

*Научный журнал*

*Основан в 2005 г.*

Зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере связи,  
информационных технологий и массовых коммуникаций  
ПИ № ФС77-61025 от 5 марта 2015 г.

**Учредитель:**

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования  
«Тверской государственный университет»

**Редакционная коллегия серии:**

д-р биол. наук, проф. А.В. Зиновьев (*глав. редактор*);  
д-р биол. наук, проф. А.Я. Рыжов;  
действительный член РАН, д-р мед. наук, проф. В.М. Баранов;  
д-р биол. наук, проф. А.Н. Панкрушина; д-р биол. наук В.И. Николаев;  
д-р биол. наук, проф. М.Б. Петрова; д-р биол. наук, проф. Л.В. Алексеева;  
д-р биол. наук Н.П. Александрова; д-р мед. наук, проф. Н.Н. Слюсарь;  
д-р биол. наук, проф. Г.М. Зубарева; д-р биол. наук А.Д. Потёмкин;  
д-р биол. наук, проф. А.А. Нотов;  
д-р биол. наук А.Ф. Мейсунова; д-р биол. наук, проф. М.С. Игнатов;  
д-р биол. наук Ю.К. Виноградова; канд. биол. наук, доц. Л.В. Петухова;  
д-р мед. наук проф. И.И. Макарова; канд. биол. наук, доц. А.А. Емельянова;  
д-р биол. наук, доц. В.В. Ивановский (Беларусь); канд. биол. наук, доц. Н.Е. Николаева; канд.  
биол. наук, проф. С.М. Дементьева;  
канд. биол. наук, доц. С.А. Иванова (*отв. секретарь*);  
канд. физ.-мат. наук, доц. В.Е. Домбровская;  
канд. биол. наук Д.И. Игнатьев (*техн. редактор*)

**Адрес редакции:**

Россия, 17002, г. Тверь, пр-т Чайковского, д. 70, каб. 201  
Тел.: +7 (4822) 32-06-80

*Все права защищены. Никакая часть этого издания  
не может быть воспроизведена без письменного разрешения издателя.*

© Тверской государственный  
университет, 2025

*Scientific Journal*

*Founded in 2005*

Registered by the Federal Service for Supervision of Communications,  
Information Technology and Mass Media  
PI № ФС77-6125 of March 5, 2015

**Translated Title:**

Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology

**Founder:**

Federal State Budget Educational Institution  
of Higher Education  
«Tver State University»

**Editorial Board of the Series:**

D.Sc. in Biology, prof. A.V. Zinoviev (*editor-in-chief*);  
D.Sc. in Biology, prof. A.Ya. Ryzhov;  
Corresponding Member of RAMS, Dr. of Medical Sciences, prof. V.M. Baranov;  
D.Sc. in Biology, prof. A.N. Pankrushina; D.Sc. in Biology, prof. V.I. Nikolaev;  
D.Sc. in Biology, prof. M.B. Petrova; D.Sc. in Biology, prof. L.V. Alekseeva;  
D.Sc. in Biology N.P. Aleksandrova; Dr. of Medical Sciences, prof. N.N. Slusar;  
D.Sc. in Biology, prof. G.M. Zubareva; D.Sc. in Biology A.D. Potemkin;  
D.Sc. in Biology, prof. A.A. Notov;  
D.Sc. in Biology, assoc. prof. A.F. Meysurova; D.Sc. in Biology, prof. M.S. Ignatov;  
D.Sc. in Biology Yu.K. Vinogradova;  
Cand.Sc. in Biology, assoc. prof. L.V. Petukhova; Dr. of Medical Sciences, prof. I.I. Makarova;  
Cand.Sc. in Biology, assoc. prof. A.A. Emelyanova;  
D.Sc. in Biology, assoc. prof. V.V. Ivanovsky (Belarus);  
Cand.Sc. in Biology, assoc. prof. N.E. Nikolaeva;  
Cand.Sc. in Biology, prof. S.M. Dementyeva;  
Cand.Sc. in Biology, assoc. prof. S.A. Ivanova (*executive secretary*);  
Cand. of Physical and Technical Sciences, assoc. prof. V.E. Dombrovskaya;  
Cand.Sc. in Biology D.I. Ignatiev (*technical editor*)

**Editorial Office:**

Office 201, 70, Chaikovsky prospekt, Tver, 170002, Russia  
Tel.: +7 (4822) 32-06-80

*All rights reserved. No part of this publication  
may be reproduced without the written permission of the publisher.*

© Tver State University, 2025

## СОДЕРЖАНИЕ

### ФИЗИОЛОГИЯ

*Р.В. Наумов*

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВНЕШНЕГО ДЫХАНИЯ У СТУДЕНТОВ-СПОРТСМЕНОВ.....7

*И.Д. Коняев, Н.Н. Захарьева*

РЕЗУЛЬТАТЫ МОНИТОРИНГА ФИЗИЧЕСКОГО ЗДОРОВЬЯ ДЕТЕЙ 3–7 ЛЕТ ПОСЕЩАЮЩИХ ДОШКОЛЬНЫЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ОРГАНИЗАЦИИ.....17

### ЗООЛОГИЯ

*А.В. Зиновьев*

БЕЛАЯ ЦАПЛЯ (*ARDEA ALBA L.*) В ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ: ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И НЫНЕШНЕЕ СОСТОЯНИЕ.....30

*А.А. Виноградов, А.Г. Резанов*

КРЯКВЫ *ANAS PLATYRHYNCHOS* КОРМЯТСЯ ЖЕЛУДЯМИ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО *QUERCUS ROBUR* В ОСЕННЕ-ЗИМНИЙ ПЕРИОД В Г. ТВЕРИ.....39

*А.А. Емельянова, Н.Е. Николаева, А.А. Никитина*

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ АДАПТИВНОСТИ ПРИЗНАКОВ ОКРАСКИ ПОКРОВОВ ТЕЛА ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA TEMPORARIA LINNAEUS*).....78

### БОТАНИКА

*Е.О. Королькова, А.В. Шкурко*

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЕВРОПЕЙСКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ИХ ВОЗМОЖНЫМ ПОЛЕМОХОРНЫМ ПРОИСХОЖДЕНИЕМ НА ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ....102

*Г.Н. Огуреева*

РЕГИОНАЛЬНЫЙ БИОМ КАК ОПОРНАЯ ЕДИНИЦА ИЗУЧЕНИЯ ПОЛЕМОХОРНОГО КОМПОНЕНТА БИОТЫ.....121

*А.В. Кравченко*

НЕКОТОРЫЕ СВЕДЕНИЕ О ПОЛЕМОХОРАХ, ВЫЯВЛЕННЫХ В РЕСПУБЛИКЕ КАРЕЛИЯ.....131

*Ю.К. Виноградова*  
ВЕКТОРЫ ИНВАЗИИ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ.....143

*В.К. Тохтарь, А.Ю. Курской, В.Н. Зеленкова*  
ОСНОВНЫЕ ПОДХОДЫ И ПЕРСПЕКТИВНЫЕ МЕТОДЫ  
ВЫЯВЛЕНИЯ ВИДОВ-ПОЛЕМОХОРОВ.....154

*А.А. Нотов, Л.А. Жукова*  
ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ  
ПОЛЕМОХОРНОЙ ГЕТЕРОГЕНИЗАЦИИ БИОСИСТЕМ .....168

*Л.В. Зуева*  
РАСТЕНИЯ-ПОЛЕМОХОРЫ В ОЗЕЛЕНЕНИИ  
НАСЕЛЕННЫХ ПУНКТОВ (НА ПРИМЕРЕ ОЛЕНИНСКОГО  
РАЙОНА ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ).....187

*Д.А. Филиппов, Ю.А. Бобров*  
ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *CORNUS SUECICA*  
(*CORNACEAE*) В ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ.....194

*С.А. Курочкин, Д.И. Игнатьев*  
НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ДУРМАНА ИНДЕЙСКОГО  
(*DATURA INOXIA* MILL.).....208

#### **МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ**

*Н.В. Лебедева, Е.А. Подолян, Д.И. Игнатьев*  
ВЛИЯНИЕ САПРОПЕЛЯ НА РАЗВИТИЕ ОРИГИНАЛЬНОГО  
СЕМЕННОГО КАРТОФЕЛЯ.....215

#### **ХРОНИКА**

*А.А. Нотов, А.Ф. Мейсурова, С.А. Иванова*  
ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ С МЕЖДУНАРОДНЫМ  
УЧАСТИЕМ «ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ВОЙНЫ:  
ПОЛЕМОХОРЫ В ЛАНДШАФТАХ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ»  
(ТВЕРЬ, 20–22 МАРТА 2025 Г.).....221

## CONTENT

### PHYSIOLOGY

*R.V. Naumov*

COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF EXTERNAL RESPIRATION INDICATORS IN STUDENT-ATHLETES.....7

*I.D. Konyaev, N.N. Zakharyeva*

RESULTS OF PHYSICAL HEALTH MONITORING IN CHILDREN AGED 3–7 ATTENDING PRESCHOOL EDUCATIONAL INSTITUTIONS.....17

### ZOOLOGY

*A.V. Zinoviev*

THE GREAT EGRET (*ARDEA ALBA* L.) IN TVER REGION: HISTORY AND CURRENT STATUS.....30

*A.A. Vinogradov, A.G. Rezanov*

MALLARDS (*ANAS PLATYRHYNCHOS*) FORAGING ON ACORNS OF ENGLISH OAK (*QUERCUS ROBUR*) DURING THE AUTUMN–WINTER PERIOD IN TVER CITY.....39

*A.A. Emelyanova, N.E. Nikolaeva, A.A. Nikitina*

RESULTS OF A STUDY ON THE ADAPTIVENESS OF DORSAL COLORATION TRAITS IN THE COMMON FROG (*RANA TEMPORARIA* LINNAEUS).....78

### BOTANY

*E.O. Korolkova, A.V. Shkurko*

SPECIES DISTRIBUTION MODELING OF CENTRAL EUROPEAN VASCULAR PLANT SPECIES FOR ASSESSING THEIR POSSIBLE POLEMOCHOROUS ORIGIN IN NORTH-WESTERN RUSSIA.....102

*G.N. Ogureeva*

THE REGIONAL BIOME AS A REFERENCE UNIT FOR STUDYING THE POLEMOCHORIC COMPONENT OF BIOTA.....121

*A.V. Kravchenko*

SOME DATA ON POLEMOCHORES KNOWN FOR THE REPUBLIC OF KARELIA.....131

*Yu.K. Vinogradova*

INVASION PATHWAYS OF THE ALIEN PLANT SPECIES.....143

*V.K. Tokhtar, A.Yu. Kurskoy, V.N. Zelenkova*  
BASIC APPROACHES AND PROMISING METHODS  
FOR IDENTIFYING POLEMOCHORE SPECIES.....154

*A.A. Notov, L.A. Zhukova*  
POPULATION ASPECTS  
OF POLEMOCHORE HETEROGENIZATION OF BIOSYSTEMS.....168

*L.V. Zueva*  
POLEMOCHORIC PLANTS IN URBAN AND RURAL LANDSCAPING:  
A CASE STUDY FROM OLENINSKY DISTRICT, TVER REGION.....187

*D.A. Philippov, Yu.A. Bobroff*  
ECOLOGICAL AND BIOLOGICAL FEATURES OF *CORNUS SUECICA*  
(*CORNACEAE*) IN THE VOLOGDA REGION, RUSSIA.....194

*S.A. Kurochkin, D.I. Ignatev*  
SOME FEATURES OF BIOLOGY *DATURA INOXIA* MILL. ....208

#### **INTERDISCIPLINARY STUDIES**

*N.V. Lebedeva, E.A. Podolyan, D.I. Ignatev*  
INFLUENCE OF SAPROPEL ON THE DEVELOPMENT  
OF ORIGINAL SEED POTATOES.....215

#### **CHRONICLE**

*A.A. Notov, A.F. Meysurova, S.A. Ivanova*  
ALL-RUSSIAN CONFERENCE WITH INTERNATIONAL PARTICIPATION  
«ECOLOGICAL CONSEQUENCES OF WAR:  
POLEMOCHORES IN THE LANDSCAPES OF EASTERN EUROPE»  
(TVER, MARCH 20–22, 2025).....221

## ФИЗИОЛОГИЯ

УДК 612.21

DOI: 10.26456/vtbio428

### **СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВНЕШНЕГО ДЫХАНИЯ У СТУДЕНТОВ-СПОРТСМЕНОВ**

**Р.В. Наумов**

Пензенский государственный университет, Пенза

В статье характеризуется связь сформированности показателей внешнего дыхания со специализацией студентов-спортсменов в состоянии покоя. Описан эксперимент, проводимый среди студентов-спортсменов разных специализаций, а также студентов, занимающихся спортом любительски. Показатели внешнего дыхания (ДО, ЧД, МОД, ЖЕЛ,  $RO_{вд}$ ,  $RO_{выд}$ , ФЖЕЛ, ОВФ, МВЛ) определялись с помощью спирографа. В ходе эксперимента в первую очередь было установлено, что исследуемые характеристики имеют большие значения среди профессионально занимающихся спортом студентов, чем у спортсменов-любителей. Кроме того, высокие показатели внешнего дыхания установлены у пауэрлифтингистов, игроков, легкоатлетов, спортсменов занимающихся боевыми искусствами. Меньшую сформированность функциональных показателей внешнего дыхания удалось обнаружить у пловцов и гимнастов, что можно объяснить наличием в данных группах девушек, а также начальной квалификацией спортсменов-пловцов.

**Ключевые слова:** дыхание, внешнее дыхание, спирография, жизненная емкость легких, дыхательный объем, частота дыхания, минутный объем дыхания, резервный объем вдоха, резервный объем выдоха, форсированная жизненная емкость легких, объем форсированного выдоха, максимальная вентиляция легких, профессиональные спортсмены, спортсмены-любители.

**Введение.** Дыхание – это важнейший физиологический процесс, необходимый для насыщения всех тканей, органов и систем кислородом. Благодаря дыханию происходят процессы окисления в организме (Пожарова и др., 2019).

Дыхание является сложным многостадийным процессом. Во многих источниках дыхание делится на пять основных этапов: внешнее дыхание, газообмен в легких, транспорт газов, газообмен в тканях и тканевое дыхание (Переверзева, 2021). Каждый из этапов необходим для нормального функционирования всего организма человека. Однако, без внешнего дыхания невозможно протекание всех последующих

процессов. Исследователи утверждают, что одним из важнейших показателей состояния спортивной работоспособности является функциональное состояние системы внешнего дыхания (Гуцол, 2014; Хлебников, 2020). Влияние физических нагрузок разной интенсивности на организм человека отражается в первую очередь на кардиореспираторной системе, поскольку данная система обеспечивает адаптацию организма к различным воздействиям и отражает динамику восстановительных процессов. Поэтому оценка внешнего дыхания является важнейшим показателем работы дыхательной системы (Солопов, Солопов, 2013).

Целью работы является изучение функциональных показателей внешнего дыхания у студентов-спортсменов разной специализации в состоянии покоя.

**Методика.** Исследование проводилось на базе ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет». В эксперименте принимали участие студенты разных спортивных направлений: пауэрлифтинг, легкая атлетика, плавание, боевые искусства, игровые виды спорта, гимнастика, а также студенты, занимающиеся спортом любительски (походы в залы для поддержания формы тела). В каждой группе было 10 студентов, следовательно, общее количество участников эксперимента – 70 человек.

Методы исследования:

- 1) теоретические (анализ научной литературы по теме исследования, ее систематизация и обобщение);
- 2) практические (наблюдение, эксперимент с применением спирографа, математическая и графическая обработка данных).

В ходе организации эксперимента для изучения показателей внешнего дыхания применялся спирограф СМП-21/01-«Р-Д». Оценка результатов записывалась с помощью спирограммы. Эксперимент проводился в спокойной обстановке и безболезненно для экспериментируемого, так как не предполагает использования каких-либо препаратов или дополнительных нагрузок. Спирография является основным методом оценки состояния функций внешнего дыхания. Использование данного метода позволило определить показатели внешнего дыхания, представленные в таблице 1 (Каменева и др., 2023).

Приведенные в таблице 1 нормальные значения характерны для взрослого человека, но у тренированного спортсмена могут превышать эти значения.

Экспериментальные группа студентов подбирались по возрасту и специализации, о которой говорилось выше. Все участники эксперимента имеют возраст 18–21 год, соответственно, с физиологических позиций их можно отнести в одну возрастную группу.

Таблица 1

Показатели внешнего дыхания, определяемые у студентов при помощи спирографа

Показатель	Обозначение	Единица измерения	Характеристика	Норма
Дыхательный объем	ДО	л	Количество вдыхаемого и выдыхаемого воздуха	0,3-0,8
Частота дыхания	ЧД	цик/мин	Общее число дыхательных движений в единицу времени	16-18
Минутный объем дыхания	МОД	л/мин	Объем вдыхаемого или выдыхаемого воздуха за единицу времени	4-6
Жизненная емкость легких	ЖЕЛ	л	Максимальное количество воздуха, который человек может выдохнуть после максимально глубокого вдоха	3-5
Резервный объем вдоха	РО <sub>вд.</sub>	л	Количество воздуха, которое можно дополнительно вдохнуть после нормального вдоха	1,5-2,5
Резервный объем выдоха	РО <sub>выд.</sub>	л	Количество воздуха, которое можно максимально выдохнуть после	1-1,5

			нормального выдоха	
Форсированная жизненная емкость легких	ФЖЕЛ	л	Максимальный объем воздуха, выдыхаемый форсированно после полного глубокого вдоха	2,5-3,5
Объем форсированного выдоха	ОФВ	л	Объем воздуха, который можно выдохнуть за первую секунду выполнения маневра форсированной ЖЕЛ	1,4-4,2
Максимальная вентиляция легких	МВЛ	л/мин	Максимальный объем воздуха, который человек может вдыхать и выдыхать за единицу времени (мин)	40-120

Большая часть участников исследования – юноши (76%–55 человек), так как в целом в Институте преобладающей массой студентов являются юноши. Девушек больше всего в группе гимнастов, среди которых 5 человек – девушки – художественные гимнастки, и столько же юношей – спортивных гимнастов. 5 человек девушек присутствовало в группе легкоатлетов, 2 студентки занимаются любительским спортом и еще 3 плаванием. Оставшаяся часть групп участников эксперимента представлена только юношами (игровики, пауэрлифтингисты, спортсмены, занимающиеся боевыми видами искусства).

**Результаты и обсуждение.** В таблице 2 отражены результаты изучения функциональных показателей внешнего дыхания у студентов-спортсменов разной специализации. В таблице отражены средние значения показателей.

На рисунке 1 представлен график выраженности конкретных функциональных показателей внешнего дыхания среди спортсменов разных специализаций.

Полученные данные указывают на то, что показатели внешнего дыхания в целом сильнее выражены у студентов, профессионально занимающихся спортом. У студентов, занимающихся любительским спортом показатели находятся в пределах нормы, однако же в значительной мере отличаются от показателей спортсменов.

Таблица 2

Результаты изучения показателей внешнего дыхания у студентов-спортсменов

Показатель	Спортивная специализация						
	Пауэр-лифтинг	Боевые искусства	Плавание	Игровые виды спорта	Гимнастика	Легкая атлетика	Любительский спорт
ДО	3,87	1,58	2,93	2,14	1,7	1,32	0,78
ЧД	13	17	12	16,3	15	17,5	22
МОД	50,31	26,86	35,64	34,8	25,5	23,5	17,16
ЖЕЛ	6,2	5,82	4,15	7,14	4,96	5,64	4,1
РО <sub>вд.</sub>	3,6	3,73	3,22	3,68	3,02	2,7	1,6
РО <sub>выд.</sub>	1,86	1,74	1,32	2,26	1,57	1,8	1,1
ФЖЕЛ	5,99	5,05	5,22	6,43	4,42	5,01	3,44
ОФВ	5,99	4,6	4,81	3,96	3,97	4,55	2,6
МВЛ	211,5	170,25	183	147,27	153,8	166,05	72,6

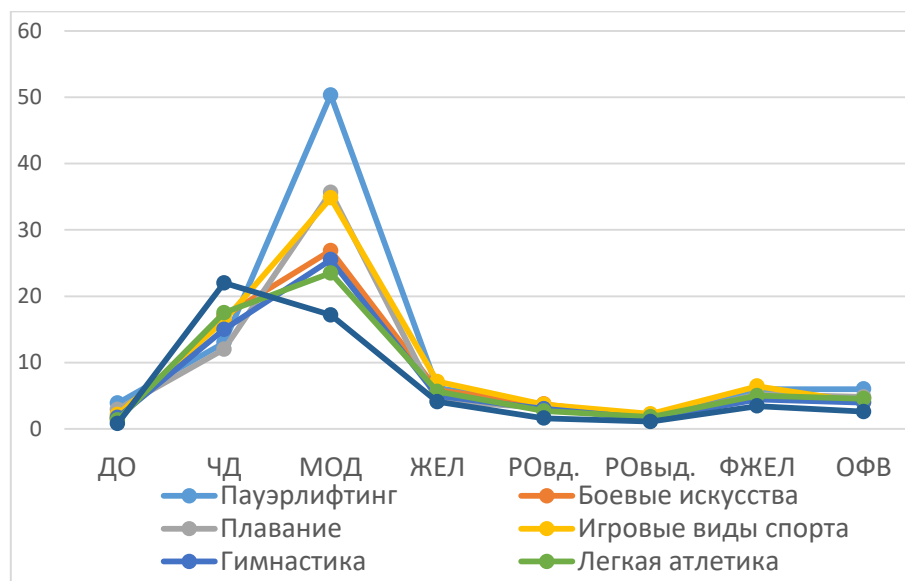


Рис. 1. Показатели внешнего дыхания у студентов разных спортивных специализаций

В научной литературе (Баранова и др., 2013; Переверзева, 2021) описано, что у хорошо тренированных спортсменов аппарат дыхания работает более рационально, чем у нетренированных, дыхание глубже и ритмичнее. Эта более совершенная деятельность дыхания выражается в следующем. Легочная вентиляция увеличивается вследствие углубления дыхания. Подвижность грудной клетки и диафрагмы увеличивается. Более совершенный процесс дыхания благоприятно влияет и на кровообращение.

Дыхательный объем и частота дыхания напрямую связаны друг с другом, так как отношение этих показателей характеризует минутный объем дыхания. Данная величина у спортсменов в значительной степени превышает норму здорового взрослого человека. Так, если у нетренированного человека данная величина составляет от 4 до 6 л/мин, то у спортсменов она может превышать 150 л/мин, особенно в период интенсивной физической нагрузки. При этом, чаще всего, у спортсменов дыхательный объем преобладает над частотой дыхания, а у нетренированных лиц – наоборот.

В нашем случае у спортсменов, занимающихся спортом профессионально, ДО значительно превышает норму здорового взрослого человека, которая составляет 0,3–0,8 л. У игроков, гимнастов, легкоатлетов и спортсменов, занимающихся боевыми искусствами, дыхательный объем превышает верхнюю границу нормы нетренированного человека практически в 2 раза, у пловцов – более чем в 3 раза, а у пауэрлифтингистов – практически в 5 раз. При этом, при низких значениях частоты дыхания относительно обычного здорового человека, МОД именно из-за большого дыхательного объема превышает норму. У хорошо тренированных спортсменов частота дыханий уменьшается, что дает экономию в работе дыхательной мускулатуры, становящейся более сильной и выносливой. У спортсменов-любителей, наоборот, МОД достигает высоких значений за счет большего количества частоты дыхательных движений.

Жизненная емкость легких также выше у профессиональных спортсменов, нежели у спортсменов-любителей. При этом самые высокие значения данного показателя характерны для пауэрлифтингистов, игроков, легкоатлетов, спортсменов, занимающихся боевыми искусствами. Стоит отметить, что среди игроков самые высокие показатели ЖЕЛ были выявлены среди хоккеистов. В целом, норма ЖЕЛ для обычного человека составляет 3–5 л, а у спортсменов может достигать 7 л. При этом, после физических нагрузок эта величина увеличивается. В группах пловцов, гимнастов и спортсменов-любителей уровень ЖЕЛ находится в пределах нормы, и ближе к верхнему ее пределу. Несмотря на то, что в большинстве

литературных источников указывается о значительно высоком уровне жизненной емкости у тренированных людей, занимающихся циклическими видами спорта, в нашем случае у пловцов был выявлена относительно невысокая величина данного показателя. На наш взгляд это можно объяснить тем, что в данной группе есть студенты, начавшие заниматься плаванием профессионально относительно недавно, и девушки, физиологические показатели которых сравнительно ниже юношей.

Литературные данные также показывают, что показатели функции внешнего дыхания и максимальная сила сокращений дыхательных мышц спортсменов, тренирующих выносливость (пловцы, волейболисты, баскетболисты, футболисты, хоккеисты,) существенно выше, чем в общей популяции мужчин соответствующего возраста и антропометрических параметров, поэтому неудивительно, что у игроков исследуемые показатели выше, чем норма у обычного человека (Коц, 1986; Чинкин и др., 2016; Сегизбаева и др., 2021).

Резервный объем вдоха у спортсменов также выше, чем у обычного нетренированного человека, и в среднем составляет 50–60 % от жизненной емкости легких. Соответственно, как и ЖЕЛ, данный показатель выше у пауэрлифтингистов, игроков, легкоатлетов, спортсменов, занимающихся боевыми искусствами. Резервный объем выдоха составляет 30–40 % от ЖЕЛ и прямо коррелирует вместе с резервным объемом вдоха. Самые низкие значения резервного объема вдоха и выдоха у спортсменов-любителей, они соответствуют норме нетренированного человека.

Форсированная жизненная емкость легких является важным функциональным показателем процесса внешнего дыхания, так как ее величина характеризует эластичность оболочек и мышц легких, а также проводимость бронхов. Обычно этот показатель составляет около 80 % от ЖЕЛ, в норме может достигать 3,5 л, но у спортсменов превышает эти значения. В нашем исследовании этот показатель соответствует норме и характеризует хорошую работу легких во всех исследуемых группах спортсменов. Меньшая величина ФЖЕЛ обнаружена у спортсменов-любителей, но она все-таки находится в пределах нормы.

Объем форсированного выдоха у профессионально занимающихся спортсменов в ходе исследования превысил нормальные значения у обычных нетренированных людей. При этом среди спортсменов самая высокая величина этого показателя была выявлена у пауэрлифтингистов, так как данный вид спорта развивает как силу, так выносливость и в целом мускулатуру. Практически одинаковое значение ОФВ у пловцов, спортсменов, занимающихся боевыми искусствами, и легкоатлетов. Приближенные к верхней границы нормы

значения ОФВ проявилась у игроков и гимнастов. Самая низкая величина данного показателя проявилась у спортсменов, занимающихся спортом любительски.

На рисунке 2 отражена сформированность максимальной вентиляции легких среди спортсменов разных специализаций.

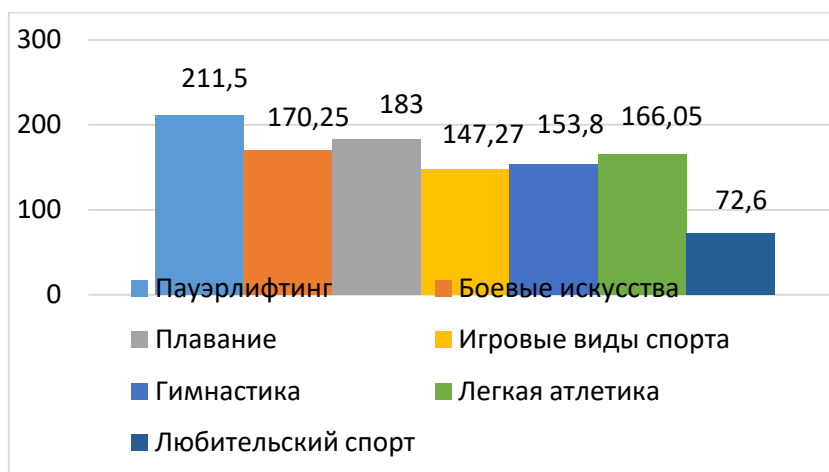


Рис. 2. Величина МВЛ (л/мин) среди спортсменов разной специализации

Максимальная вентиляция легких у нетренированного человека обычно не превышает 70 л/мин, однако в литературных источниках можно найти величину до 120 л/мин. У тренированных людей этот показатель может достигать 220 л/мин. Он напрямую зависит от пола, возраста и состояния здоровья. Так, у девушек высокой спортивной квалификации он не может превышать 130 л/мин. В ходе эксперимента самые высокие показатели МВЛ выявлены у пауэрлифтингистов, пловцов, гимнастов и легкоатлетов. Так как каждый из этих видов формирует силу и выносливость, дыхательная система также имеет высокое развитие, сами легкие эластичны и бронхи имеют высокую проводимость. Немного меньшую величину этот показатель имеет у игроков и спортсменов, занимающихся боевыми искусствами. У спортсменов-любителей показатель максимальной вентиляции легких практически в 2-3 раза меньше, чем у других участников эксперимента, что говорит о низком развитии функциональных показателей легких в целом у малотренированных людей.

**Заключение.** В целом, в ходе исследования было установлено, что уровень тренированности напрямую влияет на сформированность функциональных показателей внешнего дыхания. По большинству показателей пауэрлифтингисты имеют более развитые легкие. У

спортсменов, тренирующих выносливость, динамические показатели функции внешнего дыхания значительно выше, чем у спортсменов, тренирующих силу. У пауэрлифтингистов показатели выше в связи с тем, что они развивают как силу, так и выносливость. Незначительно ниже показатели сформированы у игроков, легкоатлетов и спортсменов, занимающихся боевыми искусствами. По многим показателям отстают пловцы и гимнасты, но это можно объяснить наличием в данных группах девушек. У женского пола многие показатели в связи с физиологическими особенностями ниже, чем у юношей, а также тем, что среди пловцов есть спортсмены, тренирующиеся профессионально относительно недавно. Самые низкие показатели внешнего дыхания у спортсменов-любителей, так как они имеют низкую тренированность и занимаются спортом в основном для поддержания формы тела.

### **Список литературы**

- Баранова Е.А., Капилович Л.В.* 2013. Влияние физической нагрузки на показатели легочной вентиляции у спортсменов // Вестник Томского государственного университета. № 374. С. 152–155.
- Каменева М.Ю., Черняк А.В., Айсанов З.Р., Авдеев С.Н., Бабак С.Л., Белевский А.С., Берестень Н.Ф., Калманова Е.Н., Малявин А.Г., Перельман Ю., Приходько А.Г., Стручков П.В., Чикина С.Ю., Чушкин М.И.* 2023. Спирометрия: методическое руководство по проведению исследования и интерпретации результатов // Пульмонология. № 3. С. 307–340.
- Коц Я.М.* 1986. Спортивная физиология. Учебник для институтов физической культуры. М.: Физкультура и спорт. 239 с.
- Переверзева С.Э.* 2021. Влияние физических упражнений на дыхательную систему // Постулат. № 6 (68). Режим доступа: <https://e-postulat.ru/index.php/Postulat/issue/view/79>.
- Пожарова Г.В., Федотова Г.Г., Гераськина М.А.* 2019. Физиология физической культуры и спорта: учебно-методическое пособие. Саранск: МГПИ им. М.Е. Евсевьева. 171 с.
- Сегизбаева М.О., Александрова Н.П.* 2021. Адаптационные изменения функции внешнего дыхания у спортсменов различных специализаций // Физиология человека. № 5. С. 87–94.
- Солопов И.Н., Солопов А.И.* 2013. Соотношение объемно-временных параметров внешнего дыхания у спортсменов различной квалификации и специализации // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». Выпуск 29. №2. С. 250–256.
- Физиологические и патофизиологические аспекты внешнего дыхания.* 2014 / Л. О. Гуцол [и др.]. Иркутск: ИГМУ. 116 с.
- Хлебников В.А.* 2020. Функции дыхательной системы при занятиях физическими упражнениями // Наука и образование: поиск новых перспектив в условиях пандемии COVID-19: сборник научных трудов по материалам Международной научно-практической конференции. Белгород: Изд-во ООО Агентство перспективных научных исследований (АПНИ). С. 77–82.
- Чинкин А.С., Назаренко А.С.* 2016. Физиология спорта: учебное пособие. М.: Спорт. 120 с.

## **COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF EXTERNAL RESPIRATION INDICATORS IN STUDENT-ATHLETES**

**R.V. Naumov**

Penza State University, Penza

The article examines the relationship between the development of external respiratory parameters and the athletic specialization of students at rest. The study involved student athletes representing various sports disciplines, as well as students engaged in recreational (non-competitive) physical activity. External respiratory parameters—including tidal volume (TV), respiratory rate (RR), minute ventilation (MV), vital capacity (VC), inspiratory reserve volume (IRV), expiratory reserve volume (ERV), forced vital capacity (FVC), forced expiratory volume (FEV), and maximal voluntary ventilation (MVV)—were measured using spirometry. The experimental findings primarily demonstrated that professionally trained student athletes exhibited significantly higher values of these respiratory parameters compared to their amateur counterparts. Elevated external respiratory capacities were particularly evident among powerlifters, team-sport athletes, track-and-field athletes, and practitioners of martial arts. Conversely, comparatively lower functional development of external respiratory parameters was observed in swimmers and gymnasts. This difference may be attributed to the higher proportion of female participants in these groups, as well as the relatively low competitive qualification level among the swimmers included in the study.

**Keywords:** *respiration, external respiration, spirometry, vital capacity of the lungs, respiratory volume, respiratory rate, minute volume of respiration, inspiratory reserve volume, expiratory reserve volume, forced vital capacity of the lungs, forced expiratory volume, maximum ventilation of the lungs, professional athletes, amateur athletes.*

### *Об авторе*

НАУМОВ Роман Валерьевич – кандидат биологических наук, доцент кафедры «Теоретические основы физической культуры и спорта» ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет», 440026, Пенза, ул. Красная, 40, e-mail: [www.naumov\\_roman@mail.ru](mailto:www.naumov_roman@mail.ru).

Наумов Р.В. Сравнительная характеристика показателей внешнего дыхания у студентов-спортсменов / Р.В. Наумов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 4(80). С. 7–16.

Дата поступления рукописи в редакцию: 13.05.25

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25

УДК 613.954:373.24  
DOI: 10.26456/vtbio429

## **РЕЗУЛЬТАТЫ МОНИТОРИНГА ФИЗИЧЕСКОГО ЗДОРОВЬЯ ДЕТЕЙ 3–7 ЛЕТ ПОСЕЩАЮЩИХ ДОШКОЛЬНЫЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ОРГАНИЗАЦИИ\***

**И.Д. Коняев, Н.Н. Захарьева**

Институт развития, здоровья и адаптации ребенка, Москва

Представлены результаты мониторинга состояния физического здоровья и физического развития 9014 детей (4551 мальчик и 4463 девочки) из 139 дошкольных образовательных организаций 8 федеральных округов России, полученные с апреля по сентябрь 2025г. Установлено, что с увеличением возраста ребенка отмечается повышение гармоничности физического развития, снижение частоты заболеваний. Девочки демонстрируют более устойчивые показатели гармоничности физического развития, тогда как мальчики характеризуются большей вариабельностью антропометрических показателей. Повышенная распространенность дисгармоничного развития выявлена у детей из Республики Бурятия, Республики Саха, Хабаровского края, Кемеровской и Ленинградской областей.

***Ключевые слова:** дети, дошкольный возраст, физическое развитие, здоровье, гармоничность развития ребенка, текущая заболеваемость, группа здоровья, дисгармоничное развитие.*

**Введение.** Сохранение и улучшение здоровья, а также всестороннее развитие детей является приоритетной задачей для современной России (Дмитрий Чернышенко, 2025), Европейского региона ВОЗ (World Health Organization, 2024) и всего мира (Tuack, 2023). Как показывают данные большинства исследований, за последние 5 лет отмечено ухудшение здоровья детей и подростков до 18 лет всех возрастных периодах развития (Бантьева и др., 2019; Милушкина и др., 2023). Особенно остро такая проблема стоит в дошкольном возрасте (Журавлева, 2024; Финота и др., 2024). Межрегиональные различия параметров физического здоровья у детей обусловлены сочетанием климато-географических, социально-экономических и средовых факторов, что демонстрируют как

---

\* Проект выполнен в рамках ГЗ 073-00070-25-03 от 29.05.2025 по теме НИР «Разработка и апробация комплекса инструментов для проведения мониторинга физического здоровья детей дошкольного возраста в условиях дошкольной образовательной организации»

исследования отечественных ученых, так и зарубежных коллег (Иванченко и др., 2012; Gautam et al., 2023). По данным систематических обзоров и мета-анализов зарубежных ученых, сохраняется высокая распространенность избыточной массы тела (ожирения) у детей и подростков, что требует адресных профилактических мер, начиная с дошкольного периода (Zhang et al., 2024). Поэтому проведение мониторинга с оценкой особенностей состояния здоровья и физического развития детей дошкольного возраста, с учетом региональных особенностей, приобретает особую значимость.

Цель исследования: изучить состояние физического здоровья детей 3–7 лет, посещающих дошкольные образовательные организации.

**Методика исследования.** Проведено обследование 9014 детей (4551 – мальчики и 4463 – девочки), посещающих дошкольные образовательные организации в 13 субъектах РФ (Архангельская, Калининградская, Кемеровская, Краснодарский край, Ленинградская, Московская, Нижегородская, Оренбургская области, Республика Бурятия, Республика Саха, Свердловская область, Ставропольский и Хабаровский края), представляющих 8 федеральных округов Российской Федерации.

Данные собраны в ходе мониторинга физического здоровья детей на базе 139 дошкольных образовательных организаций с апреля по сентябрь 2025 г.

Сбор данных осуществлялся на основе анализа анкет и медицинской документации с привлечением информации от воспитателей, медицинских работников и родителей детей, посещающих дошкольные образовательные организации.

Все испытуемые были распределены на 4 группы сравнения, по категории биологического возраста:

– **3-4 года** – дети от 2 лет 6 месяцев до 3 лет 5 месяцев 29 дней (n=654, мальчики = 319, девочки = 335);

– **4-5 лет** – дети от 3 лет 6 месяцев до 4 лет 5 месяцев 29 дней (n=2520, мальчики = 1285, девочки = 1235);

– **5-6 лет** – дети от 5 лет 6 месяцев до 6 лет 5 месяцев 29 дней (n=2846, мальчики = 1426, девочки = 1420);

– **6-7 лет** – дети от 6 лет 6 месяцев до 7 лет 5 месяцев 29 дней (n=2994, мальчики = 1521, девочки = 1473).

Данные были обработаны с использованием программного обеспечения Microsoft Office Excel и STATISTICA 8. Проводилась проверка нормальности распределения значений показателей сравниваемых выборок с помощью критерия Колмогорова-Смирнова. Поскольку большинство выборок имели распределение отличное от

нормального, для дальнейшего анализа был сделан выбор в пользу непараметрических методов статистической обработки данных. При анализе более двух независимых групп использовали критерий Краскела-Уоллиса с последующими апостериорными сравнениями при помощи U-критерия Манна-Уитни, с поправкой Бонферрони на множественные попарные сравнения, скорректированный р-уровень значимости рассчитывали по количествам попарных сравнений ( $0,05/6$ ), различия считали статистически значимыми при  $p \leq 0,0083$ . Результаты представлены в виде медиан (Me), первого (Q1) и третьего (Q3) квартилей (25-й и 75-й процентилей).

**Результаты и обсуждение.** Полученные в ходе мониторинга данные, включали информацию о принадлежности детей дошкольного возраста к группе здоровья по данным медицинских карт (рис. 1).

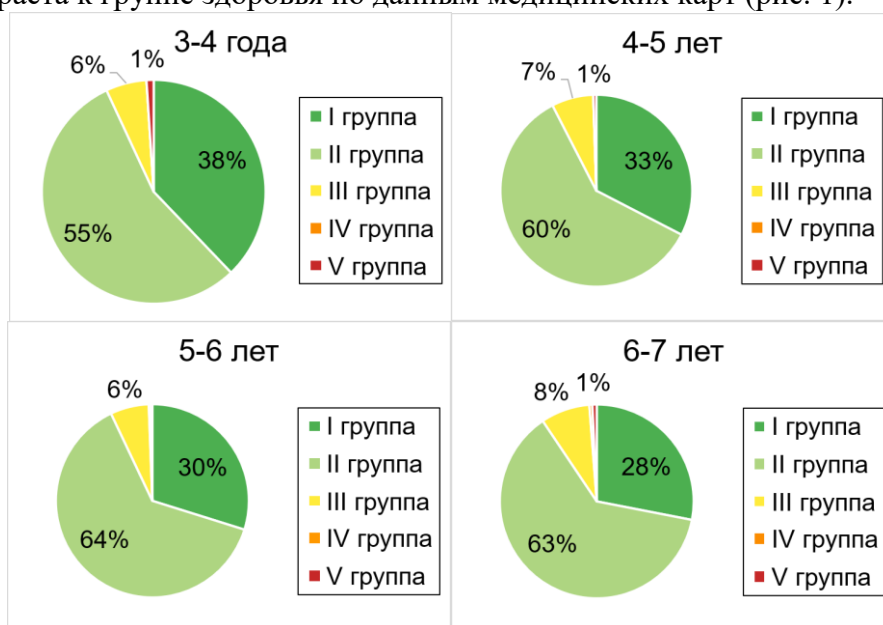


Рис. 1. Распределение обследованных по группам здоровья в зависимости от принадлежности к возрастной группе

Как видно из рисунка 1, доля детей с I группой здоровья с возрастом снижается с 38% до 28%, а число детей II группы здоровья, наоборот, увеличивается с 55% до 63%. Процент детей с группой здоровья III, IV и V незначительно колеблется в каждом возрасте. Полученные данные согласуются с данными, представленными в работах других ученых, в которых указано, что с возрастом у детей дошкольного возраста наблюдается устойчивая тенденция к снижению числа детей I группы здоровья и росту доли детей II группы здоровья (Егорова и др., 2018; Баранов, Альбицкий, 2018).

В структуре заболеваемости детей дошкольного возраста ведущие позиции во всех возрастных группах занимают болезни (классификация МКБ-10):

– M00-M99, болезни костно-мышечной системы и соединительной ткани (3-4 года – 11%, 4-5 лет – 11%, 5-6 лет – 13%, 6-7 лет – 10%);

– K00-K93, болезни органов пищеварения (3-4 года – 9%, 4-5 лет – 9%, 5-6 лет – 8%, 6-7 лет – 8%);

– H00-H59, болезни глаза и его придаточного аппарата (3-4 года – 8%, 4-5 лет – 7%, 5-6 лет – 10%, 6-7 лет – 6%);

– G00-G99, болезни нервной системы (3-4 года – 6%, 4-5 лет – 8%, 5-6 лет – 7%, 6-7 лет – 7%);

– Q00-Q99, врождённые аномалии, деформации и хромосомные нарушения (3-4 года – 7%, 4-5 лет – 6%, 5-6 лет – 7%, 6-7 лет – 12%).

В возрастной группе 3-4 лет доля здоровых детей составляет 43%, в 4-5 лет – 37%, в 5-6 лет – 32%, и в 6-7 лет – 30%, что отражает постепенное снижение показателя физического здоровья по мере взросления. Полученные данные согласуются с работами других ученых, в которых также отмечена высокая распространённость заболеваний костно-мышечной, пищеварительной и нервной систем у детей 3-7 лет (Бушуева и др., 2017).

В ходе проведения мониторинга состояния физического здоровья детей дошкольного возраста получены данные о текущей заболеваемости детей, на основании фактов отсутствия ребёнка в дошкольной образовательной организации по причине болезни, фиксируемых воспитателями и медицинским персоналом детского сада. В учетных формах отмечались дни пропусков занятий в течение каждого месяца учебного года.

Для последующего анализа данные были распределены по возрастным группам и выражены в виде среднего количества пропущенных дней в месяц приходящимся на одного ребенка (рис. 2). Данный показатель отражал частоту заболеваний, приводящих к временному отсутствию ребенка в детской образовательной организации, и служил косвенным индикатором состояния здоровья детей.

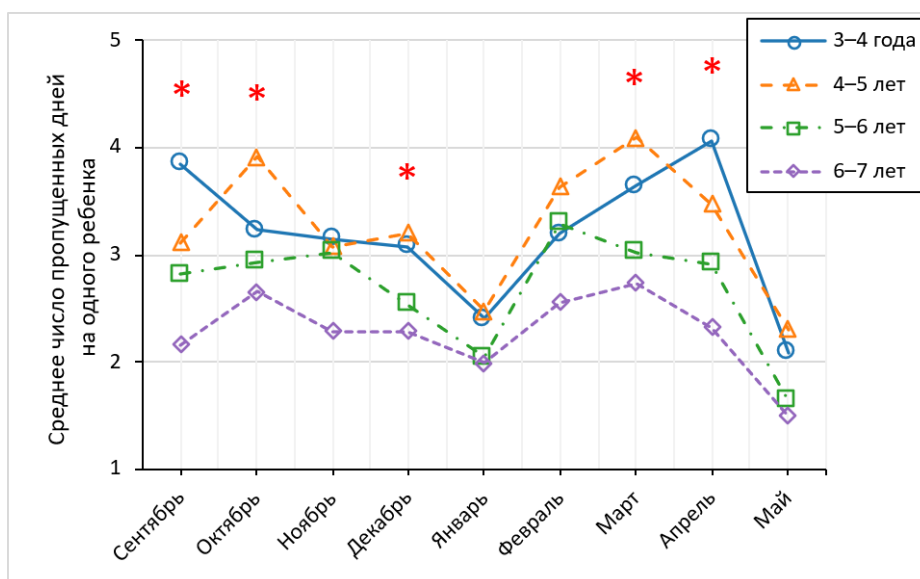


Рис. 2. Среднее число пропущенных дней в ДОО на одного ребенка в течении года

Результаты анализа показали, что по среднему числу пропущенных дней в ДОО на одного ребенка статистически значимо различались между собой группы сравнения:

- 3-4 года и 6-7 лет (апрель  $p=0,006$ ; сентябрь  $p=0,002$ );
- 4-5 лет и 6-7 лет (март  $p=0,006$ ; апрель  $p=0,006$ ; сентябрь  $p=0,002$ ; октябрь  $p=0,002$ ; декабрь  $p=0,006$ ).

В группах сравнения 3-4 года и 4-5 лет; 3-4 года и 5-6 лет; 4-5 лет и 5-6 лет; 5-6 лет и 6-7 лет статистически значимых различий не отмечено.

С повышением возраста детей уменьшается среднее количество пропущенных дней в дошкольной образовательной организации, рассчитанное на одного ребенка, что отражает закономерное снижение частоты заболеваний с увеличением возраста.

Отмечена общая тенденция к снижению среднего количества пропусков на одного ребенка по заболеваниям с ноября по январь с последующим возрастанием. Спад заболеваемости в осенне-зимний период может быть связан с естественными адаптационно-иммунологическими процессами, протекающими у детей, а также с эффективностью сезонных профилактических мероприятий. Всплеск заболеваемости в феврале – апреле может быть связан с сезонным эпидемическим подъемом ОРВИ, неблагоприятными климатическими факторами зимнего периода. Снижение среднего количества пропущенных дней в дошкольной образовательной организации,

рассчитанное на одного ребенка, в январе возможно связано с Новогодними каникулами.

Следует обратить внимание на повышение заболеваемости у детей 3-4 и 4-5 лет: 1 пик отмечен в октябре и 2 пик выделен с марта по апрель. Выявленные сроки подъемов заболеваемости требуют усиления профилактических мер в эти периоды у детей 3-4 и 4-5 лет.

Полученные нами научные данные о сезонных колебаниях посещаемости дошкольных образовательных организаций по причине болезни ребенка согласуются с многолетними исследованиями российских ученых по эпидемиологии заболеваний детского населения гриппом и вирусом (Kurskaya et al., 2023). Научные работы, имеющиеся в научной литературе, подтверждают наличие характерных пиков заболеваемости в конце зимнего и начале весеннего периода, что подчёркивает необходимость планирования профилактических мероприятий с учётом сезонных подъёмов заболеваемости в дошкольных учреждениях (Caini et al., 2022).

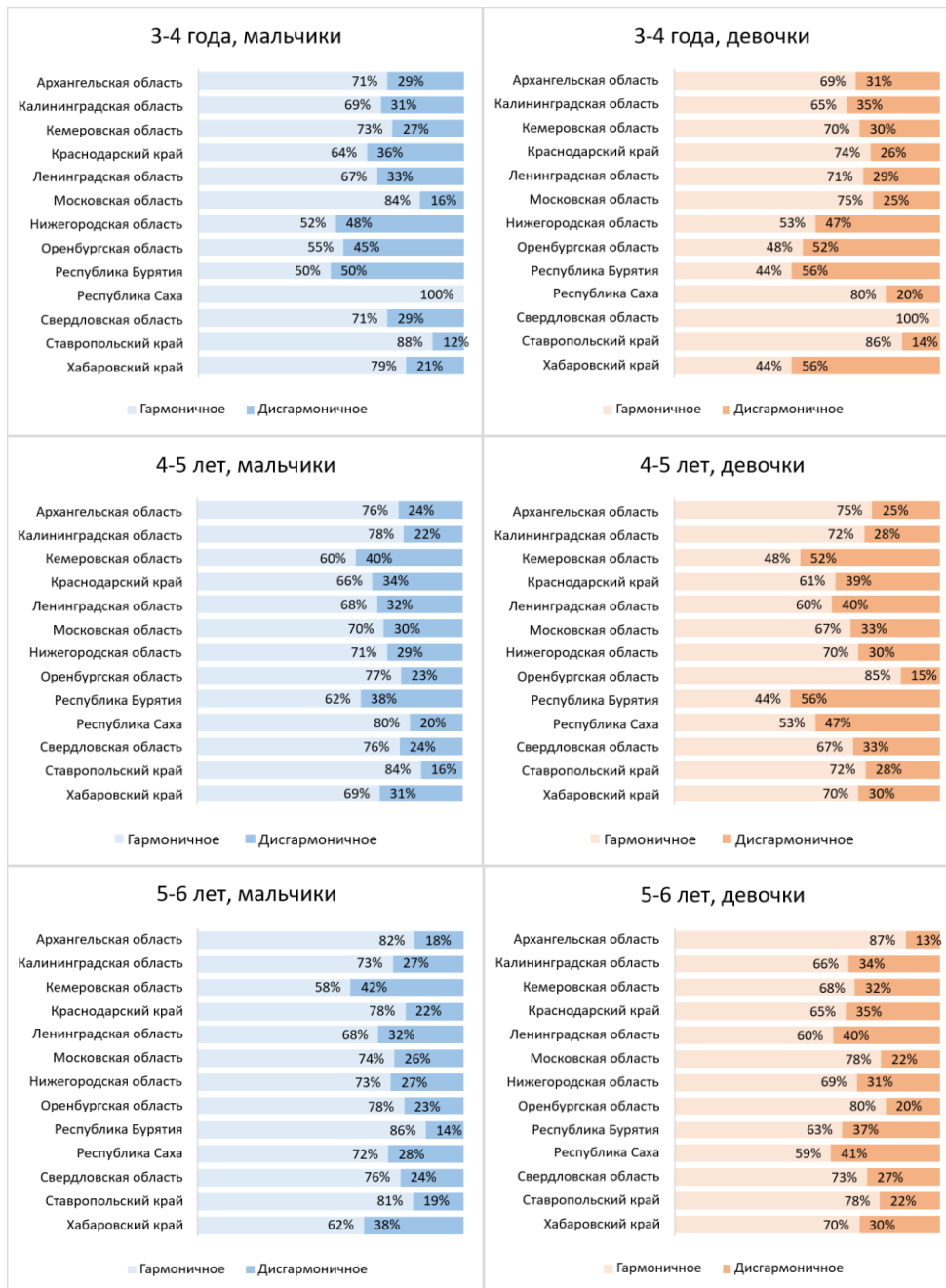
Оценка физического развития детей проведена методом сопоставления массы тела (кг) в зависимости от его длины (см) со стандартами центильного типа, представленным в учебнике «Пропедевтика детских болезней» (Мазурин, Воронцов, 2009; Моисеев, Верещагина, 2024). На рисунке 3 приведена наиболее общая оценка гармоничности развития детей с учетом биологического возраста по данным массы в зависимости от длины тела.

