы Google Earth Pro [2023]. Данная программа использует комбинацию спутниковых изображений из различных источников, включая Landsat, Sentinel-2, Terra, Aqua, DigitalGlobe и GeoEye. Встроенные возможности сервиса Google Earth Pro позволили фиксировать географические координаты выбранного участка, месяц проведения съёмки и очерчивать границы участков, занятых высокорослыми борщевиками. Для каждого участка выбирали наиболее чёткий спутниковый снимок, обрисовывали границы ценопопуляции растений одним полигоном для единой заросли или в виде отдельных полигонов для разрозненных зарослей (рис. 1). В результате на 41



**Рис. 1.** Визуализация результатов работы алгоритма для расчёта максимальной дистанции сдвига границы ценопопуляций инвазионных борщевиков на участке № 16. А – границы зарослей в 2013 г., В – границы зарослей в 2016 г., С – схема расчёта дистанции сдвига границы зарослей с 2013 по 2016 г. I – граница зарослей в 2013 г., II – граница зарослей в 2016 г., III – дистанция максимального смещения границы зарослей с 2013 по 2016 г. На рисунке отображена градусная сетка, значения широты и долготы приведены в форме десятичных градусов.

участке на временных сериях спутниковых снимков было оцифровано около 900 полигонов с инвайдерами. Полученные геопространственные данные сохраняли в формате KML. Помимо анализа спутниковых снимков на 13 участках провели верификацию наличия гигантских борщевиков полевым маршрутным методом.

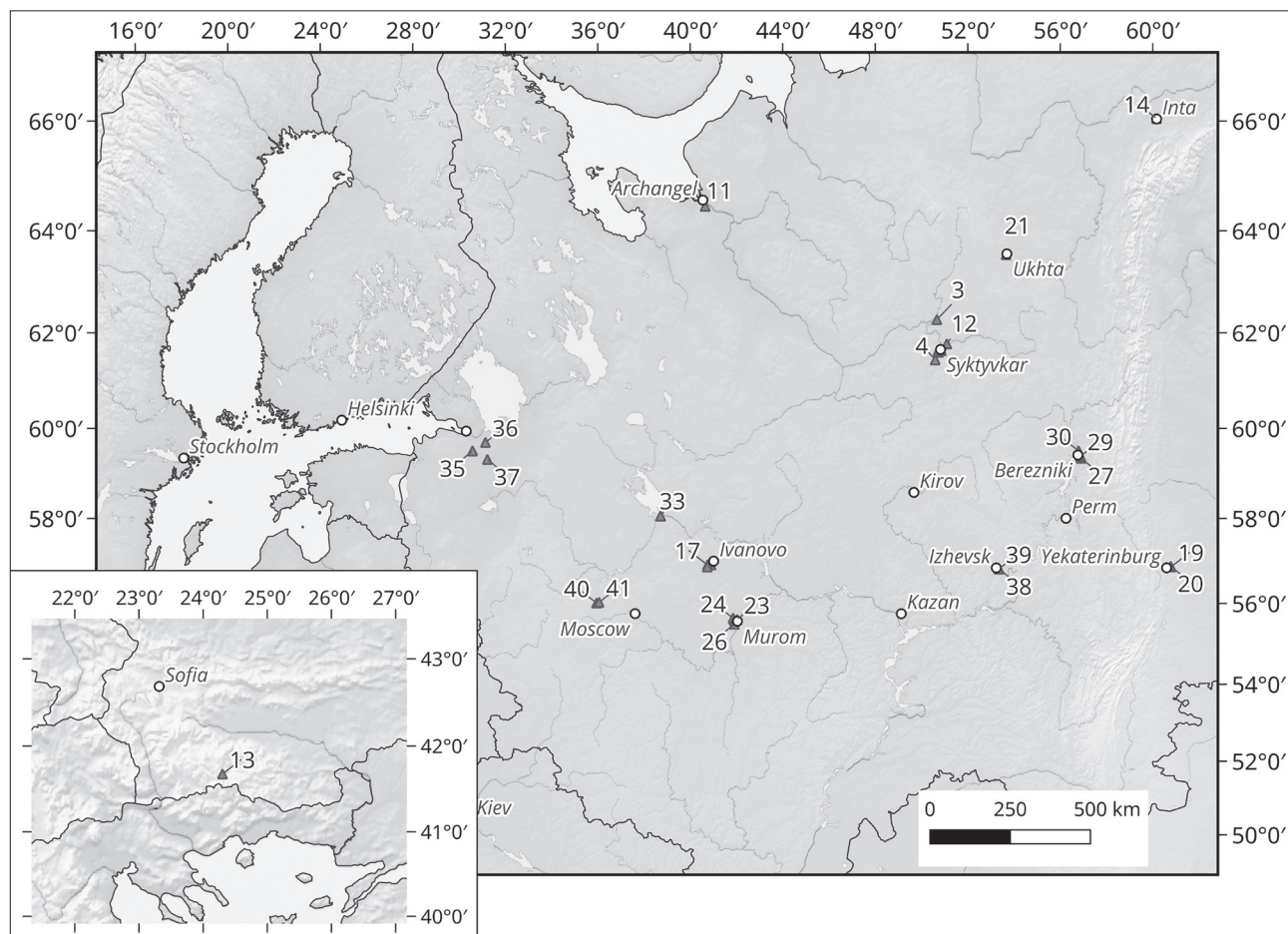
Полученный объём данных охватывал период с 2004 по 2021 г. Участки были выделены на территории Российской Федерации (Архангельская, Владимирская, Ивановская, Ленинградская, Московская, Свердловская, Ярославская области, Пермский край, Республика Коми, Республика Удмуртия) и Республики Болгария (Смолянская область) (рис. 2, табл. 1). Наибольшая протяжённость участков массового зарастания борщевиками достигала 800 м, растения произрастали вблизи населённых пунктов, на открытых местах, по окраинам дорог и полей.

Площадь полигонов определяли в среде R [R Core Team, 2022] с применением пакета

«sf» [Rebesma, 2018]. Визуализацию выполняли с помощью пакета «tmap» [Tennekes, 2018]. Исходный код скрипта, реализующий описанный ниже алгоритм доступен в репозитории Zenodo [Chadin et al., 2023a].

Алгоритм обработки полигонов:

- 1) Каждый полигон сохраняли в отдельный файл в формате KML.
- 2) Полигону присваивали номер участка, месяц и год спутникового снимка, на основе которого он был получен.
- 3) Пересекающиеся полигоны с одного участка, имеющие одинаковые значения года и месяца объединяли, проводили операцию слияния полигонов.
- 4) Полигоны собирали в группы, отвечающие следующим условиям: полигоны имеют одинаковый номер участка; полигоны пересекаются; полигоны различаются годом.
- 5) Группы, содержащие только один полигон, удаляли из анализа
- 6) Рассчитывали площади полигонов. Полигоны, площадь которых уменьшилась при



**Рис. 2.** Модельные участки (номера) массового роста инвазивных борщевиков.

Таблица 1. Описание модельных участков

Участок	Регион	Широта (° с. ш.)	Долгота (° в. д.)	Расстояние до ближайшего водотока, м	Период наблюдения, годы
1	Республика Коми	61.6456	50.7323	477	2012–2020
2	Республика Коми	61.6382	50.8323	1538	2006–2020
3	Республика Коми	62.2685	50.6621	402	2013–2016
4	Республика Коми	61.4476	50.5913	1168	2014–2020
5	Республика Коми	61.6405	50.857	1304	2014–2017
6	Республика Коми	61.6099	50.7293	842	2006–2017
7	Республика Коми	61.6043	50.7274	443	2013–2020
8	Республика Коми	61.6175	50.7327	425	2013–2021
9	Республика Коми	61.6444	50.7651	154	2006–2021
10	Республика Коми	61.6425	50.7207	225	2006–2018
11	Архангельская область	64.4603	40.6436	636	2011–2013
12	Республика Коми	61.7776	51.0906	438	2010–2013
13	Болгария, Смолянская область	41.6767	24.3009	106	2013–2020
14	Республика Коми	66.0472	60.1622	135	2013–2020
15	Ивановская область	56.9218	40.8975	4051	2011–2016
16	Ивановская область	56.9817	40.8718	3067	2004–2021
17	Ивановская область	56.9207	40.7417	4034	2011–2021
18	Ивановская область	56.8717	40.7346	864	2011–2018
19	Свердловская область	56.8752	60.7898	437	2016–2017
20	Свердловская область	56.8893	60.7773	1291	2014–2018
21	Республика Коми	63.5451	53.6508	274	2011–2020
22	Владимирская область	55.6014	41.8957	771	2012–2020
23	Владимирская область	55.6108	42.0241	1093	2013–2021
24	Владимирская область	55.645	41.8511	360	2013–2016
25	Владимирская область	55.5801	41.9253	608	2013–2021
26	Владимирская область	55.4991	41.9059	525	2013–2021
27	Пермский край	59.3498	56.9039	1353	2011–2019
28	Пермский край	59.3969	56.8824	993	2013–2018
29	Пермский край	59.396	56.8761	670	2011–2021
30	Пермский край	59.5142	56.7881	2827	2012–2020
31	Пермский край	59.3907	56.8715	647	2011–2021
32	Ярославская область	58.0526	38.7196	3812	2004–2021
33	Ярославская область	58.0558	38.7112	3857	2014–2021
34	Ленинградская область	59.5153	30.5877	1891	2007–2020
35	Ленинградская область	59.5087	30.5795	2971	2018–2021
36	Ленинградская область	59.6969	31.1438	212	2010–2019
37	Ленинградская область	59.3241	31.2262	376	2014–2018
38	Удмуртская республика	56.8246	53.3542	580	2011–2018
39	Удмуртская республика	56.8276	53.3457	474	2011–2021
40	Московская область	56.0127	35.9472	1167	2013–2021
41	Московская область	56.0302	36.0567	685	2016–2021

увеличении значения в поле «Год», удаляли из анализа

7) Для оставшихся полигонов в каждой из групп определяли максимальное линейное смещение границы полигона с использованием следующего алгоритма:

– Выбирали полигоны I и II, которые относятся к одной группе (то есть пересекаются, расположены на одном участке, различаются по годам). Полигон I – полигон с меньшей площадью. Полигон II – полигон с большей площадью (рис. 1).

– Определяли координаты центроида полигона I.

– Определяли координаты центроида полигона II.

– Определяли дистанцию между центроидом полигона I и вершинами полигона II.

– Определяли координаты наиболее удалённой от центроида полигона I вершины полигона II (точка X).

– Определяли минимальную дистанцию между точкой X и границей полигона I.

Для описания инвазии высокорослых борщевиков на каждом участке использовали следующие показатели: площадь ценопопуляций в каждый доступный год наблюдения ( $S$ , м<sup>2</sup>), время пребывания растений на участке ( $Dt$ , годы), линейная скорость изменения границы ценопопуляций (*Linear rate of spread* –  $LRS$ , м / год), абсолютная ( $ARS$ , м<sup>2</sup>/год) и относительная скорость роста площади ценопопуляции ( $RGRS$ , м<sup>2</sup>/м<sup>2</sup> в год).

Потенциально пригодную для зарастания гигантскими борщевиками площадь модельного участка ( $S_{pot}$ , м<sup>2</sup>) определяли как полигон, ограниченный ближайшими препятствиями для рассеивания их мерикарпиев – кустарники, лес, жилые и сельскохозяйственные постройки, крупные дорожные сети. Линейную скорость распространения границы ценопопуляций ( $LRS$ , м/год) рассчитывали как дистанцию смещения границы полигонов в пределах каждого участка в разные годы (рис. 1). Для этого на участке определяли дистанцию (м) между границами вложенных полигонов в разные годы наблюдений (годы имеющих спутниковых снимков). Затем дистанцию (м) относили к разнице лет (годы) между датированными снимками и усредняли серию  $LRS$ ,

полученных на одном участке в разные годы. Величину  $ARS$  определяли по уравнению (2), а  $RGRS$  по уравнению (3). Долю территории, которая занята инвайдерами, рассчитывали как отношение конечной площади полигона на наиболее позднем снимке участка ( $S_{end}$ , м<sup>2</sup>) к общей площади участка, пригодного для вторжения ( $S_{pot}$ , м<sup>2</sup>).

Для обсуждения полученных результатов мы рассчитали идентичные показатели биологической инвазии ( $S_{start}$ ,  $S_{end}$ ,  $Dt$ ,  $LRS$ ,  $ARS$ ,  $RGRS$ ) растений *H. mantegazzianum* на территории Чешской Республики. Для этого использовали опубликованные первичные данные [Müllerová et al., 2005] с условием, что начало периода вторжения отсчитывали с года, когда на снимках местности впервые были отмечены гигантские борщевики.

Оценка данных скорости увеличения площадей ценопопуляций с помощью критерия Шапиро – Уилка показала, что их распределение отличалось от нормального. Для их описания помимо среднего арифметического использовали медиану, максимум и минимум. В таблицах после знака «±» приведено стандартное отклонение.

## Результаты

**1. Результаты работы агент-ориентированной модели.** Согласно расчётам, во всех 22 изученных локациях половина всего урожая мерикарпиев переносилась ветром на дистанцию около 2 м (табл. 2). Основная часть (99%) мерикарпиев расселялась в радиусе от 16 до 22 м (в среднем  $18 \pm 2$  м). Наибольшие различия между выбранными для моделирования географическими точками выявлены по максимальной дистанции переноса мерикарпиев: от 31 до 55 м (в среднем  $43 \pm 6$  м).