<b>3-4 года</b>	<b>4-5 лет</b>	<b>5-6 лет</b>	<b>6-7 лет</b>
Гармоничное развитие - 66%	Гармоничное развитие - 69%	Гармоничное развитие - 72%	Гармоничное развитие - 71%
Избыток массы тела - 24%	Избыток массы тела - 21%	Избыток массы тела - 17%	Избыток массы тела - 18%
Дефицит массы тела - 10%	Дефицит массы тела - 10%	Дефицит массы тела - 11%	Дефицит массы тела - 11%

Рис. 3. Результаты оценки физического развития детей дошкольного возраста по центильным таблицам 2009 г.

Как видно из рисунка 3, с увеличением возраста наблюдается увеличение числа детей с гармоничным типом развития, уменьшение количества детей с избытком массы тела и незначительное увеличение доли детей с дефицитом массы тела.

Для получения более подробной картины физического развития детей дошкольного возраста проведен анализ с учетом регионов проживания испытуемых (рис. 4).



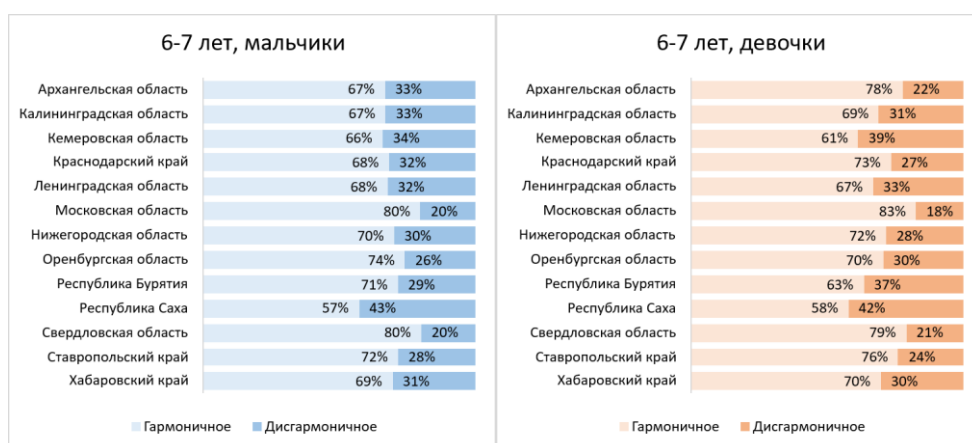


Рис. 4. Данные о гармоничности развития детей в различных регионах России

В группе детей 3-4 лет по дисгармоничности физического развития среди мальчиков на первом месте Республика Бурятия (50% наблюдений), а среди девочек также Республика Бурятия и Хабаровский край (56% и 56% соответственно).

В группе детей 4-5 лет наибольшая доля случаев дисгармоничного физического развития наблюдается у мальчиков Кемеровской области (40%) и Республики Бурятии (38%), а также у девочек Республики Бурятии (56%) и Кемеровской области (52%).

В возрастной группе 5-6 лет большее число детей дисгармоничного развития наблюдается в Кемеровской области (42%), Хабаровском крае у мальчиков (38%), Ленинградской области (40%) и Республике Саха в группе девочек (41%).

В группе старшего дошкольного возраста 6-7 лет большее число детей с дисгармоничным развитием наблюдается в Республике Саха, мальчики 43%, девочки 42%. Также в группе девочек отмечен высокий процент дисгармоничного развития детей в Кемеровской области (39%).

Большинство детей демонстрируют гармоничное физическое развитие, у остальных, как правило, преобладает избыток массы тела, что также отмечается в работах других авторов (Бочкарева и др., 2025). Также в научной литературе отмечено влияние климато-географических факторов на гармоничность физического развития детей 5-7 лет на примере г. Сургута, в частности гипокомфортные условия проживания на севере России (Литовченко и др., 2021).

Таким образом, каждый регион имеет свои особенности физического развития детей дошкольного возраста разных возрастов.

Характеристика абсолютных показателей физического развития детей дошкольного возраста представлена в виде медианных и

квартильных значений, поскольку распределение данных имеет вид отличного от нормального (таблица 1).

Таблица 1  
Данные физического развития дошкольников разных возрастов

Возраст	Мальчики			Девочки		
	Длина тела, см Me (Q1; Q3)	Масса тела, кг Me (Q1; Q3)	Окр. гр. клетки, см Me (Q1; Q3)	Длина тела, см Me (Q1; Q3)	Масса тела, кг Me (Q1; Q3)	Окр. гр. клетки, см Me (Q1; Q3)
3-4 года	98 (94; 101)	15,2 (14; 16,4)	53 (51; 54)	97 (94; 100)	15 (13,7; 16)	52 (51; 54)
4-5 лет	103 (99; 106)	16,4 (15; 18)	54 (52; 55)	102 (98; 105)	16 (14,8; 17,4)	53 (52; 55)
5-6 лет	110 (107; 114)	18,5 (17; 20)	55 (54; 57)	109 (105; 113)	18 (16,5; 20)	55 (53; 57)
6-7 лет	117 (113; 120)	21 (19; 23,4)	57 (55; 60)	116 (112; 120)	20,6 (18,3; 23)	56 (54; 59)

*Примечание:* сравниваемые половозрастные группы различались между собой по всем, представленным в таблице, показателям с высокой степенью статистической значимости ( $p=0,01-0,001$ ).

Как видно из таблицы 1, полученные результаты в ходе исследования согласуются с общепринятыми представлениями о развитии детей (Мазурин, Воронцов, 2009; Тычинина и др., 2024). С возрастом наблюдается увеличение антропометрических показателей, что отражает естественные процессы роста организма.

Таким образом, полученные результаты отражают актуальную ситуацию состояния физического здоровья, физического развития детей 3-7 лет и дают возможность проследить возрастные, половые и региональные особенности, характерные для физического развития современных дошкольников.

К старшему дошкольному возрасту увеличивается доля детей с гармоничным типом физического развития, уменьшается количество случаев избыточной массы тела и снижается среднее число пропусков занятий в ДОО по причине болезни. Вместе с тем сохраняется значительная доля детей с признаками дисгармоничного физического развития, что требует внимания со стороны специалистов дошкольного образования, медицинских работников и родителей. Особенно актуальна эта проблема для отдельных регионов Сибири и Дальнего Востока, где зафиксированы наиболее высокие показатели дисгармоничного развития.

Полученные в ходе мониторинга физического здоровья детей дошкольного возраста данные могут быть использованы для разработки

региональных норм физического развития и оценки эффективности оздоровительных программ в дошкольных образовательных организациях.

**Выводы:** 1. Выявлены возрастные особенности состояния здоровья и физического развития детей дошкольного возраста, посещающих ДДО. Доля детей с I группой здоровья снижается с 38% в возрасте 3-4 лет до 28% в 6-7 лет, тогда как доля детей II группы здоровья возрастает с 55% до 63% в указанные возрастные периоды. Частота заболеваемости снижается с возрастом, среднее количество пропущенных по болезни дней на одного ребёнка достоверно меньше у детей 6-7 лет по сравнению с младшими возрастными группами. Дисгармоничность развития чаще отмечается в период раннего детства 3-4 года (32%) и в начальном периоде первого детства: 4-5 лет (31%) с постепенным снижением к завершению периода первого детства.

2. Выявлены региональные особенности физического развития детей. Большее количество детей с дисгармоничным развитием отмечено в Республике Бурятия, Хабаровском крае, Республике Саха, Кемеровской и Ленинградской областях.

*Авторы выражают признательность Е.Б. Баторовой, аналитику лаборатории физиологии развития и физической культуры обучающихся ФГБНУ ИРЗАР за организацию проведения популяционного исследования.*

### **Список литературы**

- Бантьева М.Н., Маношкина Е.М., Соколовская Т.А., Матвеев Э.Н.* 2019. Тенденции заболеваемости и динамика хронизации патологии у детей 0-14 лет в Российской Федерации // Социальные аспекты здоровья населения. Т. 65, № 5. С. 10.
- Баранов А.А., Альбицкий В.Ю.* 2018. Состояние здоровья детей России, приоритеты его сохранения и укрепления // Казанский медицинский журнал. Т. 99, № 4. С. 698-705.
- Бочкарева А.Л., Буряк А.Р., Толмачев Д.А.* 2025. К вопросу об уровне оценки физического развития детей 6-ти лет // Дневник науки. № 1(97).
- Бушугева Э.В., Смирнова Е.И., Петров А.Г.* 2017. Особенности физического развития и заболеваемости детей от 3 до 7 лет // Здоровье и образование в XXI веке. № 9. С. 34-37.
- Егорова М.С., Ханбикова Э.Р., Пичугина Н.Н.* 2018. Динамическая оценка групп здоровья детей, посещающих дошкольные образовательные учреждения // Международный студенческий научный вестник. № 6. С. 64.

- Журавлева Ю.С.* 2024. Заболеваемость детского населения Российской Федерации в возрасте 0-14 лет до и в период пандемии COVID-19 // Социальные аспекты здоровья населения. Т. 70, № S5.
- Иванченко М.Н., Юдин А.Н., Губко А.А.* 2012. Различия показателей физического развития детей-дошкольников в зависимости от территории проживания // Бюллетень медицинских интернет-конференций. Т. 2, № 2. С. 63-64.
- Литовченко О.Г., Болотов С.В., Юсупхаджиева Л.М., Боженко Т.А.* 2021. Физическое развитие уроженцев Среднего Приобья в возрасте 5-7 лет // Современные вопросы биомедицины. Т. 5, № 3(16).
- Мазурин А.В., Воронцов И.М.* 2009. Пропедевтика детских болезней. Санкт-Петербург: Фолиант. 1008 с.
- Милушкина О.Ю., Дубровина Е.А., Григорьева З.А., Козырева Ф.У., Пивоваров Ю.П.* 2023. Влияние современной образовательной среды на нервно-психическое здоровье детей школьного возраста // Российский вестник гигиены. № 4. С. 47-56.
- Моисеев А.Б., Верещагина Т.Г.* 2024. Оценка физического развития детей и подростков: учебно-методическое пособие. Москва. 100 с.
- Тычинина А.П., Корягина Ю.В., Нопин С.В., Акимкина О.Н.* 2024. Особенности физического развития современных детей 6–10 лет (мальчиков), проживающих в центральной части России // Российский журнал спортивной науки: медицина, физиология, тренировка. Т. 3, № 2. С. 62-70.
- Финота Е.А., Абдуллина А.Э., Зарытовская Н.В., Калмыкова А.С., Егорова С.А.* 2024. Состояние здоровья школьников с учётом основных классов болезней и регионального компонента за 20-летний период // Современные проблемы науки и образования. № 5. С. 13.
- Чернышенко Д.Н.* 2025. Здоровье и всестороннее развитие детей – наша приоритетная задача // Министерство просвещения Российской Федерации. URL: <https://edu.gov.ru/press/9970/dmitriy-chernyshenko-zdorove-i-vsestononnee-razvitie-detey-nasha-prioritetnaya-zadacha>.
- Caini S., Stolyarov K., Sominina A. et al.* 2022. A comparative analysis of the epidemiology of influenza and respiratory syncytial virus in Russia, 2013/14 to 2018/19 // Journal of Global Health. Vol. 12. P. 04009.
- Gautam N., Dessie G., Rahman M.M., Khanam R.* 2023. Socioeconomic status and health behavior in children and adolescents: a systematic literature review // Frontiers in Public Health. Vol. 11. Article ID 1228632.
- Kurskaya O.G., Prokopyeva E.A., Sobolev I.A. et al.* 2023. Changes in the etiology of acute respiratory infections among children in Novosibirsk,

- Russia, between 2019 and 2022: the impact of the SARS-CoV-2 virus // *Viruses*. Vol. 15, № 4. P. 934.
- Tyack Z.* 2023. The greatest challenges and solutions to improve children's health and well-being worldwide in the next decade and beyond: Using complex systems and implementation science approaches // *Frontiers in Pediatrics*. Vol. 11. Article ID 1128642.
- World Health Organization. Regional Office for Europe. 2024. European health report 2024: keeping health high on the agenda. Copenhagen: World Health Organization, Regional Office for Europe. 315 p.
- Zhang X., Liu J., Ni Y. et al.* 2024. Global prevalence of overweight and obesity in children and adolescents: a systematic review and meta-analysis // *JAMA Pediatrics*. Vol. 178, № 8. P. 800-813.

## **RESULTS OF PHYSICAL HEALTH MONITORING IN CHILDREN AGED 3–7 ATTENDING PRESCHOOL EDUCATIONAL INSTITUTIONS**

**I.D. Konyaev, N.N. Zakharyeva**

Institute of Child Development, Health and Adaptation, Moscow

The results of monitoring the state of physical health and physical development of 9 014 children (4 551 boys and 4 463 girls) from 139 preschool educational institutions in 8 federal districts of Russia, obtained from April to September 2025, are presented. The analysis revealed that with increasing age, children exhibited greater harmoniousness in physical development and a reduced incidence of illness. Girls demonstrated more stable indicators of harmonious physical development, whereas boys showed greater variability in anthropometric parameters. A higher prevalence of disharmonious development was observed among children from the Republic of Buryatia, the Republic of Sakha (Yakutia), Khabarovsk Krai, Kemerovo region, and Leningrad region.

**Keywords:** *children, preschool age, physical development, health, harmonious child development, current morbidity, health group, disharmonious development.*

*Об авторах:*

КОНЯЕВ Илья Дмитриевич – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории физиологии развития и физической культуры обучающихся федерального государственного бюджетного научного учреждения «Институт развития, здоровья и адаптации ребенка», 119121, Москва, Погодинская ул., д. 8, корп. 2, [ilya.konyayev@mail.ru](mailto:ilya.konyayev@mail.ru).

ЗАХАРЬЕВА Наталья Николаевна – доктор медицинских наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории физиологии развития и физической культуры обучающихся федерального государственного бюджетного научного учреждения «Институт развития, здоровья и адаптации ребенка», 119121, Москва, Погодинская ул., д. 8, корп. 2, [zakharjeva.natalia@mail.ru](mailto:zakharjeva.natalia@mail.ru).

Коняев И.Д. Результаты мониторинга физического здоровья детей 3-7 лет посещающих дошкольные образовательные организации / И.Д. Коняев, Н.Н. Захарьева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 4(80). С. 17–29.

Дата поступления рукописи в редакцию: 08.08.25

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25

## ЗООЛОГИЯ

УДК 598.2:591.5 (470.331)

DOI: 10.26456/vtbio430

### **БЕЛАЯ ЦАПЛЯ (*ARDEA ALBA* L.) В ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ: ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И НЫНЕШНЕЕ СОСТОЯНИЕ**

**А.В. Зиновьев**

Тверской государственный университет, Тверь

На основе анализа литературных данных, архивных материалов и полевых наблюдений представлена динамика статуса, распространения и численности большой белой цапли (*Ardea alba* L.) в Тверской области. Статус вида в области трансформировался из редкого залетного в редкий гнездящийся перелетный и иногда зимующий вид. Установлены основные места встреч и гнездования, дана оценка современной численности, описаны особенности биологии вида в области и лимитирующие факторы. Подчеркивается необходимость охраны ключевых водно-болотных угодий и мониторинга вида в условиях расширения его ареала.

**Ключевые слова:** *Ardea alba*, большая белая цапля, гнездование, расселение, численность, Красная книга, Тверская область.

**Введение.** Белая цапля или большая белая цапля (*Ardea alba* Linnaeus, 1758; синонимы: *Casmerodius albus*, *Egretta alba*) представляет собой вид голенастых птиц из отряда Ciconiiformes, который широко распространен в тропических и умеренных широтах всех континентов, за исключением Антарктиды. В европейской части России исторически ареал вида был ограничен южными регионами, такими как Причерноморье и Поволжье, где цапля по сей день гнездится в колониях на озерах, реках и в речных дельтах. Однако, начиная с середины XX века наблюдается активное расширение ареала вида на север, что, по-видимому, связано с несколькими факторами: глобальным потеплением климата, которое смягчает зимние условия и продлевает период открытой воды; восстановлением популяций после массового истребления в XIX–начале XX веков из-за моды на перья (эгретки); а также антропогенной трансформацией ландшафтов, включая создание водохранилищ и затопление заброшенных торфяников, которые становятся новыми местами обитания вида. Расширение ареала большой белой цапли в Европе документировано с 1960-х годов, когда после введения запретов на охоту и торговлю перьями вид начал колонизировать ранее утраченные территории. В

России северная граница сдвинулась от южных областей к Псковской и Ленинградской, с регистрацией даже в Мурманской области в 2016 году (Краснов, 2016). В Тверской области благоприятные условия созданы Иваньковским и Рузским водохранилищами, заброшенными торфяниками и реками вроде Волги и Тверцы. Архивные данные автора, показывают, что первые залеты птиц в Тверскую область совпали с потеплением, когда средняя температура марта-апреля выросла на 1-2°C за период 2000–2020 годов (данные Росгидромета, 2025). Это позволило цапле использовать новые ниши, ранее занятые только серой цаплей. В Тверской области, расположенной в центре Нечерноземья с ее обширными реками, озерами и болотами, большая белая цапля долгое время считалась редким залетным видом, но в последние десятилетия ее встречи стали регулярными, а с 2024 года подтверждено гнездование. Это явление отражает общую тенденцию расселения вида в центральной России, где он адаптируется к новым условиям. Изучение истории расселения и современного состояния популяции большой белой цапли в регионе имеет важное значение для понимания динамики ареалов птиц в условиях глобальных экологических изменений, а также для разработки мер охраны. В настоящей работе обобщены данные о распространении, численности, биологии и охране белой цапли в Тверской области на основе литературных источников, архивных материалов и многолетних мониторинговых исследований автора и коллег, включая свежие данные 2025 года, полученные из орнитологических порталов и публикаций.

**История изучения и динамика статуса.** Первые упоминания о большой белой цапле в Тверской области, которая в те времена носила название Калининской, относятся к середине XX века, когда вид рассматривался как редкий залетный элемент фауны. В классических работах по орнитофауне региона, таких как монографии А.Я. Тугаринова (1947а) и Е.П. Спангенберга (1951а), цапля упоминается как возможный пролетный вид, но без фиксации конкретных встреч на территории области. Более ранние источники, включая обзоры Н.А. Зарудного (1910) для Псковской области и Е.С. Птушенко с А.А. Иноземцевым (1968) для Московской, также не отмечают ее в Твери, подчеркивая, что северная граница ареала проходила значительно южнее – в Белоруссии и на Украине. В соседних регионах, таких как Ярославская область, редкие залеты фиксировались еще в XIX веке (Сабанеев, 1868; Немцев, 1988), но в Тверской они оставались неизвестными.

Изменения в статусе вида начали проявляться только в 2000-х годах, когда глобальное потепление и восстановление популяций привели к расселению цапли на север. Первая достоверная встреча

большой белой цапли в Тверской области была зарегистрирована весной 2003 года на реке Инюхе в окрестностях деревни Азарниково Калининского района (Николаев, Шмитов, 2008). Это наблюдение стало сигналом начала регулярных залетов. В августе 2006 года одиночная птица была замечена в окрестностях поселка Козлово Конаковского района, а в апреле 2007 года на заброшенных Редкинских торфоразработках в окрестностях поселка Озерки Конаковского района была добыта самка. Летом того же года пару цапель наблюдали в островной части Шошинского плеса Ивановского водохранилища (Николаев, Шмитов, 2008). Эти встречи совпали с общим трендом расселения вида в центральной России, который подробно описан А.Л. Мищенко (2008) и Х. Куркампом (2014), отмечающими увеличение численности вида в Европе и России.

В 2010-х годах встречи большой белой цапли стали более регулярными, что отразилось в обновлении ее статуса. В Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике (КОТР ТВ-006) и его окрестностях с начала 2000-х годов фиксировались единичные особи на заболоченных протоках рек, ручьев и лугах, заросших тростником и кустарником (Бутузов, Желтухин, 2017). В 2016 году летняя встреча была зарегистрирована в Западно-Двинском районе примерно в 15 км юго-юго-западнее города Западная Двина (Романов, Блохин, 2018). К 2016 году в Красной книге Тверской области вид был определен как редкий регулярно залетный, возможно гнездящийся, перелетный и иногда зимующий (Зиновьев и др., 2016). Аналогичные процессы наблюдались в прилегающих территориях: в Смоленской области встречи фиксировались с 1995 года в национальном парке «Смоленское Поозерье», где отмечались как одиночные особи, так и небольшие группы, с предположением о возможном гнездовании (Беляев, Сиденко, 2016). В Псковской области залеты стали регулярными с 2010-х годов, а первое гнездование было подтверждено в 2017 году на озере Ороно в национальном парке «Себежский» (Фетисов, 2017). В Новгородской области встречи начались с 2008 года, с гнездованием в 2022 году (Зуева, Харламова, 2022). В Ярославской области вид отмечен с 2011 года, с гнездованием в колониях серой цапли (Голубев, 2011; Петрова, Павлов, 2016). В Московской области процесс расселения активизировался с 2000-х годов, с первым гнездованием в 2021 году на Истринском водохранилище (Колтунчик, 2022; Ерёмкин, Демидова, 2023; Семёнова, 2023), а в 2025 году новое место гнездования обнаружено в окрестностях села Осташёво Волоколамского городского округа на берегу реки Волошни (Рузское водохранилище), где цапля гнездилась в колонии серой цапли (Беляев, 2025).

К 2020-м годам статус вида в Тверской области эволюционировал до «зимующего и гнездящегося»), отражая успешную адаптацию к условиям региона. В 2021 году была отмечена предположительная зимовка на ручье в окрестностях деревни Глинки Калининского муниципального округа (Н. Зеленец, личн. сообщ.). Достоверная зимовка в Твери была зарегистрирована в сезоне 2023/2024 годов: с 29 ноября 2023 года по март 2024 года особь наблюдалась в микрорайоне Соминка на незамерзающем сливе ручья (Кошелев и др., 2024а). Первый достоверный случай гнездования в Тверской области зафиксирован в 2024 году в Калининском муниципальном округе, где в колонии серой цапли на деревьях были обнаружены гнезда с птенцами (Кошелев и др., 2024б). Свежие данные из 2025 года, полученные из орнитологических источников и интернет-порталов (tvernews.ru, 2024; toptver.ru, 2025; vk.com, 2025), подтверждают новые встречи в разные сезоны года: в январе 2025 года зимующая цапля наблюдалась в Твери во время морозов, в мае 2025 года птицы были замечены на реке Мшиге в Зубцовском округе, где они кормились среди осоки, а в июле 2025 года – одиночная особь в Твери. Кроме того, в 2025 году на озере Селигер подтверждено существование двух гнезд по три птенца в каждом в колонии серой цапли (naseligere.ru, 2025). Эти наблюдения подчеркивают, что вид не только залетает в Тверскую область и зимует здесь, но также формирует локальные популяции.

**Распространение и численность.** В Тверской области большая белая цапля встречается преимущественно в юго-западной и центральной частях, где сконцентрированы подходящие водно-болотные угодья – реки, озера, водохранилища и заболоченные луга. Ключевыми местами являются Ивановское водохранилище (Шошинский плес, окрестности поселка Озерки), река Инюха, Центрально-Лесной заповедник, Западно-Двинский район, а также урбанизированные зоны, такие как микрорайон Соминка в Твери. Гнездование подтверждено в 2024 году в колонии серой цапли в Калининском муниципальном округе (Кошелев и др., 2024б; tvernews.ru, 2024). В прилегающих территориях распространение гнезд показывает схожие черты: в Московской области – в колониях серых цапель на Истринском и Рузском водохранилищах, где в 2025 году обнаружено новое место с гнездом на ели (Беляев, 2025); в Псковской – на озерах национального парка «Себежский» (Фетисов, 2017); в Смоленской – в национальном парке «Смоленское Поозерье» с регулярными залетами и возможным гнездованием (Беляев, Сиденко, 2016); в Ярославской – на болотах и реках (Петрова, Павлов, 2016); в Новгородской – на озерах (Зуева, Харламова, 2022).

Численность в Тверской области оценивается в 50–100 особей,

включая залетных и мигрирующих птиц, с тенденцией роста на 10–15% ежегодно с 2010-х годов (Зиновьев и др., 2021; Кошелев и др., 2024б). В 2025 году зарегистрировано не менее 5–10 встреч, включая зимующих птиц и гнездящиеся пары (toptver.ru, 2025; vk.com, 2025). В прилежащих регионах: в Московской области – до 20 гнездящихся пар (Беляев, 2025; Семёнова, 2023), в Псковской – 10–15 пар (Фетисов, 2017), в Смоленской – регулярные залеты с 5–10 особями ежегодно (Беляев, Сиденко, 2016), в Ярославской – 5–10 пар (Петрова, Павлов, 2016), в Новгородской – 3–5 пар (Зуева, Харламова, 2022). Общая динамика показывает, что вид активно колонизирует новые территории, используя искусственные водоемы и заброшенные земли как кормовые и гнездовые биотопы.

**Биология.** Большая белая цапля в Тверской области проявляет черты перелетного и пока изредка гнездящегося вида, с тенденцией к зимовкам на незамерзающих водоемах. Сроки прилета обычно приходятся на март-апрель, с первой встречей 1 марта 2021 года (Н. Зеленец, личн. сообщ.). Осенний пролет приходится на август-октябрь, с поздними встречами в ноябре месяце. Гнездование чаще происходит в колониях серой цапли (*Ardea cinerea*), часто на деревьях (елях, осинах) или в тростнике на высоте от уровня воды до 4–5 м. В 2024 году в Тверской области гнездо вмещало птенцов, которых взрослые кормили рыбой и амфибиями (Кошелев и др., 2024б). В 2025 году подтверждены два гнезда по три птенца, расположенные в колонии на правом берегу реки Волошни (tvernews.ru, 2024). Кладка обычно состоит из 3–5 яиц, инкубация длится 25–26 дней, птенцы покидают гнездо через 40–50 дней. Кормление включает рыбу (60%), амфибий (30%) и насекомых, что подтверждено анализом экскрементов в колониях (авторские данные). Зимовки фиксируются на теплых сливах и ручьях, как в Твери в 2023/2024 и 2025 годах, где птицы питались мелкой рыбой даже в морозы (Кошелев и др., 2024а; vk.com, 2025). В прилежащих регионах биология схожа: в Московской области гнезда обнаружены на елях в смешанных колониях (Беляев, 2025), в Псковской – гнезда отмечены в тростнике на озерах (Фетисов, 2017). Гибридизация с серой цаплей отмечается редко, но возможна в смешанных колониях (Грищенко, 2011).

**Лимитирующие факторы и охрана.** Основными угрозами для большой белой цапли в Тверской области являются антропогенные факторы, такие как осушение болот, загрязнение водоемов промышленными стоками и сельскохозяйственными химикатами, а также беспокойство от человека в период гнездования. В регионе за 2000–2020 годы осушено около 20% болотных массивов из-за торфодобычи и мелиорации (данные Росприроднадзора, 2025), что

сокращает кормовые угодья вида. Климатические изменения способствуют расселению, продлевая период открытой воды, но суровые зимы, как в январе 2025 года с морозами ниже  $-20^{\circ}\text{C}$ , ограничивают зимовки и могут приводить к гибели особей (vk.com, 2025). Браконьерство остается проблемой, хотя и редкой. В прилегающих территориях отмечаются аналогичные факторы риска: в Московской области урбанизация угрожает колониям на водохранилищах (Беляев, 2025), в Смоленской – это загрязнение озер (Беляев, Сиденко, 2016). Охрана вида может осуществляться через включение в Красную книгу Тверской области (статус 3 – уязвимый), Приложение 2 Бернской конвенции и SPEC 3. Необходимы меры по мониторингу ключевых угодий, экологическому просвещению населения и запрету охоты на цапель в колониях.

**Заключение.** Большая белая цапля в Тверской области демонстрирует успешное расселение, переходя от редких залетов к регулярному гнездованию и зимовкам. С 2003 года по 2025 год вид закрепился в регионе, формируя популяцию в 50–100 особей, с первыми гнездами, обнаруженными в 2024–2025 годах. Дальнейший мониторинг необходим для оценки динамики и охраны, особенно в условиях климатических изменений. Рекомендуется создание дополнительных ООПТ на водохранилищах и болотах, а также интеграция территорий гнездования белых цапель в Изумрудную сеть (Кошелев и др., 2016).

*Автор выражает признательность всем орнитологам, внесшим вклад в изучение птиц Тверской области, чьи данные использованы в этой публикации.*

### Список литературы

- Беляев Д.А. 2025. Новое место гнездования большой белой цапли *Casmerodius albus* в Московской области // Рус. орнитол. журн. Т. 34. Вып. 2548. С. 2919-2921.
- Беляев Д.А., Сиденко М.В. 2016. О встречах большой белой цапли *Casmerodius albus* в национальном парке «Смоленское Поозерье» в 1995–2016 годах // Рус. орнитол. журн. Т. 25. Вып. 1359. С. 4241-4251.
- Бутузов А.А., Желтухин А.С. 2017. Птицы Центрально-Лесного заповедника // Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие: Мат. Всерос. конф. Тверь. С. 53-55.
- Голубев С.В. 2011. Встречи большой белой цапли *Casmerodius albus* на Рыбинском водохранилище в Ярославской области // Рус. орнитол. журн. Т. 20. Вып. 654. С. 1234-1235.
- Грищенко В.Н. 2011. Большая белая цапля // Красная книга Украины. Животный мир. Киев. С. 194-195.

- Ерёмкин Г.С., Демидова Т.Б. 2023. Ещё один случай гнездования большой белой цапли *Casmerodius albus* в Московской области // Рус. орнитол. журн. Т. 32. Вып. 2456. С. 7890-7891.
- Зарудный Н.А. 1910. Птицы Псковской губернии // Записки Имп. Акад. наук. Сер. 8. Физ.-мат. отд. Т. 25. № 2. С. 1-181.
- Зиновьев А.В., Кошелев Д.В., Виноградов А.А., Черкасов В.А. 2021. Отряд Аистообразные // Красная книга Тверской области. Тверь. С. 51.
- Зиновьев А.В. 2025. История и современное состояние популяции среднего кроншнепа (*Nimenius phaeopus*) в Тверской области // Вести. Твер. гос. ун-та. Сер. Биол. экол. № 2. С. 33-38.
- Зуева Н.В., Харламова Н.А. 2022. Первые доказательства гнездования большой белой цапли *Casmerodius albus* в Новгородской области // Рус. орнитол. журн. Т. 31. Вып. 2345. С. 6789-6790.
- Колтунчик С.Н. 2022. Гнездование большой белой цапли *Casmerodius albus* на Истринском водохранилище // Рус. орнитол. журн. Т. 31. Вып. 2345. С. 4567-4568.
- Кошелев Д.В., Сорокин А.С., Зиновьев А.В. 2016. Белый аист (*Ciconia ciconia*) на территориях особого природоохранного значения (ТОПЗ) Изумрудной сети в Тверской области // Материалы конф. Тверь. С. 51.
- Кошелев Д.В., Кошелев Д.В., Рыбаков В.А., Иопек В.А., Черкасов В.А., Старичков Е.В., Старичкова Д.В. 2024а. Первый подтвержденный случай зимовки большой белой цапли *Casmerodius albus* в Твери // Рус. орнитол. журн. Т. 33. Вып. 2411. С. 1740-1745.
- Кошелев Д.В., Кошелев Д.В., Виноградов А.А., Елисеева Е.С. 2024б. Первый зарегистрированный случай гнездования большой белой цапли *Casmerodius albus* в Тверской области // Рус. орнитол. журн. Т. 33. Вып. 2486. С. 5451-5456.
- Кошелев Д.В., Кошелев Д.В., Черкасов В.А., Медведева Н.Е., Шеваль Е.В., Рыбаков В.А., Старичков Е.В., Старичкова Д.В., Никитин Е.А., Виноградов А.А., Иопек В.А. 2024в. О встречах редких видов птиц в Твери и Тверской области в 2023 году // Рус. орнитол. журн. Т. 33. Вып. 2393. С. 737-760.
- Краснов Ю.В. 2016. О встречах большой белой цапли *Casmerodius albus* в Кандалакше // Рус. орнитол. журн. Т. 25. Вып. 1320. С. 2815-2816.
- Мищенко А.Л. 2008. Расширение ареала большой белой цапли в центральной России // Орнитология. Т. 35. С. 45-50.
- Немцев В.В. 1988. Птицы // Фауна позвоночных Дарвинского заповедника. Рыбинск. С. 29-74.
- Николаев В.И., Шмитов А.А. 2008. Большая белая цапля в Тверской области // Материалы конф. по редким видам. Тверь. С. 51-52.
- Петрова Н.А., Павлов А.В. 2016. Гнездование большой белой цапли в Ярославской области // Рус. орнитол. журн. Т. 25. Вып. 1290. С. 1234-1236.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. 1968. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: Изд-во МГУ. 461 с.
- Романов Ю.М., Блохин Ю.Ю. 2018. Летнее наблюдение большой белой цапли

- Casmerodius albus* в Западно-Двинском районе Тверской области // Рус. орнитол. журн. Т. 27. Вып. 1565. С. 634-636.
- Росгидромет*. 2025. Климатические данные по Тверской области. URL: <https://meteoinfo.ru/climatcities> (дата обращения: 04.11.2025).
- Росприроднадзор*. 2025. Данные по осушению болот в Тверской области. URL: <https://rpn.gov.ru/regions/69> (дата обращения: 04.11.2025).
- Сабанеев Л.П.* 1868. Материалы для фауны Ярославской губернии // Bull. Soc. Imperiale des naturalistes de Moscou. Т. 41. С. 1-149.
- Семёнова Е.В.* 2023. Гнездование большой белой цапли *Casmerodius albus* в рыбхозе Малая Истра // Рус. орнитол. журн. Т. 32. Вып. 2456. С. 8901-8902.
- Спангенберг Е.П.* 1951а. Птицы // Птицы Советского Союза. Т. 1. М.: Сов. наука. С. 1-645.
- Тугаринов А.Я.* 1947а. Аистообразные // Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Вып. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 245-300.
- Фетисов С.А.* 2017. Большая белая цапля *Casmerodius albus* – новый гнездящийся вид Псковской области и Северо-Запада России // Рус. орнитол. журн. Т. 26. Вып. 1485. С. 3369–3387.
- Куркамн Х.* 2014. Расширение ареала большой белой цапли в Европе // Орнитология. Т. 37. С. 12-18.
- naseligere.ru*. 2025. В Тверской области впервые обнаружили гнёзда большой белой цапли. URL: <https://naseligere.ru/news/100160/> (дата обращения: 04.11.2025).
- inaturalist.org*. 2025. Observations of Great Egret in Tver Oblast, 2025. URL: [https://www.inaturalist.org/observations?place\\_id=7009&taxon\\_id=4250&year=2025](https://www.inaturalist.org/observations?place_id=7009&taxon_id=4250&year=2025) (дата обращения: 04.11.2025).
- toptver.ru*. 2025. В Тверской области сняли на видео редких белых цапель. URL: <https://toptver.ru/lenta/v-tverskoj-oblasti-snjali-na-video-redkih-belyh-capel/> (дата обращения: 04.11.2025).
- tvernews.ru*. 2024. В Тверской области впервые обнаружили гнёзда больших белых цапель. URL: <https://tvernews.ru/news/314370/> (дата обращения: 04.11.2025).
- vk.com*. 2025. Эта большая белая цапля. URL: [https://vk.com/wall-145111534\\_2465](https://vk.com/wall-145111534_2465) (дата обращения: 04.11.2025).

## **THE GREAT EGRET (*ARDEA ALBA* L.) IN TVER REGION: HISTORY AND CURRENT STATUS**

**A.V. Zinoviev**  
Tver State University, Tver

Based on the analysis of literature data, archival materials, and long-term field observations, the dynamics of the status, distribution, and abundance of the Great Egret (*Ardea alba*) in Tver region and adjacent territories are presented.

The species' status in the region has transformed from a rare vagrant to a rare breeding migratory species, occasionally wintering. The main sites of records and nesting are identified, the current abundance is estimated, the features of the species' biology in the region and limiting factors are described. The need for protection of key wetlands and monitoring of the species under conditions of its range expansion is emphasized.

**Keywords:** *Ardea alba*, *Great Egret*, *nesting*, *range expansion*, *abundance*, *Red Data Book*, *Tver region*.

*Об авторе*

ЗИНОВЬЕВ Андрей Валерьевич – доктор биологических наук, заведующий кафедрой зоологии и физиологии, ФГБОУ «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Zinovev.av@tversu.ru.

Зиновьев А.В. Белая цапля (*Ardea alba* L.) в Тверской области: история изучения и нынешнее состояние / А.В. Зиновьев // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 4(80). С. 30–38.

Дата поступления рукописи в редакцию: 06.07.25

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25

УДК 598.252.1:57.024 (470.331)

DOI: 10.26456/vtbio431

## **КРЯКВЫ *ANAS PLATYRHYNCHOS* КОРМЯТСЯ ЖЕЛУДЯМИ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО *QUERCUS ROBUR* В ОСЕННЕ-ЗИМНИЙ ПЕРИОД В Г. ТВЕРИ**

**А.А. Виноградов<sup>1</sup>, А.Г. Резанов<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Тверской государственной университет, Тверь

<sup>2</sup>Московский городской педагогический университет, Москва

В статье приведены новые сведения о кормовом поведении крякв *Anas platyrhynchos* в осенне-зимний период при добыче желудей дуба черешчатого *Quercus robur* из листового опада и из-под снега в г. Твери. На основании визуальных наблюдений и видео материалов впервые детально проанализированы качественные и количественные параметры кормовых методов, используемых кряквами при поиске и добывании желудей, участие органов чувств при поиске пищевых объектов и определении их качества перед потреблением. Предлагается гипотеза объяснения успешной навигации крякв-первооткрывателей кормовых ресурсов при обнаружении кормовых биотопов, кормовых участков и пищевых объектов.

**Ключевые слова:** кряква, кормовое поведение, кормовые методы, жёлуди, зондирование, манипулирование, ольфакторная и визуальная ориентация, экстраполяция, образные ассоциации.

**Введение.** Кряква питается разнообразной пищей животного и растительного происхождения (Холодковский, Силантьев, 1901; Исаков, 1952; Cramp, Simmons, 1978; Баккал, Косарев, 2017; Самарина, 2019 и др.), применяя при этом самые разные техники добычи корма и манипулирования клювом с объектом добычи в зависимости от ситуации и его представленности (Lebret, 1948; Mylne, 1954; Ern, 1970; Barber, 1977; Корбут, 1994; Мерзликин, 2002; Резанов, 2003, 2007а, 2015а,б; Gleason, 2007; Абрамчук, 2014; Silviu, Mihai, 2017 и др.). Для неё известны случаи активного преследования добычи (воробьиные птицы, лягушки, рыба и др.) (Silviu, Mihai, 2017; Koerner, 2011) и техники собирательства корма, как с поверхности суши, так и из поверхностных слоёв воды (в том числе фильтрование), а также со дна водоёмов, включая так называемую антропогенную инновацию кормового поведения – использование локального пищевого апвеллинга при прохождении по мелководью волн, образующихся от движения водного транспорта (Резанов, 2007б). В целом, для кряквы описано порядка 30 кормовых методов (Резанов, 2011).

Известно описание довольно необычного способа добывания кряквами желудей, при котором созревшие плоды птицы, пролетая в кронах дубов, буквально сбивают взмахами крыльев (*авт.* Однако, мы сомневаемся, что такое поведение является целенаправленным, адресно-ориентированным). Сразу после этого утки спускаются на землю под кроны и собирают сбитые ими жёлуди (Phillips, 2006). Видимо, к такому способу добычи желудей прибегают немногие утки, и большая их часть просто ожидают падения плодов под дубами, бегая от одного упавшего жёлудя к другому. Нами наблюдалась и ночная пешая охота крякв на дождевых червей (выползков) в городском парке г. Твери на стриженных травяных газонах. Обнаружив добычу, птицы стремительно схватывали её клювом и медленно вытягивали из почвы во избежание разрыва (Рыбаков, 2023).

Для обнаружения объектов добычи кряква использует все органы чувств. Обладая способностью к абстрактному мышлению, как и другие пернатые с развитой элементарной рассудочной деятельностью (Крушинский, 1977), кряква, по личным наблюдениям одного из авторов (А.А. Виноградов), способна к формированию образных ассоциаций и экстраполяции, а также обладает долгосрочной памятью, великолепной ориентацией в пространстве и навигацией. Вследствие чего она способна дистанционно определять, находить, запоминать и в последующем многократно и ситуативно посещать места богатые различными кормами.

Питание кряквы желудями дубов хорошо известно (Теплов, 1956; Карташев, 1982; Milleretal, 2003; Бардин, 2014; Адамчик, 2017), однако, недостаточно подробно описываются кормовые методы при добывании желудей и манипулирование клювом при их потреблении. Авторы упоминают лишь о собирании желудей со дна мелководий прибрежной части водоёмов (Теплов, 1956), при частичном погружении птицы под воду с характерным переворачиванием (*up-ending*) «поплавком» и вытягиванием шеи (в т. ч. наши наблюдения), а так же при нырянии на глубинах более 1м (KurtT, 2022). В.П. Теплов (1956) также сообщает, что им были вспугнуты 20 крякв из дубняка в 25 м от ближайшего водоёма, О.А. Витович и И.В. Ткаченко наблюдали кормёжку крякв в буковом лесу в 50 м от реки, куда они добирались пешком. А.В. Бардин (2014) сообщает, что по его наблюдениям в Санкт-Петербурге при обнаружении и добывании желудей на суше, птицы «ворошат» листовую опад, не сообщая при этом, как именно они «ворошат» листву и имела ли место при этом визуализация кормовых объектов. Следует отметить, что А.В. Бардин более детально описывает кормёжку крякв желудями, чем другие авторы, упоминавшие об этом явлении.

**Материал и методы.** Наблюдения крякв, кормящихся желудями дуба черешчатого, проведены нами в течение ряда лет (2018-2025 г. г.) в разные сезоны года визуально с использованием бинокля БПЦ 8Х30. Проведена фото и видеосъёмка кормёжек крякв фотоаппаратами Panasonic FZ-100 и FUJIFILM FinePix XP145. Для анализа поведения крякв при добыче желудей применялся покадровый просмотр видеоклипов с изготовлением скриншотов, а затем, на их основе, фотоколлажей, показывающих последовательность действий птиц при кормовых манёврах. Осуществлялись замеры времени продолжительности всех кормовых локомоций и моторных актов, как визуально в течение наблюдений, так и при компьютерном анализе отснятых нами и взятых из интернета видеоматериалов. Методика анализа видеоматериала при наземном поиске и добывании корма описана в отдельной публикации (Резанов, 2017). Дополнительно дана оценка времени манипулирования желудями самцами, самками и молодыми птицами, а также оценена зависимость времени манипулирования от числа оброненных желудей.

Произведена оценка наблюдаемых кормовых методов кряквы при добыче желудей из листового опада и из-под снега с применением цифрового кодирования (Резанов, 2000).

Всего проанализировано 1623,60 сек. видео с кормовым поведением крякв: 724,60 сек. (35 фрагментов с кормящимися взрослыми самками), 865 сек. (32 фрагмента – с взрослыми самцами) и 34 сек. (1 фрагмент – с молодыми), а также манипулирование 59 желудями: 25 (самки), 34 (самцы), 5 (молодые; в статистическую обработку не включены). Для 34 желудей оценено не только время манипулирования, но и число их роняний утками.

Статистическая обработка основных параметров кормового поведения крякв при поиске и добывании желудей проведена с использованием программы Microsoft Excel.

При наблюдениях за кормящимися желудями кряквами фиксировались: место, дата и время наблюдений, а также состояние погоды и все обстоятельства прямо или косвенно связанные с кормёжкой. В зимний период в местах кормёжек производились периодические раскопы снега на фиксированных площадках с целью получения информации о ситуативном количестве и качестве желудей в листовом опаде, для получения представлений о запасах плодов и возможном изъятии их кряквами.

#### **Результаты и обсуждение.**

**Добыча желудей из листового опада.** Наши наблюдения в 2018–2022 г. г. за кормёжкой желудями кряквы осенью на листовом опаде и анализ видео клипов, свидетельствуют, что птицы никогда не

разбрасывают листья движениями клюва по сторонам от себя. Однако, факт т.н. «ворошения» (раздвигания) листвы, как вариант поискового зондирования присутствует. При этом, птица сканирует поверхность почвы, поддевая листву клювом, но, не разбрасывая её, а только раздвигая головой при движении утки в разных направлениях, или даже оставаясь на месте и вытягивая шею, с периодическими уклонениями головы, то вправо, то влево, совершая частые и не амплитудные движения клювом и головой из стороны в сторону, как мы понимаем, для увеличения ширины обследуемого трека и предварительного взрыхления листового опада. Это хорошо видно и на видео из социальных сетей (IrLife\_Санкт-Петербург, 2024; SayaPoprygaya, 2012). Никакой явной, преднамеренной предварительной визуализации кормовых объектов при этом нами не отмечено, что свидетельствует о том, что птица использует только тактильные и, возможно, обонятельные анализаторы при поиске корма таким способом (рис. 1).



Рис. 1. «Бороздование, плужение» (*ploughing*) листового опада при добывании желудей кряквой (птица слева). Коллаж А. Виноградова из видео В. Рыбакова.

При поиске корма среди опавшей листвы отмечены периодические быстрые касания клювом грунта.

При кормёжке среди невысокой травы и из-под листового опада кряквы используют зондирование-вспашку (*ploughing*) зигзагом и напрямую. У куликов, например, из-за плотности грунта нет загзагообразных движений клювом вбок от трансекты зондирования-вспашки. Да и сама вспашка листового опада для куликов неизвестна.

Продолжительность разовой вспашки листового опада самками составила:  $2,22 \pm 1,19$  сек. (lim 1,05-6,20; SD = 1,53; Mediana = 1,58; P = 0,001; n = 18); по самцам репрезентативные данные отсутствуют. Шаговые последовательности (число шагов между зондированиями) у самок:  $5,29 \pm 1,81$  шагов (lim 2-11; SD = 2,69; Mediana = 5; P = 0,001; n = 24), а у самцов:  $3,0 \pm 1,31$  шагов (lim 2-4; SD = 0,89; Mediana = 2; P = 0,001; n = 5).

Однако, всегда можно заметить, что жёлуди добываются кряквами на каких-то определённых участках общей площади листового опада. Это косвенно свидетельствует о том, что изначально кряквы, не видя кормовых объектов, обнаруживают их местные скопления, ориентируясь по ассоциативным восприятиям внешних признаков (образа) плодоносящих дубов (форма кроны, ветвление, особенности стволов и коры и т.п.), а затем по запаху или тактильно, например, наступая на них лапами. В последующем в местах с высокой концентрацией плодов возможен и случайный поиск желудей методом зондирования-вспашки («бороздованием», «плужением») (см. описание кормовых методов), хотя и в этом случае не отрицается обнаружение их, в том числе, и по запаху. На хорошо развитое обоняние гусеобразных, и в частности кряквы, указывает и Л.Н. Воронов (2019), на основании анализа клеточного строения зон конечного мозга.

Случай доказательства запаховой идентификации мест концентрации желудей наблюдался нами, например, в парке Победы г. Твери в 2018 г. Кряквы давно уже питались желудями, в массе опавшими с дубов, произрастающих на набережной р. Лазурь. В какой-то момент всю опавшую листву, и жёлуди вместе с ней, сгребли в отдельные кучи, которые некоторое время не вывозились. Конечно же, кряквы быстро собрали почти все хорошо заметные оставшиеся жёлуди с расчищенных территорий, а после этого, изначально, как минимум некоторые особи, стали концентрироваться у этих куч и добывать жёлуди из них. Но и при этом мы не наблюдали разбрасывания листьев для визуализации добычи перед её захватом, хотя А.В. Бардин (2014) сообщает, что, по словам В.И. Головань, утки «разрывали» подобные кучи в парке Биологического института в Старом Петергофе, но не упоминает, как именно они это делали. В нашем случае кряквы просто зондировали кучи листвы, находясь у их оснований, иногда погружая голову вглубь куч на всю длину вытянутой шеи (*probing*). Следует

признать, что в описанном случае присутствие желудей в кучах собранной опавшей листвы изначально могло быть определено кряквами только ольфакторно, ну или в результате сложных ассоциативных восприятий формы и количества листьев дуба с предполагаемым наличием и количеством здесь желудей.

Наблюдения за кряквами, кормящимися желудями, в течение ряда лет показали, что год от года отличаются в количестве вовлечённых в добывание желудей крякв. На это обстоятельство указывают и ряд авторов по наблюдениям в разных частях ареала вида (Теплов, 1956; Бардин, 2014). Замечено, что в городских условиях г. Твери в местах произрастания дубов даже при их обильном плодоношении не все кряквы используют жёлуди в пищу в сентябре-октябре, а иной раз лишь немногие. Возможно, это связано с частой подкормкой здесь крякв и других птиц (голуби, галки, чайки, воробьи и др.) людьми в различных стационарных местах. Однако, количество крякв, кормящихся желудями, неуклонно увеличивается в поздние сроки, на это же обстоятельство указывают В.П. Теплов (1956), А.В. Бардин (2014) и др. Кормёжка крякв желудями в г. Твери наблюдается с середины сентября по конец октября.

По нашим наблюдениям в сентябре 2018 года кряквы нашли обильный урожай желудей под двумя 18-20 метровыми дубами, растущих на набережной Афанасия Никитина в г. Твери в 149 м от берега Волги. От дубов крякв отделяли 100 м берега, на котором они обычно активно перемещаются и обильно подкармливаются, и преграда в виде оживлённой четырёх полосной дороги. Это не помешало уткам перелетать или переходить, в отсутствие оживлённого движения людей и автотранспорта, на другую её сторону, следовать около 50 м по тротуару набережной вдоль жилых и административных зданий и кормиться под дубами весь октябрь. Однако, в последующие годы (2019-2025 гг.) утки не появлялись здесь вновь, несмотря на ежегодное плодоношение этих дубов, очевидную преодолимость преграды и видимость деревьев издалека. Вероятно, в эти годы доступной и обильной разнообразной пищи вполне хватало уткам на месте их постоянного пребывания на берегу р. Волги и парковой зоне у памятника мореплавателю при обильной и частой подкормке их отдыхающими здесь же людьми.

Так здесь в октябре-ноябре 2025 г. мы пробовали бросать отдыхающим уткам жёлуди, собранные под умеренно плодоносящими в этом году дубами на набережной Афанасия Никитина. Кряквы проявляли большой интерес к падающим поблизости от них желудям и даже кратковременно манипулировали ими, но чаще лишь

дотрагивались до плодов клювом и отходили в сторону. Однажды, из 200 брошенных желудей, съеденными оказались не более трёх.

04.10.2018 мы наблюдали случай кормёжки желудями самки в постоянном присутствии при ней и также кормящегося желудями самца, который проявлял агрессию и активно отгонял других крякв обоего пола от кормящейся самки, явно демонстрируя попечительство над ней (рис. 2).

При вскрытии добытых крякв, в их пищеводах обнаруживали до 20 плодов и до 3 желудей в желудках, а их общий вес составлял до 10,2% от веса птицы (Теплов, 1956), а А.В. Бардин (2014) в Санкт-Петербурге наблюдал процесс поглощения самкой кряквы более 20 желудей.

**Манипулирование клювом при добыче желудей.** Многие авторы указывают на некие трудности при заглатывании желудей кряквами и

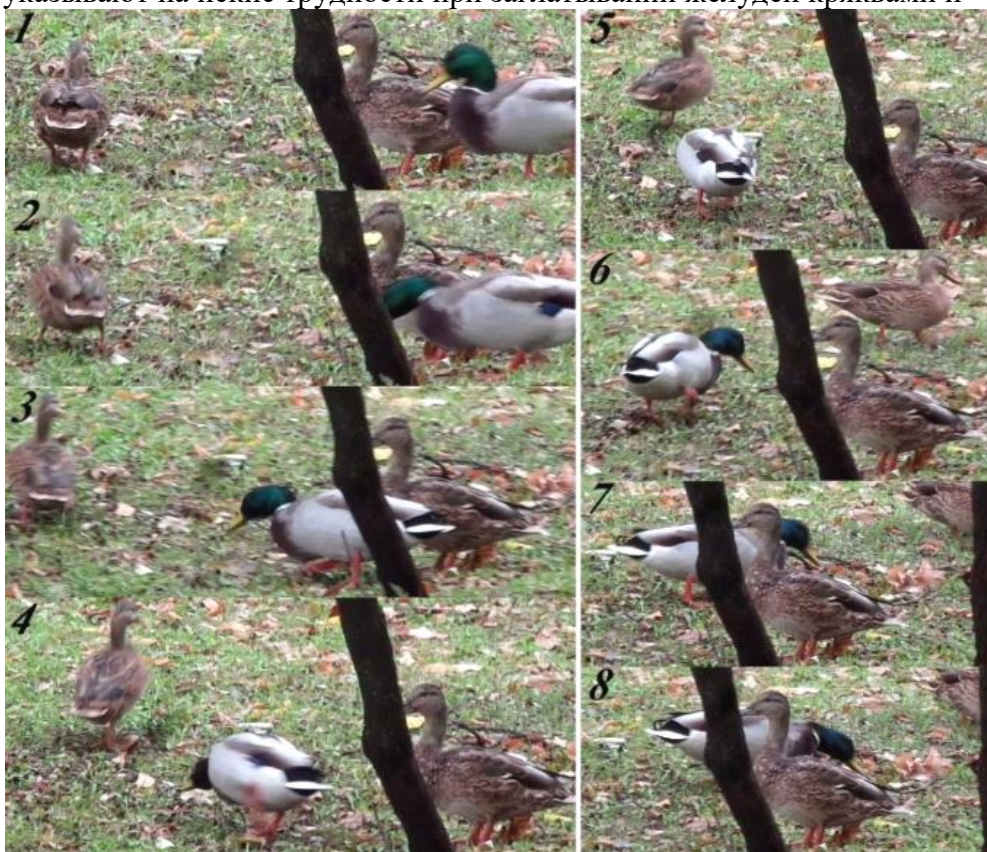


Рис. 2. Агрессия самца кряквы на чужую самку при кормёжке его подопечной самки, 04.10.2018.

Коллаж А. Виноградова из видео В. Рыбакова.

утверждают, что птицы потребляют только мелкие и средние плоды. Например, по исследованиям В.П. Теплова (1956) средний вес

желудей из пищеводов и желудков четырёх добытых птиц составил 4,7 г., а средний вес желудей, собранных под дубами в районе кормёжки птиц – 5,9 г.

Указывается в частности, что при заглатывании желудей кряквы с усилием проталкивают их в глотку, совершая многочисленные сложные движения головой в разных направлениях, а на заключительной фазе резкие кивки ею вперёд и назад. Конечно же, это не соответствует действительности. Да, на самом деле, в ряде случаев, процесс, предваряющий проглатывание жёлудя кряквой, особенно осенью, может сильно растянуться по времени. Заключается он, по нашему мнению, всё же в предварительной оценке годности плода для употребления его в пищу и подготовки его к этому. Кряква, манипулируя челюстями клюва и языком, поворачивает жёлудь в разных направлениях, периодически подбрасывая его между челюстями кивками головы кверху, а после каждого захвата плода, мелко-амплитудной и частой моторикой челюстей прикусывает (прищипывает) жёлудь в основном средней или вершинной частями клюва. Сила обжимания тонкой кожуры плода, как нам представляется, бывает достаточной для нарушения её плотного прилегания к семядолям. После такого сдавливания жёлудя челюстями при несбалансированном его положении, он буквально выстреливает из клюва, отлетая на расстояние до 0.5 м от утки. В осенний период кожура желудей плотная и хорошо прилегающая к семядолям, поэтому описанный процесс подготовки к заглатыванию плода может длиться долго, с большим количеством его выпадений из клюва и последующих подборов его же. Нами замечено, что однажды средний или даже мелкий, не вполне созревший жёлудь, с ещё зеленоватой кожурой, утка «мусолила» 22 сек., теряя и подбирая его 6 раз. Тот же жёлудь вознамерились проглотить поочередно и ещё две птицы. И также, после продолжительного манипулирования с жёлудем, оставили его.

В идеале кожура плода может надтреснуть при таком воздействии клюва. Возможно, вышесказанное способствует лучшему проникновению под кожуру желудей ферментов в пищеварительном тракте для их более эффективного переваривания.

Одновременно с описанным процессом манипулирования клювом с жёлудем, несомненно, птица получает всю необходимую информацию о нём (вкус, твёрдость или плотность, упругость кожуры, вес, запах и т.п.). Нами замечено, что осенью в местах обильного урожая желудей, когда есть обширный выбор плодов, утки уже на первой секунде после захвата в клюв кормового объекта, могут бросить его и более не поднимать, вероятно, сразу же оценив его непригодность. В осенний же бесснежный период кряквы проглатывали далеко не

всегда и далеко не все поднятые ими жёлуди. Они тщательно отсортировывали пригодные для заглатывания плоды, иной раз, манипулируя клювом каким-то из желудей до 36 сек., но жёлудь оказывался не проглоченным, даже несмотря на его мелкий или средний размер. Причём этот же, брошенный предшествующей птицей жёлудь, после его подбора и длительного манипулирования с ним не проглатывали и другие утки обоего пола. Замечено также, что жёлуди, извлечённые из воды или в зимний период из-под снега, требуют меньшего времени на оценку их качества и предварительную подготовку перед проглатыванием, а, следовательно, и на продолжительность манипулирования, т.к. набухшие семядоли, особенно при прорастании зародыша корешком, нарушают целостность кожуры (лопаются).

В зимний, период кряквы съедают все извлечённые из-под снега жёлуди, независимо от их размера, и на поверхности снега не удаётся обнаружить ни одного плода после их кормёжек. Это косвенно подтверждает мысль о том, что предварительная оценка качества плодов, если принять во внимание и ольфакторную идентификацию их качества, осуществляется ещё под снегом и, возможно, ещё до их схватывания.

Пригодные в пищу жёлуди кряквы заглатывают, располагая их в клюве всегда плюской в сторону глотки и вершиной с остатками столбика наружу. Версия о том, что длительные предварительные процессы манипулирования клювом желудя сводятся только к приведению плода к правильному положению перед заглатыванием, неубедительна, как и версия о предварительном «ослюнявливании» поверхности жёлудя для облегчения его заглатывания.

На фотоколлаже (рис. 3) показан заключительный фрагмент манипулирования клювом жёлудя со всеми основными этапами (стадиями) этого процесса. После подбирания плода с поверхности субстрата кряква начинает прикусывать (прищипывать, обжимать) его вершинными частями челюстей (в том числе «ноготком» клюва) (позиции 6, 7 фотоколлажа). Затем следует серия подбрасываний жёлудя в пределах клюва (позиции 1, 3, 5, 9 фотоколлажа) с целью его поворотов и вновь прикусывание челюстями, но уже и средними частями клюва (позиции 2, 4, 8 фотоколлажа). Эти фазы манипулирования, сменяя друг друга, могут длиться до 36 сек., в зависимости от размеров жёлудя и времени получения кряквой необходимой информации о качестве плода с использованием всех возможных органов чувств в этом процессе. При прикусываниях и, реже, при подбрасываниях жёлудя случаются его выпадения из клюва или даже силовое выталкивание на расстояние до полуметра в

результате сдавливания его челюстями. Кряква или оставляет плод, если он по каким-то критериям не подходит для съедания или вновь и вновь захватывает оброненный жёлудь и всё продолжается сначала.

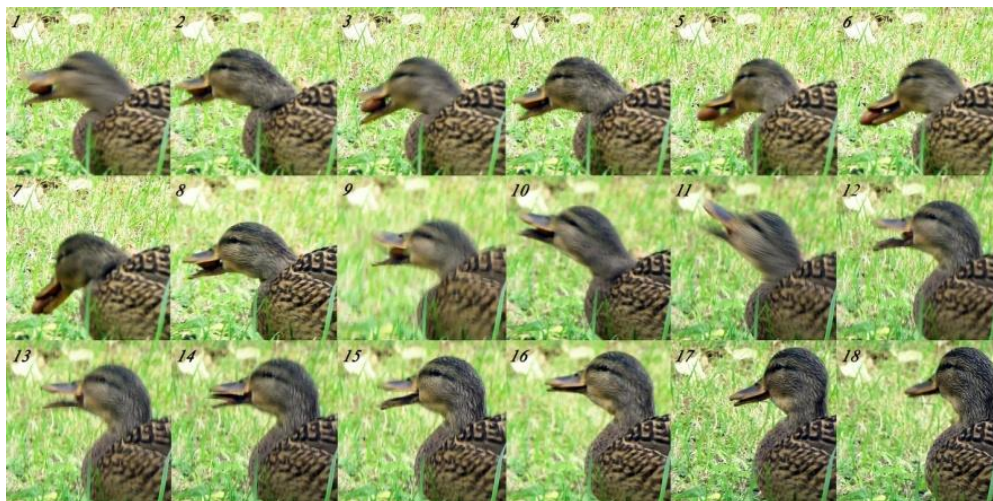


Рис. 3. Моторика клюва кряквы при манипулировании жёлудем. Коллаж, фото А.А. Виноградова

Убедившись, что жёлудь пригоден к употреблению, кряква иной раз после очередного подбрасывания или непосредственно после его прикусываний (прищипывании, обжимании), резким коротким движением головы вперёд и несколько кверху, при открытом клюве, проталкивает плод к входу в глотку (позиции 10, 11 фотоколлажа). Таких движений головы может быть несколько. В это же время кряква выдвигает язык далеко вперёд, пытаясь упереться направленными к корню языка рядами конических сосочков на заднем крае языкового возвышения в свободный край жёлудя (морфология по Alzebari, Alhasso, 2023). А затем поршневым движением с силой возвращает язык в его нормальное положение в клюве и проглатывает жёлудь, тем самым проталкивая его языком в глотку (позиции 12-18 фотоколлажа).

Анализ видеоклипов с кряквами, совершающими манипулирование клювом с желудями в местах естественных кормёжек, показал статистически достоверную зависимость времени затраченного на манипулирование и числа роняний желудей – время манипулирования, затраченное на 1 жёлудь, росло пропорционально числу оброненных желудей. Эта закономерность справедлива для взрослых самцов и самок (рис. 4).

При манипулировании 20 желудями, селезни роняли их 28 раз. Из 20 желудей достоверно 6 были проглочены, 5 – вероятно,

проглочены (ракурс птицы не позволил точно определить), 4 – не ясно (птица вышла за кадр), 5 – не были проглочены (4 при манипулировании выпали из клюва и подобраны самкой; в 1 случае селезень был отогнан от оброненного желудя сизой чайкой).

В целом, для самцов просчитана продолжительность 34 разовых манипулирований, общей продолжительностью 97,49 сек. Средняя продолжительность разового манипулирования составила:  $2,87 \pm 0,81$  сек. (lim 1,20-6,52; SD = 1,43; Mediana = 2,45; P = 0,001; n = 34).

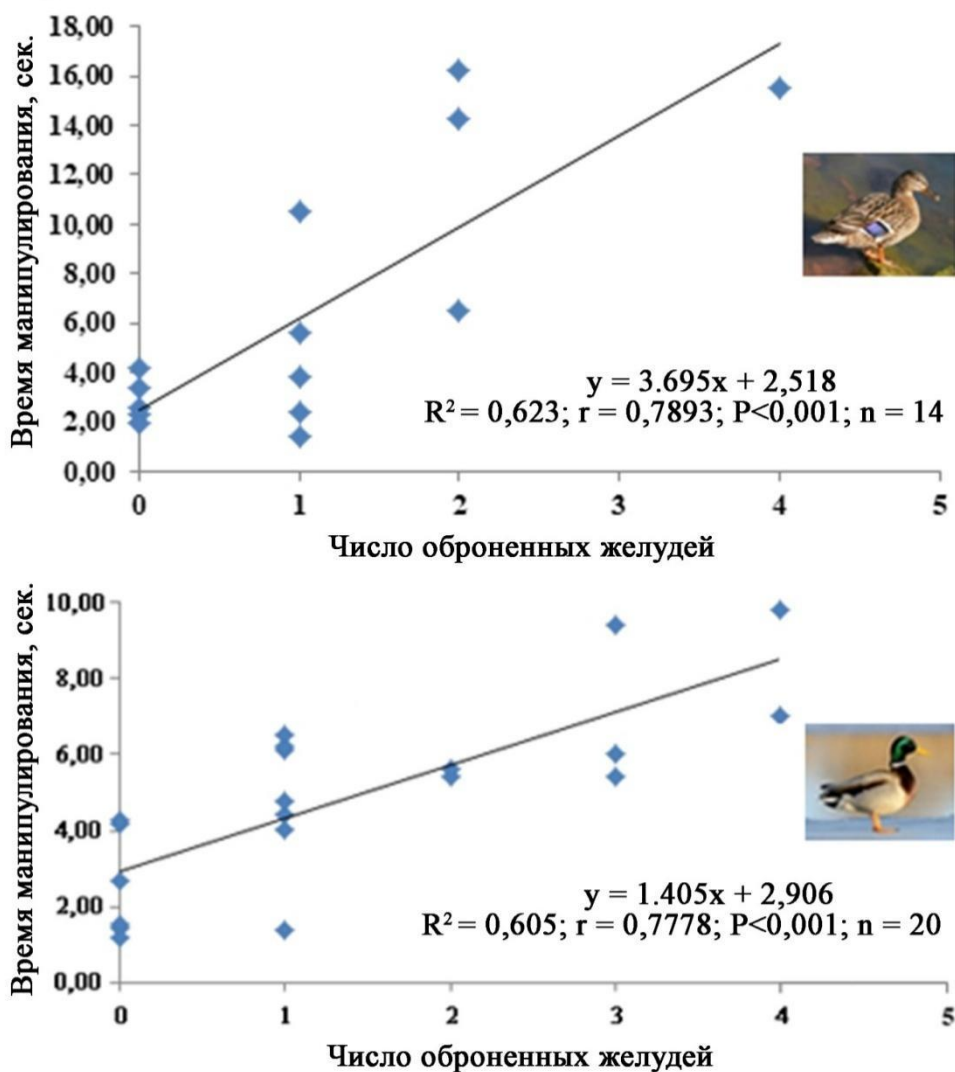


Рис. 4. Зависимость продолжительности манипулирования клювом самцов и самок кряквы с желудями и их падений на грунт

В качестве времени разового манипулирования принято время, затраченное уткой от взятия жёлудя в клюв до его заглатывания (если она его не роняла) или до первого его падения на грунт.

Самки при манипулировании 14 желудями роняли их 16 раз. Проглотили 8 желудей. 4 желудя потеряли, судьба 2 желудей не прослежена, в том числе из-за прерванного видео. Средняя продолжительность разового манипулирования составила:  $5,47 \pm 3,28$  сек. (lim 1,17–16,25; SD = 4,98; Mediana = 3,25; P = 0,001; n = 25).

**Кормёжка крякв желудями из-под неглубокого снега.** Кряквы с 1978 г. постоянно остаются на зимовку в черте г. Твери и их количество год от года имеет тренд к увеличению (Виноградов и др., 1988). Зимующие кряквы в разных количествах концентрируются у незамерзающих участков различных водоёмов города, в том числе в районах произрастания зрелых дубов, где могут самостоятельно обеспечить себя пропитанием без регулярной подкормки их людьми. Чаще такие группировки стабильны, но часть уток, время от времени, может перемещаться в другие места концентраций крякв с регулярной подкормкой их гражданами и возвращаться обратно.



Рис. 5. Стационарное «бороздование, плужение» снега при добывании желудей. Коллаж А. Виноградова из видео @DegradationDomain

Случаи кормёжки крякв желудями в снежный период наблюдали разные исследователи, но описания методов или только кормовых

манёвров при их добыче из-под снега нам найти не удалось. В интернете присутствует ряд видеороликов этого процесса (например, ВЛуки.ru., 2017) и все они касаются лишь первозимья, когда снежный покров только начинает фрагментарно формироваться на определённых участках и высота его не превышает 2 см, а кряквы просто визуально обнаруживают плоды и захватывают их клювом.



Рис. 6. «Бороздование, плужение» снега при добывании желудей на ходу, 11 февраля 2022 г. Коллаж А. Виноградова из видео @DegradationDomain

Нам удалось найти только один из них, из которого видно, что высота сплошного снежного покрова на месте кормёжки уток была не менее 5-6 см. Этот ролик снят в одном из парков г. Киева 11.02.2022 (@DegradationDomain, 2022). Действия уток при добывании желудей из-

под неглубокого сухого рыхлого снега в морозную погоду мало чем отличаются от таковых при добывании ими желудей из листового опада и могут быть охарактеризованы как зондирование-вспашка (*ploughing*) («плужение», или «бороздование») (рис. 1, 5, 6). Продолжительность разовой вспашки неглубокого снега самцами составила:  $2,63 \pm 1,04$  сек. (lim 1,6-5,45; SD = 1,10; Mediana = 2,35; P = 0,001; n = 12). По самкам репрезентативные данные отсутствуют.

Предположительно, при поиске желудей под неглубоким снегом, так же как под слоем опавшей листвы или среди густого травяного покрова, кряквы имитируют моторику челюстей при фильтровании по дну мелководья, при этом зачастую движутся челноком или зигзагом.

**Кормёжка крякв желудями из-под глубокого снега и её динамика.** Нам удалось провести наблюдения за кряквами, кормящимися желудями в зимний период с 12 декабря 2021 г. по 9 января 2022 г. из-под снежного покрова высотой 14–31 см (Рыбаков, 2022). В этот год наступление зимы в Тверской области сопровождалось относительно высокими температурами и быстрым установлением постоянного снежного покрова.

Первые заморозки были 7 октября, первый снег – 19 октября, постоянный же снежный покров образовался только с 29 ноября. Весь декабрь и первую декаду января температура держалась от +1,2 до -24°C. В декабре средняя минимальная (ночная) температура составила -15,5°C, средняя максимальная (дневная) температура – -6,2°C, среднесуточная – -10,8°C. В первой декаде января средняя минимальная температура была -17,2°C, средняя максимальная – -4,2°C, среднесуточная – -10,7°C (Архив погоды в г. Твери. 2021–2022 гг.). Эти обстоятельства не позволили до второй декады января ни слежаться снегу с увеличением его плотности, ни образовать устойчивый наст, что позволило уткам добывать жёлуди из-под высокого снежного покрова.

В пос. им. Крупской у незамерзающего проточного пруда от стока тёплой воды из отстойника насосной станции ливневой канализации в этот период отмечались иной раз до 105 крякв и до 7 чирков-свистунков (рис. 7, 8). Хорошо развитые илистые отложения пруда и ручья богаты фито- и зообентосом, запасы которого способны обеспечить кормом всех этих фильтраторов. Этот пруд, площадью 80–90 м<sup>2</sup>, глубиной до 1 м в месте впадения сточных вод и в его центральной части, до 0,5 м глубиной по оставшейся части акватории с прибрежным мелководьем до 5-10 см по трём его сторонам, даёт начало т. н. Хлебному ручью. У

Октябрьской ж/д он забран в трубу и течёт под ней и промышленной зоной г. Твери, а затем открыто, и ширится по ходу течения, пополняясь водами многочисленных ключей. Ручей также, по

большей части, не замерзает в зимний период. Некоторые участки вниз по его течению в городе (например, по ул. Склизкова) так же служат местами зимних концентраций крякв.



Рис. 7. Незамерзающий пруд, у которого проводилось исследование и начало Хлебного ручья. Фото А. Виноградова



Рис. 8. Кряквы на незамерзающем пруду у насосной станции. Фото А. Виноградова

Насосная станция располагается в лесозащитной полосе в 50 м от Октябрьской железной дороги. От неё, к северо-западу, до автодорожного моста Бурашевского шоссе фрагментарно произрастают 16 плодоносящих из 29 дубов черешчатых в двух-трёх рядах из 4-х – 5-ти рядных насаждений (в основном вязов, тополей и ясеней с высотами их стояния до 15–20 м) с подлеском из разнообразных кустарников, чередующихся с разреженными участками и прогалками (рис. 9).

Ниже представлена таблица, показывающая проективное покрытие крон плодоносящих дубов в лесополосе (таб. 1).

Таблица 1

Проективное покрытие крон плодоносящих черешчатых дубов в лесополосе в районе исследования

Площадь проекции кроны (м <sup>2</sup> )	9	12	16	20	35
Количество дубов (шт.)	3	1	8	3	1
Итого (м <sup>2</sup> ): 280	27	12	126	60	35

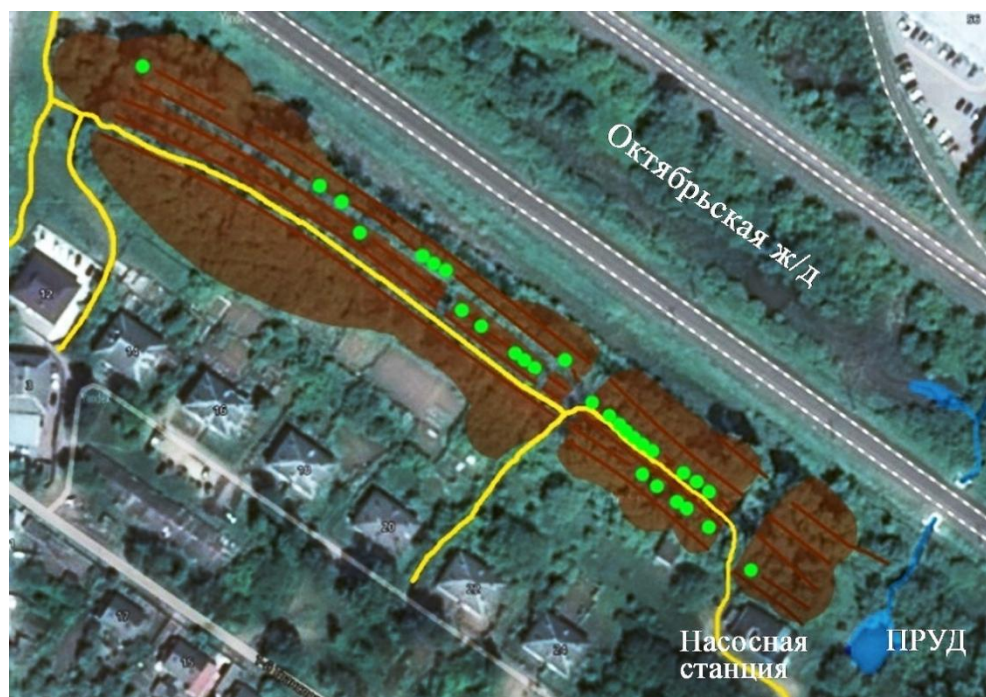


Рис. 9. Картосхема места исследований у насосной станции ливневой канализации, пос. им. Крупской, г. Тверь.

Условные обозначения: синий – пруд и ручей; жёлтый – людские тропы; коричневый – насаждения; зелёный – дубы

Расстояние от пруда до ближайших дубов составляет 30 м. До наиболее удалённой группы дубов – 206 м. До самого дальнего, одиночно стоящего дуба в редких мозаичных порослях разнообразной древесно-кустарниковой растительности – 300 м. Вдоль всей лесополосы, приблизительно по её середине, тянется протоптанная людьми тропа, а ближе к её придорожному краю просека, куртинно заросшая кустарниковой порослью и возобновлением основных древесных пород.

К сожалению, мы не имеем полной картины начального формирования кормёжки крякв желудями на этой территории в беснежный период и в перевозимье. Впервые мы посетили лесопосадки 12 декабря, когда высота снежного покрова достигала уже 13-15 см, а в местах снежных намётов и до 21 см. На пруду было около 60 крякв, а снег под большинством дубов в насаждениях был испещрён следами перемещений и кормёжек этих птиц. Под другими деревьями количество следов было минимальным. В 170 м от водоёма из подлеска под одним из дубов нами были вспугнуты самец и самка кряквы.

18 и 19 декабря, наблюдения были продолжены. Высота основного снежного покрова за время нашего отсутствия увеличилась до 21-29 см. Площадь кормёжки крякв в лесополосе, судя по кормовым следам, видимым после снегопадов, многократно сократилась до 10 м<sup>2</sup> и находилась под единственным дубом, растущим в 195 м от пруда. В этой зоне кормёжки крякв мы раскопали рыхлый не слежавшийся снег с отсутствующим настом на ограниченной площади в 0,5 м<sup>2</sup> и извлекли 45 желудей. Грунт под снегом оказался незамёрзшим, а над ним тонкая воздушная прослойка. Жёлуди были наполовину погружены в грунт и покрыты листовым опадом. Заметная их часть начала прорастать корешком, а кожура набухших желудей лопнула. В одном из раскопов под листовым опадом среди желудей была обнаружена живая кустарниковая улитка, которая, конечно же, также является кормовым объектом крякв (рис. 10, 11).

Наблюдения 18 декабря выявили перемещение птиц до места кормёжки в 11:10 и 19 декабря в 10:30 и 13:10. Кормились группы уток численностью до 25 (это максимальное число кормящихся одновременно крякв за весь период наблюдений), 8 и 11 особей соответственно.

Кряквы добирались до места кормёжки разными способами. 18 декабря часть птиц шла пешком от самого берега пруда, заходя сразу в лесополосу. К моменту наших наблюдений в посадках в уже глубоком снегу сформировались протоптанные утками тропинки, шириной около 14 см и глубиной до 12-15 см. Тропинки эти тянулись, как правило, по

свободным от густой поросли участкам, и использовались птицами регулярно (рис. 12).



Рис. 10. Набухшие и прорастающие жёлуди с лопнувшей кожурой и живая кустарниковая улитка. 19 декабря 2021 г. Фото В. Рыбакова



Рис. 11. Проросший корешком жёлудь, 19.12.2021. Фото В. Рыбакова.

На сопредельном с тропами снежном покрове, в лесопосадке следов крякв не было. На большом протяжении пути к кормовому участку утки использовали для передвижения также и постоянно действующую тропу протоптанную людьми. Мы наблюдали, как птицы передвигались плотной колонной до 11 крякв обоего пола, следуя друг за другом с интервалами не менее 20 см (рис. 13). При остановках впереди идущих птиц и сокращении интервала следования, задние особи агрессивно щипали их в спину и бока. 19 декабря, после

обильного снегопада (рис. 14), какие-то группы крякв выходили из пруда сразу на людскую тропу. По ней они огибали здание насосной станции и входили в насаждения, избегая прохода по засыпанной наметами снега утиной тропинке, идущей от пруда (рис. 15). Другая часть птиц взлетали с берега пруда. Приземлялись они на людской тропе или собственной тропинке на просеке, на свободных от густой древесно-кустарниковой растительности участках насаждений, иной раз в нескольких десятках метров от места кормёжки, и следовали к нему уже пешком по тропам.



Рис. 12. Утиная тропинка от пруда в насаждениях.  
Фото А. Виноградова



Рис. 13. Кряквы идут кормиться по тропе протоптанной людьми в лесополосе. Фото А. Виноградова из видео В. Рыбакова

Пройдя по тропе, протоптанной людьми, утки сворачивали с неё перпендикулярно уже по утиной тропинке сквозь подлесок и достигали сразу кормовой площадки, либо доходили до просеки вдоль лесополосы, где подлеска не было. Здесь, на просеке, по ранее сформированной утиной тропе, утки передвигались плотно друг за другом до другой кормовой площадки (рис. 16). Движущиеся вдоль просеки на кормёжку группы птиц, поворачивали с тропинки также перпендикулярно по следу от предыдущих групп и оказывались на месте кормёжки, либо, ещё не достигнув поворота, по нетронутому снегу.



Рис. 14. Высота снежного покрова 19 декабря 2021 г. Фото В. Рыбакова



Рис. 15. Тропинки крякв от пруда в обход здания насосной станции в насаждения за ним справа. Фото В. Рыбакова

Во время поиска корма кряквами использовались два варианта зондирования снега – ориентировочное поисковое зондирование (*jabbing*), а при обнаружении пищевых объектов – глубокое кормовое (*probing*) (рис. 17, 18). Ориентировочное поисковое зондирование кряквы начинали не дальше 10-15 м от предполагаемого места кормёжки, в случае, если они приближались к нему по нетронутому снегу. При этом утки однократно погружали в снег клюв под углом  $45^{\circ}$  до лба или голову до глаз и сразу же поднимали её, не продолжая погружение. В этот момент птицы, вероятно, использовали обоняние, оценивая присутствие и интенсивность запаха желудей (или другого кормового объекта) под снегом или отсутствие того и другого. После 1-3 подобных зондирований кряквы перемещалась на 1 и более метров дальше, и продолжали редкое ориентировочное поисковое зондирование (*jabbing*). При подходе к месту будущей кормёжки количество ориентировочных зондирований увеличивалось, а расстояние между ними сокращалось. Идущая кряква, при помощи уклонений головы и шеи, обследовала клювом перед собой сектор в  $30-60^{\circ}$ .

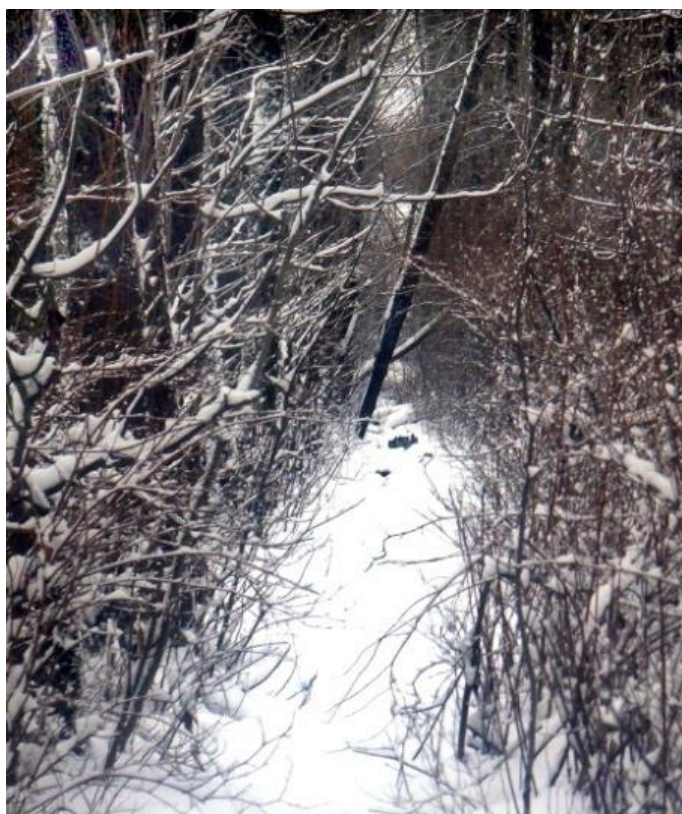


Рис. 16. Следование группы крякв по утиной тропинке на просеке от пруда к месту кормёжки. Фото А. Виноградова из видео В. Рыбакова



Рис. 17. Поисковый след кряквы: следы лап, 1 след кормового (*probing*) (стрелка) и 3 следа от ориентировочных поисковых зондирований (*jabbing*). Фото В. Рыбакова

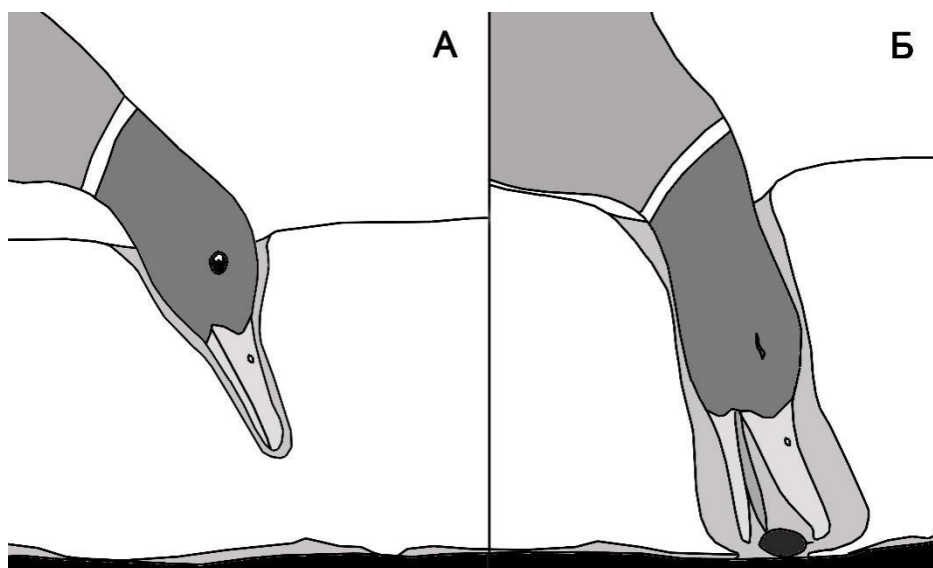


Рис. 18. Зондирование ориентировочное поисковое (*jabbing*) «А» и кормовое (*probing*) «Б»

Редко 2-3 птицы, из идущих в общей группе по тропинке крикв, останавливались, сворачивали с неё и шли по нетронутому снегу 1-5 м перпендикулярно тропе. В конце таких заходов следовало 1-3 ориентировочных поисковых зондирования, после чего птицы, не останавливаясь, быстро возвращались на тропу и почти бегом старались догнать ушедших вперёд крикв. Вероятно, их привлекал какой-то запах корма и утки проверяли предполагаемое место его локализации. Иногда, одна из крикв, в общей группе следования, вдруг останавливалась и зондировала основание боковой стенки тропы. Судя по глубоким лункам, утка извлекала что-то из-под снега (рис. 19), но долго здесь не задерживалась, так как была атакована идущей позади неё птицей.

Если запах был достаточно силён, утки приступали к кормёжке. При кормовом зондировании криквы погружали голову в снег глубже – до почвы, после чего оставался характерный след в виде глубокой лунки в снегу с отпечатком груди (рис. 20, 21, 22). Погружение клюва и головы в снег в этом случае сопровождалось характерной моторикой: кончик клюва оставался неподвижным относительно сагиттальной плоскости, а затылок и шея совершали движения вправо-влево. При этом образующаяся лунка расширялась в верхней части для дальнейшего погружения головы вглубь снега.



Рис.19. Лунка от глубокого кормового зондирования (*probing*) в боковой стенке тропинки, протоптанной утками. Фото А. Виноградова



Рис. 20. Лунки от глубоких кормовых зондирований с отпечатками груди утки (*probing*) (красные метки). Сверху лунки от ориентировочных поисковых зондирований (*jabbing*).  
Фото А. Виноградова

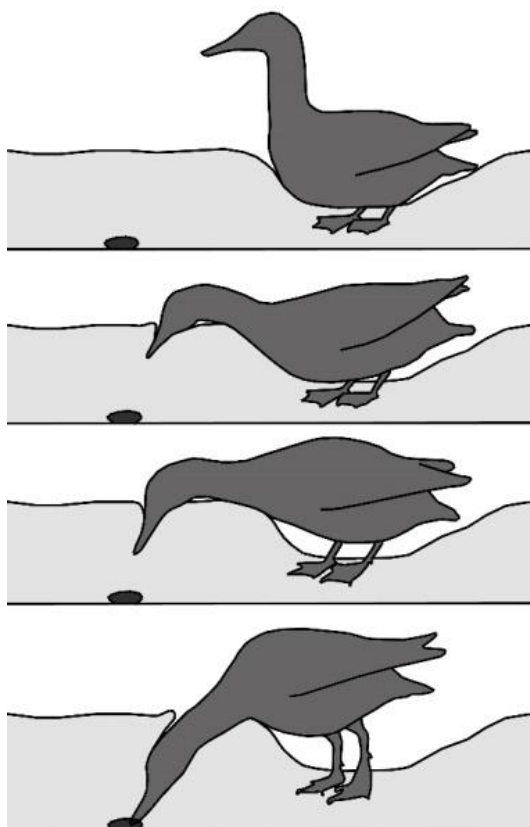


Рис. 21. Техника глубокого кормового зондирования (*probing*) снега кряквой



Рис. 22. Кормёжка селезня желудями из-под глубокого снега, «А» – зондирование, «Б» – манипулирование. Коллаж А. Виноградова из видео В. Рыбакова

В местах с глубоким снегом (от 15 см и глубже) утки погружали под снег всю шею по грудь, а затем, распрямляя ноги и упираясь когтями, приподнимали заднюю часть тела на кончиках пальцев и проталкивались ещё глубже.

При глубоком зондировании кряква закрывала глаза веками и, достигнув клювом грунта, пыталась нащупать корм. Затем, схватив объект добычи вершиной клюва, утка поднимала голову на поверхность. После этого птица сразу же начинала производить характерные, редко продолжительные (до 20 сек.), манипулирования клювом с жёлудем, после чего заглатывала его целиком.

При манипулировании с жёлудем он до 4 раз оказывался на снегу, но утка каждый раз поднимала его и, в конце концов, проглатывала. Однажды была замечена попытка кряквы очистить «ноготком» клюва частыми прищипываниями жёлудь, лежащий на снегу, от кожуры, но после неудачи плод был проглочен целиком. Сразу отметим, что в снежный период все без исключения извлечённые кряквами жёлуди любого размера ими съедались, и нам не удалось обнаружить ни одного из них поверх следов крякв и нетронутого снега сразу после кормёжек.

В ряде случаев кряква повторно и даже многократно зондировала ту же лунку. Иногда она пробовала протолкнуть голову глубже влево или вправо, после чего лунка имела ответвления у почвы (рис. 23). По



Рис. 23. Лунки от глубокого кормового зондирования (*probing*) с боковыми отнорками. Фото А. Виноградова

нашим наблюдениям в ходе повторных зондирований одной лунки отмечены извлечение и поедание до 3-4-х желудей.

Только однажды агрессивные действия конкурирующего сородича (клевки в спину) за кормовую лунку привела к перехвату извлечённого и оброненного жёлудя зондирующей птицей. Успешного же зондирования агрессором отвоёванной им лунки мы не наблюдали вовсе. При проявлении агрессии со стороны соседа, кормящаяся птица удалялась без сопротивления, независимо от гендерной принадлежности и степени насыщения обоих. Драк между птицами отмечено не было.

Разовое глубокое кормовое зондирование снега у самцов длилось,  $2,07 \pm 0,60$  сек. (lim 0,8-6,0; SD = 1,26; Mediana = 1,74; P = 0,001; n = 48). Средняя продолжительность подобного зондирования самками –  $1,93 \pm 0,63$  сек. (lim 0,59-6,22; SD = 1,17; Mediana = 1,64; P = 0,001; n = 37). Число ориентировочных поисковых зондирований (тычков) снега составило 46 за 1 мин (зафиксировано 52 за 68 сек.). Все зондирования снега осуществлялись криками под углом  $45^\circ$  к его поверхности.

Варианты зондирования, использованные криками при поиске и добывании желудей в глубоком снегу отличаются от таковой, демонстрируемой куликами песочниками *Calidris* spp. на различных грунтах и воде (Prater, 1972; Резанов, 1978; Резанов, Хроков, 1983; Хроков, 2012; Резанов, Резанов, 2013; Виноградов, Резанов, 2023; Vinogradov, Rezanov, 2023). Криком производят одиночные глубокие зондирования (*probing*) на длину шеи, переходя от одной точки к другой, нередко зондируя одну и ту же лунку по несколько раз. Песочники же зондируют в одной точке (*probing*) крайне редко. Предваряет глубокое кормовое зондирование и периодически продолжается во время кормёжки криком на кормовом пятне не глубокое (на глубину клюва или части головы до глаз) ориентировочное поисковое зондирование (*jabbing*). Мы полагаем, что оно имеет целью ольфакторную идентификацию кормового объекта, что может быть подтверждено уже тем, что в толще снежного покрова никаких кормовых объектов для криком попросту нет, так как все они локализованы в припочвенном горизонте. О предварительном не тактильном или вибрационном, а запаховом зондировании у песочников достоверных сведений нет.

У птиц, начавших питаться первыми, под конец кормёжки жёлуди заполняли весь пищевод, оттопыривая оперение на шее заметными буграми. Нами замечено, что продолжительность кормёжки 18 декабря 11 уток, до их отлёта с кормового участка, заняла 5 мин., а кормящихся в другое время 3-х птиц – только 2 мин. На скоротечность насыщения криком желудями указывает и А.В. Бардин (2014).

Насытившиеся птицы перед взлётом с места кормёжки, подёргивали головой вверх-вниз на вытянутых вверх шеях, что является признаком готовности к взлёту. В это время все остальные утки переставали кормиться. После кормёжки все кряквы улетали в сторону пруда, с интервалами в несколько секунд (поочерёдный взлёт 11 крякв занял, 16 сек.) независимо от степени их насыщения.

На пруду у сытых крякв все жёлуди перистальтически уже окончательно перемещались в ампуловидное расширение пищевода. При этом у уток образовывался внешне отвисающий «зоб» (рис. 24).

На кормовых площадках оставался плотный помёт крякв кирпично-каштанового цвета (рис. 25).



Рис. 24. Сытая кряква с набитым желудями «зобом» продолжает кормиться, используя фильтрацию. Фото А. Виноградова

Наблюдения за кряквами были продолжены 23 декабря, 26 декабря и 6 января. Глубина снежного покрова в эти дни достигала 25-26 см, а местами до 31 см. Птиц непосредственно в насаждениях мы не наблюдали, а об их активности здесь можно было судить только по следам. Из-за обильных осадков в конце декабря всё же было возможно отличить следы крякв разной давности. Утки совсем не кормились в насаждениях 22 декабря, по неясным причинам.

Судя по следам, насаждения посещались утками только в светлое время суток. Кряквы продолжали кормиться на уже освоенной кормовой площадке до 25 декабря, удлинив её вдоль «просеки» на 2 м в сторону пруда и на 1 м в противоположную сторону, но не расширили её из-за густой древесной поросли по периферии с высокими наметами снега.



Рис. 25. Помёт кряквы после переваривания желудей. Фото В. Рыбакова.

В последние дни декабря утки стали пытаться осваивать и другие приствольные участки под дубами в лесополосе. Отмечены лишь единичные ориентировочные сходы с троп в посадки по нетронутому снегу, но не далее, чем на 1-3 м и с возвращением обратно на тропу. Кряквы проявили интерес к дубу в 300 м от пруда, растущему фактически в придорожной зоне Бурашевского шоссе, у которого за весь период наших наблюдений утки не появлялись. Так 23 декабря 2-3 кряквы пытались подойти по нетронутому снегу к дубу с людской тропы и с утиной тропинки на «просеке» в лесополосе (рис. 26), а 24 декабря - только с «просеки». Все попытки были прерваны в 6-10 м от дерева, где следы слепо заканчивались, и следов кормёжки не наблюдалось. Возможно, птицам помешало интенсивное движение автотранспорта по шоссе.

Поисковые и кормовые следы крякв, вне зон проективных покрытий кронами дубов, 23-24 декабря были обнаружены нами лишь на двух участках. Не более 3 крякв пытались однократно кормиться под вязами рядом с основной кормовой площадкой в 195 м от пруда, а также на прогалке ивняка рядом с прудом, где остался их зигзагообразный поисковый след и следы глубокого зондирования. Возможно, здесь утки нашли какой-то другой корм (рис. 27).

25 декабря утки перемещались от пруда к кормовой площадке только по воздуху, приземляясь либо в 10-15 м от неё на свободное от древостоя пространство, либо на тропу протоптанную людьми и далее следовали пешком к ней. Одна из птиц приземлилась на утиную

тропинку на просеке в насаждениях в 100 м от пруда, но перемещаться далее пешком не стала и улетела в сторону основной кормовой площадки. Размеры этой площадки к этому времени увеличились на 1-2 м по её периферии, но количество кормящихся здесь птиц сократилось. Утки попытались обследовать приствольный круг дуба в 206 м, где ранее кормёжки не наблюдались, но здесь добыче желудей мешала

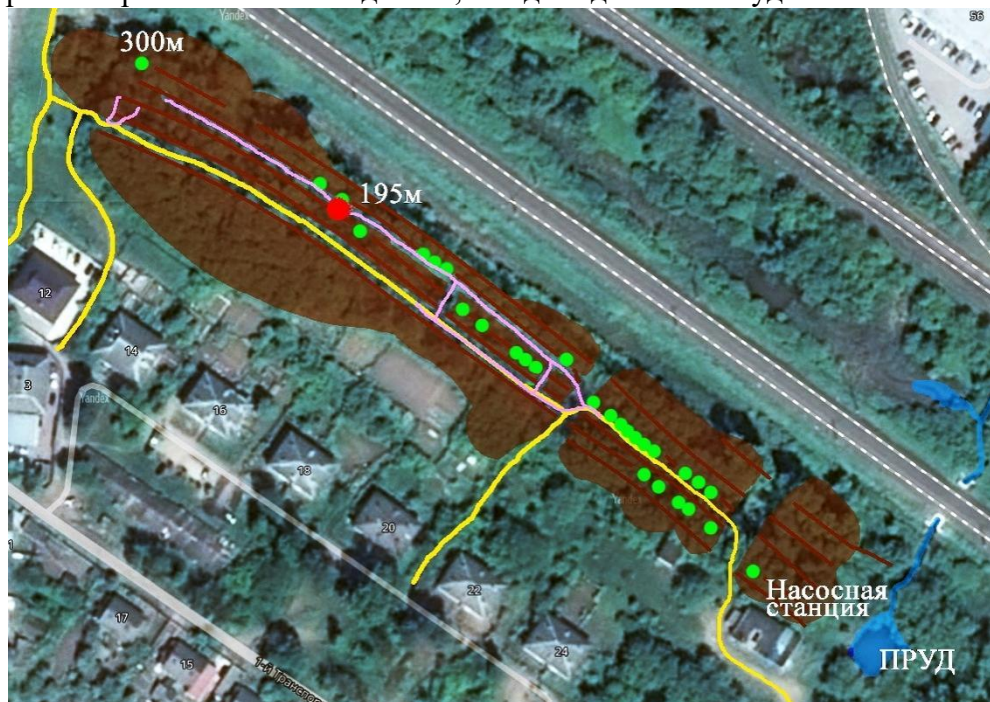


Рис 26. Картосхема кормёжки крякв 23 декабря с попытками уток добраться до дуба в 300 м от пруда.

*Условные обозначения: синий – пруд и ручей; жёлтый – людские тропы; коричневый – насаждения; зелёный – дубы; красный – кормовое пятно; розовый – путь крякв до мест кормёжки*

густая древесная поросль и высокий снежный намет (надув) в ней. Все эти разброды косвенно подтверждали, что утки уже не могли добывать

достаточное количество желудей на основной кормовой площадке и попытались найти альтернативу. Вероятной причиной этому является устоявшаяся с 21 декабря морозная погода с температурами  $-18...-24^{\circ}\text{C}$ , а также постоянные снегопады, увеличившие высоту снежного покрова до 31 см и затрудняющие перемещения птиц по рыхлому снегу.