Полученный массив данных о дистанциях и направлениях переноса мерикарпиев воздушными потоками использовали для расчета вероятности переноса семян на каждую из дистанций от 0 м до максимальной из рассчитанных дистанции с шагом 1 м с учётом направления ветра.

**2. Результаты работы модели клеточного автомата.**



Таблица 2. Дистанции переноса мерикарпиев инвазионных борщевиков воздушными потоками, рассчитанные на основе агент-ориентированной модели для метеостанций аэропортов Европы

Метеостанции аэропортов	Период, годы	N	Дистанция, в пределах которой осыпается указанная доля мерикарпиев, м			Максимальная дистанция, м*
			50%	99%	100%	
Мурманск	2013–2020	8	2.0 ± 0.1	16 ± 1	29 ± 2	31
Сыктывкар	2013–2020	7	2.1 ± 0.1	16 ± 1	30 ± 3	34
Калуга, Угрюмово	2016–2020	5	2.1 ± 0.1	18 ± 2	33 ± 2	35
Нижний Новгород	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	17 ± 1	32 ± 3	36
Череповец, Ботово	2014–2020	7	2.1 ± 0.1	17 ± 2	31 ± 4	38
Курск	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	18 ± 1	33 ± 4	38
Петрозаводск	2016–2020	4	2.1 ± 0.1	19 ± 1	35 ± 4	39
Архангельск	2013–2020	7	2.1 ± 0.1	17 ± 2	31 ± 5	40
Казань	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	18 ± 1	38 ± 4	43
Пермь, Большое Савино	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	18 ± 2	34 ± 4	43
Бургас	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	21 ± 1	41 ± 2	43
Москва, Шереметьево	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	19 ± 3	36 ± 4	44
Чебоксары	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	19 ± 2	37 ± 5	44
Бегишево	2013–2020	8	2.2 ± 0.4	19 ± 1	38 ± 5	46
Санкт-Петербург	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	21 ± 2	40 ± 5	46
София	2013–2020	8	2.1 ± 0.0	21 ± 2	41 ± 4	47
Калининград	2013–2020	8	2.1 ± 0.0	21 ± 1	40 ± 3	47
Ярославль	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	18 ± 3	35 ± 8	48
Псков	2013–2020	7	2 ± 0.2	17 ± 5	34 ± 10	49
Варна	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	21 ± 2	42 ± 6	49
Тромсё, Лангнес	2013–2020	8	2.1 ± 0.1	21 ± 2	42 ± 6	50
Лондон	2013–2020	8	2.2 ± 0.1	22 ± 1	45 ± 6	55

*Примечание.* N – количество лет, за которые были получены метеорологические данные; \* – строки таблицы отсортированы по возрастанию максимальной дистанции.

Анимированная иллюстрация работы клеточного автомата, имитирующего рост площади зарослей инвазионных борщевиков на основе данных о погоде из аэропорта Софии доступна на Zenodo [Dalke, Chadin, 2023]. Динамика увеличения площади ценопопуляции борщевиков на основе клеточного автомата хорошо описывалась логистической функцией (рис. 3).

Для оценки скорости захвата территории борщевиками использовали шесть вариантов (табл. 3) начальных состояний решётки и наборов данных о вероятности перехода ячейки из состояния 0 в состояние 1 (набор правил перехода).

Сравнение значения параметра  $r$ , отражающего скорость увеличения площади ценопопуляции, показало (табл. 4), что различия в максимальных дистанциях переноса ме-

рикарпиев воздушными потоками (табл. 2) оказали незначительное влияние на скорость разрастания ценопопуляции. Наиболее высокая скорость  $r$  при этом была рассчитана для условий метеостанции аэропорта Казани, хотя этот район исследований занимал промежуточное положение по величине максимальной дистанции переноса мерикарпиев борщевиков воздушными потоками: Сыктывкар:  $30 \pm 3$  м, Казань  $38 \pm 4$  м, София:  $41 \pm 4$  м.

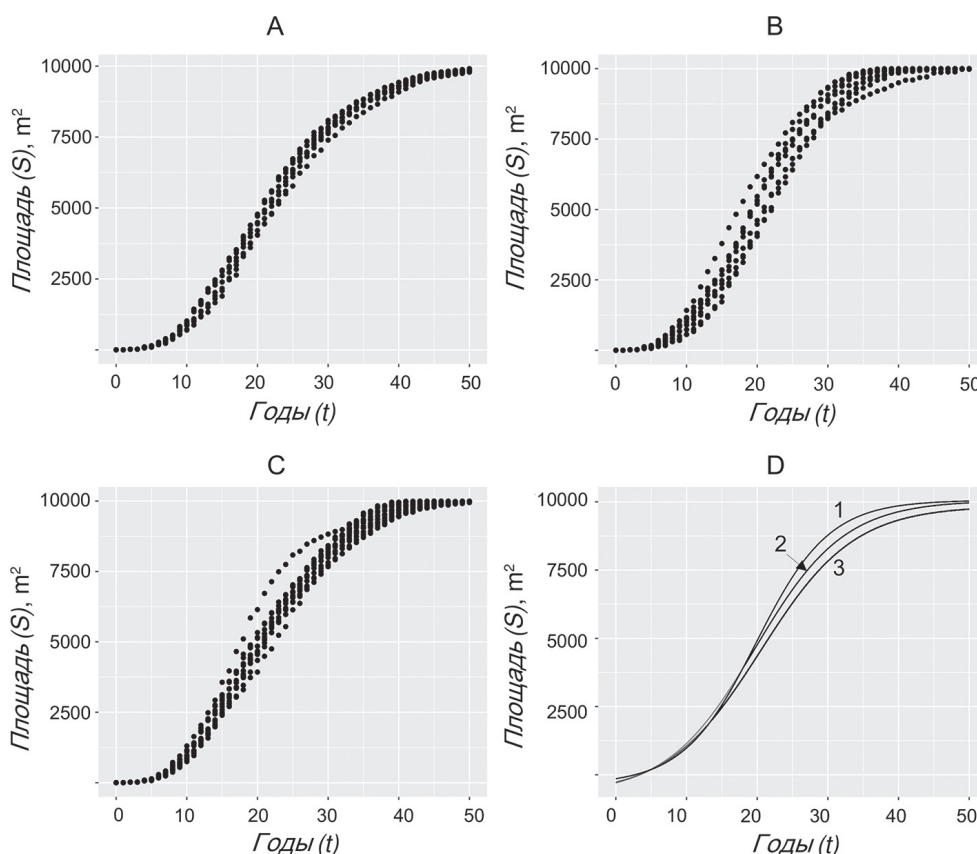
Если зарастание свободного участка началось из нескольких точек (в нашем случае смоделировано распространение инвазионных борщевиков из 100 случайно расположенных ячеек решётки, или 1% территории), то скорость увеличения площади инвайдеров возрастала в несколько раз (табл. 4 – варианты № 4–6, рис. 4).

Таблица 3. Варианты начальных состояний решётки клеточного автомата и наборов правил перехода

Набор правил перехода	Начальное состояние решётки	
	Центральная ячейка решётки имеет значение 1	100 ячеек, расположенных в случайном порядке, имеют значение 1
По метеоданным аэропорта Сыктывкар	Вариант 1	Вариант 4
По метеоданным аэропорта Казань	Вариант 2	Вариант 5
По метеоданным аэропорта София	Вариант 3	Вариант 6

Реализация различных вариантов заполнения решётки клеточного автомата (табл. 3) до периода снижения скорости роста площади ценопопуляций вследствие уменьшения экологической ёмкости модельного участка показала, что величина *ARS* и *RGRS* зависела от начального распределения растений на участке (начальное состояние решётки). В случае расселения единичного растения из центра участка средние значения *ARS* составили от 290 до 326 м<sup>2</sup>/год, а *RGRS* от 0.123 до 0.130 м<sup>2</sup>/м<sup>2</sup> год, то есть 12–13% в год (табл.

5). Случайное расположение растений на старте обеспечило увеличение абсолютной скорости роста площадей ценопопуляций в 4–5 раз, а относительной скоростей инвазии в 3 раза. Рост скорости зарастания привёл соответственно к снижению времени, необходимого для практически полного вторжения борщевиков на участках, с 25 до 7 лет. Таким образом, на основе результатов клеточного автомата показано, что увеличение плотности растений борщевиков (от 0.01% до 1% от общей ёмкости участка) в начале инвазии



**Рис. 3.** Динамика увеличения площади ценопопуляции инвазионных борщевиков по результатам работы клеточного автомата на основе метеоданных аэропортов городов Сыктывкара, Казани, Софии. Размер решётки (поля): 100×100 ячеек (10 000 м<sup>2</sup>). Исходная конфигурация занятых ячеек – занята одна ячейка в центре решётки. Обозначения: Сыктывкар, 8 повторностей (А); Казань, 9 повторностей (В); София, 12 повторностей (С); логистические кривые 1–3, параметры которых подобраны на основе распределений А, В и С, соответственно (D).

Таблица 4. Параметры логистических моделей, описывающих результаты работы клеточного автомата

Вариант	Количество шагов (лет)*	Количество повторностей	Параметр	Значение параметра	Стандартная ошибка	Процент учтённой дисперсии
Вариант 1	55 ± 3	8	a	-718	54	99.8
			K	10570	74	
			r	0.152	0.002	
			m	20.5	0.1	
Вариант 2	45 ± 4	9	a	-356	71	99.4
			K	10420	103	
			r	0.194	0.005	
			m	19.9	0.1	
Вариант 3	48 ± 3	12	a	-740	65	99.6
			K	10790	92	
			r	0.159	0.003	
			m	19.8	0.1	
Вариант 4	16 ± 2	42	a	-692	79	99.5
			K	10700	90.52	
			r	0.642	0.011	
			m	4.26	0.03	
Вариант 5	17 ± 2	42	a	-687	62	99.7
			K	10710	71.87	
			r	0.626	0.009	
			m	4.41	0.03	
Вариант 6	17 ± 2	42	a	-726	73	99.5
			K	10720	82.85	
			r	0.623	0.010	
			m	4.37	0.03	

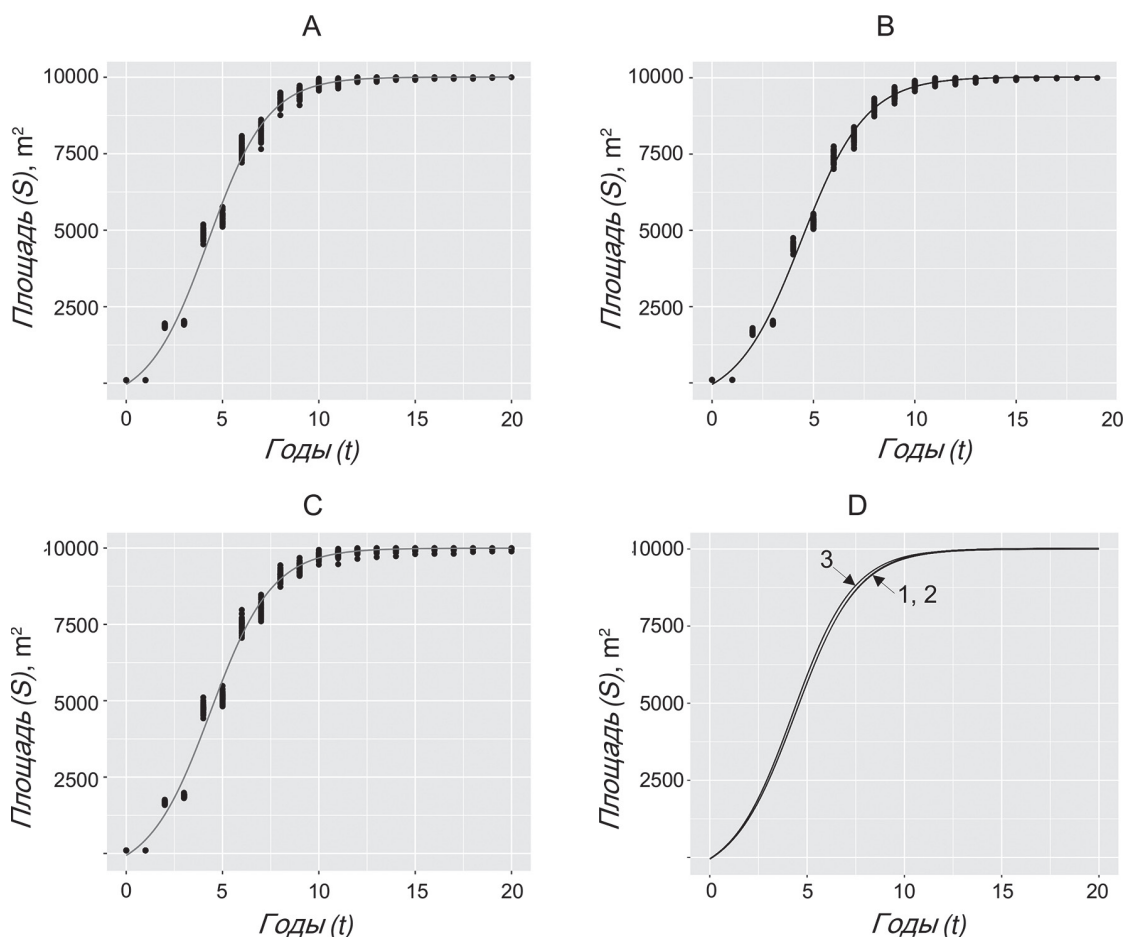
*Примечание.* \* – количество шагов (лет) до полного занятия всей решётки (поля) растениями в возрасте 3 лет и более. Параметры моделей ( $a$ ,  $K$ ,  $r$ ,  $m$ ) статистически значимы при  $p$ -value < 0.0001 для всех вариантов.