В течение наших наблюдений в «высокоснежье» при низких температурах кряквы стали искать и использовать новые места

локализации желудей, продвигаясь всё дальше и дальше от пруда по лесополосе, и всё реже кормились только на одном из посещаемых постоянно ранее участке. Вероятно, это связано с нарушением его снежного покрова многочисленным перфорированием при зондировании и вытаптыванием, что привело к поверхностному промерзанию грунта (рис. 28). В результате чего жёлуди примерзали к почве, а покрывающие их опавшие листья смерзались, что сильно затрудняло извлечение желудей из-под снега. Поэтому кряквы не могли полностью использовать все их запасы на конкретном кормовом участке. Это подтверждается как прекращением добывания кряквами желудей в лесополосе в целом при наступлении устойчивых продолжительных заморозков с температурой ниже  $-10^{\circ}\text{C}$ , так и весенними подсчётами оставшихся желудей на кормовых участках после схода снежного покрова.



Рис. 27. Следы кормёжки кряквы на прогальке ивняка 24 декабря.  
Фото В. Рыбакова

С 26 декабря по 3 января кряквы не посещали насаждения. Следы попыток кормиться были отмечены 4-5 января, в 100 м от пруда, где утки образовали поисковую площадку 10x1 м вдоль ряда деревьев по свободному от подлеска участку. И хотя в непосредственной близости вокруг были дубы, но поисковая площадка совпала со свободным от проективного покрытия их кронами пространством, где

не могло быть желудей. Других следов в насаждениях не было.

В дальнейшем утки также не посещали насаждения, хотя на пруду держались всю зиму в том же количестве.



Рис. 28. Группа отверстий от зондирований (*jabbing* и *probing*) на постоянной основной кормовой площадке. Фото А. Виноградова

17 апреля мы вновь посетили насаждения. Уток на водоёме не было, как и в насаждениях, где после схода снежного покрова нетронутые жёлуди лежали открыто, но в разных количествах под всеми плодоносящими дубами лесополосы.

**Цифровое кодирование кормовых методов крякв при поиске и добывании желудей.** На основе цифрового кодирования кормового поведения птиц (Резанов, 2000) выделены кормовые методы, используемые кряквами при поиске и добывании желудей:

- 1) Зондирование-вспашка снега зигзагом или напрямую (прямое и/или зигзагообразное зондирование-вспашка) –  
1.0 (1.13): 2.1(2.17-2.18): 1.0: 1.0(1.13): 5.6: 1.0(3): 1.1
- 2) Зондирование-вспашка слоя опавшей листвы зигзагом –  
1.0 (1.4): 2.1(2.17-2.18):1.0: 1.0(1.4): 1.1-1.2: 1.0(2-3): 1.1
- 3) Зондирование-вспашка травянистого слоя зигзагом и напрямую –  
1.0 (1.4): 2.1 (2.17-2.18): 1.0: 1.0(1.4): 1.1-1.2: 1.0(2): 1.1
- 4) Зондирование толщи снега –  
1.0(1.13): 2.1(2.10-2.11): 1.0: 1.0(1.13): 5.3: 1.0(3): 1.1

**Заключение.** Попробуем как-то объяснить стратегию и технику поиска потенциальных кормовых площадок кряквами (конечно, это не только места произрастания дубов, обеспечивающих своими плодами

пропитание крякв, но и любые места локализации других кормовых объектов). Нас, в первую очередь, заинтересовало, каким образом эти кормные места обнаруживают первые птицы. Понятно, что после первичного их обнаружения, все появляющиеся здесь утки, просто следовали (особенно молодые) за первооткрывателями и, получив положительное подкрепление насыщением тем или иным кормом, запечатлевали в памяти все необходимые ассоциативные образы, связанные с этим местом кормёжки. В последующем они могли и самостоятельно разыскивать эти и другие места кормёжек, используя их. Это, как мы понимаем, образ кормового биотопа, включая особенности произрастания массивов соответствующей древесно-кустарниковой растительности, топографические особенности рельефа, их связь, например, с водоёмами, открытыми пространствами и другое. Это и особенности микростаций кормовых мест, например, характер произрастания плодоносящих деревьев и кустарников – высота стояния и разреженность насаждений, особенности крон кормовых деревьев, запах добываемых кормов, а в случае водоёмов, например, развитие прибрежной растительности, обширность водоёма и его глубина. Все перечисленные образы, как нам представляется, утки великолепно могут идентифицировать в процессе ориентировочных поисковых полётов, хорошо известных для всех гусеобразных. Нет сомнений, что и оказавшись на наземном или водном субстрате, формирование образов, прямо или косвенно, связанных с наличием корма, его доступностью и количеством (по конечному результату, т.е. насыщению) у птиц продолжается и, соответственно, закрепляется в поисковом поведении.

Косвенным подтверждением сказанного служит пример с единственной зарегистрированной зимовкой на р. Теберда в 1996 году с 5500 особей в декабре до 1500 крякв к концу февраля и до 200 птиц в середине марта, в связи с экстремальными погодными условиями. Известно, что в Тебердинском заповеднике кряква не только не гнездится, но и очень редко останавливается здесь на пролёте, при этом, будучи многочисленной пролётной (Витович, Ткаченко, 1997; Лоскот, 2015; Джамирзоев и др., 2017). Единственная одиночная взрослая птица наблюдалась здесь 3-5 мая в 2008 г. (Хубиев, Караваев, 2010), а потому ни о какой передаче навыков поиска корма «местными» птицами не может идти речи. Вынужденно остановившись стационарно на отдельных прибрежных участках р. Теберда и некоторых временных водоёмах на равнинных участках горного рельефа (Витович, Ткаченко, 1997), утки начали производить поисковые полёты в разных направлениях. И, конечно же, ориентируясь на уже сформированные ранее образы потенциальных кормовых биотопов, они очень быстро обнаружили разреженные буковые леса с хорошим урожаем орешек в

тот год. Первоначально кряквы стали использовать насаждения вблизи реки и временных дождевых луж, куда летали или даже ходили (до 50 м) до формирования снежного покрова в основном ночами, дистанционно ориентируясь на наличие кормов, в том числе, как мы полагаем, и ольфакторно. В сумерки и по ночам утки разлетались по соседствующим буковым лесам на горных склонах на расстояние до 300 м и более от мест днёвок.

После сокращения запасов орешков, и выпадения обильных снежных осадков, кряквы вынуждены были искать новые места кормёжки. Что они и сделали, и уже на этот раз, обнаружив старую дубовую рощу в отдалении от места их постоянной дислокации примерно на 300 м, до конца зимовки летали туда и питались желудями и днём и ночью. Во всех случаях прилетающие на кормёжку птицы опускались непосредственно в насаждения. К сожалению, авторы не описали технику добычи ни буковых орешков, ни желудей не из опавшей листвы, не из-под снега.

Если всё вышесказанное отнести к ситуации наших исследований в г. Твери, то очевидно, что первые утки, начавшие кормиться в лесополосе у Октябрьской железной дороги, ещё осенью в бесснежный период, полагаясь на описанные выше ориентиры, начали освоение запасов желудей в дубовых насаждениях от незамерзающего пруда. Вероятно, расширение площади кормёжек было связано с постепенным увеличением количества прилетающих сюда всё новых и новых птиц и осуществлялось явно не хаотично по случайным пешим поисковым маршрутам, а адресно и целенаправленно по сформировавшимся уже представлениям о потенциально возможной локализации желудей. Есть все основания предполагать, что обнаружение новых кормных мест осуществлялось ими, в том числе по визуальной оценке местности ещё при подлётах к пруду и ольфакторно уже находясь на земле. Нам представляется, что именно запаховая (ольфакторная) навигация являлась причиной нескольких попыток прохода уток по нетронутому снегу к самому дальнему от пруда дубу в 300 м у Бурашевского шоссе. Тем более что в эти дни особенно, да и в целом, в районе исследований дуют ветра преимущественно западных направлений, т.е. вдоль всей лесополосы со стороны этого одинокого удалённого дуба к пруду.

*Авторы выражают искреннюю благодарность В.А. Рыбакову, студенту Тверского государственного медицинского университета, тверскому бёрдочеру, неутомимому исследователю-натуралисту и любителю птиц, за предоставленные фото и видео материалы, а так же дневниковые записи наблюдений крякв при кормёжке их желудями.*

### Список литературы

- Абрамчук А.В. 2014. Необычный случай кормового поведения кряквы *Anas platyrhynchos* // Рус. орнитол. журн. 23 (1074): 3722-3723 [2004].
- Адамчик В.В. 2017. Птицы Белоруси. Минск: Хорвест. С. 30.
- Архив погоды в г. Твери. 2021-2022 гг. / Погода и климат. Погода в г. Твери. [<https://www.pogodaiklimat.ru/weather.php?id=27402&bday=12&fday=31&amonth=12&ayear=2021&bot=2>] (дата обращения: 08.08.2025).
- Баккал С.Н., Косарев А.В. 2017. О питании кряквы *Anas platyrhynchos* ягодами чёрной смородины *Ribes nigrum* и крыжовника *Ribes uva-crispa* в Ленинградской области // Рус. орнитол. журн. 26 (1501). С. 3975-3978. EDN: ZHGZBF
- Бардин А.В. 2014. Питание кряквы *Anas platyrhynchos* желудями в Санкт-Петербурге // Рус. орнитол. журн. 23 (1008): 1737-1743. EDN: SEHDPR
- Виноградов А.А., Демиховская А.В., Зиновьев А.В., Зиновьев В.И., Кравчук Е.В., Логинов С.Б., Пэрн Д.Э., Макаров К.Е., Смирнова С.А. 1988. О зимовке крякв в г. Калинин // Животный мир лесной зоны европейской части СССР. Калинин: КГУ. С. 24-26.
- Виноградов А.А., Резанов А.Г. 2023. Кормовое поведение песочника-красношейки (*Calidris ruficollis*, Scolopacidae, Charadriiformes) в период осенней миграции в различных точках тихоокеанского побережья России // Зоологический журнал. Т. 102. № 1. С. 82-105.
- Витович О.А., Ткаченко И.В. 1997. Зимовка крякв в Тебердинском заповеднике // Научное наследие Н. Я. Динника и его роль в развитии современного естествознания. Материалы межреспубликанской научно-практической конференции. Ставрополь: СГУ. С. 38-42.
- ВЛуки.ru. (19 января 2017) Изголодавшиеся утки едят желуди у здания псковского облсовпрофа. Видео / Псковская лента новостей. <https://www.vluki.ru/news/2017/01/19/470239.html> (дата обращения: 5 января 2025).
- Воронов Л.Н. 2019. Сравнительные исследования морфологических особенностей конечного мозга экологически различных групп птиц // Рус. орнитол. журн. 28 (1747): 1314-1325. EDN: YUKTRB
- Джамирзоев Г.С., Перезовов А.Г., Комаров Ю.Е., Тильба П.А., Мнацеканов Р.А., Караваев А.А., Букреев С.А., Лохман Ю.В., Пиегусов Р.Х., Аккиев М.И., Гизатулин И.И., Хубиев А.Б. 2017. Птицы заповедников и национальных парков Северного Кавказа / Под ред. Г.С. Джамирзоева. Труды заповедника «Дагестанский». Махачкала. Вып. 8. Т. 2. С. 51.
- Карташев Н.Н. 1982. Адаптивная радиация в классе птиц // Ильичев В.Д., Карташев Н.Н., Шилов И.А. Общая орнитология: учебник для студентов биологических специальностей университетов. М.: Высшая школа. С. 66.
- Исаков Ю.А. 1952. Отряд Гусеобразные Anseres, или Anseriformes. Подсемейство Утки // Птицы Советского союза. Т. 4. М.: Советская наука: 344-635.
- Корбут В.В. 1994. Кормодобывательное поведение кряквы в городе // Урбанизированная популяция водоплавающих (*Anas platyrhynchos*) г.

- Москвы. М. С. 89-106.
- Крушинский Л.В.* 1977. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: 272 с.
- Лоскот В.М.* 2015. Позвоночные животные Тебердинского заповедника. Птицы / Флора и фауна заповедников. М.: Вып. 100А. С. 34.
- Любители птиц.* IrLife\_Санкт-Петербург. (18 ноября 2024). В Гатчинском парке ... / ВКонтакте. [[https://vk.com/wall-1610020\\_370066](https://vk.com/wall-1610020_370066)] (дата обращения: 16.08.2025).
- Мерзликин И.Р.* 2002. Кряквы и окуни: случаи сопряжённой охоты // Беркут Т. 11. Вып. 2. С. 265-266.
- Резанов А.Г.* 1978. Кормовое поведение и возможные механизмы снижения пищевой конкуренции куликов в период осенней миграции и зимовки // Фауна и экология позвоночных животных. М. С. 59-83.
- Резанов А.Г.* 2000. Кормовое поведение птиц: метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М.: Издат-школа: 223 с.
- Резанов А.Г.* 2003. Количественная оценка некоторых показателей кормового поведения гусеобразных (Anseriformes) // Актуальные вопросы биологии, химии и экологии: наука и образование. Т. 3. М. С. 152-156.
- Резанов А.Г.* 2007а. Нырание как кормовой метод кряквы *Anas platyrhynchos* // Рус. орнитол. журн. 16 (357): 621-622.
- Резанов А.Г.* 2007б. Использование кряквами *Anas platyrhynchos* локального пищевого апвеллинга // Рус. орнитол. журн. 16 (362). С. 784-785. EDN: IAGEKV
- Резанов А.Г.* 2011. Оценка разнообразия кормового поведения кряквы (*Anas platyrhynchos*) методом цифрового кодирования // Тезисы докладов Международной конференции по гусеобразным Северной Евразии «Гусеобразные Северной Евразии: география, динамика и управление популяциями» (г. Элиста, 24–29 марта 2011 г.). Элиста: С. 69-70.
- Резанов А.Г.* 2015а. Зимовка кряквы *Anas platyrhynchos* на Москве-реке в музее-заповеднике Коломенское в период с 1984 по 2015 годы // Вестник МГПУ, № 4(20). Серия «Естественные науки». М.: МГПУ. С. 50-66.
- Резанов А.Г.* 2015б. Массовое ныряние крякв *Anas platyrhynchos* при добывании корма в феврале-апреле 2015 года на реке Москве в Коломенском: оценка явления // Рус. орнитол. журн. 24 (1145). С. 1788-1795. EDN: TUBYNX
- Резанов А.Г.* 2017. Методика анализа видеоматериала по поведению птиц при наземном поиске корма // Рус. орнитол. журн. 26 (1445). С. 1998-2001. EDN: YMFUBR
- Резанов А.Г., Резанов А.А.* 2013. О кормовом поведении песочника-красношейки *Calidris ruficollis* в период осенней миграции на побережье Охотского моря в окрестностях Магадана и Олы // Рус. орнитол. журн. 22 (878) С. 1277-1282. EDN: PZNVYV
- Резанов А.Г., Хроков В.В.,* 1983. О поведении чернозобика в период осенней миграции и зимовки // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. Т. 88. № 2. С. 8-14.

- Рыбаков В. (5 апреля 2023). Кряква и дождевые черви / ВКонтакте. [[https://vk.com/wall-210945018\\_855?w=wall-210945018\\_855](https://vk.com/wall-210945018_855?w=wall-210945018_855)] (дата обращения: 02.08.2025).
- Рыбаков В.А. 2022. Питание кряквы желудями дуба черешчатого в черте г. Тверь в зимнее время. (Научный руководитель – А. А. Виноградов) // Материалы XX научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2022 года. Тверь: Тверской государственный университет. С. 115-117.
- Самарина Б.Ф. 2019. К вопросу об избирательности в питании кряквы *Anas platyrhynchos* // Рус. орнитол. журн. 28(1858). С. 5718-5720.
- Теплов В.П. 1956. О питании кряквы *Anas platyrhynchos* желудями дуба *Quercus robur* // Зоологический журнал. Т. 35. Вып. 8. С. 1264-1265.
- Холодковский Н.А., Силантьев А.А. 1901. Птицы Европы. СПб.: Изд-во А.Ф. Девриена: 636 с.
- Хроков В.В. 2012. О способах добывания корма краснозобиками *Calidris ferruginea* на осеннем пролёте в Казахстане // Рус. орнитол. журн. 21(746): 808-813. EDN: OWBQUL
- Хубиев А.Б., Караваев А.А. 2010. Новые сведения о редких и малоизученных птицах Карачаево-Черкесии и Тебердинского заповедника // Кавказский орнитологический вестник. Вып. 22. С. 172-176.
- @Degradation Domain. (11 февраля 2022) Утки в снегу едят желуди / Youtube. [<https://www.youtube.com/watch?v=Bl-tS82bor4>] (дата обращения: 02.08.2025).
- Alzebari B.S., Alhasso A.A. 2023. Anatomical study and measurements on the tongue of mature local breed ducks (*Anas platyrhynchos*) and geese (Anserinae) // NTU Journal of Agricultural and Veterinary Sciences. V. 3(4). P. 164-170.
- Barber J. 1977. Mallard diving for small fish // British Birds. V. 70 (4). P.164
- Cramp S., Simmons K.E.L. 1977 (1978). Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. I. Ostrich to Ducks. Oxford Univ. Press. 722 p.
- Ern H. 1970. Nahrungsparasitismus und Futtertauchen bei der Stockente (*Anas platyrhynchos*) am Bodensee als Reaktion auf Veränderungen im Nahrungsangebot // Vogelwarte. B. 25. № 4. P. 334-336.
- Gleason J.S. 2007. Mallards feeding on Salmon carcasses in Alaska // Wilson J. Ornithol. 119. V. 1. P. 105-107.
- Koerner T. USFWS. (nov. 11, 2011). File:Mallard drake eating leopard frog Sand Lake WMD (1482233555).jpg [[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Mallard\\_drake\\_eating\\_leopard\\_frog\\_Sand\\_Lake\\_WMD\\_\(1482233555\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Mallard_drake_eating_leopard_frog_Sand_Lake_WMD_(1482233555).jpg)] (дата обращения: 16.08.2025).
- Kurt T. (11 march 2022). Ducks and acorns / BCG forums (Backcountry Gallery Photography Forums). [<https://bcgforums.com/threads/ducks-and-acorns.14065/>] (дата обращения: 16.08.2025).
- Lebret T. 1948. The “diving-play” of surface-feeding duck // British Birds. V. 41(8). pp. 247.
- Miller L.C., Whiting Jr. R.M., Fountain M.S. Wildlife Session Foraging Habits of

- Mallards and Wood Ducks in a Bottomland Hardwood Forest in Texas // Mallard and Wood Duck Foods. Proc. Annu. Conf. Southeast Assoc. Fish and Wildlife Agencies 56. P. 160-171.
- Mylne C.K.* 1954. Mallard diving for food // *British Birds*. V. 47(11). 395 p.
- Phillips T.* (Nov 22, 2006). Acorns and Mallards /The duckhunter's refuge forums. California Flyway Forum. [[https://www.duckhuntingchat.com/threads/acorns.57895/?post\\_id=426894&nested\\_view=1&sortby=oldest#post-426894](https://www.duckhuntingchat.com/threads/acorns.57895/?post_id=426894&nested_view=1&sortby=oldest#post-426894)] (дата обращения: 15.02.2025).
- Prater A.J.* 1972. The ecology of Morecambe Bay. III. The food and feeding habits of Knot (*Calidris canutus* L.) in Morecambe bay // *Journal of Applied Ecology*. V. 9. № 1. pp. 179–194.
- SayaPoprygaya.* (16 марта 2012). Утки ... желуди в Калининграде. Нападение уток / Youtube. [<https://www.youtube.com/watch?v=e95mnu-uw18>] (дата обращения: 16.08.2025).
- Silviu O.P., Mihai L.* 2017. Hunting and consumption of Passerine birds by wild Mallards (*Anas platyrhynchos*) // *Water birds*. V. 40(2). pp. 187-190.
- Vinogradov A.A., Rezanov A.G.* Foraging Behavior of the Red-necked Stint (*Calidris ruficollis*, Scolopacidae, Charadriiformes) during Fall Migration at Various Localities of the Russian Pacific Coast // *Biology Bulletin*, 2023, Vol. 50, No. 8, pp. 1954–1976. © Pleiades Publishing, Inc., 2023. Russian Text. The Author(s), 2023, published in *Zoologicheskii Zhurnal*, 2023, V. 102. № 1. P. 82-105.

## **MALLARDS (*ANAS PLATYRHYNCHOS*) FORAGING ON ACORNS OF ENGLISH OAK (*QUERCUS ROBUR*) DURING THE AUTUMN–WINTER PERIOD IN TVER CITY**

**A.A. Vinogradov<sup>1</sup>, A.G. Rezanov<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Tver State University, Tver

<sup>2</sup>Moscow City University, Moscow

The article presents novel data on the foraging behavior of mallards (*Anas platyrhynchos*) during the autumn–winter period in Tver City, specifically focusing on their exploitation of acorns from English oak (*Quercus robur*), extracted both from leaf litter and beneath snow cover. Based on direct visual observations and video recordings, the study provides the first detailed qualitative and quantitative analysis of foraging techniques employed by mallards in locating and retrieving acorns. It further examines the role of sensory modalities—particularly olfactory and visual cues—in the detection of food items and the assessment of their quality prior to consumption. The authors propose a hypothesis to explain the successful navigation of “pioneer” mallards in locating foraging biotopes, specific feeding sites, and individual food objects, potentially involving cognitive mechanisms such as spatial extrapolation and image-based associative memory.

**Keywords:** mallard, foraging behavior, foraging techniques, acorns, probing, manipulation, olfactory and visual orientation, spatial extrapolation, image-based associations.

*Об авторах:*

ВИНОГРАДОВ Андрей Анатольевич – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170001, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Vinogradov.AA@tversu.ru.

РЕЗАНОВ Александр Геннадиевич – доктор биологических наук, профессор департамента Естествознания, Института Естествознания и спортивных технологий, ГАОУ ВО «Московский городской педагогический университет», 105568, Москва, ул. Чечулина, д. 1, e-mail: RezanovAG@mgpu.ru.

Виноградов А.А. Кряквы *Anas platyrhynchos* кормятся желудями дуба черешчатого *quercus robur* в осенне-зимний период в г. Твери / А.А. Виноградов, А.Г. Резанов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 4(80). С. 39–77.

Дата поступления рукописи в редакцию: 10.10.25

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25

УДК 575.826:575.857:591.157:597.851

DOI: 10.26456/vtbio432

## **РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ АДАПТИВНОСТИ ПРИЗНАКОВ ОКРАСКИ ПОКРОВОВ ТЕЛА ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA TEMPORARIA* LINNAEUS)**

**А.А. Емельянова, Н.Е. Николаева, А.А. Никитина**

Тверской государственной университет», Тверь

На примере четырех популяций травяной лягушки показана адаптивность таких признаков окраски покровов тела травяной лягушки (*Rana temporaria* L.), как степень пятнистости спины и число полос на бедре. Встречаемость различных морфотипов может быть обусловлена элементами неоднородности растительного покрова, специфика которых на разных уровнях фитоценозов влияет на степень эффективности маскировочной окраски. Обнаружено, что в условиях доминирования в фитоценозе густого однородного злаково-разнотравного травостоя чаще наблюдались вариации окраски с мелкими пятнами или их отсутствием и повышенной полосатостью бедра, при наличии в биотопах растительного покрова с низким проективным покрытием и значительной степенью неоднородности фитоценозов преобладали животные с крупной пятнистостью спинной поверхности и малым числом полос на бедре. При проведении популяционных исследований травяной лягушки с использованием дискретных признаков окраски тела необходимо учитывать наличие отбора по таковым.

**Ключевые слова:** *травяная лягушка, Rana temporaria, фенетика, фен, фенокомплекс, окраска, морфотип, среда обитания, адаптации, приспособления.*

**Введение.** В современных популяционно-морфологических исследованиях широко применяется фенетический подход. Одной из ключевых биологических задач, решаемых с его помощью, является изучение действия естественного отбора. Влияние отбора проявляется в случае наличия ясных клинальных изменений по частоте встречаемости фенотипов — генотипических признаков-маркеров, а убедительным подтверждением роли направляющего эволюционного фактора служит установление адаптивного характера этих признаков (Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985).

Вопросы микроэволюции удобно изучать на модельных объектах, таких как бесхвостые амфибии, которые благодаря своей многочисленности, высокой плодовитости и широкому ареалу распространения особенно подходят для исследований (Боркин,

Тихенко, 1979; Вершинин, 1997; Замалетдинов, 2002; Ковылина, 1999; Файзулин, Кузовенко, 2012). Все перечисленные характеристики в полной мере проявлены у травяной лягушки (*Rana temporaria temporaria* Linnaeus), которая распространена на значительной территории — от Пиренеев до Урала и Западной Сибири (Кузьмин, 2006). Этот вид часто используется в мониторинговых исследованиях с целью оценки состояния среды обитания. Такие исследования, в частности, опираются на особенности полиморфизма окраски тела (Захаров, Баранов и др., 2000; Захаров, Чубинишвили и др., 2000).

В пределах европейской части России наиболее известны и регулярно фиксируются 6 морф (морфотипов) травяной лягушки, которые отличаются по наличию и отсутствию пятен на теле, а также по густоте и размерам этих пятен (Ищенко, 1999). Следовательно, морфы отражают общие особенности рисунка покровов. Интересно отметить, что у обладателей некоторых морф, например, «*striata*», выявлены физиологические особенности, которые при определенных условиях могут становиться адаптивным преимуществом для индивидуумов с данным фенотипом (Шварц, Ищенко, 1968; Шарыгин, 1980; Вершинин, 1997, 2004, 2008; Леденцов, 1990). Кроме того, было доказано наследование указанной морфы, выраженной наличием дорсомедиальной полосы, у лягушек видов *Pelophylax ridibundus* и *Rana arvalis* (Шварц, Ищенко, 1968; Щупак, 1977; Berger, Smielowski, 1982).

Ранее мы изучали фенотипические особенности биохорологических групп травяной лягушки из четырех разных биотопов, отличающихся степенью пространственной изоляции, с целью оценки перспективности использования различных признаков окраски тела для анализа популяционной структуры и биологического мониторинга. Для этого морфотипы были разбиты на дискретные вариации в виде фенотипов, частота встречаемости которых может отражать внутривидовую иерархическую структуру (Емельянова и др., 2021). В процессе исследований было выявлено, что разные признаки, такие как пятнистость дорзальной поверхности тела, вариации формы межлопаточного пятна, а также количество полос на бедре и голени, показывают неодинаковую ценность для детального описания пространственно-генетической структуры вида. Это может быть обусловлено различной степенью влияния генетической и средовой составляющих на их изменчивость. Продолжение подобных исследований представляет интерес, чтобы подтвердить выявленные закономерности и выяснить возможные зависимости частоты встречаемости тех или иных фенотипов окраски тела травяной лягушки от отбирающих факторов окружающей среды.

**Материал и методы.** Сбор материала проводился в Тверской области в четырех географических точках разной степени удаленности друг от друга: в Калининском м.о., – г. Тверь, ООПТ «Первомайская роща» (56.836858<sup>0</sup>, 35.834044<sup>0</sup>); Рамешковский м.о. – с. Застолбье (57.216114<sup>0</sup>, 36.089707<sup>0</sup>); Селижаровский м.о. – д. Быково-Ларионово (56.899640<sup>0</sup>, 33.473397<sup>0</sup>); Торжокский м.о. – г. Торжок, лес Митино (57.086499<sup>0</sup>, 34.980335<sup>0</sup>). В указанных точках биотопы представляли собой смешанные хвойные леса с преобладанием либо ели, либо сосны. Обычно травяные лягушки собирались в открытых биотопах, прилегающих к лесам и водоемам, то есть в наиболее заселенных ими местообитаниях (рис. 1, 2).

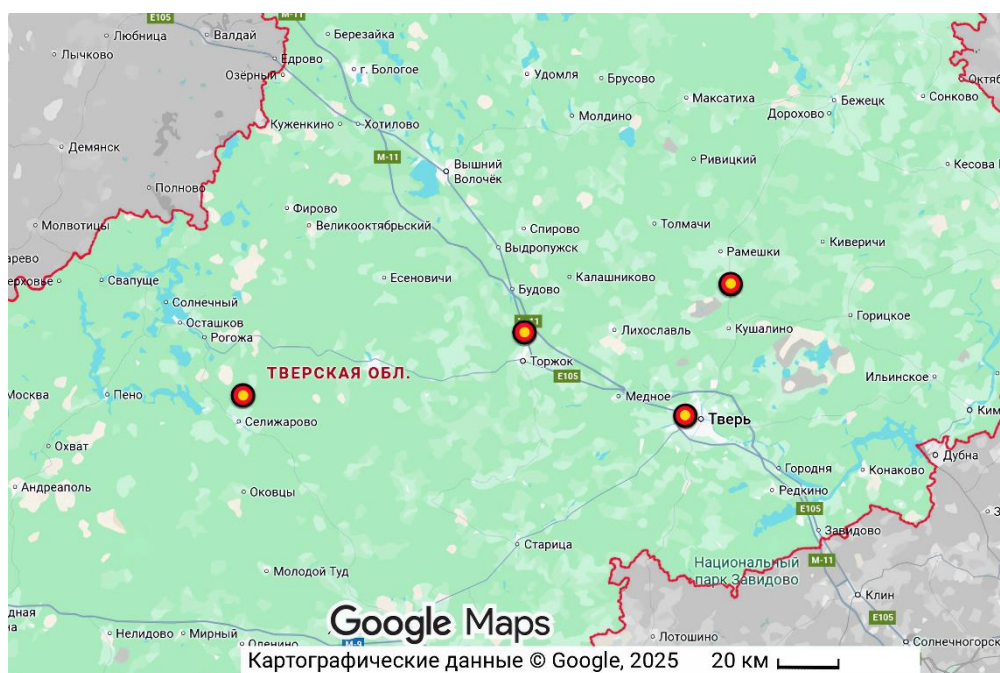
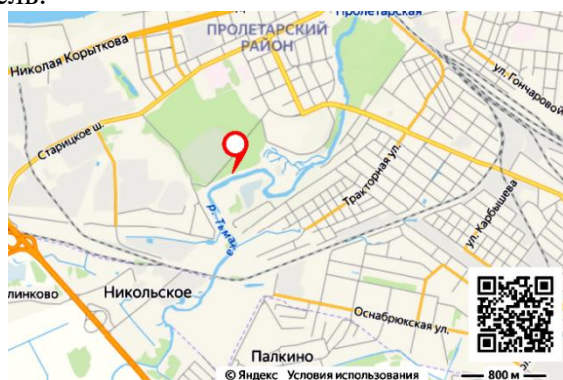


Рис. 1. Расположение точек отловов травяной лягушки (*Rana temporaria*) на карте Тверской области

В Пролетарском районе города Твери биотоп представлен сосняком разнотравным. В древесном ярусе доминируют сосна (*Pinus sylvestris*), встречается ель (*Picea abies*), ольха (*Alnus glutinosa*), во втором ярусе – рябина (*Sorbus aucuparia*), клён (*Acer platanoides*). В травяном покрове преобладали следующие виды: сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), копытень европейский (*Asarum europaeum*), щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa*), звездчатка ланцетовидная (*Stellaria holostea*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*). Примыкающий к левому берегу р. Тьмака биотоп представляет собой разнотравный пойменный луг. Кустарниковый ярус представлен отдельными ивами. В травяном покрове

доминировали различные злаки и осоки. Ввиду значительной рекреационной нагрузки травяной покров разной степени нарушенности (рис. 2а).

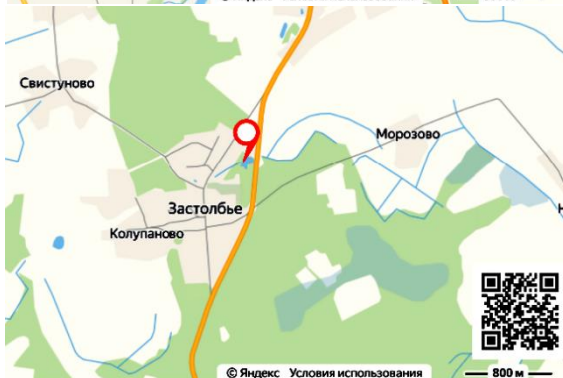
В Торжокском м. о. сбор травяной лягушки проходил на территории ООПТ «Лесопарковая зона курорта «Митино». Обследованный биотоп представляет собой **сосняки с елью малинниково-черничные, сосняки-брусничники**. В составе древостоя доминирует сосна и ель, также встречались берёза бородавчатая (*Betula pendula*) и осина (*Pópulus trémula*). В подросте преобладала ель.



А



Б



В

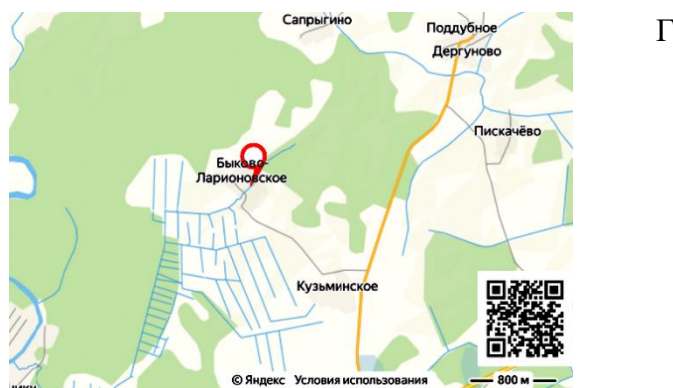


Рис. 2. Точки отловов: А – Калининский м.о., г. Тверь; Б – Торжокский м.о., г. Торжок; В – Рамешковский м.о., с. Застолбье; Г – Селижаровский м.о., д. Быково-Ларионово

Кустарничковый ярус представлен черникой обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*) и брусникой обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*). Травяной покров разнообразный, с доминированием земляники (*Fragaria vesca*) и присутствием злаков, бобовых и зонтичных растений. Примыкающий к левому берегу р. Тверца биотоп представляет собой разнотравно-злаковый низинный луг. В травостое – такие влаголюбивые виды, как тростник (*Phragmites*), камыш (*Scirpus*) и осока (*Carex*). Мохово-лишайниковый ярус развит слабо. Рекреационная нагрузка значительна, ввиду чего травяной покров на берегу реки нарушен (рис. 2б).

В Рамешковском м. о. биотоп характеризовался елово-сосновым разнотравным лесом. В древостое преобладала ель (*Picea abies*), сосна (*Pinus sylvestris*) встречалась гораздо реже. Подлесок разреженный, представлен рябиной обыкновенной (*Sorbus aucuparia*) и крушиной ломкой (*Frangula alnus*). Травяной покров редкий, включал землянику лесную (*Fragaria vesca*), зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum*), кислицу обыкновенную (*Oxalis acetosella*) и майник двулистный (*Maianthemum bifolium*). Мохово-лишайниковый ярус представлен кладонией оленьей (*Cladonia rangiferina*), пармелией (*Parmelia*), мхом кукушкин лен (*Polytrichum commune*) (рис. 2в).

Биотоп вокруг деревни Быково Селижаровского м. о. относился к сосновым лесам с участием березы и ольхи. Подрост на окраине леса представлен загущенными еловыми посадками. В подлеске густые заросли крушины (*Frangula alnus*) и шиповника (*Rosa*), можжевельника (*Juniperus*). Травянистый покров разнотравный, с такими видами, как сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), копытень европейский (*Asarum europaeum*), щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa*), звездчатка дубравная (*Stellaria nemorum*) и майник двулистный (*Maianthemum bifolium*). В мохово-

лишайниковом ярусе встречались: кукушкин лен (*Polytrichum commune*), мох сфагнум (*Sphagnum*), кладония (*Cladonia*), пармелия (*Parmelia*) (рис. 2г).

Отлов травяной лягушки осуществлялся в период с 16.07.2023 по 23.09.2024 и представлял собой разовый сбор материала в каждой точке. В анализ включались особи в возрасте от года и старше, поскольку к этому возрасту большинство морфологических признаков уже сформированы и остаются относительно неизменными. Измерение тел животных проводилось по стандартной методике для бесхвостых амфибий (Терентьев, Чернов, 1949). Для сбора образцов отбирались животные примерно одинакового размера. Объем каждой выборки составил 50 особей, в общей сложности – 200 особей.

При сопоставлении серий использовались 35 вариаций таких элементов рисунка покровов тела, как форма межлопаточного пятна, число полос на бедре, число полос на голени, пятнистость дорзальной поверхности тела (табл. 1). В случае расположения признаков на билатеральных структурах, учитывались вариации только на правой стороне тела.

Таблица 1

Список фенотипов травяной лягушки (*Rana temporaria* L.)

Обозначение фена	Рисунок	Описание фена
Фены формы затылочного пятна		
1а		Две слившиеся равнобедренные полосы
1б		Две слившиеся полосы, правая короче
1в		Две слившиеся полосы, левая короче
1г		Две слившиеся полосы, левая короче. Точка с левой стороны в основании плеча
1д		Две слившиеся полосы, правая короче. Точка с правой стороны в основании плеча
1е		Две равные полосы, вершины не сливаются
1ж		Две не слившиеся у вершины полосы, правая короче

1з		Две не слившиеся у вершины полосы, левая короче
1и		Левое плечо - длинная полоса, правое плечо – короткая полоса и точка в основании плеча. Правое и левое плечо не сливаются
1к		Правое плечо - длинная полоса, левое плечо – короткая полоса и точка в основании плеча. Правое и левое плечо не сливаются
1л		Две не слившиеся полосы, в вершине которых точка
1м		Три точки
1н		Левое плечо 2 точки, правое плечо – 2 точки, все эти точки не соединены друг с другом.
1о		Левое плечо – две точки, правое плечо – длинная полоса
1п		Правое плечо – две точки, левое плечо – длинная полоса
1р		Левое плечо – длинная полоса, правое плечо – точка у вершины и короткая полоса в основании
1с		Правое плечо – длинная полоса, левое плечо – точка у вершины и короткая полоса в основании
1т		Левое плечо – точка в основании, правое плечо – длинная полоса
1у		Правое плечо – точка в основании, левое плечо – длинная полоса
Фены признака – число полос на бедре		
2а		1 полоса
2б		2 полосы
2в		3 полосы
2г		4 полосы
2д		5 полос

2е	6 полос
Фены признака – число полос на голени	
3а	1 полоса
3б	2 полосы
3в	3 полосы
3г	4 полосы
3д	5 полос
3е	6 полос
Фены признака – характер пятен на спине	
4а	Мелкие пятна
4б	Крупные пятна
4в	Крапчатость
4г	Отсутствуют

При изучении вида с использованием фенетического подхода одним из немаловажных предварительно решаемых вопросов является определение иерархического уровня исследуемой внутривидовой структурной единицы. Известно, что для обеспечения процессов микроэволюции необходимо и достаточно существование таких элементов биохорологической структуры, как носители генотипического и фенотипического единства, поскольку изменения генотипа возможны только на фоне разнокачественности фенотипов. Таковым носителем в современном представлении является популяция, как элементарная единица эволюции (Флинт, 1977). Для амфибий под популяцией понимается группа локальных популяций, между которыми вне периода размножения может осуществляться обмен особями (Ищенко, 2007а, б). Литературные сведения о миграциях сеголеток лягушки остромордой (*Rana arvalis*) на расстояния до 4 км (Ищенко, 2007а, б) позволяют предполагать для *R. temporaria* способность к перемещению приблизительно на такие же дистанции. В нашем исследовании расстояние между точками сбора *R. temporaria* в окрестностях городов Тверь и Торжок составило – 61 км, Торжком и д. Застолбье Рамешковского м.о. – 68 км. Наиболее удаленным из обследованных районов является д. Быково Селижаровского м.о. – расстояние между этой точкой и пунктами в Рамешковском м.о., г. Торжке и г. Твери составило – 162 км, 93 км и 142 км соответственно. Наименее удаленными друг от друга районами исследования оказались г. Тверь и д. Застолбье Рамешковского м.о. – 41 км, при этом между указанными точками нет водных путей сообщения. Таким образом, учитывая расстояния, значительно превышающие величину радиуса репродуктивной активности вида, мы предположили, что

рассматриваемые в настоящем исследовании выборки травяной лягушки принадлежат к разным популяциям.

При характеристике состава и частоты встречаемости фенотипов в популяциях использовалось понятие «фенокомплекс». Для математического подтверждения различий серий применялись статистические показатели, специально разработанные для целей фенетики популяций: показатель сходства популяций (показатель Животовского ( $r$ ), позволяющий оценить степень сходства фенотипов (фенокомплексов) популяций, ( $J$ ), позволяющий определить значимость отличия  $r$  от 1 (Животовский, 1982).

**Результаты и их обсуждение.** Анализ фенотипов признаков окраски покровов травяной лягушки показал, что максимальная степень реализации такового свойственна серии из г. Твери – 80% (28 фенотипов из 35), для остальных выборок были получены одинаковые значения данного показателя – 77,1% (27 фенотипов). При этом животные из разных географических точек отличались степенью разнообразия элементов рисунка покровов тела (табл. 2).

Так, наиболее разнообразной формой межлопаточного пятна обладали животные из Рамешковского м.о. – степень реализации фенотипа 84,2%; величина данного показателя у лягушек из Калининского м.о. и Селижаровского м.о. была несколько меньше – 73,7% и 73,7% соответственно; наименее разнообразным фенотипом первого элемента рисунка спинной поверхности тела характеризовалась популяция из Торжокского района – 68,4%. При этом, у лягушек из Рамешковского м.о. не были отмечены асимметричные фенотипы 1и, 1о, 1п. В популяции из Калининского м.о. отсутствовали вариации 1д, 1и, 1р, 1т, 1у, так же асимметричные. У животных из Селижаровского района не были обнаружены фенотипы 1д, 1о, 1п, 1т, 1у. В Торжокском районе не регистрировались вариации 1г, 1и, 1л, 1н, 1о, 1у, из которых две – симметричные (табл. 1–3; рис. 3).

По признаку число полос на бедре наиболее полно реализован фенотип травяных лягушек Торжокского м.о. (100%); в расположенной наиболее близко к г. Торжок точке в г. Тверь было отмечено на 1 фенотип меньше (83,3%); в Рамешковском м.о. и Селижаровском м.о. найдено на 2 и 3 фенотипа меньше – степень реализации фенотипа составила 66,7% и 50% соответственно. В Калининском районе не отмечался фенотип – одна полоса на бедре, в Рамешковском и Селижаровском м.о. отсутствовали вариации – одна полоса на бедре и шесть полос на бедре (табл. 1–3; рис. 4).

Полный набор фенотипов признака число полос на голени зарегистрирован для популяции из Селижаровского м.о. (100%). Степень реализации фенотипа по данному признаку в Калининском м.о. составила 83,3%, в Торжокском м.о. и Рамешковском м.о. – 66,7% и

66,7%. В Калининском районе не отмечался фен – одна полоса на голени, в Торжокском и Рамешковском м.о. отсутствовали вариации – одна полоса на голени и шесть полос на голени (табл. 1–3 рис. 4).

Вариации признака пятнистости дорзальной поверхности тела оказались наиболее полно представленными во всех исследованных районах – степень реализации фенотипа составила 100% в Калининском м.о., Торжокский м.о. и Селижаровском м.о.; исключение – популяция из Рамешковского района, где на были отмечены лягушки с отсутствием пятен на спине – степень реализации фенотипа – 75% (табл. 1–3 рис. 4).

Таблица 2

Степень реализации фенотипов признаков окраски покровов четырёх серий травяной лягушки (*R. temporaria* L.) (в %)

Признаки	Калининский м.о.	Торжокский м.о.	Рамешковский м.о.	Селижаровский м.о.
1	73,7	68,4	84,2	73,7
2	83,3	100	66,7	50
3	83,3	66,7	66,7	100
4	100	100	75	100
Степень реализации фенотипа	80	77,1	77,1	77,1

Ранее, при анализе перспектив применения вариаций элементов рисунка покровов тела и его частей травяной лягушки для характеристики биохорологических групп различного масштаба, было отмечено, что фенотипы признаков, таких как форма Л-образного затылочного пятна (или межлопаточного пятна), количество полос на бедре и особенности пятен на спине, можно рассматривать в качестве маркеров фенетических (генетических) характеристик популяций. При этом данные признаки обладали разной степенью пригодности для подобных задач. Менее чувствительным оказался признак, связанный с формой межлопаточного пятна: различия в сериях лягушек, выявленные в ходе исследования, не достигали статистической значимости, однако это не отменяло факта засвидетельствованного своеобразия рисунка затылочного пятна у лягушек, обитающих в разных районах. Предполагалось, что для выделения с помощью фенотипа признака форма межлопаточного пятна территориальных групп популяционного уровня необходимы большие объемы выборок. Количество полос на бедре уже при относительном небольшом объеме выборки позволяло выявлять межпопуляционные различия.

Таблица 3

Частоты некоторых фенов окраски покровов четырёх серий травяной лягушки (*R. temporaria* L.) (в %)

Фены	1 N=50	2 N=50	3 N=50	4 N=50
1а	44	28	22	20
1б	8	12	8	4
1в	8	10	10	18
1г	2	-	4	2
1д	-	4	2	-
1е	12	10	20	8
1ж	2	12	4	6
1з	8	10	4	22
1и	-	-	-	4
1к	4	2	4	4
1л	2	-	4	2
1м	2	4	2	2
1н	2	-	2	2
1о	2	-	-	-
1п	2	2	-	-
1р	-	2	6	4
1с	2	2	2	2
1т	-	2	4	-
1у	-	-	2	-
2а	-	2	-	-
2б	22	30	44	40
2в	50	36	34	46
2г	20	20	14	14
2д	6	8	8	-
2е	2	4	-	-
3а	-	-	-	2
3б	6	20	18	14
3в	50	54	38	44
3г	34	22	36	36
3д	6	4	8	2
3е	4	-	-	2
4а	52	48	32	24
4б	36	42	66	64
4в	2	4	2	6
4г	10	6	-	6

Примечание: 1 – Калининский м.о., г. Тверь; 2 – Торжокский м.о., г. Торжок; 3 – Рамешковский м.о., с. Застолбье; 4 – Селижаровский м.о., д. Быково; «-» – в данной выборке фен не обнаружен.

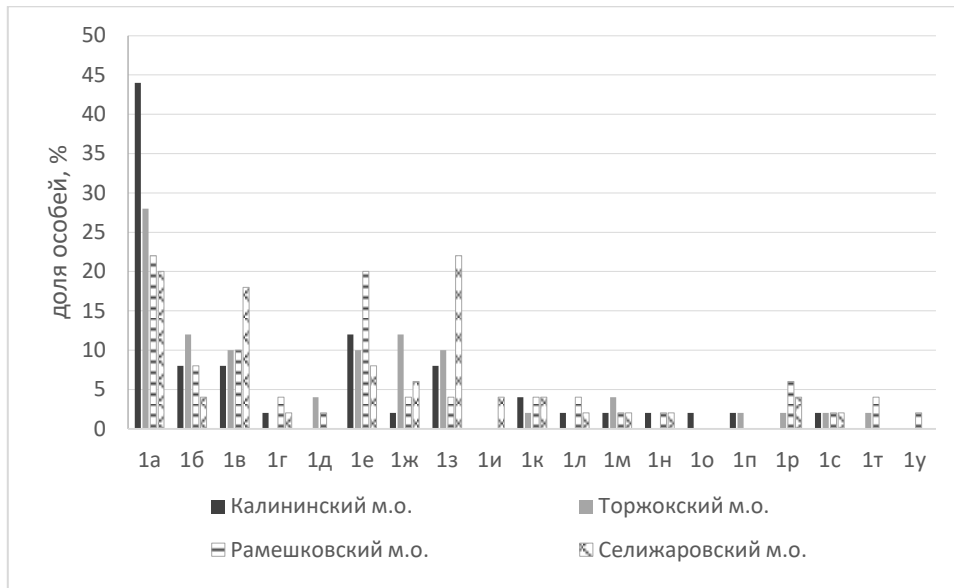


Рис. 3. Частоты 19 дискретных вариаций признака форма Л-образного затылочного пятна у травяной лягушки в некоторых районах Тверской области. Обозначения точек сбора: 1 – Калининский м.о., г. Тверь; 2 – Торжокский м.о., г. Торжок; 3 – Рамешковский м.о., с. Застолбье; 4 – Селижаровский м.о., д. Быково

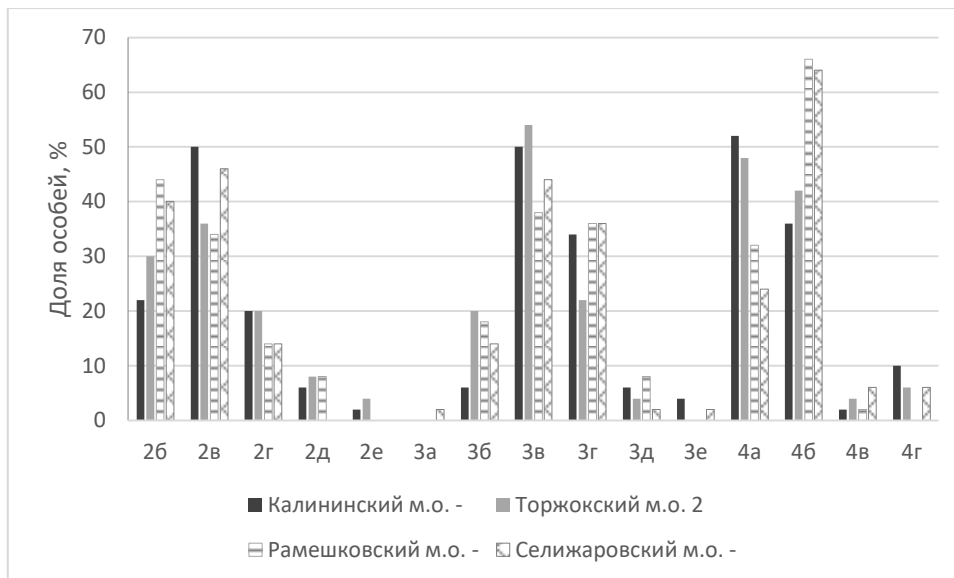


Рис. 4. Частоты 16 дискретных вариаций признаков окраски покровов травяной лягушки в некоторых районах Тверской области: число полос на бедре (2а–2е), число полос на голени (3а–3е), характер пятен на спине (4а–4г). Обозначения точек сбора: 1 – Калининский м.о., г. Тверь; 2 – Торжокский м.о., г. Торжок; 3 – Рамешковский м.о., с. Застолбье; 4 – Селижаровский м.о., д. Быково

Анализ вариаций и частоты признака количество полос на голени не дал возможности обнаружить стабильные межпопуляционные отличия: зачастую значимые различия выявлялись на уровне внутривидовых групп, каждая из которых обладала уникальным набором фенотипических признаков. Наиболее чувствительным признаком, отражающим фенетические особенности внутривидовых групп, оказался характер пятнистости спинной поверхности тела (Емельянова и др., 2021).