приводило к существенному росту скорости их вторжения. Наибольшая абсолютная скорость увеличения площади зарослей ( $ARS$ ) составила 1500 м<sup>2</sup>/год, а относительная скорость ( $RGRS$ ) достигла 36% в год.

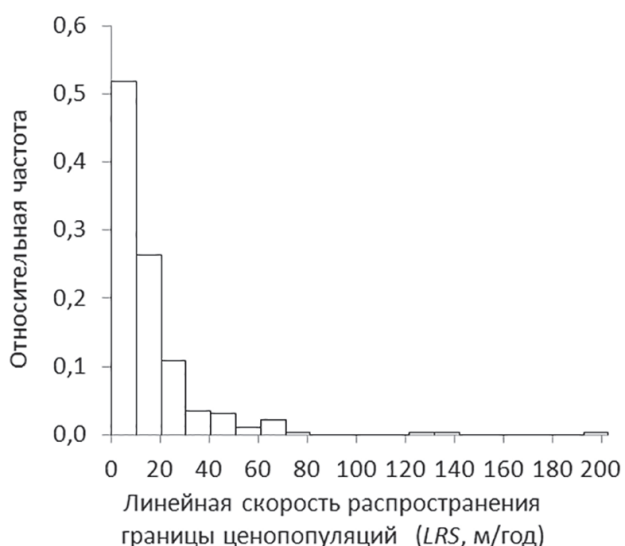
**3. Скорость увеличения площади ценопопуляций инвазионных борщевиков на основе данных дистанционного зондирования Земли (ДДЗЗ).** Согласно доступным в программе Google Earth Pro [2023] спутниковым снимкам (табл. 1), период наблюдений в среднем составил 8 ± 4 года. За этот период ценопопуляции инвазионных борщевиков увеличили свою площадь (медианное значение) в 4 раза (табл. 6).

Границы выделенных на спутниковых снимках ценопопуляций борщевиков ( $LRS$ )

ежегодно смещались на 13 м (медиана), а площадь их зарослей ( $ARS$ ) увеличивалась на 4540 м<sup>2</sup>/год (медиана). Относительная скорость роста площади ценопопуляций ( $RGRS$ ) составила 0.2 м<sup>2</sup>/м<sup>2</sup> год, то есть, борщевики ежегодно увеличивали площадь своих зарослей на 20% (табл. 6). Экстраполяция экспоненциальной функции относительной скорости роста борщевиков ( $RGRS$ ) к началу координат показала, что на модельных участках небольшие по площади ценопопуляции растений появились около 1990 г. (медианное значение). Размах расчётных значений даты начала вторжения составил от 1940 г. (за десятилетие до начала активных работ по интродукции кавказских видов борщевиков в умеренной зоне) до 2012 г. Этот размах обусловлен значительной погрешностью в рас-



**Рис. 4.** Динамика увеличения площади ценопопуляции инвазионных борщевиков по результатам работы клеточного автомата на основе метеоданных аэропортов городов: Сыктывкара, Казани, Софии. Размер решётки (поля):  $100 \times 100$  ячеек ( $10\,000\text{ м}^2$ ). Исходная конфигурация занятых ячеек – занято 100 ячеек в случайном порядке. Обозначения: Сыктывкар, 42 повторности (А); Казань, 42 повторности (В); София, 42 повторности (С); логистические кривые 1–3, параметры которых подобраны на основе распределений А, В и С, соответственно (D).



**Рис. 5.** Распределение линейной скорости распространения границы ценопопуляций инвазионных борщевиков на модельных участках ( $LRS$ , м / год) по результатам оценки пар полигонов, которые относились к одной группе: пересекались, располагались на одном участке и различались по годам ( $N = 288$ ).

чѐтах, отражающей большую разнородность в исходных данных и ограниченное количество спутниковых снимков.

На исследуемых участках около 78% значений  $LRS$  не превышали 10 м / год, а 17% случаев приходилось на сдвиги границ ценозов в диапазоне от 10 до 20 м / год (рис. 5). Именно на такие дистанции разлетаются около 99% мерикарпиев гигантских борщевиков (табл. 2). Смещения границы ценозов ( $LRS$ ) от 50 м / год до 200 м / год наблюдали в 5% случаях. Эти явления можно объяснить редкими событиями дальнего первичного переноса до 1% мерикарпиев (табл. 2).

### Обсуждение

Организация наблюдений за естественной динамикой увеличения площадей ценопопуляций инвазионных растений практически нереализуемая задача. Специальные

Таблица 5. Параметры линейной и экспоненциальной моделей, описывающих результаты работы клеточного автомата в период до снижения скорости роста площади ценопопуляций инвазионных борщевиков

Вариант	Диапазон шагов (лет) для оценки параметров моделей	Количество повторностей	Параметр	Значение параметра	Стандартная ошибка	Процент учтённой дисперсии
Вариант 1	1–25	8	ARS	290	5	94.1
			RGRS	0.125	0.003	97.7
Вариант 2	1–25	9	ARS	326	7	90.4
			RGRS	0.130	0.004	96.6
Вариант 3	1–25	12	ARS	316	5	93.4
			RGRS	0.123	0.003	96.7
Вариант 4	1–7	42	ARS	1502	29	92.9
			RGRS	0.347	0.007	96.5
Вариант 5	1–7	42	ARS	1475	23	94.9
			RGRS	0.356	0.007	97.4
Вариант 6	1–7	42	ARS	1488	28	92.9
			RGRS	0.358	0.008	96.4

Примечание. ARS – абсолютная скорость роста площади ценопопуляций рассчитана по угловому коэффициенту линейной функции (уравнение 2); RGRS – относительная скорость роста площади ценопопуляций рассчитана на основе экспоненциальной функции (уравнение 3).

Таблица 6. Площади и скорости распространения ценопопуляций (ЦП) инвазионных борщевиков по данным спутниковых изображений

Показатели	По нашим данным, n = 41	По данным Müllerová et al., 2005, n = 9*
$S_{start}$ , м <sup>2</sup>	<u>10937</u> 506 – 45073	<u>5078</u> 68 – 14099
$S_{end}$ , м <sup>2</sup>	<u>41461</u> 2309 – 196850	<u>39774</u> 4711 – 111351
Dt, годы	<u>7</u> 1 – 17	<u>23</u> 9 – 39
LRS, м / год**	<u>13</u> 4 ± 70	<u>8</u> 4 – 27
ARS, м <sup>2</sup> /год	<u>4540</u> 254 – 42681	<u>1032</u> 181 – 3365
RGRS, м <sup>2</sup> /м <sup>2</sup> год	<u>0.20</u> 0.04 – 0.66	<u>0.10</u> 0.05 – 0.52
$t_0$ **, год	<u>1990</u> 1940 – 2012	–

Примечание. В числителе приведена медиана, в знаменателе – минимум и максимум;  $S_{start}$  – площадь ЦП в начале периода учёта;  $S_{end}$  – площадь ЦП в конце периода учёта; Dt – время пребывания ЦП на участках; LRS – линейная скорость распространения границы ЦП; ARS – абсолютная скорость увеличения площади ЦП; RGRS – относительная скорость увеличения площади ЦП;  $t_0$  – год начала инвазии на участке ( $S_{ЦП} = 50$  м<sup>2</sup>); \* – отсчёт начала периода инвазии начинали с года, когда на снимках местности впервые были идентифицированы гигантские борщевики; \*\* –  $t_0$  рассчитали на основе экспоненциальной функции роста площади ЦП с учётом RGRS. Проверк обозначает, что данные отсутствуют.

мероприятия по сбору данных о площадях зарослей или хотя бы находок инвазионных видов организуются уже после того, как про-

цесс инвазии резко ускоряется. Временные серии спутниковых снимков также имеют ограниченные возможности выявлять (реги-

стрировать) ранние этапы инвазии даже для таких крупноразмерных видов, образующих сплошные заросли, как *H. mantegazzianum* и *H. sosnowskyi*. Заросли этих видов часто испытывают преднамеренное или косвенное воздействие человека, связанное либо с целенаправленным уничтожением растений, либо хозяйственным освоением территории.

Разработанная нами серия моделей позволила решить задачу определения естественной динамики увеличения площади ценопопуляций гигантских борщевиков посредством анемохории. Результаты работы клеточного автомата хорошо описываются известной теоретической зависимостью, описывающей рост численности популяции – логистической кривой. Имитационное моделирование позволило выявить параметры логистической модели. Время необходимое для увеличения площади сплошных зарослей гигантских борщевиков от 1 м<sup>2</sup> до 100 000 м<sup>2</sup> при использовании только ветра в качестве агента для переноса пропагул занимает от 45 до 58 лет. Резкое увеличение скорости роста площади ценопопуляции в этих условиях происходит примерно на 20-й год (рис. 3, табл. 4).

Применение агент-ориентированной модели позволило получить данные о возможности переноса мерикарпиев инвазионных борщевиков на дистанции до 31–55 м в зависимости от погодных-климатических условий того или иного региона, что подтверждают опубликованные наблюдения [Ochsmann, 1996; Кондратьев и др., 2015]. Результаты моделирования показали явную недооценённость вклада анемохории в расселение мерикарпиев инвазионных борщевиков на большие расстояния.

Сравнение не только дистанций переноса мерикарпиев, но и спектра наиболее вероятных направлений их расселения в трёх географически удалённых районах позволило предположить, что разнообразие направлений ветра вносило существенный вклад в скорость увеличения площади ценопопуляции инвайдера. Ветер, дующий в границах одного коридора (даже в противоположных направлениях), сокращал возможность попадания мерикарпиев на свободные участки (ячейки клеточного автомата), лежащие вне

этого коридора, что приводило к замедлению скорости инвазии.

Скорость роста площади ценопопуляции значительно возрастает, если в качестве исходных условий допустить наличие пропагул гигантских борщевиков на 1% от модельной территории, разбросанных в случайном порядке. Смоделированный нами случай часто встречается на практике. Относительно небольшое количество выживших растений после сплошной обработки механическими (кошение, дискование) или химическими средствами уничтожения зарослей инвазионных видов борщевиков могут быстро приводить к их восстановлению.

Логистическая модель адекватно описывала время, необходимое для захвата инвазионным борщевиком заданной площади. Наибольшую погрешность этой модели можно оценить в 10 лет для участка площадью 1 га в середине экспоненциальной фазы роста (рис. 3). Анализ временных серий дистанционных снимков позволил не только доказать адекватность результатов моделирования, но и сделать дополнительные наблюдения за процессом инвазии гигантских борщевиков в конце XX и начале XXI веков.

Теоретические величины увеличения площади ценопопуляций зарослей гигантских борщевиков в абсолютных единицах от 290 до 1502 м<sup>2</sup>/год, рассчитанные в условиях исключительно анемохорного распространения мерикарпиев хорошо описывают реальные события, зафиксированные на четверти изученных временных серий дистанционных снимков. Более высокие скорости увеличения площади (*ARS*), наблюдаемые на других участках, могут быть объяснены отличиями исходного состояния участков, которые также были нами смоделированы.

Показатель относительной скорости роста гигантских борщевиков (*RGRS*) на экспоненциальной фазе увеличения площади был более консервативным. По результатам работы клеточного автомата, теоретические величины *RGRS* (от 12% до 36%) соответствовали значениям *RGRS*, рассчитанным по данным спутниковых изображений (около 20%). Диапазоны абсолютной и относительной скоростей роста площадей борщевиков,

представленные в настоящем исследовании, подтверждаются данными по скорости инвазии *H. mantegazzianum* в Центральной Европе [Rušek, Prach, 1993; Müllerová et al., 2005].

Результаты наших оценок линейного распространения мерикарпиев инвазионных борщевиков укладываются в шкалу средних скоростей локального расселения инвазионных видов от 2 до 370 м / год [Rušek, Hulme, 2005]. Линейное смещение границы ценопопуляций борщевиков поддерживается за счёт устойчивой плотности генеративных особей и регулярного плодоношения растений начиная с третьего года жизни [Pergl et al., 2006; Далькэ и др., 2023]. Зафиксированные нами сдвиги границ зарослей борщевиков до 13 м / год, *LRS* инвайдеров около 11 м / год в Чехии [Müllerová et al., 2005], увеличение количества их локалитетов вдали от прибрежных местообитаний [Rušek, Prach, 1993] можно объяснить расселением мерикарпиев с помощью ветра [Chadin et al., 2021].