Результаты, представленные в настоящем изыскании, в целом согласуются с обнаруженными ранее закономерностями. При сопоставлении серий *R. temporaria* объемом 50 особей каждая не отмечены достигающие уровня достоверности различия для признаков форма затылочного пятна и число полос на голени. По признаку число полос на бедре уровня достоверности достигли отличия серии из Селижаровского м.о. от выборок из Твери и Торжка –  $J=11,287$  и  $J=15,863$  соответственно. По встречаемости фенотипов пятнистости достоверно различаются лягушки из Торжокского м.о. и Рамешковского м.о. ( $J=10,659$ ); достоверны отличия выборки из Твери от серий из Селижаровского м.о. и Рамешковского м.о. –  $J= 10,925$  и  $J= 16,927$  (Никитина, Емельянова, 2025) (табл. 4).

Наибольший уровень сходства фенотипов отмечен для животных из Твери и Торжка – здесь достоверные различия не обнаружены; среднее значение показателя сходства для этих двух популяций максимально среди исследованных –  $r_{cp}=0,951\pm 0,027$ . При этом в указанное сходство морфотипов значителен вклад признаков число полос на бедре и характер пятен на спине, для которых так же отмечаются самые большие значения показателя Животовского –  $r=0,978\pm 0,020$  и  $r=0,994\pm 0,010$  (табл. 4).

При этом травяные лягушки, обитающие в окрестностях г. Твери, отличаются своеобразием состава и частоты встречаемости фенотипов, отмеченным еще на предварительном этапе исследований (Никитина, 2024). Для данной популяции свойственна указанная выше максимальная степень реализации фенотипов, значительно большая частота встречаемости по сравнению с остальными популяциями фенотипов 1а (две слившиеся равносторонние полосы) и 4а (мелкие пятна на спине), наличие редкого фенотипа 1о (левое плечо – две точки, правое плечо – длинная полоса) (табл. 1–3; рис. 3, 4).

Таблица 4

Значения показателя сходства популяций (показатель Животовского ( $r$ ), его ошибки ( $Sr$ ) и критерия идентичности ( $J$ ) для четырех серий травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) при сопоставлении частот встречаемости вариаций окраски покровов

Признаки		Форма затылочного пятна	Число полос на бедре	Число полос на голени	Характер пятен на спине	Среднее ( $r_{cp}$ )
1/2*	r	0,876	0,960	0,959	0,915	0,927
	Sr	0,048	0,028	0,028	0,040	0,036
	J	24,617	7,989	8,209	16,927	57,744
1/3	r	0,878	0,943	0,973	0,945	0,935
	Sr	0,047	0,033	0,022	0,032	0,034
	J	24,299	11,287	5,304	10,925	51,817
1/4	r	0,883	0,978	0,951	0,994	0,951
	Sr	0,046	0,020	0,030	0,010	0,027
	J	23,406	4,253	9,670	1,162	38,493
2/3	r	0,875	0,955	0,967	0,961	0,939
	Sr	0,048	0,029	0,025	0,027	0,032
	J	24,931	9,000	6,470	7,661	48,064
2/4	r	0,887	0,960	0,980	0,946	0,944
	Sr	0,046	0,027	0,019	0,032	0,031
	J	22,420	7,898	3,856	10,659	44,834
3/4	r	0,867	0,920	0,964	0,966	0,929
	Sr	0,049	0,039	0,026	0,025	0,035
	J	26,487	15,863	7,103	6,627	56,082

Примечание: \*– обозначения: 1 – г. Тверь; 2 – Рамешковский м.о., с. Застолбье; 3 – Селижаровский м.о., д. Быково; 4 – Торжокский м.о., г. Торжок; красным шрифтом выделены значимые различия сопоставляемых выборок ( $p \leq 0,05$ )

Так же не зафиксированы достоверные различия  $r_{cp}$  при сопоставлении фенотипов лягушек из Торжка и Рамешковского м.о.; при этом уровни достоверности достигли отличия по признаку

характер пятен на спине ( $r=0,946\pm 0,032$ ), а среднее значение показателя сходства этих популяций – второе по величине –  $r_{cp}=0,944\pm 0,031$  (табл. 4).

Наиболее различающимися фенокомплексами обладали травяные лягушки из Твери – с одной стороны, и животные из Селижарово и Рамешковского м.о. – с другой стороны: соответствующие значения  $r_{cp}=0,935\pm 0,034$  и  $r_{cp}=0,927\pm 0,036$ . При этом отличия морфотипов животных из Твери и Рамешковского м.о. обусловлены степенью пятнистости рисунка спинной поверхности тела, различия *серий R. temporaria* из Твери и Селижарово определяют, как характер пятен на спине, так и число полос на бедре (табл. 4).

Отметим, что обнаруженные степени сходства или различий фенетических особенностей четырех изученных популяций травяной лягушки не всегда зависят от степени удаленности таковых друг от друга. Выборки из Твери и Торжка, находящиеся на сравнительно небольшом расстоянии – около 60 км, и места обитания которых объединены гидросетью, включающей реки Тверца, Волга и Тьмака, судя по результатам фенетического анализа, могут принадлежать к одной макропопуляции. Располагающаяся на еще более близком расстоянии от Твери популяция из Рамешковского м.о. – около 40 км, уже значительно отличается по признаку пятнистости спинной поверхности тела, в том числе и от лягушек из Торжка – расстояние между точками около 70 км. Кроме того, популяции из Твери и Торжка отличаются от наиболее удаленной от них популяции из Селижарово по признаку степенью полосатости бедра и пятнистости дорзальной поверхности тела – расстояния между точками около 142 км и 93 км соответственно. При этом травяные лягушки из Селижарово и Рамешковского м.о., собранные на расстоянии 162 км друг от друга, не обнаруживают достоверных отличий по встречаемости разных морфотипов, хотя подтверждают принадлежность к разным популяциям по величине показателя  $r_{cp}$ .

Для отображения особенностей окраски поверхности тела травяной лягушки удобно пользоваться образным изображением фенотипов. Наиболее часто встречающиеся фены изучаемых групп признаков окраски *R. temporaria*, обитающей на территории Тверской, отображены на рисунке и представлены вариациями 1а (две слившиеся равнобедренные полосы), 2в (3 полосы на бедре), 3в (3 полосы на голени) и 4б (большие пятна на спине). Этот обобщенный портрет составлен на основании рассматриваемой выборки объемом 200 особей (рис. 5).



Рис. 5. Обобщенный портрет лягушки, обитающей на территории Тверской области 2024 г (оригинал, автор А. А. Никитина)

При использовании образного изображения фенотипов для отображения популяционных особенностей окраски поверхности тела травяной лягушки становится заметным фенотипическое сходство *R. temporaria*, обитающих в окрестностях городов Тверь и Торжок, для которых характерны следующие вариации: 1а – две слившиеся равнобедренные полосы, 2в – 3 полосы на бедре, 3в – 3 полосы на голени, 4а – мелкие пятна на спине. У животных из Рамешковского м.о. преобладают следующие фены: крупные пятна на спине (4б), слившиеся равнобедренные полосы Л-образного затылочного пятна (1а), 2 полосы на бедре (2б) и 3 полосы на голени (3в). Популяция из Селижаровского района демонстрирует уникальный фенотип с преобладанием крупных пятен на спине (4б), доминирующей формой межлопаточного пятна 1з – две не слившиеся у вершины полосы, левая корочка, и 3 или 2 полосами на бедре и 3 – на голени (фены 2в и 2б, 3в) (рис. 6).

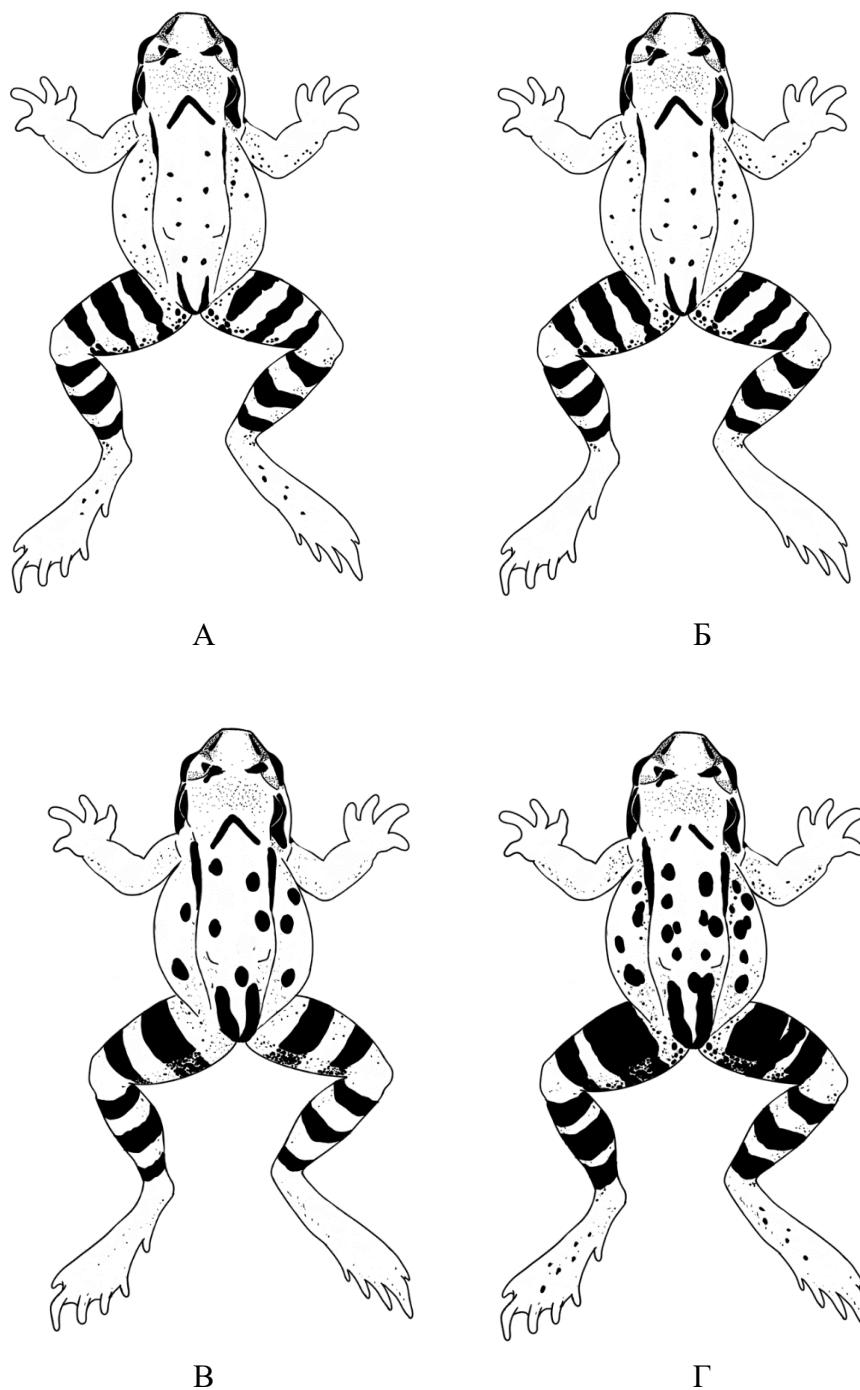


Рис.6. Обобщенный портрет лягушки: А – Калининский м.о., г. Тверь;  
Б – Торжокский м.о., г. Торжок; В – Рамешковский м.о.; Г –  
Селижаровский м.о. (оригинал, автор А.А. Никитина)

Таким образом, фенотипы травяных лягушек из Селижаровского м.о. и Рамешковского м.о. обнаруживают сходство, в котором ведущее значение имеют пятнистость дорзальной поверхности и степень полосатости бедра. От обобщенного фенотипа *R. temporaria* Тверской области животные из этих районов отличаются пониженной полосатостью бедра. *R. temporaria*, для окраски которых характерно наличие около десяти крупных пятен, диаметром до 5-7 мм, расположенных хаотически или рядами, могут быть отнесены к морфе «*maculata*» – пятнистая (Ищенко, 1999). Лягушки, обитающие в окрестностях городов Тверь и Торжок, отличаются от обобщенного портрета сравнительно меньшей пятнистостью и могут быть отнесены к морфе «*hemipunctata*» – полукрапчатая, когда пятна мелкие и немногочисленны (Ищенко, 1999). В последних из упомянутых районов так же встречаются животные с крупными пятнами на спинной поверхности тела, но суммарная доля особей с крапчатым рисунком и отсутствием пятен значительно превышает долю таковых – в г. Тверь и Торжок доли морфы «*maculata*» составили 36% и 42%. При этом в Рамешковской и Селижаровском м.о. доли морфы «*maculata*» – 66% и 64% (табл. 3; рис. 4–6).

Несмотря на указанную в литературных источниках наследственную обусловленность морфотипов характера пятнистости спины травяной лягушки (Боркин, 1977) и отмеченную нами ранее возможности использования этого признака для детальной характеристики пространственно-генетической структуры данного вида (Емельянова и др., 2021), в данном случае существование прямого обмена генами между столь удаленными друг от друга популяциями сомнительно. Следовательно, необходимо уделить внимание второму компоненту, принимающему участие в становлении биохорологической структуры вида, которая в свою очередь представляет собой историю взаимоотношений «вид – среда».

Приспособительная окраска тела относится к ярким примерам адаптаций, средствам пассивной защиты – это структуры и особенности, которые одним своим присутствием определяют большую вероятность сохранения жизни особи в борьбе за существование. Возникновение приспособленности к среде – основной результат эволюции (Дарвин, 1864). К приспособительным окраскам относятся все случаи окраски, при которых животные становятся незаметными на фоне окружающей их обстановки. Наиболее широко в природе распространены три типа окраски, среди которых криптическая и расчленяющая окраски. Криптическая окраска – окраска, гармонирующая с фоном. Расчленяющая окраска характеризуется

защитными свойствами, обусловленными визуальными и психологическими эффектами. При этом виде маскировки тело или отдельные его участки покрыты пятнами и/или полосами, которые привлекают взгляд наблюдателя, переключая его внимание с самого животного. Кроме того, расчленяющая окраска искажает восприятие контуров тела за счёт совпадения темных и светлых полос на теле с чередованием света и тени, существующим в природной среде. Чем более выражен контраст между элементами окраски, тем сильнее эффект маскировки (Емельянова, Зиновьев, 2006). Рассматриваемые нами элементы рисунка поверхности тела травяной лягушки способны выполнять роль расчленяющей окраски, то есть быть средством маскировки в среде обитания.

Известно, что под пологом леса создается своеобразная световая обстановка в виде солнечных пятен, бликов, лучей, создающих игру светотеней, такие же оптические эффекты характерны для травянистого и кустарникового ярусов. На проникновение света на напочвенный покров влияют биологические и экологические свойства растений, их фенологическое состояние и индекс листовой поверхности. Цвет кроны, размер и пространственное расположение листьев также будут сказываться на проникновении света под полог древостоя. Древостои, состоящие из теневыносливых деревьев, пропускают света в несколько раз меньше, чем светолюбивые. (Садыкова, 2025). На проникновение света под полог леса так же влияют полнота, состав и структура древостоев. При высоких полнотах и густом пологе древостоев нижние ярусы растительности получают мало света, поэтому они или слабо развиты, или даже отсутствуют (Луганский и др., 2010).

Таким образом, на количество и качество световых лучей, поступающих к нижним ярусам леса и поверхности почвы будут влиять тип лесных насаждений, вышеуказанные их характеристики или, в случае открытых биотопов, особенности видового состава травянистых растений. К деревьям, пропускающим мало света, в нашем регионе относятся ель, липа, ольха серая, к деревьям с редкой сквозистой кроной – береза, сосна, осина. Несомненно, что в густом ельнике будет слабо развитый травяно-кустарничковый покров, состоящий из теневыносливых растений, и низкое проективное покрытие. Наличие оголенных участков почвы, покрытых растительным опадом в виде веточек, хвоинок и листьев, способствуют мозаичности растительного покрова, одновременно являясь микроэкологическим элементом мозаики в фитоценозах, что очевидно должно оказывать влияние на маскирующие способности разных типов окраски *R. temporaria* в условиях того иного местообитания.

Места обитания изученных популяций *R. temporaria* в окрестностях городов Тверь и Торжок характеризуются наличием деструктогенных микрогруппировок антропогенного происхождения (места кострищ, тропы и другие пятна вытаптывания, порои, локальные химические и механические загрязнения и пр.) (Мирин, 2012). Леса здесь представлены светлыми сосново-еловыми разнотравными или ягодными лесами, а открытые биотопы – разнотравно-злаковые низинные луга – достаточно густые заросли преимущественно узколистных травянистых растений. Вероятно, в подобных условиях маскировку травяной лягушки обеспечивает мелкопятнистость окраски спины или отсутствие пятен, дополненные сложным рисунком бедра.

Исследованные в Рамешковском м.о. и Селижаровском м.о. леса являются елово-сосновыми и сосново-смешанными разнотравными лесами. Открытые биотопы представляли собой разнотравно-низинные вторичные луга. Все биотопы характеризовались низким проективным покрытием и значительной степенью неоднородности фитоценозов ввиду их формирования на месте антропогенно измененных ландшафтов – вдоль трассы газопровода и на месте бывших колхозно-совхозных полей. По всей видимости, свойственные обитающим в этих биотопах животным крупные пятна на спинной поверхности, «крупнопятнистость» рисунка на бедрах, обеспечиваемая наличием 2-3 полос, способствуют маскировке на лишенных или частично лишенных растительности участках.

**Заключение.** Исходя из вышеизложенного можно сделать вывод, что такие обширные элементы окраски покровов тела травяной лягушки, как степень пятнистости окраски спины и число полос на бедре, занимающие большие площади поверхности, с большой степенью вероятности подвергаются отбору в конкретных условиях среды обитания, что необходимо учитывать при проведении фенетических исследований. На примере четырех популяций травяной лягушки рассмотрена потенциальная адаптивность признаков окраски покровов тела травяной лягушки (*Rana temporaria* Linnaeus), выражающаяся преимущественно встречаемостью вариаций признаков пятнистости спины и числа полос на бедре. Встречаемость различных морфотипов может быть обусловлена элементами неоднородности растительного покрова, специфика которых на разных уровнях фитоценозов влияет на степень эффективности маскировочной окраски. В ходе исследования получены данные, подтверждающие, что в условиях доминирования в фитоценозе густого однородного злаково-разнотравного травостоя чаще наблюдались вариации окраски с мелкими пятнами или их отсутствием и повышенной полосатостью бедра, при наличии в биотопах растительного покрова с низким проективным покрытием и

значительной степенью неоднородности фитоценозов преобладали животные с крупной пятнистостью спинной поверхности и малым числом полос на бедре.

### **Список литературы**

- Боркин Л.Я.* 1977. Анализ внутривидового полиморфизма по признаку «striata» и его корреляции с размерными признаками у остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 74. С. 17-23.
- Боркин Л.Я., Тихенко Н.Д.* 1979. Некоторые аспекты морфологической изменчивости, полиморфизма окраски, роста, структуры популяции и суточной активности *Rana lessonae* на северной границе ареала // Экология и систематика амфибий и рептилий. Труды ЗИН АН СССР. Т. 89. С. 18-54.
- Вершинин В.Л.* 1997. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург. 47 с.
- Вершинин В.Л.* 2004. Морфа striata и ее роль в путях адаптациогенеза рода *Rana* в современной биосфере // Доклады академии наук. Т. 396. № 2. С. 280-282.
- Вершинин В.Л.* 2008. Морфа striata у представителей рода *Rana* (Amphibia, Anura) – причины адаптивности к изменениям среды // Журнал общей биологии. Т. 69. № 1. С. 65-71.
- Дарвин Ч.С.* 1864. О происхождении видовъ в царстве животном и растительном путемъ естественнаго подбора родичей, или о сохранении усовершенствованныхъ породъ в борьбе за существование. СПб.: Изд. Книгопродавца А.И. Глазунова. 520 с.
- Емельянова А.А.* 2021. Фенетические особенности биохорологических групп разного масштаба на примере лягушки травяной (*Rana temporaria* Linnaeus) / А.А. Емельянова, Н.Е. Николаева, Е.А. Гурская // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3(63). С. 19-38.
- Емельянова А.А., Зиновьев А.В.* 2006. Теория эволюции: учеб.-метод. пособие для студентов IV курса специальности биология. Тверь: Твер. гос. ун-т. 144 с.
- Животовский Л.А.* 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 38-44.
- Замалетдинов Р.И.* 2002. Фенотипическая структура популяций зеленых лягушек на урбанизированных территориях // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 163-165.
- Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Чубинишвили А.Т.* 2000. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России. 68 с.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Крысанов Е.Ю., Кряжева Н.Г., Пронин А.В., Чистякова Е.К.* 2000. Здоровье среды: практика оценки. М.: Центр экологической

- политики России. 320 с.
- Ищенко В.Г.* 1999. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий: автореф. дис. ... доктор биол. наук. СПб.: ООО "ИРА УТК". 66 с.
- Ищенко В.Г.* 2007а. Жизненный репродуктивный успех и структура популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss., 1842). Нетрадиционное решение общей задачи // Современная герпетология. Т. 7. Вып. 1/2. С. 76-87.
- Ищенко В.Г.* 2007б. Популяционная структура амфибий. Современные проблемы / Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали IV Міжнародної наукової конференції. Дніпропетровськ: ДНУ. С. 366-370.
- Ковылина Н.В.* 1999. Использование озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) для оперативной индикации техногенного загрязнения водоемов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Волгоград: Волгоградская мед. Академия. 18 с.
- Кузьмин С.Л., Семенов Д.В.* 2006. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 139 с.
- Леденцов А.В.* 1990. Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Свердловск. 18 с.
- Луганский Н.А., Залесов С.В., Луганский В.Н.* 2010 Лесоведение: учебн. пособие. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т. 432 с.
- Мишин Д.М.* 2012. Внутрифитоценозные элементы неоднородности растительного покрова // Изв. Самарского НЦ РАН. Т. 14. № 1 (5). С. 1320–1323.
- Никитина А.А.* 2025. Предварительные результаты изучения фенетических особенностей лягушки травяной (Тверская область) // Материалы XXIII научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2025 года: сб. ст. – Тверь: Издательство Тверского государственного университета. С. 79–81.
- Никитина А.А., Емельянова А.А.* 2025. Фенетические особенности популяций лягушки травяной (Тверская область) // Материалы XXIII научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2025 года: сб. ст. Тверь: Издательство Тверского государственного университета. С. 81–83.
- Садыкова К.* 2025. Лесоводство. Учебник. Режим доступа – <https://textbook.tou.edu.kz/books/251/4.html#>. Дата обращения 06.12.2025.
- Терентьев П.В., Чернов С.А.* 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Советская наука. 340 с.
- Файзулин А.И., Кузовенко А.Е.* 2012. Использование амфибий в мониторинге состояния окружающей среды в условиях Самарской области: фенетическая структура популяций // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 1 (3). № 1. С. 829-833.
- Флинт В.Е.* 1977. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука. 183 с.

- Шарыгин А.* 1980. Микроэлементы и организме некоторых амфибий и рептилий и их динамика под воздействием антропогенных факторов: автореф. дисс... канд. биол. наук. Свердловск. 24 с.
- Шварц С.С., Ищенко В.Г.* 1968. Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 73. № 4. С. 127-134.
- Щупак Е.Л.* 1977. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // Информационные материалы института экологии растений и животных. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР. С. 36.
- Яблоков А.В.* 1980. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука. 136 с.
- Яблоков А.В., Ларина Н.И.* 1985. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. шк. 160 с.
- Berger L., Smielowski J.* 1982. Inheritance of vertebral stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // AmphibiaReptilia. V. 3. P. 145-151.

## **RESULTS OF A STUDY ON THE ADAPTIVENESS OF DORSAL COLORATION TRAITS IN THE COMMON FROG (*RANA TEMPORARIA* LINNAEUS)**

**A.A. Emelyanova, N.E. Nikolaeva, A.A. Nikitina**  
Tver State University, Tver

Using four distinct populations of the common frog (*Rana temporaria* L.), this study demonstrates the adaptive significance of specific coloration traits—namely, the degree of dorsal spotting and the number of thigh stripes. The distribution of different morphotypes appears to be influenced by microhabitat heterogeneity in vegetation structure, with vegetation characteristics at varying strata of the phytocoenosis affecting the efficacy of cryptic coloration. In habitats dominated by dense, homogeneous grass–forb vegetation, frogs exhibiting fine dorsal spotting (or lacking spots altogether) and a higher number of thigh stripes were more frequently observed. Conversely, in biotopes characterized by sparse vegetation cover and high structural heterogeneity of the phytocoenosis, individuals with large dorsal spots and fewer thigh stripes predominated. These findings underscore that when conducting population-level studies of *R. temporaria* based on discrete coloration traits, the potential influence of natural selection on these phenotypic characters must be taken into account.

**Keywords:** *common frog, Rana temporaria, phenetics, phenotype, phenocomplex, coloration, morphotype, habitat, adaptation, adaptive traits.*

*Об авторах:*

ЕМЕЛЬЯНОВА Алла Александровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Emelyanova.AA@tversu.ru

НИКОЛАЕВА Наталья Евгеньевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Nikolaeva.NE@tversu.ru

НИКИТИНА Анастасия Александровна – студентка 1 курса направления 06.04.01 Биология (Медико-биологические науки), ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Nikitina.AA@tversu.ru.

Емельянова А.А. Результаты исследования адаптивности признаков окраски покровов тела травяной лягушки (*Rana temporaria* Linnaeus) / А.А. Емельянова, Н.Е. Николаева, А.А. Никитина // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 4(80). С. 78–101.

Дата поступления рукописи в редакцию: 12.10.25

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25

## 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<sup>1,2,3</sup>, А.В. Шкурко<sup>4</sup>**

<sup>1</sup>Московский педагогический государственный университет, Москва

<sup>2</sup>Полистовский государственный заповедник", Псковская область,  
п. Бежаницы

<sup>3</sup>Государственный заповедник «Рдейский», Новгородская область, г. Холм

<sup>4</sup>Главный 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-полеохоры, заносные виды растений, биологическое разнообразие, центрально-европейские растения, Великая Отечественная война, MaxEnt, экологическое моделирование ареалов.*

**Введение.** К полеохорам 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 «полеохорной» природы видов используется система специальных «фильтров» (Щербаков и др., 2013). В результате планомерной работы многих ботаников за последние годы список потенциально полеохорных 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 полеохоров 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-полями». 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-полеохоров 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 — выяснение 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](http://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 км<sup>2</sup>.

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  $\beta$ -множитель регуляризации; Merow et al., 2013). Результирующие модели были ранжированы согласно показателям их качества, таким 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 <sup>1,2</sup>	среднегодовая температура воздуха	средняя дневная температура воздуха, усреднённая за 1 год	°C
bio2 <sup>1,2</sup>	диапазон среднесуточных температур воздуха	среднесуточный диапазон температур, усредненный за 1 год	°C
bio7 <sup>1,2</sup>	годовой диапазон температур воздуха	разница между максимальной температурой самого теплого месяца и минимальной температурой самого холодного месяца	°C
bio12 <sup>1</sup>	среднегодовое количество осадков	общее количество осадков за 1 год	kg m <sup>-2</sup> year <sup>-1</sup>
bio15 <sup>1,2</sup>	сезонность осадков	коэффициент вариации - стандартное отклонение месячного количества осадков, выраженное в процентах от среднего значения этих оценок (т.е. среднегодового значения).	kg m <sup>-2</sup>
bio18 <sup>2</sup>	среднемесячное количество осадков самого тёплого квартала	самый тёплый квартал года (с точностью до ближайшего месяца).	kg m <sup>-2</sup> month <sup>-1</sup>
bio19 <sup>2</sup>	среднемесячное количество осадков в самом холодном квартале	самый холодный квартал года (с точностью до ближайшего месяца).	kg m <sup>-2</sup> month <sup>-1</sup>
Растительный покров (Global consensus landcover classes)			
Name	Description		Units
cl1 <sup>1,2</sup>	вечнозеленые/листопадные хвойные деревья		%
cl3 <sup>1,2</sup>	листопадные широколиственные деревья		%
cl4 <sup>1,2</sup>	смешанные/другие леса (включая мелколиственные)		%
cl5 <sup>1,2</sup>	кустарники		%
cl6 <sup>1,2</sup>	травянистая растительность		%
pH почвы (Soil grids, ISRIC Soil Data hub)			
pH_15-30 <sup>1,2</sup>	pH почвы на глубине 15-30 см		pHx10

**Результаты и обсуждение.** Все полученные модели согласно статистикам AUC и Воусе 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 смешенных лесов, c14) при минимальном участии кустарников (c15).

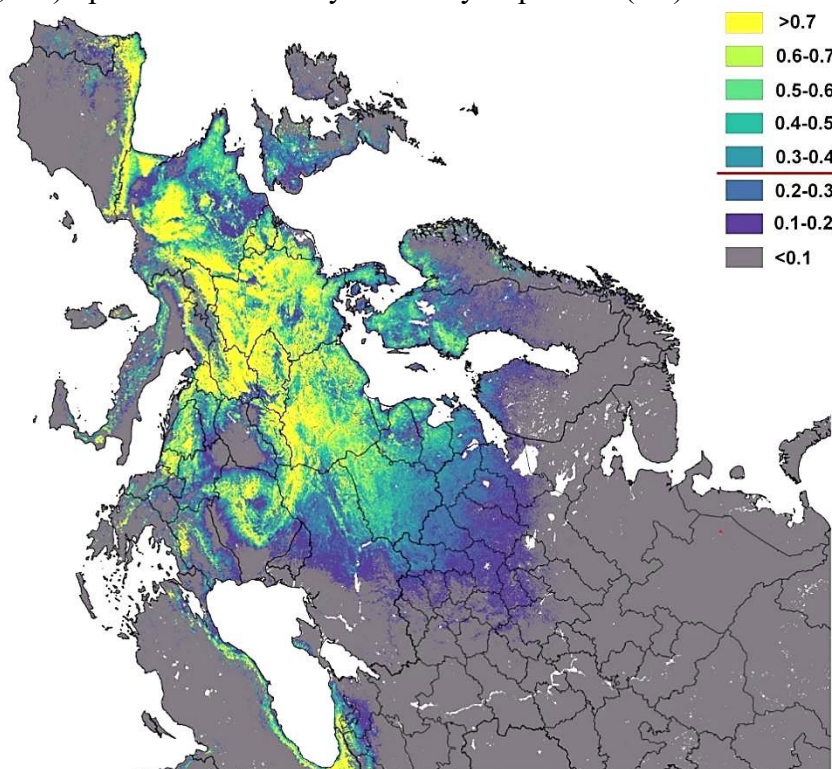


Рис. 1. Модель потенциального распространения *Carex brizoides* в Европе. Цветная шкала отражает расчетную пригодность местообитаний для вида от 0 до 1; красная линия обозначает границу «оптимальных» условий

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).

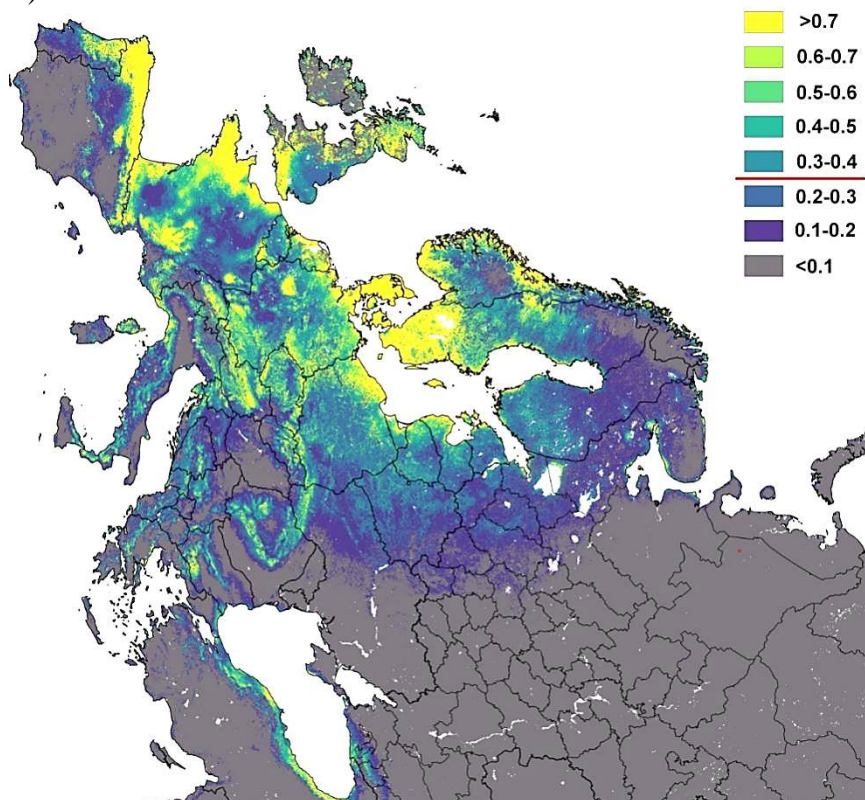


Рис. 2. Модель потенциального распространения *Heracleum sphondylium* subsp. *sphondylium* в Европе. Цветная шкала отражает расчетную пригодность местообитания вида от 0 до 1; красная линия обозначает границу «оптимальных» условий

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), встречается в различных фитоценозах (Нотов и др., 2020, 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 также 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.

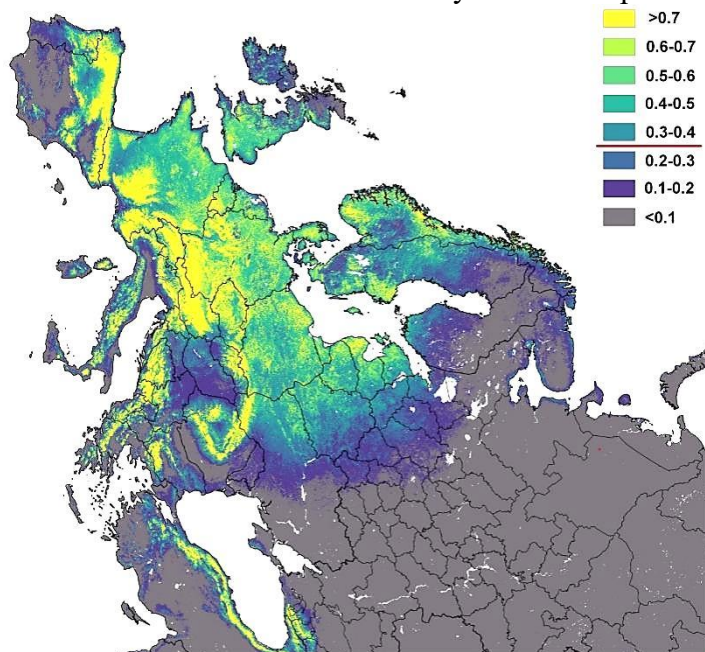


Рис. 3. Модель потенциального распространения *Pimpinella major* в Европе. Цветная шкала отражает расчетную пригодность местообитания вида от 0 до 1; красная линия обозначает границу «оптимальных» условий

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., 2019, 2022б). Часто формирует вместе с другими полемохорными видами фитоценозы, сходные с луговыми сообществами Центральной Европы (Нотов и др., 2020, 2023, 2024), 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

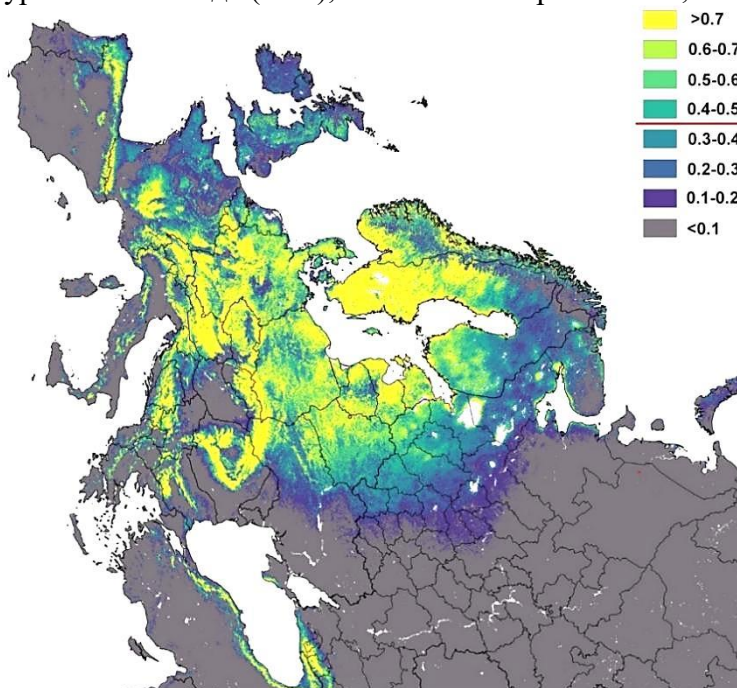


Рис. 4. Модель потенциального распространения *Luzula luzuloides* в Европе. Цветная шкала отражает расчетную пригодность местообитания вида от 0 до 1; красная линия обозначает границу «оптимальных» условий

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).

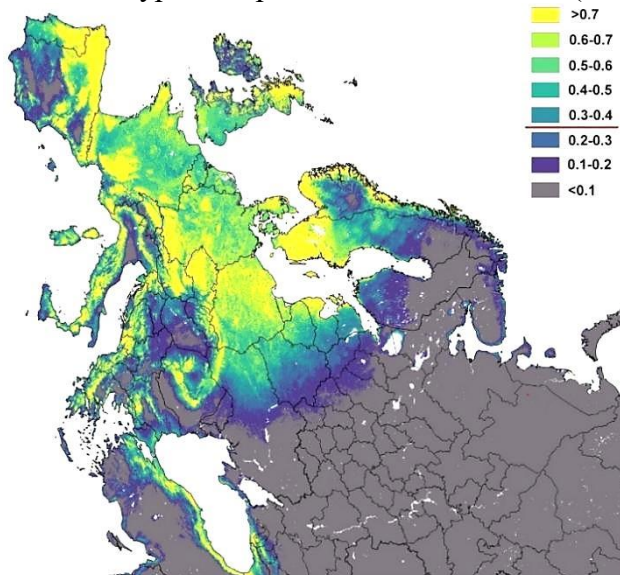


Рис. 5. Модель потенциального распространения *Luzula campestris* в Европе. Цветная шкала отражает расчетную пригодность местообитания вида от 0 до 1; красная линия обозначает границу «оптимальных» условий

Вид предлагается к включению в Красную книгу Псковской области как редкий, численность которого уменьшается в связи с зарастанием лугов (Г.Ю. Конечная, 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.

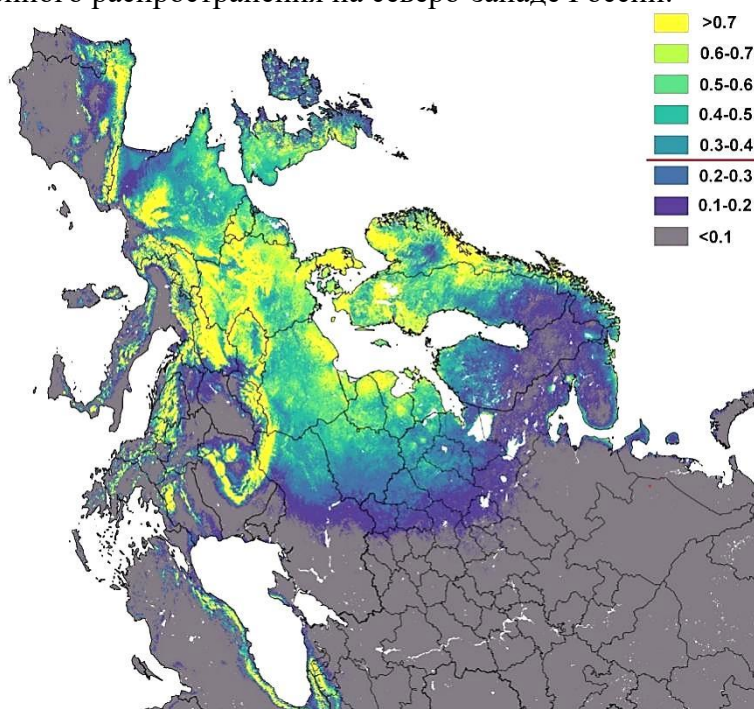


Рис. 6. Модель потенциального распространения *Primula elatior* в Европе. Цветная шкала отражает расчетную пригодность местообитания вида от 0 до 1; красная линия обозначает границу «оптимальных» условий

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, табл. 1) при большом количестве осадков в летние месяцы (bio18), а так же высокое участие хвойных пород деревьев в растительном покрове (c11) и повышенная кислотность почв.

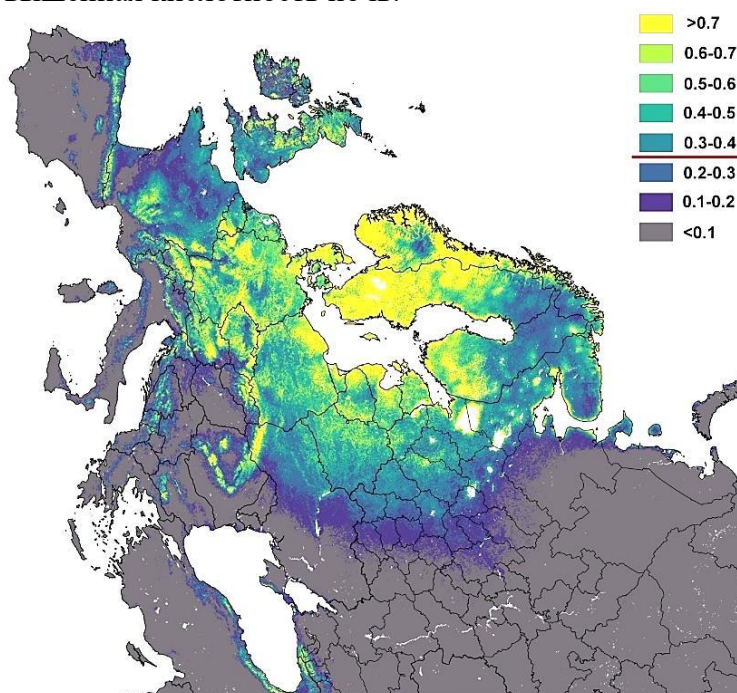


Рис. 7. Модель потенциального распространения *Achillea ptarmica* в Европе. Цветная шкала отражает расчетную пригодность местообитания вида от 0 до 1; красная линия обозначает границу «оптимальных» условий

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.

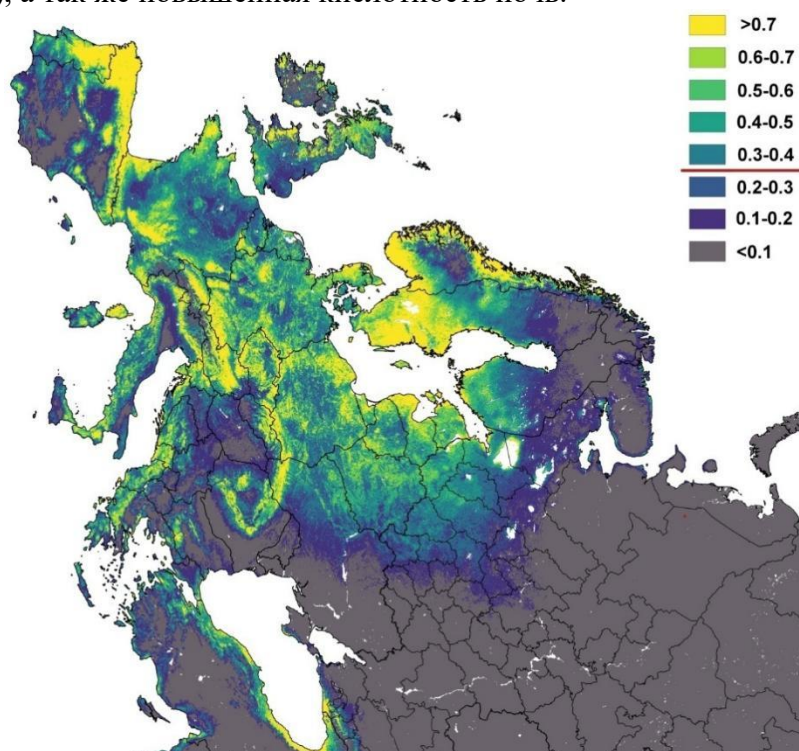


Рис. 8. Модель потенциального распространения *Sieglingia decumbens* в Европе. Цветная шкала отражает расчетную пригодность местообитания вида от 0 до 1; красная линия обозначает границу «оптимальных» условий

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 полемохорных 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 9 км<sup>2</sup>, 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 гипотезы 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., Мейсунова А.Ф., Иванова С.А., Нотов В.А.* 2024. Полемохоры как триггерный объект в науке и образовании // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4 (76). С. 130-144.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Андреева Е.А., Мидоренко Д.А.* 2019. О распространении некоторых растений-полемохоров в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3(55). С. 161-175.
- 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 Погорело-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 460 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*. V. 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*. V. 9. № 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* V. 7. P. 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<sup>1,2,3</sup>, A.V. Shkurko<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Moscow Pedagogical State University, Moscow

<sup>2</sup>Polistovsky National Nature Reserve, Bezhanitsy settlement, Pskov region

<sup>3</sup>Rdeisky National Nature Reserve, Holm, Novgorod region

<sup>4</sup>Tsitsin 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 area. 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

УДК 581.9: 581.574.4 + 929

DOI: 10.26456/vtbio434

## **РЕГИОНАЛЬНЫЙ БИОМ КАК ОПОРНАЯ ЕДИНИЦА ИЗУЧЕНИЯ ПОЛЕМОХОРНОГО КОМПОНЕНТА БИОТЫ**

**Г.Н. Огуреева**

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва

В биогеографии биомная концепция базируется на понимании биома как совокупности экосистем, биота которых адаптирована к условиям абиотической среды и изменяет ее в процессе жизнедеятельности организмов разных таксономических групп. В процессе становления и развития биомов сложились сбалансированные взаимоотношения биоты с биоклиматическими условиями и ландшафтной структурой территории. Региональный биом с его естественным составом биоты является своеобразной ареной для внедрения полемохорных видов, где происходит их взаимодействие с естественными видами, определяя их поведение, адаптацию и возможности натурализации. Экосистемное разнообразие биома определяет возможности дальнейшего распространения заносных видов. Предлагается принять региональный биом как опорную единицу изучения полемохории.

**Ключевые слова:** биом, экосистема, биоразнообразие, полемохоры, биологические инвазии, экология, биогеография.

**Введение.** Великая Отечественная война оставила глубокий след в жизни страны во всех ее проявлениях. Экологические последствия боевых действий на территории Центральной России проявляются до настоящего времени уже более 80 лет. Среди масштабного и многопланового воздействия войны на природные экосистемы относительно недавно, с начала XXI века, в поле зрения биологов и биогеографов попало новое мало изученное явление – полемохория. Оно связано с появлением и длительным сохранением в составе региональных флор новых адвентивных растений – полемохоров – заносных видов, оказавшихся за пределами естественного ареала в результате военных действий. В инвазивной биологии возникло направление, связанное с многосторонним изучением полемохоров. По мнению А.А. Нотова (Нотов А., Нотов В., 2019; Нотов А. и др., 2024), осмысление специфических проявлений полемохорных заносов имеет фундаментальное значение. Актуально также формирование адекватной понятийно-терминологической системы (Юрцев, Камелин, 1991) для анализа антропогенных флор в биогеографии, теоретической экологии, популяционной биологии и генетике, биоморфологии и фитоценологии,

охране биоты и рациональном природопользовании.

В биогеографии эколого-географический подход к решению задач, связанных с выявлением и познанием полемохоров, в сравнительно-географическом плане открывает возможности перехода к интегральному анализу биоразнообразия, географии и динамики экосистем, а также сопряженному изучению их биотических и абиотических компонентов в целях мониторинга состояния экологического потенциала регионов и сохранения географического пространства. В качестве базовой основы изучения полемохоров может быть принят биом с его естественным составом биоты как своеобразная арена для внедрения полемохорных видов, где происходит их взаимодействие с естественными видами, определяя их поведение, адаптацию и возможности натурализации. Экосистемное разнообразие биома определяет возможности дальнейшего распространения заносных видов, при этом сами экосистемы разного статуса испытывают их влияние в процессе сукцессионной динамики (Нотов А. и др. 2022а, б).

**Методология.** Биомная концепция базируется на понимании биома как совокупности экосистем, биота которых адаптирована к условиям абиотической среды и преобразует ее в процессе жизнедеятельности организмов разных таксономических групп. В процессе становления и развития биомов сложились сбалансированные взаимоотношения биоты с биоклиматическими условиями и ландшафтной структурой территории. В рамках биомного разнообразия предложена классификация наземных экосистем (Walter, Breckle, 1991), согласно которой разработана система региональных биомов для России, при этом биом рассматривается как опорная единица оценки биоразнообразия в широком его понимании (Огуреева и др., 2020).

Региональные особенности биома связаны, прежде всего, с историей развития его природных комплексов, современными орографическими и климатическими условиями, антропогенным воздействием, особенно в беллигеративных ландшафтах, которые отражаются в разнообразии и структуре растительного покрова. Фитоценотическое разнообразие биомов зависит, прежде всего, от таких климатических показателей, как температура и количество осадков, которые определяют совокупность экосистем биома и его вариантов. Для характеристики биоклиматических условий выбраны показатели тепло- (средняя многолетняя годовая температура, сумма активных температур выше 10 °С) и влагообеспеченности (средние годовые суммы осадков и режим их выпадения). Схемы гидротермических ареалов основных формаций биома положены в основу определения зональных типов растительности (климатипов) и представляющих их формаций. Тесная эколого-географическая связь климатических

параметров с распределением биоты и растительных сообществ / животного населения в биоме дает основание для выявления его экосистемной организации. Биоклиматические условия во многом контролируют состав биоты, при этом экосистемное разнообразие связано с ландшафтным разнообразием территории, история развития которой во многом определила современные флоро/фауно-ценотические комплексы биома. Сравнительно-географический анализ растительного покрова биомов с факторами их формирования дает возможность проследить закономерности географии ботанического разнообразия страны на единой научно-методологической основе. На карте «Биомы России» (2018) показаны зообиомы, в составе которых выделено 35 равнинных и 31 горный региональных биомов.

Ботанический компонент (флора и сообщества) биома во многом определяет и его экосистемное разнообразие, которое носит интегральный характер. Региональный биом состоит из большого числа разных по размеру экосистем, в составе которых принимают участие разные флористические комплексы видов и сообществ. Экосистемы в составе биома имеют различный статус и выполняют разные экологические функции в зависимости от занимаемого ими положения. **Зональные типы экосистем (климатипы)**, как климаксные сообщества преобладающих формаций, состоят в равновесии с окружающей средой в условиях поступающего тепла и режима увлажнения. Формационный состав включает также **сопутствующие** климаксные сообщества, которые занимают близкие к первым положения, но отличаются по экологии местообитаний. Зональные и сопутствующие им экосистемы составляют основу ценотического спектра биома. При этом необходимо также учитывать сукцессионный статус естественных и производных сообществ, степень их преобразования под влиянием природных и антропогенных воздействий. **Эдафические варианты экосистем** занимают специфические по характеру местообитания и развиваются, например, на выходах известняков, вулканических породах, на песчаных отложениях и т.п. С развитием денудационно-эрозионных, мерзлотных процессов связано формирование сложных динамических экосистем, как, например, комбинации петрофитных серийных рядов.

На территории, занимаемой биомом, существуют депрессии различного происхождения, в которых формируются **гидроморфные экосистемы**, например, экосистемы болотных массивов, марей в условиях многолетней мерзлоты, или галофитных комплексов. Близко к ним примыкают **долинные комплексы** экосистем, связанные в своем развитии с режимом рек, где формируются серийные пойменные ряды сообществ. Для понимания специфики биома и его индивидуальности

важны **редкие и уникальные экосистемы**, связанные с историей развития растительного покрова и природными особенностями территории.

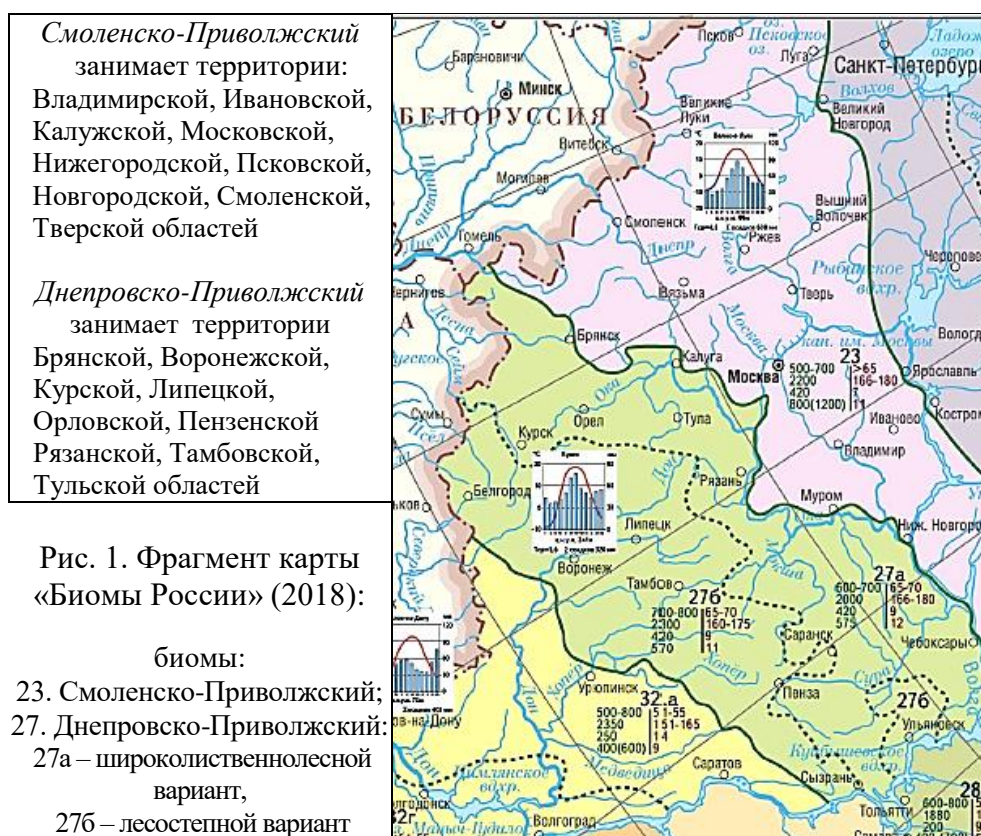
Таким образом, пространственная организация регионального биома определяется закономерным распределением зональных климатипов и сопутствующих им экосистем, эдафических и гидроморфных экосистем, из которых формируется определенный набор сообществ с их биотическим составом – своеобразный **ценофонд биома** (Тишков, 1992). При этом для каждой экосистемы характерен свой набор видов, совокупность которых выявляет сложившуюся и устойчивую генеральную совокупность – **пул видов биома**, составляющих его флористическое богатство. В характеристике биомов отражается экологическая структура биотического покрова с количественной оценкой разнообразия по основным группам организмов.

**Результаты и обсуждение.** Флористическое разнообразие регионального биома определяется по общему богатству его аборигенной флоры, соотношению основных ее элементов, выявляются специфические элементы флоры, к которым, несомненно, принадлежат полеохорные виды. Важны сведения об их видовом разнообразии и спектре жизненных форм, времени заноса, ценотических позициях и динамике популяций. В плане развития инвазионной биологии открываются перспективы более глубокого понимания позиций инвазивных видов в биомах, их географии, путей расселения и натурализации в ценотическом разнообразии биома, возможности освоения различных по статусу экосистем.

Согласно литературным источникам в настоящее время еще относительно немного известно об этой специфической группе чужеродных видов (Нотов А. и др., 2018, 2024). В результате поисковых работ многих ботаников за последние годы список потенциальных полеохоров включает 45 европейских видов, которые сохранились на территории Тверской, Смоленской, Брянской, Калужской и Орловской областей в местах расположения немецких войск (Решетникова и др., 2021; Нотов А. и др., 2024; Майоров, 2025). Дальнейшая судьба этих видов в местной флоре различна. Одни виды имеют высокую активность и успешны в последующем расселении диаспор из первичных заносных популяций, оставляя заметный след во флоре биома (Решетникова и др., 2021; Нотов А. и др., 2022а, 2024). Например, примула высокая (*Primula elatior* (L.) Hill.) быстро внедряется в луговые и лесные сообщества, парки, выдерживая конкуренцию со многими видами природной флоры (Нотов А. и др., 2022а). Некоторые виды натурализовались не только в местах заноса, но и расселяются на

прилегающие территории, образуя устойчивые фитоценозы, сходные со среднеевропейскими сообществами (Нотов А. и др., 2024; Жукова, Нотов А., 2025). Для других видов известны лишь единичные находки.

Основные пункты выявленных полемохорных заносов находятся в пределах границ Смоленско-Приволжского биома гемибореальных широколиственно-хвойных лесов и Днепровско-Приволжского биома широколиственных лесов и лесостепи (рис. 1). Появление и долгое нахождение европейских видов в составе этих биомов не случайно, потому как соответствует условиям их природного ареала.



Оба восточноевропейских биома развиваются в относительно близких условиях положительных среднегодовых температур. При этом общая теплообеспеченность выше в южном биоме, региональные различия касаются их влагообеспеченности.

Смоленско-Приволжский биом представляет западную европейскую часть зонобиома гемибореальных широколиственно-хвойных лесов, Днепровско-Приволжский – восточноевропейские широколиственные леса и лесостепи (табл. 1).

Таблица 1

## Основные показатели ботанического разнообразия биомов

Биомы	Смоленско-Приволжский	Днепровско-Приволжский
<b>Восточно-Европейская равнина</b>		
Положение биомов	Преобладают низменные моренные и водноледниковые равнины с высотами порядка 150–200 м; Валдайская и Смоленско-Московская возвышенности до 220 м	Эрозионно-денудационные возвышенности: Среднерусская (270 м.), Приволжская (353 м) и аккумулятивная Окско-Донская низменность (200 м)
<b>Умеренно-континентальный климат</b>		
Средняя годовая температура возд.	3–4 °С	3,0 до 6,7 °С
Сумма активных температур $\geq 10^{\circ}\text{C}$	1750–2200	2100–2500
Среднее годовое количество осадков	от 700 мм / год в западной части биома до 550 мм / год на юго-востоке	увлажнение недостаточное, большая влагообеспеченность возвышенностей (500–560 мм/год) по сравнению с равниной (400–500 мм)
<b>Флористическое богатство</b>		
Общее количество видов сосудистых растений	2200 видов	до 2300 видов широколиственная часть – около 2000 видов лесостепи-1900–1100 видов
Уровень богатства –конкретных флор-локальных флор	700 видов / 100 км <sup>2</sup> , варьирует от 505 до 882 видов варьирует от 388 до 810 видов	700–800 видов/ 100 км <sup>2</sup> 600–700 видов / 400 км <sup>2</sup>
<b>Зональные типы экосистем</b>	гемибореальные широколиственно-еловые ( <i>Quercus robur</i> , <i>Tilia cordata</i> ,) - еловые ( <i>Picea abies</i> ) неморально-травяные, хвойные и широколиственные леса; производные мелколиственные березовые, осиновые, сероольховые леса	дубово-липовые леса, часто с участием ясеня и клена ( <i>Quercus robur</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Acer platanoides</i> ) и их производные сообщества; липово-дубовая лесостепь с луговыми степями и остепненными лугами ( <i>Stipa pennata</i> , <i>S. pulcherrima</i> , <i>Phleum phleoides</i> , <i>Bromopsis riparia</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Poa angustifolia</i> , <i>Phlomis tuberosa</i> , <i>Galium verum</i> , <i>Filipendula vulgaris</i> , <i>Salvia pratensis</i> , <i>Galium verum</i> , <i>Trifolium montanum</i> )

Ботаническое разнообразие Смоленско-Приволжского и Днепровско-Приволжского региональных биомов самое высокое среди равнинных биомов России. Видовое богатство сосудистых растений этих биомов соответствует уровню 2000 видов и выше (табл. 1).

Во флоре Смоленско-Приволжского биома преобладают виды европейско-арктобореального элемента с широким распространением представителей неморального, бореального и неморально-бореального комплексов. В географическом отношении наиболее характерны виды с евроазиатским и европейским типами ареалов.

Во флоре Днепровско-Приволжского биома преобладают в его широколиственнолесной части европейско-неморальные виды при участии бореальных, а в лесостепной полосе биома доминируют, прежде всего, степные виды при возрастающей роли представителей средиземноморского комплекса.

Среди эдафических вариантов широколиственнолесного биома выделяются экосистемы сосновых боров брусничной и лишайниковой групп на зандровых и аллювиально-зандровых равнинах Мещерской низменности, где высока их доля в общем ценоотическом разнообразии. Специфику биома составляют реликтовые сложные сосновые леса с дубом, липой и остепненные сосновые боры с фрагментами луговых степей, приуроченные к дюнам в притеррасной части долины Оки. Редкими компонентами являются кленовые, ясеновые леса и фрагменты старовозрастных дубрав. Характерны пойменные дубравы.

В Днепровско-Приволжском биогеоценозе широколиственных лесов выделяются редкие экосистемы нагорных дубрав и сохранившиеся участки восточноевропейских целинных ковыльно-разнотравных луговых степей. Особую ценность представляют реликтовые сообщества на выходах меловых пород с участием комплекса эндемичных видов меловой флоры.

Флористический состав биома, разнообразие растительных формаций с учетом связей между компонентами биоты и факторами внешней среды определяют организацию регионального биома как сложного биотического единства взаимосвязанных экосистем, обеспечивающего сохранность экологического потенциала региона. Внедрение чужеродных видов в состав естественной биоты биома не однозначно по своему воздействию на природные экосистемы и диктует необходимость мониторинга состояния их популяций, чтобы понимать и следить за их поведением и распространением, натурализацией в экосистемах разного статуса и значимости (зональных, эдафических, экологических вариантах экосистем или в редких и уникальных сообществах).

**Заключение.** Биомы являются ценными объектами для изучения взаимодействия человека и природы. Полемохория пока не получила достаточно глубокого осознания в научном плане и не изучена в должной мере на региональном уровне. Это направление инвазионной биологии и биогеографии находится только в начале пути по изучению географических закономерностей явления полемохории.

Вероятность заносов полемохоров и в другие биомы страны, на территории которых проходили военные действия, очень высока. Это касается Северо-Запада России, где известны заносы чужеродных видов во время войны с Финляндией, южных районов – Ростовской и других областей страны (Нотов А. и др. 2024). Возможно расширение территориального охвата и проведение исследований этого явления в биомах Дальнего Востока, других регионов, испытавших воздействие военных действий, в которых могли появиться полемохорно занесенные виды.

Многоплановые исследования на относительно широком географическом пространстве важны для более глубокого понимания разных аспектов явления полемохории. Проведение их на биомной основе поможет углубить наши представления и получить ответы на многие поставленные уже вопросы.

Наряду с инвентаризацией видового состава полемохорных видов актуальным является изучение их инвазионного потенциала в пределах определенных экосистем биома, выяснение способов их дальнейшего распространения. Особый интерес представляет анализ их возможной натурализации в новых для них биотических комплексах экосистем. Обобщение результатов этих исследований в сравнительно-географическом плане открывает новые возможности для перехода к интегральному анализу разнообразия, географии и динамики экосистем, а также сопряженному изучению их биотических и абиотических компонентов. Это особенно важно для выявления тенденций флороценогенетических процессов, происходящих в естественных и производных экосистемах, оценки степени преобразования экосистем под влиянием природных и антропогенных воздействий.

### **Список литературы**

*Биомы России* 2018: [Карта] / отв. ред *Огуреева Г.Н.*; Огуреева Г.Н., Леонова Н.Б., Булдакова Е.В., Кадетов Н.Г., Архипова М.В., Микляева И.М., Бочарников М.В., Дудов С.В., Игнатова Е.А., Игнатов М.С., Мучник Е.Э., Урбанавичюс Г.П., Даниленко А.К., Румянцев В.Ю., Емельянова Л.Г., Леонтьева О.А., Романов А.А., Константинов П.А. Масштаб 1:7 500 000. Изд. 2-е, перераб. и доп. М.: Всемирный фонд дикой природы (WWF). 1 л. (Сер.: Для высших учебных заведений).

- Жукова Л.А., Нотов А.А.* 2025. Полемохория и проблемы популяционной биологии // Экологические последствия войны: полемохоры в ландшафтах Восточной Европы: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 30-33.
- Майоров С.Р.* 2025. Растения-полемохоры в Центральной России: история, изученность и перспективы исследований // Экологические последствия войны: полемохоры в ландшафтах Восточной Европы: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 43-46.
- Огуреева Г.Н., Леонова Н.Б., Микляева И.М., Бочарников М.В., Федосов В.Е., Мучник Е.Е., Урбанавичус Г.П., Емельянова Л.Г., Хляп Л.А., Румянцев В.Ю., Кузиков И.В., Липка О.Н., Архипова М.В., Булдакова Е.В., Кадетов Н.Г.* 2020. Биоразнообразие биомов России: равнинные биомы. М.: МГПУ. 623 с.
- Нотов А.А., Мейсурова А.Ф., Зуева Л.В., Андреева Е.А.* 2018. Среднеевропейские виды во флоре Тверского региона на рубеже XIX–XX веков // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2. С. 204-215.
- 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 пос. Мончалово (Тверская обл.) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(68). С. 100-119.
- Нотов А.А., Мейсурова А.Ф., Иванова С.А., Нотов В.А.* 2024. Полемохоры как триггерный объект в науке и образовании // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4 (76). С. 130-144.
- Нотов А.А., Нотов В.А.* 2019. О полемохорных и аборигенных популяциях некоторых видов флоры Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(56). С. 84-102.
- 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.
- 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.
- Тишков А.А.* 1992. Ценофонд: пути формирования и роль сукцессий // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб. Наука. С. 21-34.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В.* 1991. Основные понятия и термины флористики. Учеб. пособ. по спецкурсу. Пермский ун-т: Пермь. 80 с., .
- Walter H., Breckle S.-W.* 1991. *Okologische Grundlagen in global sicht.* Stuttgart: G. Fischer. 586 p.

## **THE REGIONAL BIOME AS A REFERENCE UNIT FOR STUDYING THE POLEMOCHORIC COMPONENT OF BIOTA**

**G.N. Ogureeva**

Lomonosov Moscow State University, Moscow

In biogeography, the biome concept is based on the understanding of the biome as a set of ecosystems, the biota of which is adapted to the conditions of the abiotic environment and changes it during the vital activity of organisms of different taxonomic groups. In the process of formation and development of biomes, a balanced relationship between biota and bioclimatic conditions and the landscape structure of the territory has developed. The regional biome with its natural composition of biota is a kind of arena for the introduction of polemochores species, where their interaction with natural species occurs, determining their behavior, adaptation and naturalization possibilities. The ecosystem diversity of the biome determines the possibilities for the further spread of introduced species. It is proposed to adopt the regional biome as a reference unit for studying polemochores.

**Keywords:** *biome, ecosystem, biodiversity, polemochores, biological invasions, ecology, biogeography.*

### *Об авторе*

ОГУРЕЕВА Галина Николаевна – доктор географических наук, профессор кафедры биogeографии, ФГБУ «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова», 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1; e-mail: ogur02@yandex.ru.

Огуреева Г.Н. Региональный биом как опорная единица изучения полемохорного компонента биоты / Г.Н. Огуреева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 4(80). С. 121–130.

Дата поступления рукописи в редакцию: 09.06.25

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25

УДК 581.527.7(470.22)  
DOI: 10.26456/vtbio435

## **НЕКОТОРЫЕ СВЕДЕНИЕ О ПОЛЕМОХОРАХ, ВЫЯВЛЕННЫХ В РЕСПУБЛИКЕ КАРЕЛИЯ\***

**А.В. Кравченко**

Институт леса КарНЦ РАН, Петрозаводск

Дана краткая информация об истории изучения и особенностях состава полемохоров в Карелии. Показаны основные отличия республики от других оккупированных регионов нашей страны: регистрация полемохоров в Карелии происходила в том числе непосредственно в период ведения боевых действий (1941–1944 гг.); среди полемохоров абсолютно преобладают виды, занесенные из других регионов СССР («советские»), а не из Центральной Европы («немецкие»).

*Ключевые слова:* полемохоры, Республика Карелия, Великая Отечественная война, Советско-финская война, сталинские репрессии.

**Введение.** О заносе/расселении растений во время войн известно давно. Но термин «полемохоры», обозначающий эту особую группу растений-антропохоров, появился сравнительно недавно, в годы Второй мировой войны (Mannerkorpi, 1944), во время проведения ботанических исследований на оккупированной финскими войсками территории Карелии. В послевоенные годы полемохорам уделялось много внимания в странах Северной Европы (Сенников, 2012). В нашей стране на проблему выявления полемохоров, именно после публикации А.Н. Сенникова, только через 65–70 лет после окончания войны, обратили внимание также ботаники из тех регионов средней полосы европейской части, которые стали ареной масштабных боевых действий. В течение последнего десятилетия проведены интенсивные работы по выявлению вероятных полемохоров, по оценке их значения в формировании растительных сообществ, предложены критерии выделения полемохоров из прочих антропохоров и т.п. (Щербаков и др., 2013; Решетникова и др., 2021; Нотов и др., 2024 и ссылки в этих работах). Возникла также необходимость пересмотра флорогенетического статуса некоторых видов в региональных флорах и исключения из списков нуждающихся в охране тех видов, которые оказались заносными

---

\* Работа выполнялась в рамках государственного задания Института леса КарНЦ РАН № FMEN-2021-0016

полемохорами, а не реликтами в составе аборигенной фракции, как считалось ранее (Сенников, 2012; Решетникова и др., 2021 и др.).

**Методика.** Был проведен анализ литературных источников, посвященных ботаническим исследованиям в Карелии в годы Великой Отечественной войны (ВОВ) и опубликованных в финской периодике; полный список публикаций приведен ранее (Кравченко, 2007). В годы перестройки появилась возможность ознакомиться с гербарными коллекциями Финляндии (H, частично также TUR), в которых хранятся сборы, сделанные в Карелии в 1941–1944 гг., что позволило выявить некоторые занесенные в эти годы виды (Кравченко, Утила, 1995), не указывавшиеся для республики ранее. На протяжении нескольких десятилетий при проведении плановых флористических исследований (которыми была охвачена почти вся территория Карелии) особое внимание уделялось заносным видам и видам трансформированных местообитаний. Обследовались в том числе, и некоторые пункты, перспективные с точки зрения обнаружения полемохоров, в частности, ближайшие рубежи обороны г. Петрозаводска в 1941 г., укрепрайоны, районы ведения боевых действий, места вероятного размещения или передвижения частей Советской армии в тылу. Специально в 2003 г. был обследован Историко-мемориальный комплекс «Колласъярви», на территории которого трижды – в период Советско-финской (Зимней) войны 1939–1940 гг., в 1941 г. и в 1944 г. – велись ожесточенные бои между советскими и финскими войсками.

**Результаты и обсуждение.** В результате анализа литературных источников, работы с гербарными коллекциями был составлен список заносных видов (свыше 300), зафиксированных в Карелии в годы ВОВ, включая вероятные полемохоры. Это стало возможным на основании богатого фактологического материала, полученное здесь в период деятельности Государственного научного комитета по изучению Восточной Карелии, как части будущей Великой Финляндии, учрежденного в сентябре 1941 г. Министерством образования Финляндии (Laine, 1993). На оккупированной территории были запланированы, профинансированы и проведены, в том числе интенсивные ботанические исследования. Исследователи были привлечены либо только для проведения научной работы, либо находились в составе действующих частей финской армии, и наблюдения проводили попутно. Был собран обширный гербарный материал, по грубой оценке, порядка 5 тыс. образцов, сборы растений делали не менее 34 человек, что сопоставимо с суммарным количеством отечественных коллекторов за все годы изучения флоры Карелии, без учета, конечно, студентов и школьников, проходивших учебную практику. Занос чужеродных видов регистрировался не только

флористами, но также болотоведами, лесоведами, зоологами, фитогеографами и даже археологом и геологом. Среди исследователей были такие крупные финские ботаники, как L. Fagerström, J. Jalas, M. Kotilainen, H. Luther, N. Söyrinki (Кравченко, Утила, 1995). Многие результаты наблюдений оперативно обрабатывались и поступали в печать – в 1941–1945 гг. опубликовано 26 работ, от небольших одностраничных заметок о наиболее важных флористических находках (например, Kalliola, Soveri, 1942) до объемных материалов монографического плана (Kotilainen, 1944). Несколько обобщающих публикаций появилось в послевоенное время (Кравченко, 2007). Всего опубликовано более 40 работ финских авторов (и одного шведского наемника), содержащие флористические данные. Большинство этих публикаций не попало в поле зрения отечественных ботаников, в частности, М.Л. Раменской, составившей первую сводку о флоре Карелии (Раменская, 1983), которая не потеряла актуальность и в настоящее время. В этой монографии М.Л. Раменская ссылается только на 5 работ, относящихся к этому периоду, и многие виды, приводившиеся для Карелии, в эту сводку не попали.

С учетом изложенного выше, в контексте выявления в Карелии полемохоров, работы финских исследователей военного времени имеют основополагающее значение. Несомненно, ими были также учтены и виды, занесенные на территорию республики раньше, особенно в последнее предвоенное десятилетие – в годы сталинских репрессий и Советско-финской войны 1939–1940 гг. Эти события сопровождались перемещением огромного количества людей и грузов. Флористические наблюдения этого периода в Карелии весьма ограничены, так как после интенсивных работ в 1920-е гг. различных советских ведомств по колонизации края (сборы составляют основу карельского гербария в LE), работы были фактически свернуты. Об интенсивности заноса растений в этот период можно судить только косвенно. Так, при строительстве Беломорско-Балтийского канала здесь одновременно только заключенных работало до 120 тыс. человек, что составляло около четверти всех жителей Карелии. Более точные данные приводятся для 1938 г.: в 139 лагерных пунктах и отдельных трудовых колоннах Беломорско-Балтийского комбината насчитывалось 83810 заключенных и 3737 вольнонаемных (Килин, 1999). Осуществлялось массовое перемещение по железной дороге заключенных, доставляемых в пересыльные лагеря на побережье Белого моря (г. Кемь и окрестности) с последующей отправкой на Соловки в СЛОН; в города Беломорск и Медвежьегорск – на строительство Беломорско-Балтийского канала. Еще более масштабные перемещения происходили в период Советско-

финской войны 1939–1940 гг., когда в Карелию для ведения боевых действий было переброшено свыше 200 тыс. советских войск.

Занос диаспор чужеродных видов в этот период был неизбежен, в том числе, по той причине, что в теплушках при транспортировке и заключенных, и воинских подразделений в военные годы, использовалось, иногда как единственное удобство, сено и солома, так же как и при подобных перевозках в годы Первой мировой и Гражданской войн и революции (Литвинов, 1926). Определить характер заноса (полемохорный или иной – неполемохорный) на территориях, которые в предвоенное десятилетие были затронуты перевозками обоих типов назначения, достаточно трудно. Аргументированное заключение о возможном заносе видов во время функционирования сталинских лагерей сделано уже давно (Нотов, Соколов, 1994), но развития это перспективное направление не получило.

Поэтому особую ценность представляют данные о видах, которые впервые были обнаружены в Карелии в 1941–1944 гг., и именно это обстоятельство приходится считать наиболее веским основанием для отнесения таких видов к вероятным полемохам. Всего в этот период зафиксированы 115 видов растений (табл. ). Необходимо учитывать, что обработка коллекций, собранных в военные годы, продолжалась в Финляндии и в конце XX в., как и обработка и инсерация сборов в LE, собранных на территории Карелии между революцией и ВОВ, так что с появлением новых данных число впервые выявленных в военные годы видов периодически корректируется.

Таблица

Вероятные полемохоры, впервые отмеченные  
в Республике Карелия в 1941–1944 гг.

	Число	%
Всего видов	115	100
в т.ч. эфемерофиты	95	83
Отмечаются регулярно после 1945 г.	26	23
Немногочисленные находки после 1945 г.	36	31
Повторных находок нет	53	46

Важное значение при отнесении тех или иных видов к полемохам имеет выяснение возможного направления заноса и региона-донора. Финскими авторами с самого начала подобных исследований среди полемохоров были выделены «советские» (чаще фигурирует «русские»), занесенные из различных регионов СССР, «немецкие», занесенные из различных регионов Центральной Европы, а

также «финские» (Ahti, Hämet-Ahti, 1971), занесенные из других частей Финляндии, которые можно назвать «внутрирегиональными» (что в определенной степени соответствует понятию «апофиты»).

По распределению полемохоров по регионам-донорам, Карелия и другие регионы России имеют кардинальные отличия. Территория Карелии была оккупирована преимущественно финскими войсками, тогда как немецкие участвовали в боевых действиях только на самом севере республики на Кестеньгском направлении в составе финской войсковой группы «Йот» (Карельский фронт..., 1984). Но западное направление заноса, с финскими или немецкими войсками, представляется крайне незначительным. Одним из возможных «немецких» полемохоров является *Holcus lanatus* L. Однако, этот вид мог быть занесен из двух регионов-доноров – из Центральной Европы как «немецкий» полемохор, и как «финский» полемохор из Финляндии, на юге которой он нередок и считается аборигенным, тем более что в Карелии найден также в тех пунктах, в которых немецких войск не было. Возможности заноса из Финляндии чужеродных для Карелии видов в принципе весьма ограничены, так как Финляндия и Карелия имеют очень схожую флору (Раменская, 1983). К наиболее вероятным «финским» полемохам можно отнести считающийся эндемиком Финляндии и Швеции *Arabidopsis suecica* (Fr.) Norrl., который в годы войны был зафиксирован в нескольких пунктах Карелии в пределах оккупированной территории (Mannerkorpi, 1944 и др.). Учитывая то, что вид нередко встречается на юго-западе Карелии – в северном Приладожье, откуда известен давно, полемохорный способ заноса в пункты обнаружения во время войны не обязательно должен быть единственным.

Большинство вероятных полемохоров, отмеченных в 1941–1944 гг., в послевоенные годы повторно не фиксировалось или известно по разовым или редким нерегулярным находкам. Среди них многие относятся к изобилующим термофильными видами таксонам *Amaranthaceae/Chenopodiaceae*, *Brassicaceae*, *Artemisia*, то есть можно предположить преобладание южного пути заноса.

Из натурализовавшихся видом единственным повсеместно распространенным и массовым стал *Erigeron canadensis* L., причем, чаще всего финские авторы указывали, что в том или ином пункте отмечено одно или немногие растения, иногда только вегетирующие. Довольно широко расселились также *Androsace filiformis* Retz., *Geranium sibiricum* L., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. Но только *A. filiformis*, встречающийся в Карелии почти исключительно по колеям грунтовых дорог, скорее всего, является «настоящим» полемохором. Сейчас вид обычен к востоку от Онежского озера – территории, которая

не была оккупирована, однако, через нее из Архангельской обл. шло пополнение армии новыми подразделениями и, при участии тыловых частей и местного населения, обеспечение фронта. Также здесь базировалась и постоянно меняла дислокацию 1-я партизанская бригада Карельского фронта численностью до 1,2 тыс. человек, в хоззвезде которой было 80 лошадей, по 2 лошади было также в каждом отряде (Чумаков, Ремизов, 2007).

Некоторые виды, занесенные в Карелию, вероятно, в военное время, были выявлены уже после войны. Таких видов сравнительно немного. Например, в производном березняке на окопах ВОВ в одном из двух известных в Карелии пунктов произрастания был обнаружен *Selinum carvifolia* (L.) L.; второй известный пункт (окрестности д. Киндасово) также связан с ВОВ, так как располагается на линии первого рубежа обороны г. Петрозаводска, ставшего ареной ожесточенных боев в сентябре 1941 г. Такой более распространенный в настоящее время вид, как *Stellaria hebecalyx* Fenzl, обнаруживается преимущественно вблизи окопов (Кравченко, 2007). Вероятными полемохорами являются собранные к востоку от Онежского озера *Anthoxanthum glabrum* subsp. *sibiricum* (Tzvelev) Röser & Tkach (*Hierochloë sibirica* (Tzvelev) Czerep.; образцы определены Н.Н. Цвелевым) и *Elymus dahuricus* Turzsc. ex Griseb., обнаруженный в удаленном на 50 км к востоку от линии фронта с. Петровский Ям, в которой располагался крупный тыловой госпиталь, пациенты и персонал которого были вырезаны в 1942 г. финскими диверсантами. У обоих видов ареал простирается к востоку от Уральских гор. К вероятным «советским» полемохорам можно отнести также *Carex vulpina* L., *Kadenia dubia* (Schkuhr) Lavrova & V. N. Tikhom., *Galium physocarpum* Ledeb., *Pedicularis uralensis* Vved., *Silene repens* Patr. и некоторые другие.

Для выявления «советских» полемохоров весьма информативным оказалось сравнение флоры территории, изученной в разные временные срезы. Одной из таких модельных территорий стала восточная часть национального парка «Паанаярви» на крайнем северо-западе Карелии (локальная флора «Оланга»). Были проанализированы данные о флоре, полученные в годы ВОВ (Söytinki, 1956) и в 1980–1990-е гг. при проведении работ в связи с планами учреждения национального парка «Паанаярви». Между этими периодами антропогенное воздействие на территорию было ничтожным. Всего было выявлено 127 заносных видов, в том числе по состоянию на 1944 г. – 100, при повторном обследовании – 72. Если проанализировать списки исчезнувших и появившихся видов, то выявляются четкие отличия в преобладания групп видов по степени натурализации. Среди 56 повторно не

зафиксированных видов преобладают эфемерофиты, преимущественно сегетальные и сегетально-рудеральные виды, которые исчезли после войны с проведением политики ликвидации в погранзоне поселений и прекращения сельскохозяйственной деятельности. Появление 27 адвентивных видов (21% от суммарного количества, зафиксированного за весь период наблюдений) связано, вероятно, исключительно с заносом во время освободительной операции в 1944 г., все они отнесены к полемохам (Кравченко, Кузнецов, 2010). Среди вновь выявленных видов – только луговые травянистые многолетники, в том числе довольно обычные на большей части территории Карелии (*Centaurea jacea* L., *C. scabiosa* L., *Hypericum maculatum* Crantz, *Polemonium caeruleum* L. и т.п.). С учетом наблюдений в других пунктах Карелии, так или иначе затронутых активностью в военные годы, два вида – *Carex praecox* Schreb. и *Rumex confertus* Willd., как и все 11 представителей рода *Alchemilla*, можно считать «настоящими» полемохами, остальные – скорее региональными апофитами, сформировавшими полемохохорные популяции.

Еще менее специфична флора полемохохов Историко-мемориального комплекса «Колласъярви», обследованного в 2003 г. Это можно связать, отчасти, с тем, что на этой территории преобладают довольно бедные лишайниковые, брусничные и черничные сосновые леса на песчаной морене и омбротрофные болота, малопригодные для закрепления луговых мезофитов. К полемохам, которые удерживаются до сих пор в составе малочисленных популяций, можно отнести десятка два-три вида, в том числе *Anthoxanthum odoratum* L., *Carex leporina* L., *Centaurea phrygia*, *Hypericum maculatum*, *Juncus effusus* L., *Knautia arvensis* (L.) Coult. *Leontodon hispidus* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Trifolium medium* L., *T. pratense* L., *Veronica chamaedrys* L., *Vicia sepium* L. и т.п. Все они обычны в южной половине Карелии, относятся к аборигенной фракции флоры, или, по крайней мере, к археофитам (Раменская, 1983; Кравченко, 2007). Расселение их в регионе, как апофитов, можно связать с другими видами человеческой деятельности, в том числе с широко практиковавшейся на протяжении веков (и сохранявшейся даже в первой трети XX в.) подсечно-огневой системой земледелия.

Таким образом, занос полемохохов в Карелию (без учета внутрирегионального полемохохорного расселения местных видов) происходил почти исключительно из южных и восточных регионов нашей страны с советскими войсками, а не из Центральной Европы с немецкими войсками, как в средней полосе России. И если занос видов с запада в среднюю полосу происходил из регионов с более-менее сходными («умеренными») природно-климатическими условиями, что

должно было облегчить натурализацию видов, то в Карелии ситуация более сложная. Некоторые дивизии Советской армии, участвовавшие в боевых действиях, были сформированы на Украине, значительная часть которой расположена в умеренно жаркой засушливой климатической зоне; большинству, если не всем, заносившимся отсюда термофильным видам закрепиться в Карелии не удалось. Некоторые дивизии формировались в Сибири в регионах с континентальным и резко-континентальным климатом, в случае заноса в Карелию, характеризующуюся более мягким переходным от морского к континентальному климатом, вероятность выживания видов этого пути заноса достаточно высока. Часть вероятных полемохоров, выявленных в Карелии уже после ВОВ и упомянутых выше, имеют очевидный восточный путь заноса.

Полемохорный характер заноса в Карелию большого количества видов, которые могут считаться полемохорами, не является единственно возможным. Так как основным источником поступления диаспор полемохоров в Среднюю Россию и в страны Северной Европы являлось сено, завозимое немецкой армией из Центральной Европы (Ahti, Hämet-Ahti, 1971; Alm et al., 2009 и др.), на территории Карелии подобные поставки, скорее всего, не были необходимы. Около 80% населения республики в первые месяцы войны было эвакуировано (По обе стороны..., 1995), образовался избыток сенокосных угодий. Учрежденное финнами Военное управление Восточной Карелии (ВУВК), которое на оккупированной территории фактически исполняло функции правительства, поставило задачу не допустить снижения сельскохозяйственного производства (Веригин, 2015). Для оставшегося населения была введена обязательная трудовая повинность с предписанием: «...население обязано добросовестно заботиться об обработке полей и об уходе за своим скотом», «...обязаны выполнять сельскохозяйственные и полевые работы, данные им задания выполнять усердно и добросовестно» (По обе стороны..., 1995: 76). Одним из средств для принуждения работать были побои (Елошин, 2023). О достаточной обеспеченности финской армии сеном может свидетельствовать тот факт, что только в мае 1942 г. ВУВК заработало на торговле сеном 75949 финских марок; для сравнения – продажа молока, лука и рыбы принесла 1542 марки (Елошин, 2023). Не удалось выяснить, откуда сено поступило, кому было сбыто. Высказано предположение, что сено принадлежало ликвидированным и разграбленным финнами колхозам (Д.А. Елошин, устное сообщ.). Скорее всего, заготавливаемого на оккупированной территории Карелии сена хватало для нужд и финской армии, и немецко-финской группировки на северо-западе Карелии, тем более что линия фронта

после установления в 1941 г. оставалась стабильной вплоть до начала освободительной операции Советской армии в 1944 г., что наверняка облегчало логистику поставок на оккупированной территории. Снабжение сеном нашей армии осуществлялось из развитой в сельскохозяйственном отношении территории к востоку от Онежского озера, причем для проведения полевых работ привлекалось в летние месяцы необходимое количество партизан (Чумаков, Ремизов, 2007). При нехватке сена оно могло поставляться простейшим путем – из смежных регионов (Архангельской и Вологодской обл.).

По изложенным выше причинам списки явных или вероятных полемохов, выявленных в Карелии и в средней полосе России, практически не имеют совпадений. Единственным «общим» видом, который отнесен в средней полосе к явным «немецким» полемохам (Решетникова и др., 2021), является *Holcus lanatus*. Впрочем, крайний северо-запад Карелии – место действия немецких войск, – в наименьшей степени был охвачен флористическими исследованиями, так что находки в будущем «немецких» полемохов на этой территории не исключены.

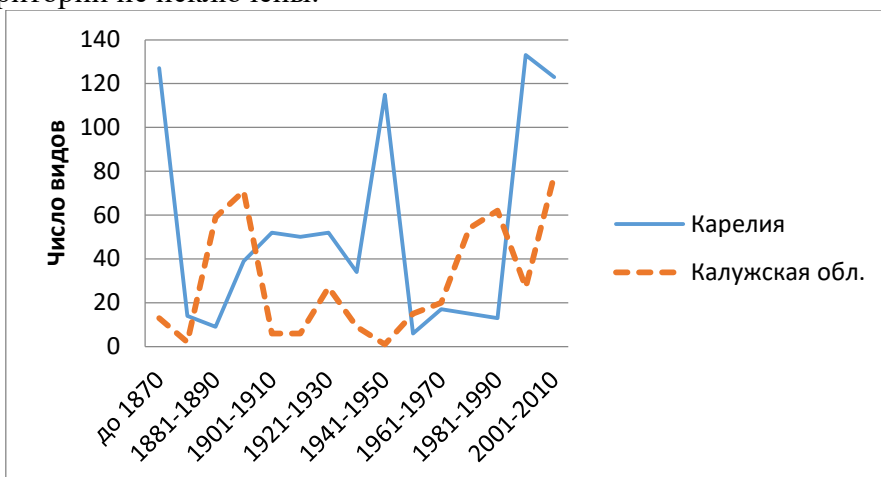


Рис. 1. Число впервые зафиксированных заносных видов по десятилетиям в Республике Карелия (в сумме – 799) и в Калужской обл. (в сумме – 450, по: Крылов, Решетникова, 2010)

Следует также отметить, что в регионах Средней России за десятилетие 1941–1950 гг. зафиксированы в лучшем случае единичные находки вероятных полемохов (Щербаков, 2013; Решетникова, 2021 и ссылки в этих работах). Это нагляднее всего видно при сравнении динамики выявления адвентивной фракции флоры в Карелии и в Калужской обл. – одного из наиболее хорошо флористически изученных регионов Средней России (рис. 1). В десятилетие,

вместившее события военного времени, пик выявления новых видов в Карелии совпадает с провалом в Калужской обл.

**Заключение.** Республика Карелия является уникальной территорией с точки зрения состава вероятных полемохоров по нескольким обстоятельствам. Самое главное – занос видов фиксировался непосредственно в период проведения боевых действий, в 1941–1944 гг., причем силами большого количества ботаников высокой квалификации. Основным направлением заноса полемохоров было не западное, из различных регионов Центральной Европы, а южное и восточное, из различных регионов СССР. В связи с этим преобладают «советские» полемохоры, причем, среди фиксировавшихся в военные годы много «инорайонных», не способных к натурализации, среди обнаруженных в послевоенные годы – «региональных», представителей местной флоры. Также среди полемохоров много видов, для которых полемохория не является единственным, и даже не основным, способом заноса. Многие виды, зафиксированные в регионе впервые во время Великой Отечественной войны и по формальным признакам могущие считаться полемохорами, на самом деле могли быть занесены раньше, в последнее предвоенное десятилетие в период сталинских репрессий, когда перемещалось огромное количества людей и грузов. Также подготовка настоящих материалов показала, что осталось много вопросов относительно полемохоров в Карелии, на которые еще только предстоит найти ответы.

### **Список литературы**

- Веригин С.Г.* 2015. Карелия в годы Второй мировой войны: политические и социально-экономические процессы. Ч. III. Оккупированные районы Карелии в 1941–1944 годах. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 126 с.
- Елошин Д.А.* 2023. Экономическая политика Финляндии на оккупированной территории Карелии (1941–1944 гг.) // StudArctic Forum. Т. 8. № 1. С. 3-8.
- Карельский фронт в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.: Военно-исторический очерк.* 1984. М.: Наука. 359 с.
- Килин Ю.М.* 1999. Карелия в политике Советского государства. 1920–1941. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 275 с.
- Кравченко А.В.* 1997. Дополнения к флоре Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 60 с.
- Кравченко А.В.* 2007. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 403 с.
- Кравченко А.В., Кузнецов О.Л.* 2010. Основные тенденции динамики флоры национального парка «Паанаярви» (Республика Карелия) // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Матер. III Всерос. науч.

- конф. с междунар. участием, Апатиты, 4–8 октября 2010 г. Ч. 1. Апатиты: КНЦ РАН. С. 105-109.
- Кравченко А.В., Уотила П.* 1995. Новые для Карелии виды сосудистых растений из коллекции Ботанического музея Хельсинкского университета (Финляндия) // Бот. журн. Т. 80. № 10. С. 91-94.
- Крылов А.В., Решетникова Н.М.* 2010. Адвентивный компонент флоры Калужской области: динамика распространения видов // Бот. журн. Т. 95. № 3. С. 350-367.
- Литвинов Д.И.* 1926. О южных заносных растениях на северных станциях Мурманской железной дороги // Изв. АН СССР. Сер. 6. Т. 20. № 1–2. С. 59-66.
- Назаров М.И.* 1927. Адвентивная флора средней и северной части РСФСР за время войны и революции // Изв. ГБС. Т. 26. Вып. 3. С. 223-233.
- Нотов А.А., Мейсунова А.Ф., Иванова С.А., Нотов В.А.* 2024. Полемохоры как триггерный объект в науке и образовании // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(76). С. 130-144.
- Нотов А.А., Соколов Д.Д.* 1994. Новые и редкие виды флоры Мурманской области и Карелии // Бот. журн. Т. 79. № 11. С. 92-95.
- По обе стороны Карельского фронта.* 1995. Петрозаводск: Карелия. 636 с.
- Раменская М.Л.* 1983. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука. 216 с.
- 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. биол. 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: Матер. IV Междунар. науч. конф. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований. С. 182-185.
- Чумаков Г.В., Ремизов А.Н.* 2007. Бригада: История 1-й партизанской бригады Карельского фронта. Петрозаводск: РИФ. 358 с.
- 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: Матер. науч. конф. (г. Курск, 6 апр. 2013 г.). Курск. С. 198-202.
- Ahti T., Hämet-Ahti L.* 1971. Hemerophilous flora of the Kuusamo district, northeast Finland, and the adjacent part of Karelia, and its origin // Ann. Bot. Fenn. V. 8. № 1. P. 1-91.
- Alm T., Piirainen M., Often A.* 2009. *Centaurea phrygia* subsp. *phrygia* as a German polemochore in Sør-Varanger, NE Norway, with notes on other taxa of similar origin // Bot. Jahrb. Syst. Pflanzenges. Pflanzengeogr. Bd. 127. Hf. 4. S. 417-432.
- Kalliola R., Soveri J.* 1942. Äänisen Karjalalle (ÄК) uusia kasvilajeja // Luonnon Ystävä. Т. 46. S. 182.

- Kotilainen M.J.* 1945. Über flora und Vegetation der basischen Felsen im östlichen Fennoskandien. Floristische, ökologische und soziologische Studie. I // *Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo*. T. 20. № 1. VIII + 199 s.
- Laine A.* 1993. Tiedemiesten Suur-Suomi – Itä-Karjalan tutkimus jatkosodan vuosina // *Historiallinen Arkisto*. T. 102. S. 91-202.
- Mannerkorpi P.* 1944. Uhtuan taistelurintamalla saapuneista tulokaskasveista // *Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo*. T. 20. Notulae bot. 15. 1944–1945. S. 39-51.
- Söyrinki N.* 1956. Kasvistosta Oulankajoen – Pääjärven alueella Kieretin Karjalassa // *Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo*. T. 27. № 2. 118 s.

## **SOME DATA ON POLEMOCHORES KNOWN FOR THE REPUBLIC OF KARELIA**

**A.V. Kravchenko**

Forest Research Institute KarRC RAS, Petrozavodsk

This paper provides a brief overview of the history of research and the distinctive composition of polemochoric species—those introduced through military activity—in the Republic of Karelia. The region exhibits notable differences from other formerly occupied territories of the USSR. Specifically, records of polemochoric species in Karelia include observations made directly during active hostilities (1941–1944). Furthermore, in contrast to other regions where Central European («German») species predominate among polemochores, the Karelian polemochoric flora is overwhelmingly composed of species introduced from other parts of the Soviet Union («Soviet» polemochores).

**Keywords:** *polemochores, Republic of Karelia, Great Patriotic War, Russo-Finnish War, Stalin's repressions.*

### *Об авторе*

КРАВЧЕНКО Алексей Васильевич – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Институт леса Карельского научного центра РАН, 185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11; e-mail: alex.kravchen@mail.ru.

Кравченко А.В. Некоторые сведения о полемохорах, выявленных в Республике Карелия / А.В. Кравченко // *Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология*. 2025. № 4(80). С. 131–142.

Дата поступления рукописи в редакцию: 09.06.25

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25

УДК 581.9:632.5  
DOI: 10.26456/vtbio436

## **ВЕКТОРЫ ИНВАЗИИ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ\***

**Ю.К. Виноградова**

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

В статье приводится определение понятия «вектор инвазии» и характеризуются механизмы попадания чужеродных видов в новые регионы произрастания. Разработана схема этапов интродукции чужеродных видов растений. Очень кратко излагаются результаты анализа векторов инвазии, проведенные в недавнем прошлом. Дано представление о современной Системе классификации векторов инвазии, предложенной Конвенцией о Биологическом разнообразии (КБР) в качестве глобального стандарта. Предлагается классификация векторов, переработанная с учетом инвазии только растительных организмов, в которой сохранены основные шесть категорий из рамочной программы КБР и 25 подкатегорий. Согласно классификации, сделан анализ векторов инвазии группы растений-полемохоров. В заключении излагаются дальнейшие задачи исследования векторов инвазии чужеродных видов.

**Ключевые слова:** чужеродный вид, инвазия, Россия, вектор инвазии, классификация, интродукция.

**Введение.** Вектором инвазии (pathway) называется способ/метод появления инициальной инвазионной популяции чужеродных видов в регионе вторичного ареала. Чужеродные виды могут быть занесены самыми разнообразными способами, и поскольку ресурсы, выделяемые на управление инвазиями, ограничены, необходимо определить наиболее важные векторы. Чужеродные виды проникают в новый регион тремя основными механизмами: 1) ввоз товара, 2) непреднамеренное прибытие транспортными путями, 3) естественное распространение из соседнего региона, где вид уже является чужеродным. Чужеродные растения могут интродуцироваться как преднамеренно, так и непреднамеренно (рис. 1). В научной литературе и базах данных имеется обширная информация о способах интродукции и инвазионном статусе этих видов (Phillips et al., 2010; Pyšek et al., 2011). Информация о векторе инвазии обеспечивает основу для разработки

---

\* Работа выполнена в рамках госзадания ГBS РАН «Инвазионные растения России: инвентаризация, биоморфологические особенности и эффективные методы контроля расселения» (№122042600141-3)

стратегий управления чужеродными видами, направленными на предотвращение расселения вредных организмов (Hulme et al., 2008). Исследования векторов инвазии рассматривается как мощный инструмент обеспечения биобезопасности, который дает возможность вести мониторинг путей распространения целевых вредных организмов (Půšek, Richardson, 2010).

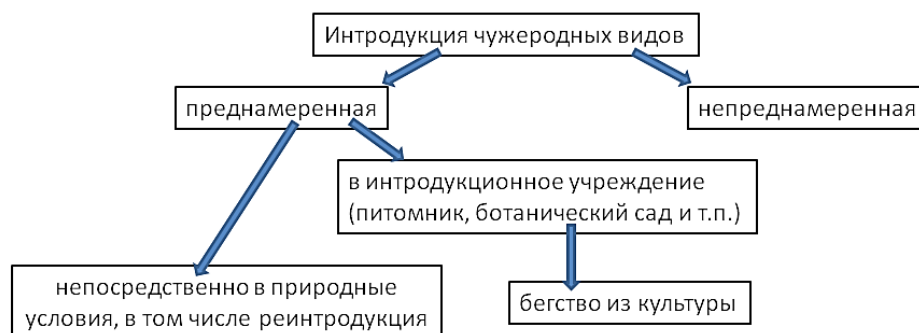


Рис. 1. Этапы интродукции чужеродных видов растений

Так, анализ инвазионного статуса и широты распространения чужеродных видов в Чехии показал (Půšek et al., 2011), что преднамеренно интродуцированные растения легче натурализуются и чаще становятся инвазионными видами, чем непреднамеренно занесенные. Среди 1007 неофитов 6,7% были преднамеренно высажены непосредственно в природу, 43,1% являются «беглецами» из культуры, 31,8% занесены непреднамеренно как загрязнители какой-либо продукции, а 18,4% прибыли с помощью транспорта. Доля натурализовавшихся и инвазионных видов уменьшается по мере снижения уровня прямого влияния со стороны человека. Однако те виды, которые появились непреднамеренно и стали инвазионными, распространены так же широко, как и преднамеренно интродуцированные виды. Таким образом, вектор интродукции влияет на инвазионный статус чужеродного вида, но не влияет на площадь его вторичного ареала. Продемонстрировано также, что непреднамеренно занесенные виды растений вторгаются в более широкий спектр полуестественных местообитаний и представляют собой угрозу для природных территорий (Půšek et al., 2011).