Результаты моделирования хорошо согласуются с сообщениями о начале одичания высокорослых борщевиков на территории РСФСР в 1970-е гг. и активном их расселении на заброшенных сельскохозяйственных угодьях в 1990-е гг. [Озерова и др., 2017]. Учитывая максимальный календарный возраст инвазионных борщевиков в диапазоне 8–14 лет [Болотова, 1974; Pergl et al., 2006; Далькэ и др., 2023], можно утверждать, что на территории обширного вторичного ареала в их ценопопуляциях устойчиво поддерживается непрерывный поток поколений [Rušek, Prach, 1993; Müllerová et al., 2005; Chadin et al., 2017; Озерова, Кривошеина, 2018; Захожий и др., 2022; Арёпова и др., 2021]. В регионах, где виды рода *Heracleum* культивировали во второй половине XX в., ценопопуляции борщевиков занимают от 2 до 6% от общей площади населённых пунктов [Далькэ и др., 2018]. По нашим данным, около трети модельных участков в настоящее время практически полностью захвачены, а на остальных участках поддерживается высокая скорость вторжения гигантских борщевиков, характерная для экспоненциальной фазы их расселения.

Представленная в настоящей работе модель не учитывает возможность переноса

пропагул гигантских борщевиков на расстояния до нескольких сотен метров за счёт их перемещения по снежному насту [Кривошеина и др., 2020], водными потоками [Trottier et al., 2017] или под воздействием человека. Тем не менее, эти явления могут быть включены в алгоритм работы описанного клеточного автомата.

### Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках проекта РФФИ «Моделирование потенциальных ареалов инвазионных видов *Heracleum sosnowskyi* и *Heracleum mantegazzianum* на территории Восточной Европы» (20-54-18002 Болг\_a) и НИОКТР «Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)» (Рег. № 1021062311434-4-1.6.11).

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

- Арёпова Л.А., Арёпов Е.И., Казаков С.Г. Распространение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на южной границе вторичного ареала в европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14. №. 2. С. 2–15.
- Болотова Е.С. Продолжительность жизни борщевика Сосновского в условиях культуры в центральной зоне Коми АССР // Биологические исследования на северо-востоке европейской части СССР (Ежегодник). Сыктывкар, 1974. С. 54–59.
- Далькэ И.В., Захожий И.Г., Чадин И.Ф. Распространение борщевика Сосновского и мероприятия по его ликвидации на территории МО ГО «Сыктывкар» (Республика Коми) // Вестник Института биологии. 2018. № 3 (205). С. 2–13. URL: [https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2018.3\(205\).1](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2018.3(205).1)
- Далькэ И.В., Маслова С.П., Плюснина С.Н., Зрайченко Е.С., Бобров Ю.А. Новый метод определения календарного возраста растений *Heracleum sosnowskyi* и оценка на его основе возрастного состава в ценопопуляциях вида на севере // Экология. 2023. № 3. С. 1–8. DOI: 10.31857/S0367059723030022

- Захожий И.Г., Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Канев В.А. Эколого-географический анализ распространения *Heracleum persicum*, *H. mantegazzianum* и *H. sosnowskyi* на северной границе вторичного ареала видов в Европе // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 1. С. 55–70. DOI:10.35885/1996-1499-15-1-55-70.
- Кондратьев М.Н., Бударин С.Н., Ларикова Ю.С. Физиолого-экологические механизмы инвазивного проникновения борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в неиспользуемые агроэкосистемы // Известия ТСХА. 2015. Вып. 2. С. 36–49.
- Кривошеина М.Г., Озерова Н.А., Петросян В.Г. Распространение семян борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в зимний период // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13. №. 3. С. 22–31.
- Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. М., 1957. 358 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Краткий курс общей экологии. Часть 1: Экология видов и популяций: Учебник. Уфа: Изд-во БГПУ, 2011. 206 с.
- Озерова Н.А., Кривошеина М.Г. Особенности формирования вторичных ареалов борщевиков Сосновского и Мантегацци (*Heracleum sosnowskyi*, *H. mantegazzianum*) на территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С.78–87.
- Озерова Н.А., Широкова В.А., Кривошеина М.Г., Петросян В.Г. Пространственное распределение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) в долинах больших и средних рек восточно-европейской равнины (по материалам экспедиционных исследований 2008–2016 гг.) // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 3. С. 38–63.
- Расписание погоды (Электронный ресурс) // (https://rp5.ru). Проверено 22.06.2023.
- Эбель А.А., Зыкова Е.Е., Михайлова С.С., Черногринов П.П., Эбель Т.Т. Расселение и натурализация инвазивного вида *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Apiaceae) в Сибири // Экология и география растений и растительных сообществ: Матер. IV Межд. науч. конф. (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). Екатеринбург: Гуманитарный университет, 2018. С. 1065–1070.
- Яндекс.Карты (Электронный ресурс) // (https://yandex.ru/maps). Проверено 22.06.2023.
- Chadin I., Dalke I., Tishin D., Zakhochiy I., Malyshev R. A simple mechanistic model of the invasive species *Heracleum sosnowskyi* propagule dispersal by wind // PeerJ. 2021. 9:e11821 https://doi.org/10.7717/peerj.11821
- Chadin I., Dalke I., Zakhochiy I. Determination of the areas of giant hogweed stands according to remote sensing of the earth. Determination of parameters of logistic models describing the results of the cellular automaton, simulating the growth of the area of giant hogweed stands. [Data set] // Zenodo. 2023a. https://doi.org/10.5281/ZENODO.7672824
- Chadin I., Dalke I., Zakhochiy I. Python script for simulating the area growth of *Heracleum mantegazzianum* with cellular futomata. [Data set] // Zenodo. 2023b. https://doi.org/10.5281/ZENODO.7672987
- Chadin I., Dalke I., Zakhochiy I., Malyshev R. Individual Based Model for Calculating Distance and Direction of *Heracleum Mantegazzianum* Seeds Dispersal by Wind. [Data set] // Zenodo. 2023c. https://doi.org/10.5281/ZENODO.7673455
- Chadin I., Dalke I., Zakhochiy I., Malyshev R., Madi E., Kuzivanova O., Kirillov D., Elsakov V. Distribution of the invasive plant species *Heracleum sosnowskyi* Manden. in the Komi Republic (Russia) // PhytoKeys. 2017. Vol. 77. P. 71–80. https://doi.org/10.3897/phytokeys.77.11186
- Clegg L.M., Grace J. The distribution of *Heracleum mantegazzianum* (Somm. & Levier) near Edinburgh // Transactions of the Botanical Society of Edinburgh. 1974. Vol. 42. No. 2. P. 223–229. https://doi.org/10.1080/03746607408685282
- Dalke I., Chadin I. Illustration of a cellular automaton simulating of the invasive hogweed stand area growth based on weather data from Sofia airport. [Data set] // Zenodo. 2023. https://doi.org/10.5281/zenodo.7767469
- Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhochiy I.G., Malyshev R.V., Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Golovko T.K. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // PLOS ONE. 2015. Vol. 10. P. e0142833. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142833
- Google Earth Pro (Электронный ресурс) // (https://www.google.com/intl/ru/earth/versions). Проверено 22.06.2023.
- Google Maps (Электронный ресурс) // (https://www.google.ru/maps). Проверено 22.06.2023.
- Higgins S.I., Richardson D.M. A review of models of alien plant spread // Ecological modelling. 1996. Vol. 87. No. 1–3. P. 249–265. https://doi.org/10.1016/0304-3800(95)00022-4
- iNaturalist (Электронный ресурс) // (https://www.inaturalist.org/people/rivr). Проверено 22.06.2023.
- Jongejans E., Skarpaas O., Shea K. Dispersal, demography and spatial population models for conservation and control management // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2008. Vol. 9. No. 3–4. P. 153–170. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.09.005
- Jongejans E., Telenius A. Field experiments on seed dispersal by wind in ten umbelliferous species (Apiaceae) // Plant Ecology. 2001. Vol. 152. P. 67–78. https://doi.org/10.1023/A:1011467604469
- Mayer F., Albrecht H. Dispersal strategies: are they responsible for species success in arable ecosystems? // Perspectives for agroecosystem management. Balancing Environmental and Socio-Economic Demands. Elsevier. 2008. P. 257–278. https://doi.org/10.1016/B978-044451905-4.50010-6
- Müllerová J., Pyšek P., Jarošík V., Pergl J. Aerial photographs as a tool for assessing the regional dynamics of the invasive plant species *Heracleum mantegazzianum* // Journal of Applied Ecology. 2005. Vol. 42. No. 6. P. 1042–1053. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01092.x
- Nehrbass N., Winkler E., Müllerová J., Pergl J., Pyšek P., Perglová I. A simulation model of plant invasion: long-distance dispersal determines the pattern of spread



- // Biological Invasions. 2007. Vol. 9. P. 383–395. <https://doi.org/10.1007/s10530-006-9040-6>
- Ochsmann J. *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) in Deutschland Untersuchungen zur Biologie, Verbreitung, Morphologie und Taxonomie // Feddes Repertorium. 1996. Vol. 107. No. 7. P. 557–595. <https://doi.org/10.1002/fedr.19961070701>
- Pebesma E.J. Simple features for R: standardized support for spatial vector data // The R Journal. 2018. Vol. 10. No. 1. P. 439–446.
- Pergl J., Perglová I., Pyšek P., Dietz H. Population age structure and reproductive behaviour of the monocarpic perennial *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) in its native and invaded distribution ranges // American Journal of Botany. 2006. Vol. 93. No. 7. P. 1018–1028.
- Perrins J., Fitter A., Williamson M. Population Biology and Rates of Invasion of Three Introduced Impatiens Species in the British Isles // Journal of Biogeography. 1993. Vol. 20. No. 1. P. 33. DOI: 10.2307/2845737
- Pyšek P., Cock M.J., Nentwig W., Ravn H.P. Master of all traits: can we successfully fight giant hogweed // Ecology and management of giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). 2007. P. 297–312. <https://doi.org/10.1079/9781845932060.0297>
- Pyšek P., Hulme P.E. Spatio-temporal dynamics of plant invasions: linking pattern to process // Ecoscience. 2005. Vol. 12. No. 3. P. 302–315. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-3-302.1>
- Pyšek P., Prach K. Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe // Journal of Biogeography. 1993. Vol. 20. No. 4. P. 413–420.
- Pyšek P., Richardson D.M. Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? // In: Nentwig W. (ed.) Biological Invasions. Ecological Studies (Analysis and Synthesis). Berlin; Heidelberg: Springer, 2008. Vol. 193. P. 87–125. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_7)
- R Core Team A Language and Environment for Statistical Computing / R Core Team. – Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2022. // URL: <https://www.R-project.org/>
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and Distributions. 2000. Vol. 6. No. 2. P. 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Shadrin D.M., Dalke I.V., Zakhochiy I.G., Shilnikov D.S., Kozhin M.N., Chadin I.F. The use of DNA barcoding for the identification of giant hogweeds in the European North-East of Russia // bioRxiv 2023.02.21.529251. <https://doi.org/10.1101/2023.02.21.529251> (preprint).
- Soons M.B., Ozinga W.A. How important is long-distance seed dispersal for the regional survival of plant species? // Diversity and Distributions. 2005. Vol. 11. No. 2. P. 165–172. <https://www.jstor.org/stable/3246705>
- Tennekes M. tmap: Thematic Maps in R // Journal of Statistical Software. 2018. Vol. 84. No. 6. P. 1–39. DOI: 10.18637/jss.v084.i06
- Trottier N., Groeneveld E., Lavoie C. Giant hogweed at its northern distribution limit in North America: Experiments for a better understanding of its dispersal dynamics along rivers // River Research and Applications. 2017. Vol. 33. No. 7. P. 1098–1106. <https://doi.org/10.1002/rra.3149>
- Wojewódzka A., Baczyński J., Banasiak Ł., Downie S.R., Czarnocka-Cieciura A., Gierek M., Frankiewicz K., Spalik K. Evolutionary shifts in fruit dispersal syndromes in Apiaceae tribe Scandiceae // Plant Systematics and Evolution. 2019. Vol. 305. P. 401–414. <https://doi.org/10.1007/s00606-019-01579-1>

# MODELLING OF *HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN. AND *HERACLEUM MANTEGAZZIANUM* SOMMIER & LEVIER COENOPOPULATION AREA INCREASE RATE

©2023 Dalke I.V.\*, Chadin I.F. \*\*

Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,  
Syktyvkar, 167982, Russia  
e-mail: \*dalke@ib.komisc.ru; \*\*chadin@ib.komisc.ru

On the basis of developed individual-based model and empirical data the importance of anemochory for the dispersal of giant hogweed *Heracleum mantegazzianum* over long distances (up to 55 m from the parent plant) was proved. The use of cellular automata for modelling of the plant coenopopulation area increase allowed to reveal the influence of weather condition, number and spatial distribution of hogweed plants in the period of the beginning of introduction on the rate of invasion. Verification of the results of the cellular automaton work based on satellite images and field observations showed a significant level of compliance of theoretical calculations and observed results. The logistic functions parameters describing the change in the area of giant invasive hogweed stands were determined. A retrospective analysis of satellite images of model plots, starting from the 90s of the 20th century, showed an annual increase in the area of hogweed coenopopulations by 20% in the exponential population growth phase. A significant variability in the rate of invasion (from 5% to 70% per year) depended on the initial conditions and stage of invasion, usage modes and ecological capacity of the available sites.

**Keywords:** *Heracleum sosnowskyi*, *Heracleum mantegazzianum*, giant hogweed, anemochory, individual-based model, cellular automaton, satellite images, invasion rate.