Проведенный нами анализ векторов инвазии чужеродных растений (620 видов), произрастающих на территории Московской железной дороги (~300 км), показал, что 57% видов являются результатом непреднамеренного заноса, тогда как 43% – «беглецы» из культуры (Vinogradova, 2017). Например, *Asclepias syriaca* более 35 лет

растет на участке железной дороги Курск-Москва, расположенном вблизи Института лекарственных растений. Устойчивую спонтанную популяцию площадью около 200 м<sup>2</sup> сформировала здесь и *Galega officinalis*. Из близрасположенных цветников вдоль железных дорог появились *Sedum hispanicum* и *S. album*. «Железнодорожные» чужеродные виды неоднородны по инвазионному статусу: доля эфемерофитов составляет 36%, преобладают виды 3 категории статуса (48%), отмечено 7% видов 2 категории статуса и 9% видов-трансформеров. Отмечена корреляция между жизненной формой растений и вектором инвазии. В группе древесных растений преобладают «беглецы» из культуры (в 10 раз больше видов, чем в группе непреднамеренно занесенных растений). В группе травянистых многолетников непреднамеренно занесенных растений в 2 раза больше, чем «беглецов» из культуры. В группе однолетников непреднамеренно занесенных растений в 3 раза больше, чем «беглецов» из культуры (Vinogradova, 2017).

Еще 20 лет назад основным вектором проникновения чужеродных видов на новые территории служили железные дороги (Игнатов и др., 1990). В связи с явными социально-экономическими преобразованиями последних десятилетий этот источник чужеродных видов уступил первенство иным векторам, и значительная часть инвазионных видов — «беглецы из культуры» (Майоров и др., 2012).

Для объединения огромного количества векторов инвазии в отдельные категории разработан ряд систем, которые используются в различных аспектах и отличаются друг от друга по способу разработки и по уровню детализации. В настоящее время используется более сложная классификация векторов инвазий, чем десятилетие назад. Система классификации векторов инвазии, предложенная Конвенцией о Биологическом разнообразии (КБР) в качестве глобального стандарта (CBD 2014), состоит из шести основных категорий и 44 подкатегорий. Основные категории выделены на основе трех общих атрибутов: степень вовлеченности человека, средства транспортировки и средства последующей инвазии (Hulme et al., 2008). В отличие от категорий, подкатегории были разработаны путем включения уже существующих классификаций [GISD, CABI, DAISIE]. Однако использование множества подкатегорий КБР вызывает некоторые проблемы (Saul et al., 2017; Tsiamis et al., 2017; Zenetos, 2017; van Wilgen, Wilson, 2018; Pergl et al., 2020). Одни подкатегории не могут вместить все данные, а другие, наоборот, перекрывают друг друга и не отличаются. Чтобы устранить некоторую путаницу и неопределенность после запуска программы КБР были подготовлены некоторые уточнения основных категорий и подкатегорий (Harrower et al., 2018), однако на сегодняшний день

предложенные изменения, похоже, не получили официального признания со стороны КБР.

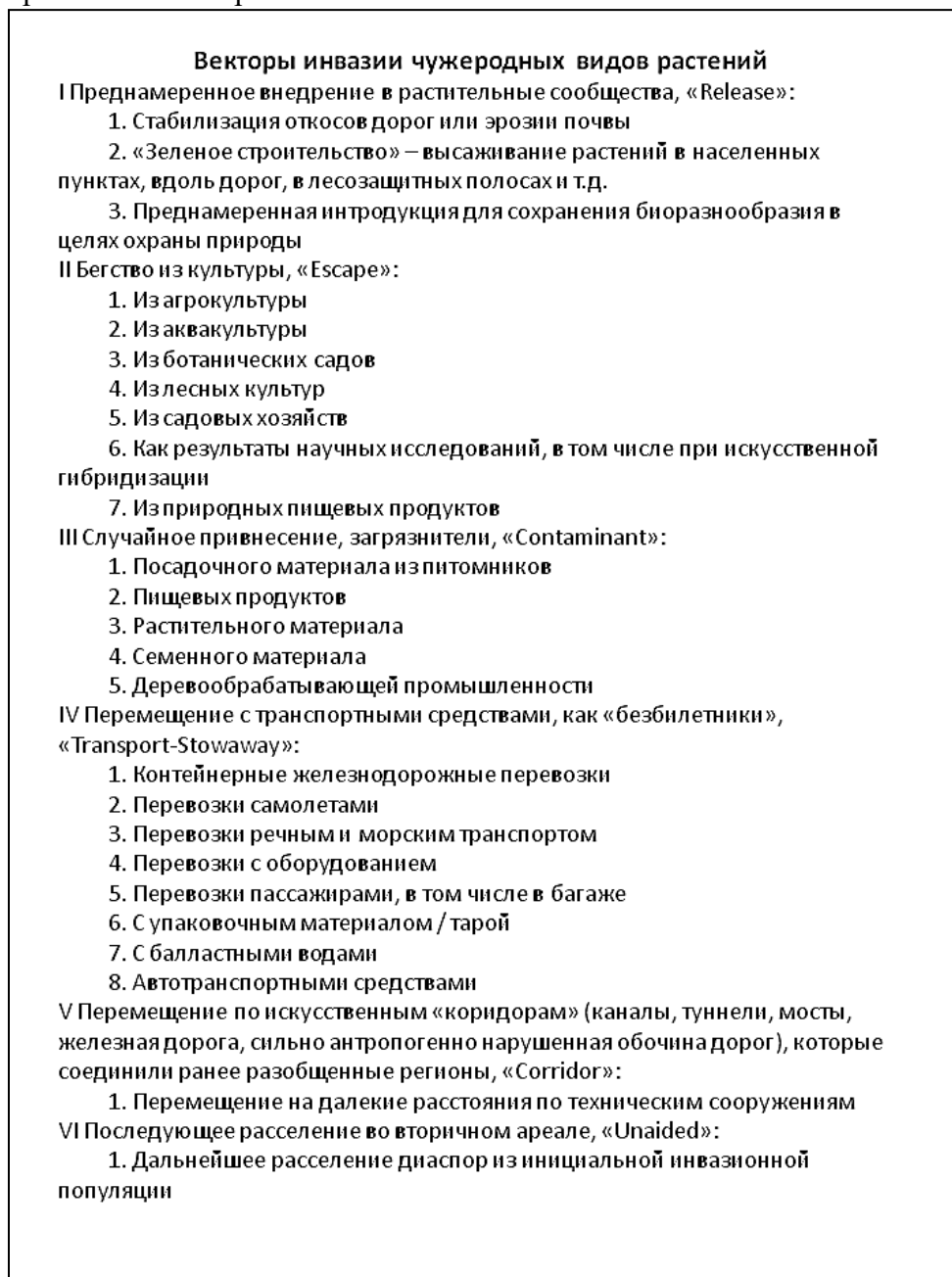


Рис. 2. Классификация векторов инвазии чужеродных видов растений

Несмотря на эти проблемы, разработка системы и ее признание КБР стала важным шагом на пути к глобальному внедрению общей

терминологии и классификации векторов инвазии (Rabitsch et al., 2016). Данные в уже существующих компьютерных базах они были переклассифицированы с использованием системы КБР (Saul et al., 2017; Tsiamis et al., 2017; van Wilgen, Wilson, 2018; Pergl et al., 2020), терминология была включена в словари глобальных стандартов данных (Groom et al., 2019), используется в национальных базах данных (Wilson et al., 2018), а также применяется в системе NOTSYS Евросоюза (<https://easin.jrc.ec.europa.eu/notsys>). Однако некоторые страны по-прежнему используют свои собственные системы.

В России современная классификация векторов инвазии пока широко не используется (Виноградова, 2025), поэтому в данной статье приведена классификация векторов инвазии, переработанная с учетом инвазии только растительных организмов. В предлагаемой классификации сохранены основные шесть категорий из рамочной программы КБР и 25 подкатегорий (рис. 2).

Ниже приводим классические примеры для характеристики некоторых из векторов инвазий.

I.1. Ввиду использования для стабилизации откосов дорог инвазионными видами стали североамериканская *Amorpha fruticosa* и юго-восточная *Rosa rugosa*.

I.2. Массовое использование североамериканских *Acer negundo* и *Robinia pseudoacacia* при создании лесозащитных полос в южных регионах нашей страны также привело к преобразованию этих чужеродных видов в инвазионные.

I.3. В целях сохранения популяции кабанов в Беловежской Пуще для пополнения их рациона преднамеренно был интродуцирован дуб красный *Quercus rubra*, который производит больше желудей, чем аборигенный *Q. robur*. В результате в настоящее время подрост в этом уникальном сообществе представлен по большей части именно североамериканским *Quercus rubra*.

II. Вектор «бегство» из культуры приобрел в последние годы решающее значение. Эта проблема впервые поставлена только в начале XXI века, когда было подсчитано, что в США большинство инвазионных видов (82% от 235 древесных растений) использовались ранее с целью ландшафтного озеленения (Reichard, White, 2001). Огромную роль играют в этом процессе также питомники, торгующие, в том числе, и потенциально инвазионными видами. Например, в Бельгии около 60 таксонов, включенных в «black-list», до сих пор числятся в прайс-листах декоративных растений (Halford et al., 2010). Чаще всего предлагают к продаже *Robinia pseudoacacia*, *Amelanchier lamarckii*, *Quercus rubra*, *Acer negundo* и т.д. А в 5 каталогах числился даже *Heracleum mantegazzianum*! Проведен анализ корреляции между

широтой продажи того или иного декоративного растения в магазинах и его способностью «сбегать» из культуры и внедряться в природные фитоценозы (Dehnen-Schmutz et al., 2007). Анализ выборки из 534 неаборигенных декоративных видов растений, продававшихся в Британии в XIX веке, показал, что 27% этих видов отмечены вне культуры, а треть из них – успешно натурализовались. Помимо питомников, интродукция новых чужеродных растений (а также новых генотипов) в широком масштабе ведется ботаническими садами и арборетумами, клубами любителей растений, аквариумистами, индустрией выращивания лекарственных растений и растений, применяемых при борьбе с эрозией почв и др. (Reichard, White, 2001).

На примере адвентивной флоры Тверской области установлено, что среди инвазионных видов преобладают растения-эргазиофитогиты (беженцы из культуры) (Виноградова и др., 2011). Особенно важно, что из культуры сбегают как раз наиболее агрессивные чужеродные виды. В Тверской области 5 из 6 видов первой категории статуса и более половины видов второй категории «сбежали» из культуры.

II.1. Из агрокультуры «сбежали» широко выращиваемые как кормовые культуры люпин *Lupinus polyphyllus* и козлятник *Galega orientalis*.

II.2. Хрестоматийным примером «побега» из аквакультуры является история появления в Европе *Elodea canadensis*. Сейчас в России этот вид стал менее агрессивным, однако появились другие инвазионные растения, «упущенные» аквариумистами, например, *Pistia stratiotes*.

II.3. Из ботанических садов, вопреки распространенному мнению, растения сбегают не часто. Из ГБС РАН, например, за 80 лет интродукции «сбежал» только один вид – дальневосточный *Adenocaulon adhaerescens*.

II.4. В учебных пособиях по созданию лесных культур (Редько и др., 1999) мы находим сведения об агротехнических приемах массового культивирования «белой акации» *Robinia pseudoacacia*, «желтой акации» *Caragana arborescens*, ореха маньчжурского *Juglans mandshurica* и др. Все эти виды являются инвазионными.

II.5. Из садовых хозяйств «сбежали» всем известные «черноплодная рябина» *Aronia mitschurinii* и облепиха *Hippophae rhamnoides*.

II.6. В начале XX в. австрийский ученый Khek искусственно переопылил североамериканскую *Solidago canadensis* и аборигенную *S. virgaurea*, в результате чего возник культивированный гибрид *S. × niederedery*. Десять лет назад его спонтанные инвазионные популяции были отмечены в Австрии, в Великобритании, Литве, и Польше (Pagitz, 2016), а за последние десятилетия гибрид значительно расширил свой ареал и зарегистрирован в Италии, Франции, Германии, Швеции,

Норвегии, Финляндии, Чехии, Венгрии, Словакии, Латвии и в европейской части России.

II.7. В качестве природных пищевых продуктов следует рассматривать плоды и ягоды растений, которые расселяются с помощью зоохории или антропохории – черешня, ирга, смородина золотистая и т.п.

III.3. При закладке плантаций американской клюквы *Oxycoccus macrocarpos* в Беларусь вместе с саженцами проникли 23 новых для флоры страны видов. После методичной работы по их уничтожению 3 вида сократили свои популяции, 7 – сохраняют стабильно низкую численность, 10 – сохраняют стабильно высокую численность, а 3 вида увеличили численность и перешли в естественные растительные сообщества. *Persicaria sagittata* и *Lycopus uniflorus* продемонстрировали устойчивость к мерам борьбы: их проективное покрытие на плантациях и в сообществах влажных торфяных лесов достигает иногда 40% (Дубовик и др., 2017).

**Материалы и методы.** Данная классификация была использована при характеристике растений-полемохоров, существенным признаком которых можно считать занос из других регионов во время военных действий; полемохоры часто встречаются вблизи станций перевалки грузов с железных дорог на шоссейные и грунтовые, а также участков в местах расположения немецких складов. Анализировали научную литературу, в которой упоминается вектор инвазии видов.

**Результаты.** Согласно литературным источникам (Нотов А., Нотов В., 2019; Решетникова и др., 2021; Нотов и др., 2023, 2024):

✓ основным источником заноса семян полемохоров был фураж (овес и сено) для лошадей, который во время Великой Отечественной войны привозился в огромном количестве. Согласно классификации, это вектор инвазии III.3.

✓ на некоторых участках специально высевали газонные травосмеси как для маскировки позиций, так и при подготовке полевых аэродромов. Согласно классификации, это вектор инвазии I.2.

✓ при перевозке по линии снабжения советских войск грузов и техники, полученных по ленд-лизу из Америки, в Тверскую область попала североамериканская осока *Carex projecta* Mack. Согласно классификации, это вектор инвазии IV.1.

✓ в настоящее время некоторые полемохоры (*Arrhenatherum elatius*, *Pimpinella major*, *Achillea ptarmica*) проявляют тенденцию к расселению, что особенно ярко выражено на территории Ржевско-Вяземского плацдарма. Данное явление можно рассматривать как вектор VI.

Таким образом, основной вектор инвазии полемохоров III.3 – случайное привнесение с растительным материалом. Дополнительный

вектор инвазии I.2 – преднамеренное высаживание/посев чужеродных растений. Единожды выявлен вектор IV.1 – железнодорожные перевозки. Для ряда полемохоров отмечен вектор VI – последующее расселение вида во вторичном ареале из инициальной инвазионной популяции.

Заключения к данной статье пока сделать нельзя. Наоборот, это исследование только начинается. Два года назад закончена инвентаризация инвазионных растений России, согласно которой в 65 субъектах РФ всех 8 Федеральных округов (81% территории страны) произрастает 584 вида, вторгающихся в естественные растительные сообщества (Сенатор, Виноградова, 2023). Теперь предстоит:

а) выявить, сколько инвазионных видов появилось в нашей стране различными векторами, и изменились ли эти закономерности со временем;

б) определить, различаются ли виды, появившиеся разными векторами, по склонности к инвазии, площади распространения или по спектру занимаемых ими местообитаний;

в) ответить на вопрос, может ли вектор инвазии быть связан с признаками видов? Например, предрасположены ли виды с определенными признаками к инвазии каким-либо вектором в большей степени, чем другими векторами.

Таким образом, соотнесение признаков интродуцированных видов с вероятностью их привнесения различными векторами открывает возможности для более точных прогнозов дальнейшего расширения вторичных ареалов и усиления инвазивности чужеродных видов, а также усовершенствования процедуры скрининга растений и мониторинга потенциально опасных видов, уже расселившихся в России.

### **Список литературы**

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А.* 2011. Черная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М.: КМК. 2011. 292 с.
- Дубовик Д.В., Скуратович А.Н., Миллер Д., Спиридович Е.В., Виноградова Ю.К.* 2017. Чужеродная фракция флоры на плантациях клюквы крупноплодной *Oxycoccus macrocarpus* (Ait.) Pursh в Беларуси // Весці Нац. акадэміі навук Беларусі. Сер. біял. навук. № 2. С. 66-77.
- Игнатов М.С., Макаров В.В., Чичев А.В.* 1990. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. С. 5-105.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В.* 2012. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Т-во науч. изд. КМК. 412 с.

- Нотов А.А., Мейсунова А.Ф., Иванова С.А., Нотов В.А.* 2024. Полемохоры как триггерный объект в науке и образовании // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(76). С. 130-144.
- Нотов А.А., Нотов В.А.* 2019. О полемохорных и аборигенных популяциях некоторых видов флоры Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4 (56). С. 84-102.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В., Андреева Е.А.* 2023. Полемохоры в экосистемах района боевых действий Погорело-Городищенской операции // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1(69). С. 250-275.
- Редько Г.И., Мерзленко М.Д., Бабич Н.А., Трещевский И.В.* 1999. Лесные культуры и защитное лесоразведение. Санкт-Петербург: Лесотехническая академия. 418 с.
- 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.
- Сенатор С.А., Виноградова Ю.К.* 2023. Инвазионные растения России: результаты инвентаризации, особенности распространения и вопросы управления // Успехи современной биологии. Т. 143. № 4. С. 1-10.
- Faulkner K.T., Hulme P.E., Pagad S., Wilson J.R.U., Robertson M.P.* 2020. Classifying the introduction pathways of alien species: are we moving in the right direction? // Wilson J.R., Bacher S., Daehler C.C., Groom Q.J., Kumschick S., Lockwood J.L., Robinson T.B., Zengeya T.A., Richardson D.M. (eds) Frameworks used in Invasion Science // *NeoBiota* V. 62. P. 143-159. <https://doi.org/10.3897/neobiota.62.53543>.
- Harrower C. A., Scalera R., Pagad S., Schonrogge K., Roy H.E.* 2018. Guidance for interpretation of CBD categories on introduction pathways. <https://nora.nerc.ac.ukid/eprint/519129/1/N519129CR.pdf>.
- Hulme P.E., Bacher S., Kenis M., Klotz S., Kühn I., Minchin D., Nentwig W., Olenin S., Panov V., Pergl J., Pyšek P., Roques A., Sol D., Solarz W., Vilà M.* 2008. Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy // *Journal of Applied Ecology*. V. 45. P. 403-414. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01442.x>.
- Pyšek P., Richardson D.M.* 2010. Invasive species, environmental change and management, and health // *Ann. Rev. Environ. Res.* V. 35. P. 25-55.
- Pyšek P., Jarošík V., Pergl J.* 2011. Alien plants introduced by different pathways differ in invasion success: unintentional introductions as a threat to natural areas // *PloS one*. V. 6. № 9. e24890.
- Phillips M.L., Murray B.R., Pyšek P., Pergl J., Jarošík V. et al.* 2010. Plants species of the Central European flora as aliens in Australia // *Preslia*. V. 82. P. 465-482.
- Vinogradova Yu.* 2017. Pathways for invasions of alien plant species // Чужеродные виды в Голарктике: Тезисы докладов V Международного симпозиума (Борок-5) / Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН; Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова; ред. Ю.Ю. Дгебуадзе [и др.]. Ярославль: Филигрань. С. 138

- Dehnen-Schmutz K., Touza Ju., Perrings Ch., Williamson M.* 2007. The horticultural trade and ornamental plant invasions in Britain // *Conserv. Biol.* V. 21. № 1. P. 224-231.
- Groom Q., Desmet P., Reyserhove L., Adriaens T., Oldoni D., Vanderhoeven S., Simpson A.* 2019. Improving Darwin Core for research and management of alien species // *Biodiversity Information Science and Standards.* V. 3. e38084. DOI: 10.3897/biss.3.38084.
- Halford M., Heemers L., Mathys C., Mahy G.* 2010. Preventing introductions of invasive alien plants in Belgium: a LIFE "Information et Communication" project dedicated to the ornamental sector // 6<sup>th</sup> NEOBIOTA Conference: Biological invasions in a changing world. From science to management. 14–17 September 2010. Copenhagen: Univ. of Copenhagen.
- Musiał K., Pagitz K., Gudžinskas Z., Łazarski G., Pliszko A.* 2020. Chromosome numbers in hybrids between invasive and native *Solidago* (Asteraceae) species in Europe // *Phytotaxa.* V. 471. № 3. P. 267-275.
- Pagitz K.* 2016. *Solidago* × *niederederi* (*S. canadensis* × *S. virgaurea* ssp. *virgaurea*) in the Eastern Alps // Abstracts of Conference "Neobiota 2016". Fond faune–flore, Vianden, Luxembourg. P. 194.
- Pergl J., Brundu G., Harrower C.A., Cardoso A.C., Genovesi P., Katsanevakis S. et al.* 2020. Applying the convention on biological diversity pathway classification to alien species in Europe // *NeoBiota.* V. 62. P. 333-363. DOI: 10.3897/neobiota.62.53796 <http://neobiota.pensoft.net>.
- Rabitsch W., Genovesi P., Scalera R., Biala K., Josefsson M., Essl F.* 2016. Developing and testing alien species indicators for Europe // *Journal for Nature Conservation.* V. 29. P. 89-96.
- Reichard S., White P.* 2001. Horticulture as a pathway of invasive plant introductions in the United States // *BioScience.* V. 51. № 2. P. 103-113.
- Saul W.C., Roy H.E., Booy O., Carnevali L., Chen H.J., Genovesi P., Jeschke J. M.* 2017. Assessing patterns in introduction pathways of alien species by linking major invasion data bases // *Journal of Applied Ecology.* V. 54. № 2. P. 657-669.
- Tsiamis K., Cardoso A.C., Gervasini E.* 2017. The European alien species information network on the convention on biological diversity pathways categorization // *NeoBiota.* V. 32. P. 21-29.
- van Wilgen B.W., Wilson J.R.* 2018. The status of biological invasions and their management in South Africa in 2017. South African National Biodiversity Institute, Kirstenbosch and DST-NRF Centre of Excellence for Invasion Biology, Stellenbosch. 398 p.
- Wilson J.R., Faulkner K.T., Rahlao S.J., Richardson D.M., Zengeya T.A., van Wilgen B.W.* 2018. Indicators for monitoring biological invasions at a national level // *Journal of Applied Ecology.* V. 55. № 6. P. 2612-2620.
- Zenetos A.* 2017. Progress in Mediterranean bioinvasions two years after the Suez Canal enlargement // *Acta Adriatica.* V. 58. № 2. P. 347-358.

## **INVASION PATHWAYS OF THE ALIEN PLANT SPECIES**

**Yu.K. Vinogradova**

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

The article defines the term «invasion pathways» and characterizes the mechanisms of alien species introduction into new regions. The scheme of stages of alien plant's introduction is developed. Analysis of invasion pathways carried out in the recent past are very briefly summarized. An introduction to the current «Classification of invasion pathways» proposed by the Convention on Biological Diversity (CBD) as a global standard is given. A classification of pathways of plant's invasions is proposed, redesigned to take into account invasions of plant organisms only, retaining the main six categories and 25 subcategories from the CBD framework. According to the classification, an analysis of pathways of the polemochores is made. The conclusion outlines further tasks of the study of alien species pathways.

**Keywords:** *alien species, invasion, Russia, pathway, classification, introduction.*

### *Об авторе*

ВИНОГРАДОВА Юлия Константиновна – доктор биологических наук, главный научный сотрудник ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, 127276, Москва, ул. Ботаническая д. 4; e-mail: gbsad@mail.ru.

Виноградова Ю.К. Векторы инвазии чужеродных видов растений / Ю.К. Виноградова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 4(80). С. 143–153.

Дата поступления рукописи в редакцию: 02.06.25

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25

УДК 581.9+581.527.7  
DOI: 10.26456/vtbio437

## **ОСНОВНЫЕ ПОДХОДЫ И ПЕРСПЕКТИВНЫЕ МЕТОДЫ ВЫЯВЛЕНИЯ ВИДОВ-ПОЛЕМОХОРОВ**

**В.К. Тохтарь, А.Ю. Курской, В.Н. Зеленкова**

Белгородский государственный национальный исследовательский  
университет, Белгород

В статье приведены данные об основных подходах и методах выявления видов-полемохоров в различных регионах Европейской части России и Республике Беларусь. Отмечено, что при поиске видов-полемохоров для достоверного их выявления основными и наиболее сложными вопросами, которые предстоит решить, являются вопросы «что...?» и «где искать?». Приведен анализ ряда характеристик видов-полемохоров и возможных мест их поиска для выявления этой группы растений. Обобщены основные способы выявления полемохоров, а также приведены перспективные, по мнению авторов, методы поиска и выявления растений, которые будет возможно применять в будущем.

**Ключевые слова:** *адвентивные растения, виды-полемохоры, биологические инвазии.*

**Введение.** К растениям-полемохорам относятся заносные виды, оказавшиеся за пределами своего естественного ареала в результате военных действий. Впервые этот термин был использован финскими ботаниками при описании чужеродных растений, появившихся в местной флоре различных регионов в период Великой Отечественной войны. Впоследствии термин «полемохоры» стал общепринятым в отношении подобных флористических находок (Сенников, 2012). Многие виды растений этой группы были занесены в региональные «Красные книги», и только недавно стало понятно, что их происхождение, возможно, полемохорное (Щербаков и др., 2018).

Характер и векторы распространения видов в новые регионы во многом определялись необходимостью частого использования гужевого транспорта как основного способа доставки грузов в прифронтовую полосу. Сохранилось его значение и в годы Великой Отечественной войны, поскольку для обеспечения нужд военных формирований требовался постоянный завоз большого количества продовольствия и фуража. Вместе с этими грузами заносились диаспоры чужеродных растений. Некоторые из них смогли внедриться в местные сообщества и закрепляться на длительный период времени (Щербаков и др., 2018).

В настоящее время исследования полемохоров в Центральной России активно развиваются (Решетникова и др., 2021; Панасенко, 2021; Tokhtar et al., 2021; Vinogradova et al., 2021; Нотов и др., 2022б, в, 2024). Их результаты помогли прояснить некоторые особенности формирования

региональных флор и их чужеродного компонента.

Целью исследования был анализ и систематизация основных подходов и способов выявления видов растений-полемохоров, которые использовались различными авторами.

**Методика.** Для систематизации данных по изучению растений-полемохоров был проведен анализ литературных данных, полученных авторами на различных территориях Северо-Запада России, Центральной России и в Республике Беларусь. Были изучены ранее опубликованные сведения по видам-полемохорам в Республике Карелия (Кравченко, 2025), на Северо-Западе России (Сенников, 2009; Щербаков и др., 2013) в Центральном Черноземье (Щербаков, 2024), Центральной России (Майоров, 2025) и в Республике Беларусь (Дубовик, Савчук, 2024, 2025). Подобные исследования проводились в Брянской, Калужской, Орловской, Смоленской, Ярославской областях, (Щербаков и др., 2013; Решетникова, 2016; Щербаков и др., 2017; Панасенко, Решетникова, 2021; Решетникова и др., 2021; Миронова, Чистякова, 2025; Панасенко, 2025). Значительный по объему качественный материал был собран в Тверской области (Нотов и др., 2018, 2019а, б, 2020, 2021; 2022а, б, 2023; Нотов А., Нотов В., 2019; Решетникова и др., 2021).

**Результаты и обсуждение.** Основными и наиболее сложными вопросами в выявлении и поиске видов-полемохоров следует считать вопросы «что...?» и «где искать?» растения, принадлежащие к этой группе.

К ряду характеристик самих растений-полемохоров для сужения зоны их поиска в ответе на вопрос «что искать?» стоит отнести: принадлежность вида к чужеродной фракции флоры, географическое происхождение и ареал вида, его вегетативную подвижность, сроки первого появления растений во флоре, ограниченный характер их распространения, степень встречаемости вида и приуроченность к различным типам местообитаний. Отмечается (Щербаков и др., 2018), что для успеха распространения эти виды должны быть или вегетативно подвижными, способными завоевывать территорию в местах заноса, либо способными сохранять в почве банки всхожих семян. Именно такие растения составляют большинство полемохоров Северо-Запада России из списка А.Н. Сенникова (2012). В нем автором было указано восемь видов, отнесенных к этой группе. В статье А.В. Щербакова упомянуто уже полтора десятка потенциально полемохорных видов европейской полосы России (Щербаков и др., 2013).

Ответ на вопрос «где искать?» требует серьезной исторической проработки характера боевых действий в различных регионах. Для понимания ситуации с зоной поиска предполагаемых видов-полемохоров требуется, в первую очередь, проведение детального анализа путей миграции и масштабов движения войсковых

формирований, а также определение мест отдельных стоянок гужевого транспорта. Известно также, что в течение всей Великой Отечественной войны войска Германии и ее союзников ощущали нехватку жидкого топлива. В связи с этим эти ресурсы доставлялись как можно ближе к линии фронта, используя железнодорожный транспорт. Поэтому анализ карт боевых действий и линии фронта может помочь ограничить места поиска чужеродных видов в различных регионах. Успешность сохранения вида во флоре зависит как от степени нарушенности территорий на момент их заноса, так и от характера взаимодействия чужеродных видов с местными сообществами, которые способны препятствовать дальнейшему внедрению и сохранению заносных видов в них.

Д.В. Дубовик и С.С. Савчук (2025) отмечают, что некоторые виды-полемохоры неоднократно включались во все 4 издания «Красных книг Беларуси» (1981–2015 гг.). Этот факт свидетельствует о редкости этих видов во флоре региона, а также о необходимости более пристального внимания к малораспространенным видам для проведения детального анализа их принадлежности к различным элементам флоры. Среди таких видов можно отметить: *Primula elatior* (L.) Hill, *Astrantia major* L. (часть местонахождений), *Valeriana dioica* L. (часть местонахождений), *Gentiana verna* L., *Phyteuma nigrum* F.W. Schmidt, *Tephrosieris crispa* (Jacq.) Reichenb. [= *Senecio rivularis* (Waldst. et Kit.) DC.], *Carex davalliana* Smith. (часть местонахождений), *C. supina* Wahlenb., *C. flacca* Schreb. (часть местонахождений), *Noccaea caerulescens* (J. Presl et C. Presl) F.K. Mey. [= *Thlaspi alpestre* (L.) L., nom. illeg.], *Geranium phaeum* L., *Pimpinella major* (L.) Huds. (часть местонахождений), *Colchicum autumnale* L., *Heracleum sphondylium* L. (Дубовик, Савчук, 2025).

Наибольшее количество известных флорокомплексов с растениями-полемохорами в Беларуси сосредоточено чаще в регионах севернее широты г. Минска, но особенно часто они встречаются в Витебской области: по железнодорожным веткам Полоцк-Витебск, Полоцк-Молодечно, Орша-Горки и в ряде других мест. Чаще всего в состав этих флорокомплексов входят степные виды: *Thymus* × *loevyanus* Opiz, *T. marschallianus* Willd., *Pedicularis kaufmannii* Pinzg., *Festuca valesiaca* Schleicher ex Gaud., *Salvia nemorosa* L. s.l., *Galium rubioides* L., *Carex supina*, *Potentilla thuringiaca* Bernh., *Filipendula vulgaris* Moench. и др. (Дубовик, Савчук, 2025). Часть растений-полемохоров попала в Беларусь из стран Центральной Европы (преимущественно монтанные виды), но некоторые виды заносились также из более южных районов Восточной Европы при наступлении и обороне Красной армии (вероятно, в период I-й Мировой войны). Интересным является предположение В.Ю. Нешатаева (2025) о том, что *Geranium sibiricum* L., основной ареал которого приурочен к Восточной Европе, был занесен в

Западную Европу русскими войсками в ходе военного похода под командованием А.В. Суворова (Нешатаев, 2025).

В отношении экотопов, к которым чаще всего приурочены растения-полемохоры, необходимо отметить, что чаще всего они регистрируются вдоль железнодорожных путей в восточной и северной частях Беларуси, куда осуществлялась переброска кавалерии и подвоз фуражного сена из более южных регионов России (Дубовик, Савчук, 2024). Более ограниченно эти растения отмечены вдоль старых окопов и линии обороны I-й Мировой войны, которая длительный период проходила приблизительно по рубежу Пинск-Барановичи-Мядель. Здесь в разные годы были выявлены – *Carex supina*, *Festuca nigrescens* Lam., *Cruciata laevipes* Opiz, *Veronica incana* L., *V. prostrata* L.

Примечательно, что некоторые виды могут иметь в Беларуси двойственный статус в разных частях страны в зависимости от характера местообитаний и границ их ареалов. В частности, *Carex hartmaniorum* A. Cajand., *C. buxbaumii* Wahlenb., *C. flacca*, *Orchis mascula* (L.) L., *O. militaris* L., *O. morio* L. могут быть отнесены как к аборигенным видам, которые приурочены к естественным местообитаниям, так и к индикаторным, сопутствующим растениями-полемохорам видам, занесенным по железным дорогам. Растения попали сюда, вероятно, во время военных действий с завозимым фуражным сеном. Это предположение подтверждается тем, что они встречаются на довольно ограниченных площадях и во флорокомплексах вместе с другими, явно занесенными растениями: *Colchicum autumnale*, *Ranunculus montanus* Willd., *Cruciata laevipes*, *Sesleria caerulea* (L.) Ard., *Trisetum flavescens* (L.) P. Beauv., *Chaerophyllum hirsutum* L., *Phyteuma orbiculare* L. К числу растений полемохоров в Беларуси по некоторым данным следует отнести, вероятно, и *Carex ornithopoda* Willd., *C. capillaris* L. Их местонахождения в Беларуси отдалены от основного горного ареала (например, в Польше) на 600–700 км. Растения встречаются чаще по мореным холмам (на господствующих высотах), часто в комплексе с *Orchis mascula*, *O. morio*, *C. flacca*, *Carex hartmaniorum*, *C. capillaris*. Почти все известные местонахождения *C. capillaris* приурочены к луговинам вблизи железных дорог (причем в комплексе с другими полемохорами) (Дубовик, Савчук, 2025).

В последние годы, благодаря углубленному изучению некоторых сложных в систематическом отношении групп растений, список растений полемохоров пополнился такими таксонами, как *Ranunculus wraberi* Pignatti, *R. laestadii* Ericsson., *Alchemilla glabra* Neygenf. (Дубовик, Савчук, 2025).

При изучении видов-полемохоров в Карелии, отмечается, что одним из таких видов является считающийся эндемиком Финляндии и Швеции *Arabidopsis suecica* (Fr.) Norrl. (Кравченко, 2025). Всего для

Карелии опубликованы сведения о приблизительно 250 антропохорах, зафиксированных в 1941–1944 гг. Особый интерес представляют виды, которые обнаружены в эти годы в регионе впервые, что является веским основанием для их отнесения к полемохорам. Таких видов насчитывается 115 (Кравченко, 2025).

Указанные выше особенности растений-полемохоров и характер их заноса и распространения позволяет с высокой долей вероятности выявить их в различных регионах. Так, для Северо-Запада России А.Н. Сенников (2009) приводит 6 видов: *Holcus mollis* L., *Carex brizoides* L., *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilmott, *Heracleum spondylium* L., *Primula elatior* (L.) Hill, *Phyteuma spicatum* L. (Щербаков и др., 2013). В 4-х областях Центральной России А.В. Щербаков с соавторами выделил 6 видов: *Carex brizoides* L. (Смоленская обл.), *Chaerophyllum hirsutum* L. (Смоленская обл.), *Geranium phaeum* L. (Смоленская обл.), *Pimpinella major* (L.) Huds. (Брянская обл., Калужская обл., Орловская обл.), *Phyteuma nigrum* F.W. Schmidt (Брянская обл., Смоленская обл.), *Primula elatior* (L.) Hill (Орловская обл., Смоленская обл.) (Щербаков и др., 2013). Для Калужской области А.В. Щербаков и соавторы (2017) добавили еще 4 вида-полемохора (*Avenella flexuosa* (L.) Drejer, *Geranium phaeum* L., *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilm., *Primula elatior* (L.) Hill), к ранее отмеченному виду *Heracleum spondylium* L. Н.М. Решетниковой (2016). В Брянской области Н.Н. Панасенко и Н.М. Решетникова (2021) отмечают виды, которые в Ленинградской области и Средней России (Калужская, Орловская, Смоленская, Тверская области) рассматриваются в отдельных местонахождениях как занесенные во время военных действий в период Великой Отечественной войны: *Armeria maritima*, *Arrhenatherum elatius*, *Brachypodium peregrinum*, *Carex brizoides*, *Carex flacca*, *Chaerophyllum aureum*, *Cruciata glabra*, *C. laevipes*, *Holcus lanatus*, *Heracleum spondylium*, *Festuca trachyphylla*, *Deschampsia flexuosa*, *Phyteuma nigrum*, *Pimpinella major*, *Primula elatior*, *P. vulgaris*, *Trisetum flavescens* (Панасенко, Решетникова, 2021; Решетникова и др., 2021). Дальнейшие исследования, проведенные Н.Н. Панасенко в окрестностях д. Рясники и на территории урочища «Дюнные всхолмления», примыкающего к железной дороге, позволили обнаружить 5 чужеродных видов: *Armeria maritima*, *Arrhenatherum elatius*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca trachyphylla*, *Nocca caerulea* (Панасенко, 2025).

С.Р. Майоров (2025) указывает, что на территории Тверской, Смоленской, Брянской, Калужской и Орловской областей в местах расположения немецко-фашистских войск сохранилось более 45 европейских видов растений. Положение этих видов в местной флоре различно. *Carex brizoides*, *Cruciata laevipes*, *Heracleum spondylium*, *Pimpinella major*, *Primula elatior* обнаружены почти во всех изученных областях. Местами их численность значительна, они вполне

натурализовались не только в местах заноса, но и расселяются на прилегающие территории. Другие виды известны иногда по единичным находкам. Выявлена гибридизация чужеродных видов с местными растениями: между *Pimpinella major* и *P. saxifraga*, *Heracleum sphondylium* и *H. sibiricum*, *Primula elatior* и *P. veris*, а также между чужеродными *Phyteuma nigrum* и *Ph. spicatum*. Обнаружены нетипичные формы местных растений, которые, вероятно, были занесены из Центральной Европы (Майоров, 2025).

В Ярославской области О.В. Миронова и Е.Е. Чистякова (2025) отмечают 6 видов-полемохоров: *Aquilegia vulgaris* L. (Рыбинск), *Cardamine pratensis* L. (Ярославль), *Cerastium arvense* L. (близ поселка Некрасовское), *Colchicum autumnale* L. (Рыбинск), *Narcissus poeticus* L. (Заволжское сельское поселение вблизи г. Ярославль), *Ptarmica vulgaris* Hill. (поселок Петровское) (Миронова, Чистякова, 2025).

Ю.К. Виноградова (2025) предлагает классификацию векторов инвазии переработанная с учетом инвазии только растительных организмов. В предлагаемой классификации сохранены основные шесть категорий из Конвенции о Биологическом разнообразии и 25 подкатегорий:

I Преднамеренное внедрение в растительные сообщества, «Release»:

- 1.1. Стабилизация откосов дорог или эрозии почвы;
- 1.2. «Зеленое строительство» – высаживание растений в населенных пунктах, вдоль дорог, в лесозащитных полосах и т.д.;
- 1.3. Преднамеренная интродукция для сохранения биоразнообразия в целях охраны природы.

II Бегство из культуры, «Escape»:

- 2.1. Из агрокультуры;
- 2.2. Из аквакультуры;
- 2.3. Из ботанических садов;
- 2.4. Из лесных культур;
- 2.5. Из садовых хозяйств;
- 2.6. Как результаты научных исследований, в том числе при искусственной гибридизации;
- 2.7. Из природных пищевых продуктов.

III Случайное привнесение, загрязнители, «Contaminant»:

- 3.1. Посадочного материала из питомников;
- 3.2. Пищевых продуктов;
- 3.3. Растительного материала;
- 3.4. Семенного материала;
- 3.5. Деревообрабатывающей промышленности.

IV Перемещение с транспортными средствами, как «безбилетники», «Transport-Stowaway»:

- 4.1. Контейнерные железнодорожные перевозки;

- 4.2. Перевозки самолетами;
- 4.3. Перевозки речным и морским транспортом;
- 4.4. Перевозки с оборудованием;
- 4.5. Перевозки пассажирами, в том числе в багаже;
- 4.6. С упаковочным материалом / тарой;
- 4.7. С балластными водами;
- 4.8. Автотранспортными средствами.

V Перемещение по искусственным «коридорам» (каналы, туннели, мосты, железная дорога, сильно антропогенно нарушенная обочина дорог), которые соединили ранее разобщенные регионы, «Corridor»:

5.1. Перемещение на далекие расстояния по техническим сооружениям.

VI Последующее расселение во вторичном ареале, «Unaided»:

6.1. Дальнейшее расселение диаспор из инициальной инвазионной популяции (Виноградова, 2025).

Согласно этой классификации, выявлен способ появления в Тверской области североамериканского вида *Carex projecta* Mack. Этот вид попал в регион, вероятно, при перевозке военной техники, полученной по ленд-лизу из Америки (вектор инвазии IV, согласно классификации). Такие виды как: *Arrhenatherum elatius*, *Pimpinella major*, *Achillea ptarmica* проявляют тенденцию к расселению, что особенно ярко выражено на территории Ржевско-Вяземского плацдарма. Характер их распространения можно отнести к вектору VI (Виноградова, 2025).

А.В. Щербаков (2024) выделяет несколько факторов, влияющих на местонахождение растений-полемохоров:

1. Время, прошедшее с окончания военных действий: чем короче промежутки времени между какими-либо событиями, тем проще обнаружить причинно-следственную связь между ними. Иными словами, многие растения-полемохоры в момент их первоначального заноса в регион являются эфемерофитами. Поэтому с течением времени проводить их поиск сложнее ввиду неустойчивости во флоре этих растений. Не лучше обстоит дело с эпекофитами и агриофитами, поскольку через несколько десятилетий после их заноса практически невозможно определить места их первичной инвазии внутри расширившегося с того времени ареалов. Что касается полемохоров-колонофитов, для их сохранения требуется стабильность и неизменность растительного покрова и экотопов, в которых они произрастают с момента заноса.

2. Масштабы заноса. Известно, что чем больше было занесено диаспор растений, тем больше вероятность, что какие-то из них смогут образовать относительно устойчивые популяции. Поэтому, при прочих равных условиях, количество растений-полемохоров закономерно

сокращается по мере движения от тыловых баз снабжения войск к линии фронта: группа армий (фронт) – дивизия – полк – батальон.

3. Растительные сообщества в местах внедрения растений-полемохоров. Установлено, что сосновые леса, кроме их наиболее сухих вариантов, парковые березняки на легких почвах, а также экотонные (в нашем случае – опушечные) сообщества благоприятны для сохранения растений-полемохоров (Решетникова и др., 2021). С другой стороны, неблагоприятны для закрепления полемохоров, которые в основном являются луговыми растениями, тенистые, особенно – сырые, леса, ненарушенные степные сообщества, а также территории с интенсивным сельскохозяйственным использованием. В крупных городах и на узловых станциях, где во время войны, как правило, находились армейские и корпусные склады, также практически невозможно отделить популяции растений-полемохоров от заносных растений, занесенных иными путями или в другое время (Щербаков, 2024).

А.А. Нотов и соавторы, начиная с 2018 года стали изучать полемохоры в Тверской области (Нотов и др., 2018). Были обследованы следующие административные районы: Ржевский, Зубцовский и Оленинский (Нотов и др., 2019а, 2020, 2022а, б). Исследования были приурочены к местам максимального сосредоточения сил немецкой армии. Более детально изучены области пересечения стратегически значимых магистралей военного времени. Среди них участки Московско-Виндавской и Ржево-Вяземской железных дорог, автомобильных путей, проходивших по Бельско-Ржевскому, Ржевско-Зубцовскому трактам и довоенной дороге из Зубцова на Погорелое Городище. Специальные исследования проведены в районе железной дороги Папино – Медведево – Мончалово, которая имела большое стратегическое значение. В районе переезда Папино и платформы Рождествено располагался крупный перевалочный пункт. На нем разгружали вагоны и переправляли грузы, сено и фураж к складам и в оккупированные немцами деревни. В послевоенное время железная дорога была демонтирована, но фрагменты ее заросшей насыпи до сих пор видны на спутниковых картах (Нотов и др., 2020).

В результате полевых исследований было выявлено местонахождение 8 полемохорно занесенных видов: *Allium angulosum* L., *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. et C. Presl, *Cruciata laevipes* Opiz., *Heracleum sphondylium* L., *Juncus inflexus* L., *Pimpinella major* L., *Primula elatior* (L.) Hill, *Ptarmica vulgaris* Blakw. ex DC. (Нотов А., Нотов В., 2019; Нотов и др., 2019а, б, 2020, 2022а, б).

В обобщающей работе, посвященной Погорело-Городищенской наступательной операции (4–23 августа 1942 г.) (Тверская область), А.А. Нотов и соавторы (2023), объединяют модельные виды-полемохоры в пять основных групп:

1. Виды со средневропейскими ареалами или широко распространенные в Центральной Европе. Все их находки в модельном районе связаны с полемохорным заносом: *Chaerophyllum aureum*, *Festuca heterophylla*, *F. nigrescens*, *Heracleum sphondylium*, *Meum athamanticum*, *Phyteuma nigrum*, *Ph. spicatum*, *Pimpinella major*, *Primula elatior*, *Ptarmica vulgaris*.

2. Средневропейские или обычные в Центральной Европе виды. Только часть их местонахождений можно однозначно отнести к полемохорным заносам. Однако военный период оказал существенное влияние на их быстрое расселение. К этим видам отнесены: *Arrhenatherum elatius*, *Poa supina*, *Trisetum flavescens*, возможно, *Cardaminopsis arenosa*.

3. Недостаточно обособленные виды или микровиды агрегатов, агамно-половых комплексов, распространенные преимущественно в Центральной Европе (*Veronica vindobonensis*) (Нотов и др., 2021). Актуально специальное изучение других представителей этой группы, более обычных (*Dactylis polygama* Horv.) и редких средневропейских агамных микровидов (Решетникова и др., 2021).

4. Преимущественно средневропейские виды, большая часть местонахождений которых сопряжена с интродукцией их в качестве декоративных растений. Однако в некоторых случаях не исключена и возможность заноса вместе с другими полемохорами: *Aquilegia vulgaris*, *Bellis perennis*, *Colchicum autumnale*, *Fragaria moschata*, *Lilium martagon*, *Muscari botryoides*, *Myosotis sylvatica*.

5. Виды, распространенные в Центральной и Восточной Европе, которые в совокупности с «типичными» полемохорами образуют диагностические компоненты средневропейских сообществ. В некоторых случаях эколого-ценотическая амплитуда этих видов в Центральной Европе шире по сравнению с Центральной Россией, что позволяет им быть характерными видами средневропейских луговых фитоценозов: *Allium angulosum*, *Carex disticha*, *C. hartmanii*, *Salvia pratensis*, *Sanguisorba officinalis*.

Из выделенных модельных видов, наиболее широко в Тверской области в настоящее время распространены: *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. et C. Presl, *Pimpinella major* L., *Ptarmica vulgaris* Hill, *Heracleum sphondylium* L., *Trisetum flavescens* (L.) P. Beauv., *Primula elatior* (L.) Hill. (Нотов и др., 2023).

**Заключение.** Таким образом, при поиске видов-полемохоров для достоверного их выявления основными и наиболее сложными вопросами, которые предстоит решить, можно считать вопросы «что...?» и «где искать?». К ряду характеристик самих растений-полемохоров для сужения зоны их поиска в ответе на вопрос «что искать?» стоит отнести: принадлежность вида к чужеродной фракции флоры, географическое происхождение и ареал вида, его вегетативную

подвижность, сроки первого появления растений во флоре, ограниченность зоны их распространения, степень встречаемости вида и приуроченность к различным типам местообитаний.

Ответ на вопрос «где искать?» требует серьезной исторической проработки характера боевых действий в различных регионах. Для понимания ситуации с зоной поиска предполагаемых видов-полемохоров требуется, в первую очередь, проведение детального анализа карт боевых действий и линии фронта, путей миграции и масштабов движения войсковых формирований, а также определение мест отдельных стоянок гужевого транспорта. Вероятно, что в настоящее время некоторую помощь в оценке меняющихся во времени ландшафтов могут оказать доступные методы GIS-технологий.

Несомненно, что исследования, связанные с выявлением видов-полемохоров, требуют дополнительного привлечения достоверных исторических данных. К ним относятся данные о ходе боевых действий, местах стоянки войсковых формирований, размещении складов, а также наличии видов-полемохоров на прилегающих к конкретному региону территориях. Создание Черных книг флор различных регионов, в которых присутствуют данные о точном времени появления чужеродных видов могут быть серьезным подспорьем для выявления растений, которые попали в регион в период Великой Отечественной войны (Черная книга..., 2023).

Применение продвинутых методов анализа генетического материала растений, привлечения методов многомерной статистики для определения сходства и различия между сравниваемыми группами растений из различных регионов, а также стремительно развивающихся методов искусственного интеллекта могут способствовать получению новых знаний для выявления видов-полемохоров. Особенно перспективным представляются методы машинного обучения, связанные с распознаванием видов по определенным, характерным для них признакам (например, подходы анализа «Случайный лес»). Анализ феноспектров различных видов в ряде случаев позволяет разграничить местные и чужеродные виды с высокой долей вероятности.

Проведенный анализ полученных данных свидетельствует о том, что при исследовании видов-полемохоров сформировалась общая группа методов, которые использует большинство авторов. Вместе с тем в отдельных публикациях присутствуют оригинальные подходы в решении разных вопросов в отношении оценки принадлежности растений к полемохорам. Важным, на наш взгляд, является объединение усилий разных региональных авторов для выявления общих тенденций и векторов распространения видов-полемохоров на значительных территориях. Для сужения поля поиска видов, относящихся к группе

полюсов, а также территориального ограничения участков, где растения могут сохраняться, важно проанализировать пути движения войсковых формирований с запада на восток в направлении разных регионов. Такой анализ могут дополнить, например, данные о произрастании полюсов на сопредельных с изучаемыми регионами территориях, а также на территориях, которые могли преодолеть эти виды по пути с запада на восток.

### **Список литературы**

- Виноградова Ю.К.* 2025. Векторы инвазии полюсов // Экологические последствия войны: полюсы в ландшафтах Восточной Европы: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 10-14.
- Дубовик Д.В., Савчук С.С.* 2024. Перспективы изучения чужеродной флоры Беларуси // Фиторазнообразии Восточной Европы. Т. 18. № 3. С. 41-47.
- Дубовик Д.В., Савчук С.С.* 2025. Растения полюсов во флоре Беларуси // Экологические последствия войны: полюсы в ландшафтах Восточной Европы: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 15-17.
- Кравченко А.В.* 2025. О полюсах в республике Карелия // Экологические последствия войны: полюсы в ландшафтах Восточной Европы: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 40-42.
- Майоров С.Р.* 2025. Растения-полюсы в Центральной России: история, изученность и перспективы исследований // Экологические последствия войны: полюсы в ландшафтах Восточной Европы: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 43-45.
- Миронова О.В., Чистякова Е.Е.* 2025. Ярославская область: эхо войны в экосистемах // Экологические последствия войны: полюсы в ландшафтах Восточной Европы: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 50-52.
- Нешатаев В.Ю.* 2025. *Geranium sibiricum* L. – вид, который, вероятно, был занесен в Западную Европу русскими войсками // Экологические последствия войны: полюсы в ландшафтах Восточной Европы: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 56-58.
- Нотов А.А., Мейсунова А.Ф., Зуева Л.В., Андреева Е.А.* 2018. Среднеевропейские виды во флоре Тверского региона на рубеже XIX–XX веков // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2. С. 204-215.
- Нотов А.А., Мейсунова А.Ф., Иванова С.А., Нотов В.А.* 2024. Полюсы как триггерный объект в науке и образовании // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4 (76). С. 130-144.
- Нотов А.А., Нотов В.А.* 2019. О полюсных и аборигенных популяциях некоторых видов флоры Тверской области // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(56). С. 84-102.

- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В.* 2021. Новые дополнения к флоре Тверской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 126. Вып. 6. С. 29-31.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Андреева Е.А.* 2019а. Полемохоры Тверской области и проблема биологических инвазий // Разнообразие растительного мира. № 3(3). С. 39-44.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Андреева Е.А., Мидоренко Д.А.* 2019б. О распространении некоторых растений-полемохоров в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3(55). С. 161-175.
- 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) // Вестник 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 // Вестник 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 Погорело-Городищенской операции // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1(69). С. 284-309.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В., Мидоренко Д.А.* 2020. *Cruciata laevipes* в экосистемах Тверской области // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3(59). С. 74-85.
- Нотов А.А., Петухова Л.В., Степанова Е.Н., Мейсурова А.Ф., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В.* 2022в. Биоморфологические исследования как элемент комплексного анализа полемохоров Тверской области // Биоморфология растений: традиции и современность: материалы Международной научной конференции. Киров. С. 261-266.
- Панасенко Н.Н.* 2021. Роль инвазионных растений в современных процессах преобразования растительного покрова: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 390 с.
- Панасенко Н.Н., Решетникова Н.М.* 2021. Находки растений-полемохоров в урочище «Зеленинский лес» (Брянская область) // Ботан. журн. Т. 106. № 7. С. 665-675.
- Панасенко Н.Н.* 2025. Находки полемохоров у д. Рясники (Брянская область, Карачевский район) // Экологические последствия войны: полемохоры в ландшафтах Восточной Европы: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 72-74.
- Решетникова Н.М.* 2016. Динамика флоры средней полосы европейской части России за последние 100 лет на примере Калужской области: дис. ...д-ра биол. наук. М. 599 с.
- 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 // Журнал общей 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 международной научной конференции. Ижевск. С. 182-185.
- Тохтарь В.К., Решетникова Н.М., Курской А.Ю., Зеленкова В.Н., Третьяков М.Ю.* 2023. Черная книга флоры Белгородской области: монография. Белгород: ИД «БелГУ» НИУ «БелГУ». 252 с.
- Тохтарь В.К., Зеленкова В.Н., Курской А.Ю.* 2025. К вопросу поиска растений-полюмохоров на юго-западе Среднерусской возвышенности (Белгородская область) // Экологические последствия войны: полюмохоры в ландшафтах Восточной Европы: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 82-86.
- 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. Курск. С. 198-202.
- Щербаков А.В., Королькова Е.О., Щепкина Э.П.* 2017. Растения-полюмохоры во флоре Спас-Деменского района Калужской области // Социально-экологические технологии. № 2. С. 27-34.
- Щербаков А.В., Решетникова Н.М., Королькова Е.О.* 2018. Алгоритм поиска видов-полюмохоров в условиях Центральной России // Актуальные вопросы биогеографии: материалы международной конференции. СПб. С. 463-465.
- Щербаков А.В.* 2024. Стоит ли искать растения-полюмохоры в Центральном Черноземье и, если да, то где? // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2024: материалы межрегиональной научной конференции. Заповедный. С. 146-149.
- Sennikov A.N.* 2009. Ado Naare (1934-2008), a prominent Estonian naturalist in Russia, and his Theory of Wonderglades // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. V. 85. P. 61-67.
- Tokhtar V.K., Vinogradova Yu.K., Notov A.A., Kurskoy A.Yu., Danilova E.S.* 2021. Main directions of the study of plant invasions in Russia // Environmental & Socio-economic Studies. V. 9. Iss. 4. P. 45-56.
- Vinogradova Yu.K., Tokhtar V.K., Notov A.A., Mayorov S.R., Danilova E.S.* 2021. Plant invasion research in Russia: basic projects and scientific fields // Plants. V. 10. Iss. 7. Art. 1477. doi.org/10.3390/PLANTS1007147.

## **BASIC APPROACHES AND PROMISING METHODS FOR IDENTIFYING POLEMOCHORE SPECIES**

**V.K. Tokhtar, A.Yu. Kurskoy, V.N. Zelenkova**  
Belgorod State National Research University, Belgorod

This article presents an overview of the principal approaches and methodological strategies employed in identifying polemochoric species—plants introduced as a result of military activity – in various regions of the European part of Russia and the Republic of Belarus. The authors emphasize that the reliable detection of such species hinges on resolving two fundamental and particularly challenging questions: «What to look for?» and «Where to search?». The paper analyzes a set of characteristic traits commonly associated with polemochoric species, alongside typical habitats

and landscape contexts where these plants are most likely to occur. Conventional methods currently used for identifying polemochores are summarized, including floristic surveys, historical–ecological reconstructions, and spatial correlation with former military routes or sites of wartime activity. Furthermore, the authors propose several promising future-oriented techniques that may enhance the detection and verification of polemochoric flora. These include the integration of high-resolution remote sensing data, historical aerial photography, geospatial modeling of potential introduction pathways, and collaborative citizen science initiatives focused on anomalous plant occurrences in historically relevant localities.

**Keywords:** *adventive plants, polemochores species, biological invasions.*

*Об авторах:*

ТОХТАРЬ Валерий Константинович – доктор биологических наук, старший научный сотрудник, директор Научно-образовательного центра «Ботанический сад НИУ «БелГУ» ФГАОУ «Белгородский государственный национальный исследовательский университет», 308015, Белгород, ул. Победы д. 85; e-mail: tokhtar@bsuedu.ru.

КУРСКОЙ Андрей Юрьевич – кандидат биологических наук, заведующий сектором природной флоры Научно-образовательного центра «Ботанический сад НИУ «БелГУ» ФГАОУ «Белгородский государственный национальный исследовательский университет», 308015, Белгород, ул. Победы д. 85; e-mail: kurskoy@bsuedu.ru.

ЗЕЛЕНКОВА Виктория Николаевна – кандидат биологических наук, младший научный сотрудник лаборатории экспериментальной ботаники Научно-образовательного центра «Ботанический сад НИУ «БелГУ» ФГАОУ «Белгородский государственный национальный исследовательский университет», 308015, Белгород, ул. Победы д. 85; e-mail: zelenkova@bsuedu.ru.

Тохтарь В.К. Основные подходы и перспективные методы выявления видов-полемохоров / В.К. Тохтарь, А.Ю. Курской, В.Н. Зеленкова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 4(80). С. 154–167.

Дата поступления рукописи в редакцию: 10.06.25

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25

УДК 574.3 + 581.9: 581.527.7

DOI: 10.26456/vtbio438

## ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ПОЛЕМОХОРНОЙ ГЕТЕРОГЕНИЗАЦИИ БИОСИСТЕМ

А.А. Нотов<sup>1</sup>, Л.А. Жукова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Тверской государственной университет, Тверь

<sup>2</sup>Марийский государственной университет, Йошкар-Ола

Изучение полемохоров представляет большой интерес для популяционной биологии. Массовый занос среднеевропейских растений в Восточную Европу способствовал гетерогенизации биосистем всех уровней. Весьма интересен комплексный анализ поливариантности онтогенеза полемохоров во вторичном ареале. Особого внимания заслуживают процессы гибридизации полемохоров с аборигенными видами региональной флоры. С этих позиций актуально изучение модельных ценопопуляций видов рода *Primula* в районах Ржевской битвы.

**Ключевые слова:** *полемохоры, биологические инвазии, беллигеративные ландшафты, ценопопуляции, популяционная биология, Ржевская битва, Великая Отечественная война, Тверская область.*

**Введение.** Популяционный аспект имеет большое значение для развития разных направлений экологии и биогеографии (Юрцев, 1987; Злобин, 2009; Злобин и др., 2013; Розенберг, Гелашвили, 2013; Животовский, Османова, 2019, 2020; Животовский, 2021; Антонова и др., 2024). При анализе биологических инвазий и популяций адвентивных видов возникает ряд специфических проблем (Хорун, 2014; Vinogradova et al., 2021; Tokhtar et al., 2021; Виноградова, 2024). Полемохоры – весьма оригинальная группа чужеродных растений, что определяет актуальность детальной оценки роли их популяций в гетерогенизации биосистем различного уровня (Нотов А., Нотов В., 2019; Решетникова и др., 2021; Панасенко, 2022; Нотов и др., 2022а, 2023, 2024).

В целостном осмыслении с позиции популяционной биологии нуждаются феномены полемохории, которые были обнаружены в районе стратегических перевалочных пунктов Ржевско-Вяземского плацдарма (Нотов и др., 2022а, 2023, 2024). Весьма интересны популяции с разными чертами «неявной» полемохорности. Для их анализа и для выявления внутривидовых полемохорных фракций пока еще не разработаны адекватные подходы и методы (Жукова, Нотов, 2025).

Цель данной статьи: обратить внимание на важность комплексного изучения популяций полемохоров и сопряженных с ними феноменов для развития популяционной биологии и инвазионной экологии. Задачи: 1) выяснить особенности полемохорной гетерогенизации биосистем; 2) отметить основные методические трудности и проблемы; 3) определить актуальные направления будущих исследований.

**Методика.** Мы проанализировали разноплановые материалы и источники литературы, связанные с путями трансформации ландшафтов и биогеоценозов в результате полемохорного заноса чужеродных видов и военных действий. Оценены масштабы и направления преобразования биоты регионов Центральной России и биосистем разного уровня во время Великой Отечественной войны и в последующие этапы (Чичагов, 2014; Нотов и др., 2019, 2020, 2021, 2022а, б, 2023, 2024; Огуреева и др., 2020; Решетникова, 2020; Бигильдина и др., 2021; Решетникова и др., 2021; Панасенко, 2022; Титовец, Решетникова, 2022; Щербаков, 2024 и др.). Обобщены сведения о биологии и фитоценологии видов полемохоров в Центральной Европе и во вторичном ареале. Проанализированы данные о динамике ценологических позиций, процессов натурализации и состоянии их популяций (Mowat, 1961; Фельбаба-Клушина, 1995; Wheeler, Hutchings, 2002; Фадеева, 2008; Taylor, Woodell, 2008; Brys, Jacquemyn, 2009; Сенников, 2012; Jung et al., 2012; Найденева, Оспищева, 2015; Решетникова и др., 2021; Нотов и др., 2019, 2020, 2021, 2022б, в; Aavik et al., 2025). Учтены также результаты биоклиматического моделирования пределов распространения потенциальных полемохоров (Korolkova, Vasilkov, 2019; Королькова, Васильков, 2020). Особое внимание уделено проблемным вопросам, а также перспективам комплексного изучения полемохоров и экосистем с их участием (Сенников, 2012; Нотов и др., 2019, 2022а, б, в, 2023, 2024; Решетникова, 2020; Решетникова и др., 2021; Панасенко, 2022; Титовец, Решетникова, 2022; Щербаков, 2024; Цуриков, Нотов, 2025 и др.).

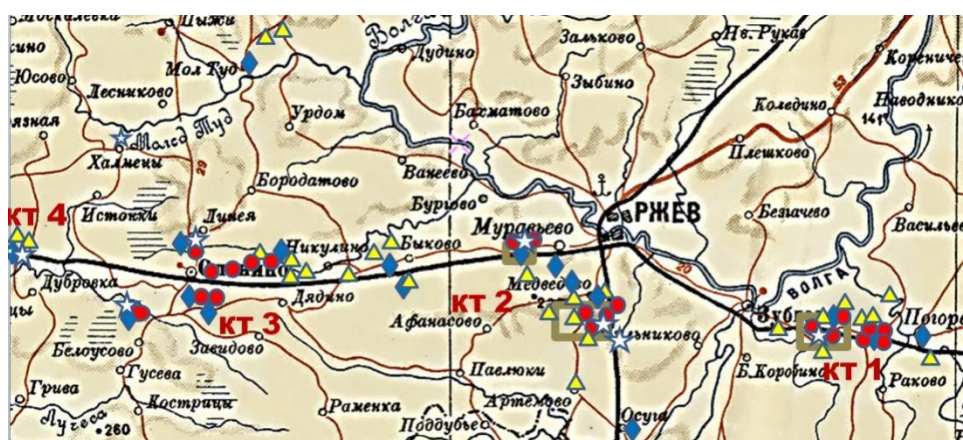


Рис. 1. Ключевые модельные территории (КТ) в районе Ржевской битвы (1942–1943 гг.): КТ 1 – пл. 208 км – Ревякино; КТ 2 – Рождествено – Мончалово; КТ 3 – Оленино – Чертолино; КТ 4 – Мостовая; ромб – *Heraclium sphondylium*; круг – *Pimpinella major*; звезда – *Primula elatior*; треугольник – *Ptarmica vulgaris*; контур – значительное видовое разнообразие полемохоров

Основной модельной территорией стали районы боевых действий Ржевской битвы (1942–1943 гг.), расположенные в пределах Тверской области. Более детально изучены окрестности ключевых перевалочных пунктов (рис. 1), в которых полно реализовались уникальные феномены

полемохории, обусловленные колоссальным объемом заноса чужеродных диаспор (Нотов и др., 2019, 2020, 2021, 2022а, б, 2023). В прежних работах эти феномены интерпретированы как формы «неявной» полемохорности и «депортации» сообществ (фитоценозов). Данные явления обусловили многомерную гетерогенизацию биосистем и природных комплексов разного уровня (Нотов и др., 2024). Именно в этих стратегически крайне значимых перевалочных пунктах очень полно проявились все описанные феномены полемохории. Здесь, несмотря на сукцессионную динамику растительного покрова, более 80 лет сохраняются ассоциации, сходные со средневропейскими (Решетникова и др., 2021; Нотов и др., 2024). Самая сложная биогеографическая гетерогенность биосистем отмечена на перевалочных пунктах Погорело-Городищенской операции (КТ-1), а также на КТ-2 рядом с платформой Рождествено (рис. 1) и в окрестностях военной базы около станции Мончалово (Нотов и др., 2019, 2020, 2021, 2022а, б, 2023). В них начат комплексный анализ всех компонентов биоты (Нотов и др., 2024; Цуриков, Нотов, 2025; Kotkova et al., 2025).

Основными модельными видами в популяционных исследованиях были *Colchicum autumnale* L. (рис. 2), *Cruciata laevipes* Oriz, *Phyteuma nigrum* F.W.Schmidt (Нотов и др., 2020, 2021, 2022в, 2024). Значительный популяционный полиморфизм и весомая роль процессов гибридизации отмечена на КТ-1 и КТ-2 в местах совместного произрастания *Primula elatior* (L.) Hill и *P. veris* L. (рис. 3, 4, 5) (Нотов и др., 2022а, 2024; Жукова, Нотов, 2025). В этих пунктах был собран гербарный материал для более детального анализа гетерогенности ценопопуляций *P. elatior* и *P. veris* (рис. 3–5). Экологическая поливариантность проанализирована у *Cruciata laevipes* на КТ-2 около дер. Папино (Нотов и др., 2020). Здесь выявлено разнообразие фитоценозов и экотопов с *Cruciata laevipes* (рис. 6). Эти данные сопоставлены со сведениями об экологии вида в Центральной Европе (Нотов и др., 2020, 2022а).

**Результаты и обсуждение.** Ключевые задачи популяционной биологии связаны с выявлением взаимосвязи размерных и структурных параметров ценопопуляций, динамики функционирования и развития (Злобин, 2009; Злобин и др., 2013; Животовский, Османова, 2019, 2020). Для полемохорной фракции эти закономерности особенно значимы и еще недостаточно изучены (Vinogradova et al., 2021; Нотов и др., 2024). Наши исследования не только подтверждают устойчивость популяций ряда видов, но и возможность достижения ими высокой численности, способности к активной экологической и структурной дифференциации. Особое место занимают ценотически значимые виды, в числе которых *Colchicum autumnale*, *Cruciata laevipes*, *Phyteuma nigrum*, *Pimpinella major*, *Primula elatior* (рис. 2) (Нотов и др., 2019, 2020, 2021, 2022а, б).



Рис. 2. Клоны-гнезда *Colchicum autumnale* и локусы с их концентрацией, окрестности дер. Ревякино (Зубцовский р-н), 13.05.2022 г., фото В.А. Нотова

Эти черты сочетаются с различными типами поливариантности и внутривидового полиморфизма, что существенно усиливает специфику отдельных ценопопуляционных локусов (Нотов и др., 2022в, 2024). Проявления подобной гетерогенности недостаточно изучены и в пределах первичных ареалов видов (Taylor, Woodell, 2008; Brys, Jacquemyn, 2009; Jacquemyn et al., 2009; Tendal et al., 2018; Aavik et al., 2025). В Восточной Европе в полемохорных популяциях детальный анализ практически не проводили (Нотов и др., 2022в). Эти свойства наряду с последствиями масштабного заноса чужеродных семян стали основой для реализации выявленных нами феноменов полемохории (Нотов и др., 2024). Они весьма значимы для осознания направлений будущего развития популяционной биологии и инвазионной экологии (Нотов и др., 2024; Жукова, Нотов, 2025). В этой связи при оценке предварительных итогов исследования полемохоров, особое внимание уделено поливариантности, внутривидовому полиморфизму и популяционно-онтогенетическому аспекту феноменов полемохории.

#### *Поливариантность и внутривидовый полиморфизм*

Эти явления крайне важны для осмысления динамики развития ценопопуляций, анализа механизмов пространственной и структурной дифференциации (Злобин, 2009; Животовский, Османова, 2019, 2020; Животовский, 2021; Кашин и др., 2024). Они имеют ключевое значение для формирования популяционной биогеографии инвазионных видов и полемохоров, разработке подхода к выявлению их экогеографических единиц и экогеографических агрегаций.

В ценопопуляциях *Colchicum autumnale* обнаружены проявления поливариантности путей онтогенеза, биоморф, способов репродукции (Нотов и др., 2022в). Они обусловлены различной ролью вегетативного размножения, которое в некоторых сообществах и местообитаниях обуславливает массовое образование многокомпонентных клонов-гнезд (рис. 2). Нами выявлено 5 популяций этого вида, которые расположены в окрестностях пл. 208 км и дер. Ревякино (Зубцовский р-н), пл. Рождествено, дер. Папино и пос. Мончалово (Ржевский р-н). В ходе сукцессий в ряде случаев происходила их дифференциация на несколько ценопопуляций. В каждом местонахождении обнаружено не менее 50–100 особей (Нотов и др., 2020в). Самая высокая численность отмечена около дер. Ревякино. В 2022 г. найдено более 500 особей, а с учетом дочерних в 219 клонов-гнездах, всего особей – более 1200.

Локусы с максимальной концентрацией клонов и числом особей в гнездах приурочены к сообществам с высококонкурентными видами растений. Среди них *Urtica dioica* L., *Rubus caesius* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. В среднем в клонов-гнездах по 4–5 дочерних особей. Выявлено 10 клонов, в каждом из которых – 10 и более особей. В двух клонов – по 15 особей (рис. 2).



Рис. 3. Фитоценозы с *Crucjata laevipes* около дер. Папино (Ржевский р-н), 14.06.2020 г., фото В.А. Нотова

Значительная экологическая поливариантность отмечена у *Cruciata laevipes* около дер. Папино (рис. 4). Этот вид отмечен нами во всех типах фитоценозах, сформировавшихся в ходе сукцессий растительного покрова на территории площадью 7,5 га (Нотов и др., 2020). Однако ценотическая роль *C. laevipes* и участие других полемохоров сильно различаются. Фитоценозы с *C. laevipes* разнообразны по структуре и видовому составу, приурочены к экотопам, в разной степени сопряжены с железной дорогой Ржев–Вязьма и грунтовой дорогой Папино–Пустошки (Нотов и др., 2020).

Вдоль железнодорожной насыпи вид встречается в рудеральных и луговых фитоценозах с полемохорами и сорными видами. В них явно доминирует *Arrhenatherum elatius* (рис. 4). В разнотравно-злаковых и злаково-разнотравных луговых ассоциациях рядом с железной дорогой *C. laevipes* также нередко встречается вместе с *Arrhenatherum elatius*. Однако в них обычно доминируют аборигенные луговые злаки. *C. laevipes* отмечен в луговых крупно- и мелкозлаковых вариантах. В сходных по составу травяного яруса опушечных фитоценозах *C. laevipes* устойчива на участках, зарастающих серой ольхой.

На месте защитных древесных насаждений, насыпей запасных железнодорожных путей и у грунтовой дороги сформировались лесные сообщества из березы и осины, местами с участием ели, а также дуба и тополя (*Populus suaveolens* Fisch.), которые были в посадках вдоль железной дороги. *C. laevipes* хорошо удерживается в нитрофильно-травяных вариантах мелколиственных сообществ смешанного состава. В ряде случаев встречается в осинниках и сероольшаниках (рис. 4). Весьма разнообразны опушечные фитоценозы с *C. laevipes*, связанные с этими лесными вариантами. В некоторых местах вдоль опушек вид устойчив и в сообществах с *Chamaenerion angustifolium* (рис. 4).

*C. laevipes* регулярно встречается также на заболоченных участках с *Carex acuta* L., *C. cespitosa* L., *C. vesicaria* L., *Calamagrostis canescens* (Weber) Roth., которые зарастают серой ольхой. Мозаика фитоценозов с признаками заболачивания сложная. Однако избыточное увлажнение не препятствует сохранению в них *C. laevipes* (рис. 4).

Общий спектр сообществ с *C. laevipes* около деревни Папино весьма широкий. В них достаточно полно представлены диагностические виды синтаксонов средневропейской растительности с участием *C. laevipes* в составе диагностического компонента (Нотов и др., 2020). С учетом тенденций трансформации ландшафта и сукцессионной динамики растительного покрова на КТ-2 *C. laevipes*, вероятно, как и другие полемохоры, вначале была элементом луговых и рудеральных сообществ, похожих на ассоциации союза *Arrhenatherion elatioris*. По мере развития нитрофильных ассоциаций *C. laevipes* сохранила устойчивость и в этих фитоценозах. Устойчивость вида в лесных фитоценозах свидетельствует о полной реализации во вторичном ареале его адаптивного потенциала, проявляемого в Центральной Европе (Нотов и др., 2020, 2022б).

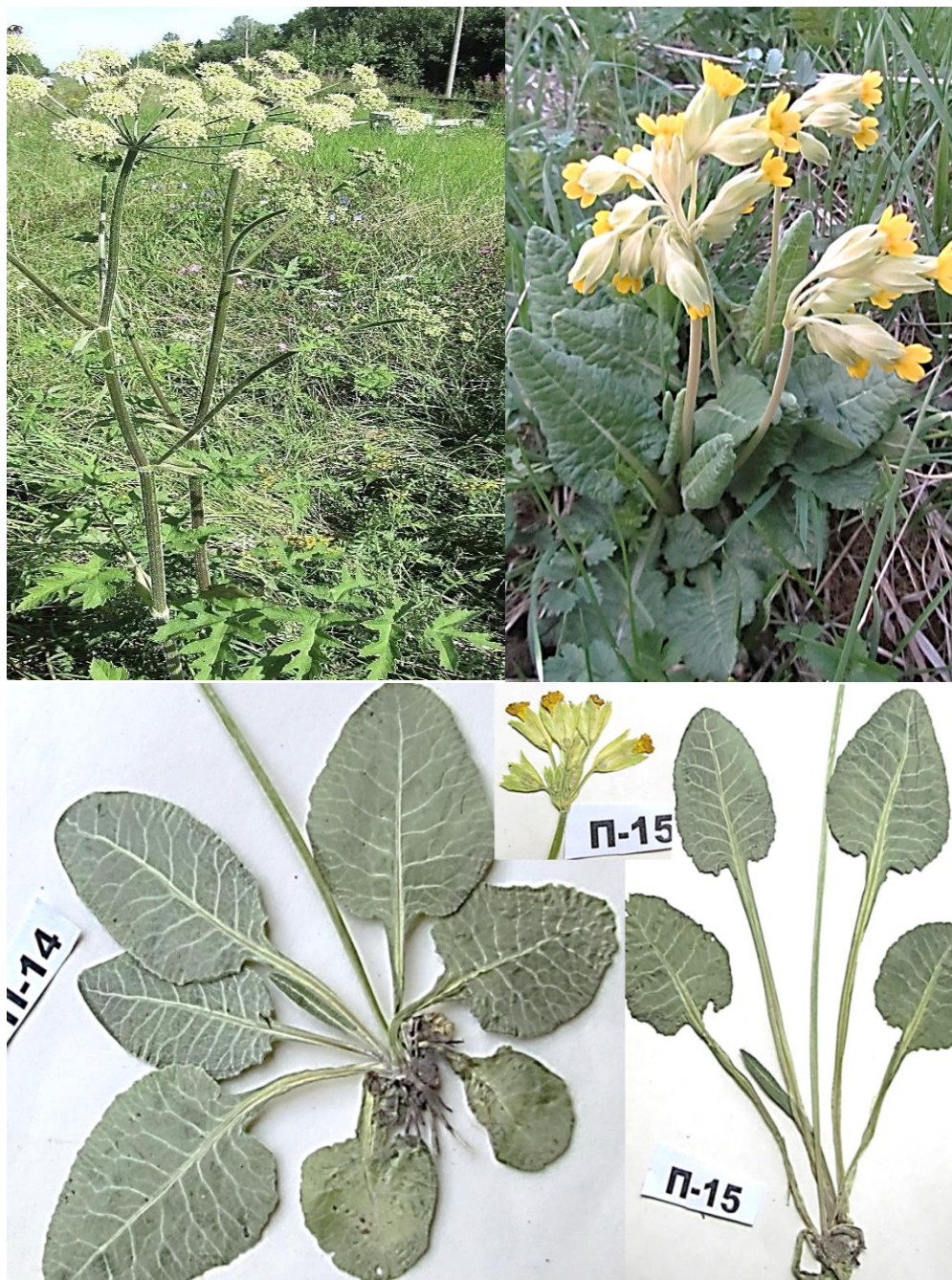


Рис. 4. Ценопопуляции полевых растений с гибридами и высоким полиморфизмом:  
гибрид *Heracleum sphondylium* × *H. sibiricum*, у пл. Рождествено (Ржевский р-н),  
10.08.2019 г., (вверху, слева);  
полиморфизм *Primula veris* в местах совместного произрастания с *P. elatior*:  
около пл. 208 км (Зубцовский р-н), 13.05.2022 г. (вверху, справа),  
в окрестностях пл. Рождествено, 22.05.2022 г. (образцы П-14 и П-15)  
фото В.А. Нотова

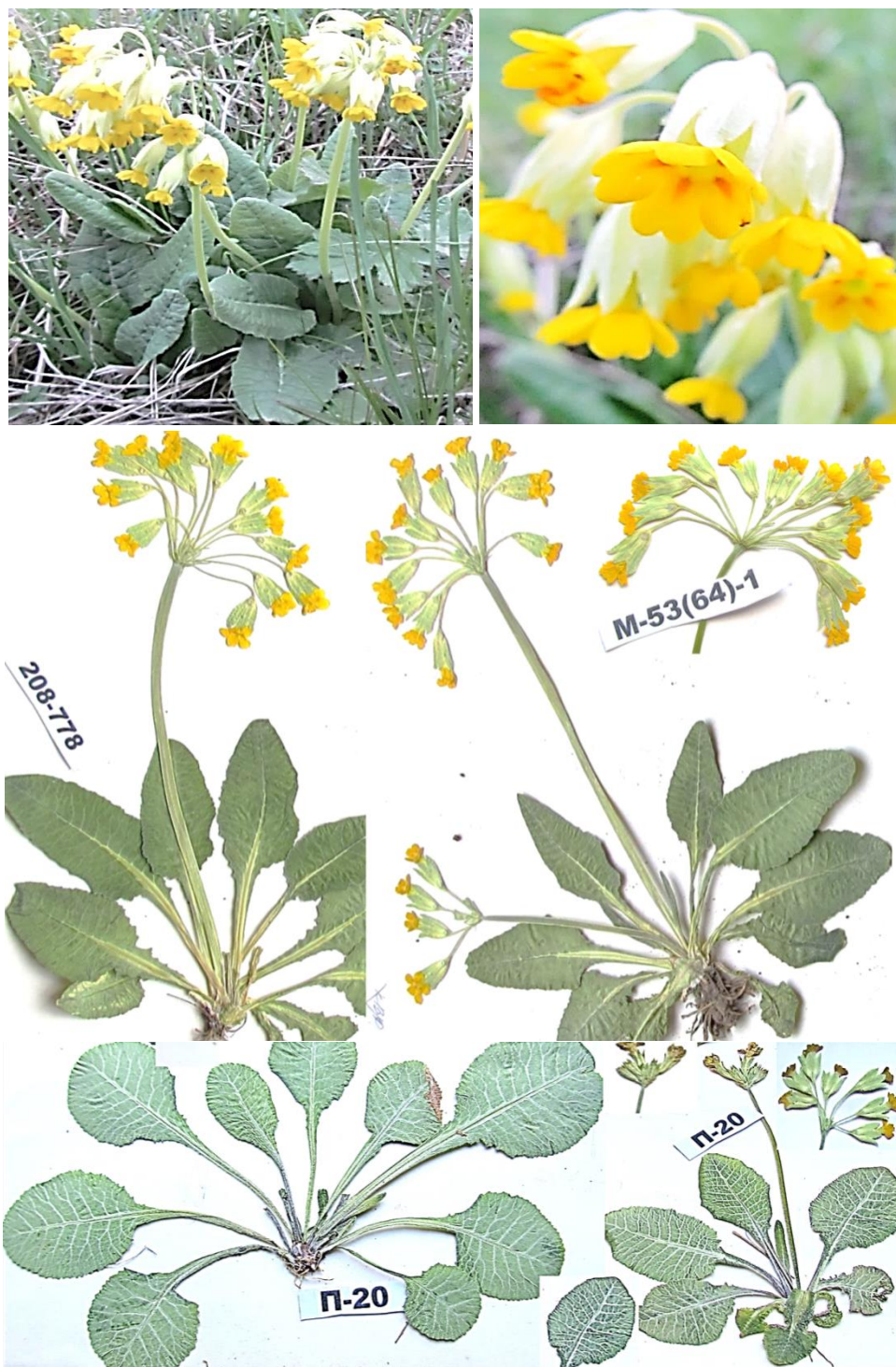


Рис. 5. Полиморфизм *Primula veris* при совместном произрастании с *P. elatior*: у пл. 208 км (Зубцовский р-н), 13.05.2022 г. (вверху и образец 208-778), в окрестностях ст. Мончалово, (Ржевский р-н), 31.05.2022 г. (образец M-53(64)-1), около пл. Рождествено, 22.05.2022 г. (образец П-20) фото В.А. Нотова

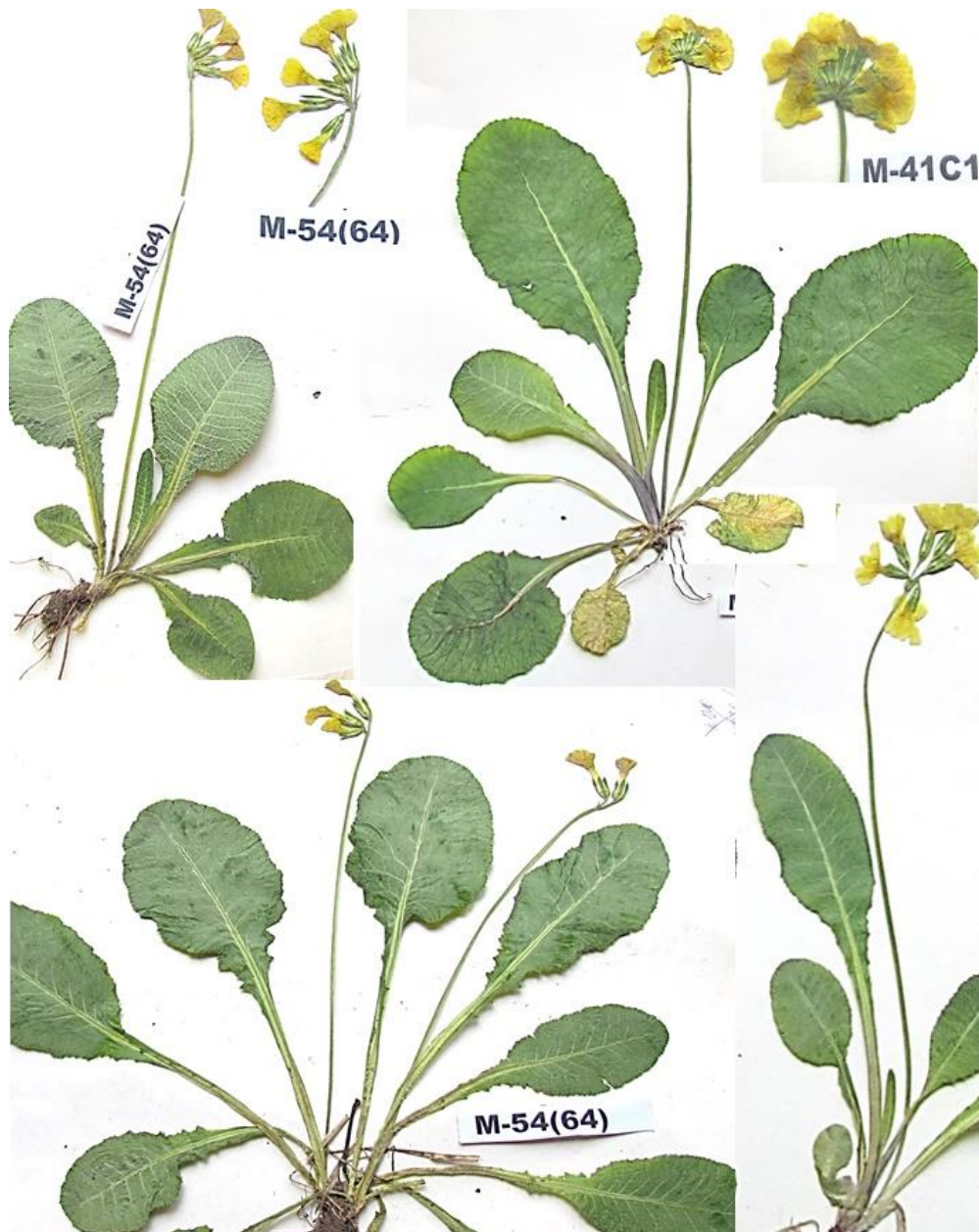


Рис. 6. Полиморфизм *Primula elatior* в окрестностях ст. Мончалово (Ржевский р-н), 31.05.2022 г., фото В.А. Нотова

Гетерогенность популяций полемохов увеличивают процессы гибридизации и внутривидовой полиморфизм. Для этой фракции флоры они еще не исследованы. В Центральной России выявлена гибридизация полемохов с аборигенными видами. Отмечены гибриды *Pimpinella major* × *P. saxifraga* L., *Heracleum sphondylium* × *H. sibiricum* L.

(рис. 4), *Primula elatior* × *P. veris* (Нотов, 2019; Решетникова и др., 2021; Майоров, 2025). Найден также гидрид между двумя чужеродными видами – *Phyteuma nigrum* × *P. spicatum* L. (Майоров, 2025).

При гибридизации, сопряженной с высоким полиморфизмом, возникают большие таксономические трудности, которые осложняют идентификацию и анализ популяций. Возможно образование сложных многовидовых комплексов (Камелин, 2009; Шнеер и др., 2023). Среди таксонов, часть представителей которых занесены в Центральную Россию в результате полемохории, особенно труден род *Primula*. Интерес к нему у систематиков и эволюционистов стал расти после работ Ч. Дарвина (Christy, 1897; Valentine, 1952; Mowat, 1961; Länger, Saukel, 1993; Taylor, Woodell, 2008; Brys, Jacquemyn, 2009; Jacquemyn et al., 2009; Keller et al., 2016, 2021). До сих пор он находится в центре внимания (Deschepper et al., 2017; Tendal et al., 2018; Aavik et al., 2025; Triest, Van Rossum, 2025).

Места совместного произрастания *Primula elatior* и *P. veris*, выявленные в сообществах с особым разнообразием полемохоров на ключевых объектах района Ржевской битвы, могут стать уникальными моделями для популяционной биогеографии и генетики популяций. В них на КТ-1 и КТ-2 полно представлен полиморфизм среднеевропейских популяций этих видов. Здесь встречаются, например, фенотипы *P. veris* с обильным сизоватым опушением, широкояйцевидными пластинками листьев и короткими черешками (рис. 4, 5). Некоторые из них похожи на *P. veris* var. *columnae* (Ten.) B. Vock (*P. veris* subsp. *suaveolens* (Bertol.) Gutermann et Ehrend). Есть также фенотипы с сочетанием признаков, характерных для выделяемых у *P. veris* в Центральной Европе подвидов и разновидностей (Länger, Saukel, 1993; Brys, Jacquemyn, 2009 и др.). Представленные на КТ-1 и КТ-2 популяции *P. elatior* также весьма неоднородны (рис. 6) и отображают природный полиморфизм этого вида (Christy, 1897; Taylor, Woodell, 2008).

Широко распространены также гибриды *Primula elatior* с *P. veris*, в образовании которых могут участвовать все разновидности и подвиды этих видов (Tendal et al., 2018). Как гибридные виды описаны *P. × media* Peterm., *P. × aranensis* Cadevall, *P. × bifrons* Chatenier, *P. × legionensis* Rothm., *P. × tomasinii* Gren. et Godron. Кроме того, *P. elatior* и *P. veris* образуют гибриды еще и с обычной для Центральной Европы *P. vulgaris* Huds. (Mowat, 1961; Schmidt-Lebuhn et al., 2012; Tendal et al., 2018). Ряд особей на КТ-1 и КТ-2 являются, по-видимому, гибридами.

Только проведение детальных исследований с использованием методов популяционной генетики позволит корректно интерпретировать разнообразие популяционных комплексов видов *Primula*, образовавшихся на КТ-1 и КТ-2. По-видимому, в эти пункты в результате полемохории были занесены различные подвиды и разновидности *P. elatior* и *P. veris* и их гибриды. Возможно, в данных местообитаниях изначально были и аборигенные популяции *P. veris*. Высокая гетерогенность образовавшихся

комплексов, объединяющих чужеродные популяции *P. elatior*, а также полемохорные внутривидовые фракции *P. veris* и гибриды этих видов, может усиливаться в результате гибридизации, происходящей в настоящее время. Анализ структуры подобных комплексов осложняется в связи с проявлением различных форм «неявной» полемохории.

#### *Феномены полемохории*

Изучение экосистем в местах ключевых перевалочных пунктов Ржевско-Вяземского плацдарма, в которые длительное время регулярно попадали огромные объемы семян из Центральной Европы, позволило выявить три основных феномена (Нотов и др., 2024):

- 1) полемохорные внутривидовые фракции и популяции видов, представленных во флоре оккупированного региона;
- 2) «депортация» чужеродных сообществ (фитоценозов);
- 3) многомерная биогеографическая гетерогенность беллигеративных ландшафтов (полемохорная гетерогенизация биосистем).

Феномены обусловлены грандиозными объемами многократно заносимых диаспор всех видов средневропейских сообществ, включая растения с центральноевропейскими ареалами и с широким долготным распространением (Нотов А., Нотов В., 2019; Нотов и др., 2023).

1. «Неявная» полемохорность. Подтвердить образование части особей и всей популяции из полемохорно занесенных диаспор для видов, встречающихся в региональной флоре, даже с помощью всех современных методов генетики популяций, крайне сложно. Данный феномен был ассоциирован с «неявной» полемохорностью (Нотов и др., 2024). Он мог быть реализован у видов с разными флорогенетическими статусами. В их числе крайне редкие и обычные во флоре региона аборигенные растения, а также адвентивные виды, отличающиеся по частоте встречаемости, времени и способам иммиграции (Нотов и др., 2022а, б 2023). На ключевых объектах Ржевско-Вяземского плацдарма актуальны детальные популяционно-генетические исследования. Лишь в редких случаях возможно выявление этого феномена в результате анализа данных биогеографии, экологии и фитоценологии. В Тверской области на стратегических перевалочных пунктах путем полемохории могли возникнуть некоторые популяции *Allium angulosum* L., *Carex disticha* Huds., *C. hartmaniorum* Cajander, *Salvia pratensis* L., *Sanguisorba officinalis* L. (Нотов А., Нотов В., 2019; Нотов и др., 2022а, б, 2023).

2. «Депортация» сообществ. Примерами проявления этого феномена могут быть сложные многокомпонентные фитоценозы с полемохорами на КТ-1 (рис. 1). Несмотря на активную сукцессионную динамику растительности в окрестностях крупных перевалочных пунктов сообщества, сходные со средневропейскими ассоциациями, сохраняются уже более 80 лет (Нотов А., Нотов В., 2019; Решетникова и др., 2021; Нотов и др., 2022а, б, 2023). В ряде луговых фитоценозов на КТ-1 полно представлены диагностические виды класса *Molinio-*

*Arrhenatheretea* Tx. 1937 и ряда соподчиненных синтаксонов. В их числе порядок *Arrhenatheretalia elatioris*. Tüxen 1931, союзы *Arrhenatheretalia elatioris* Luquet 1926 и *Trisetum flavescens-Polygonum bistorta* Br.-Bl. et Tx. ex Marshall 1947. В общей сложности на этих двух территориях отмечено 148 диагностических видов указанных синтаксонов (Нотов и др., 2023). Из них 81 вид – для класса *Molinio-Arrhenatheretea*, 51 – для порядка *Arrhenatheretalia elatioris*, 55 – для союза *Arrhenatherion elatioris* и 35 – для союза *Trisetum flavescens-Polygonum bistorta*.

Аналогичные данные получены также на ключевых территориях Ржевского района. Успешность «ценологических инвазий» многократно «отчужденных» в виде суммарной продукции со всеми диаспорами среднеевропейских ассоциаций, «депортированных» в «аборигенные» фитоценозы, сопоставима с процессами натурализации.

3. *Многомерная биогеографическая гетерогенность.* Эта форма гетерогенности наиболее полно проявляется при реализации первых двух феноменов. Многомерность выражается в том, что во все типы биологических систем надорганизменного уровня могут включаться полемохорные компоненты. Благодаря воздействию полемохории на разнообразие биосистем популяционно-видового ранга и биоценозов происходит полемохорная трансформация растительности и флоры. Существенно возрастает гетерогенность биоты в связи с образованием чужеродных популяций и внутривидовых фракций видов, представленных во флоре региона. Кроме аборигенных и адвентивных популяций и видов во флоре появляются ещё полемохорные, а также элементы смешанного генезиса – аборигенно-полемохорные (Нотов и др., 2023). Встречаемость уникальных устойчивых фитоценозов, похожих на среднеевропейские сообщества, позволяет и в биоценологическом покрове находить «полемохорные» и «аборигенно-полемохорные» ассоциации. Обосновать полемохорность объекта достаточно сложно, и она крайне неоднозначно соотносится с чужеродным и аборигенным статусом видов и популяций (Решетникова и др., 2021; Нотов и др., 2023). Биогеографическая гетерогенность беллигеративных ландшафтов может увеличиваться в ходе сукцессионной динамики растительного покрова, дальнейшей антропогенной трансформации флоры. Детальный анализ КТ-1 и КТ-2 позволил смоделировать этапы формирования вторичных лесных сообществ с полемохорами на основе луговых и рудеральных, а также формы включения ценологически более активных полемохоров в болотные фитоценозы (Нотов и др., 2020; 2022а, б, 2023). Эти материалы важны для оценки послевоенной адвентизации флоры и сукцессионной динамики растительности, которые способствовали усилению гетерогенности биосистем.

Осмысление феноменов полемохории имеет фундаментальное значение (Нотов и др., 2024). Оно будет способствовать формированию

адекватного терминологического базиса биогеографии, теоретической экологии, популяционной биологии, фитоценологии.

Ключевые территории района Ржевской битвы – уникальные модели для системного изучения феноменов полемохории. Актуален детальный популяционный анализ сложных агрегатов микровидов, агамно-половых комплексов (Решетникова и др., 2021; Нотов и др., 2023, 2024). Большой интерес представляет выявление разнообразия представителей рода *Alchemilla* L., микровиды которого склонны к полемохорным заносам (Piirainen, Chkalov, 2018). Нами организовано также изучение всех основных компонентов биоты. Оно позволяет регулярно выявлять новые для Тверской области виды лишайников и лишенофильных грибов (Коткова и др., 2023, 2024; Kotkova et al., 2025). Дальнейшее изучение данных групп интересно не только для оценки уровня видового разнообразия биоты, но и с позиции выявления ее чужеродной фракции. Работ по адвентивным лишайникам и грибам еще очень мало (Essl, Lambdon, 2009; Osyczka, 2010). Исследуют в этом отношении, прежде всего, фитопатогенные грибы (Ширяев и др., 2024). Более того, лишайники и близкие к ним нелихенизированные грибы практически не изучали на объектах, связанных с войной (Gilbert, 2000; Wearn, Hudson, 2014). Пока не вполне ясна роль полемохорных заносов в их расселении (Цуриков, Нотов, 2025). На КТ-1 и КТ-2 в результате предварительного анализа уже обнаружено 11 видов лишенофильных грибов. Максимальное богатство выявлено на Мончаловском участке, имеющем самую большую площадь, сложную структуру ландшафтов и растительного покрова (Цуриков, Нотов, 2025; Kotkova et al., 2025).

**Заключение.** Таким образом, изучение особенностей структуры и динамики популяций, сформировавшихся в результате полемохории, можно рассматривать как важный фактор развития популяционной биологии и формирования нового направления инвазионной экологии.

Актуален анализ разных типов поливариантности в популяциях полемохоров, включая биоморфологическую, экологическую и способов репродукции. Необходимо детальное изучение внутрипопуляционного полиморфизма и гибридизации. Интересно специальное исследование комплексов из представителей рода *Primula*, выявление полемохорных внутрипопуляционных фракций и форм полиморфизма.

Отдельной междисциплинарной задачей может стать системный анализ феноменов полемохории. Он необходим для концептуального развития популяционной биологии, связан с теоретическими основами широкого спектра биологических и экологических дисциплин. Среди них биогеография, фитоценология, биоморфология, популяционная генетика, аут- и синэкология, охрана биоты и рациональное природопользование.

*Авторы выражают глубокую благодарность А.В. Халиманчуку (Военно-исторический поисковый центр «Память 29 армии»), руководителю поискового отряда «Звезда» В.В. Стрельникову за ценные консультации.*

### **Список литературы**

- Антонова Т.И., Арефьева М.А., Банаев Е.В.* и др. 2024. Лесные генетические ресурсы России: изучение, сохранение, использование, управление: Коллективная монография в 2-х книгах. Кн. 1. Пушкино. 546 с.
- Бигильдина Э.Р., Усманова А.Р., Сайфуллин И.Ю., Файрузов И.И.* 2021. Беллигеративные ландшафты: история вопроса, особенности формирования, проблемы использования // Астрахан. вестн. экол. образования. № 6(66). С. 30-40.
- Виноградова Ю.К.* 2024. Проблематика исследований инвазионной биологии растений в России и странах СНГ // Промышленная ботаника. Т. 24. № 1. С. 99-106.
- Животовский Л.А.* 2021. Генетика природных популяций. Йошкар-Ола. Вертикаль. 600 с.
- Животовский Л.А., Османова Г.О.* 2019. Популяционная биогеография растений. Йошкар-Ола: Вертикаль. 128 с.
- Животовский Л.А., Османова Г.О.* 2020. Экогеографические единицы и охрана внутривидового разнообразия // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 124-136.
- Жукова Л.А., Нотов А.А.* 2025. Полемохория и проблемы популяционной биологии // Экологические последствия войны: полемохоры в ландшафтах Восточной Европы: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 30-32.
- Злобин Ю.А.* 2009. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Унив. книга. 263 с.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А.* 2013. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Унив. книга. 439 с.
- Камелин Р.В.* 2009. Особенности видообразования у цветковых растений // Труды Зоологического института РАН. Т. 313. S1. С. 141-149.
- Кашин А.С., Богослов А.В., Крицкая Т.А., Шилова И.В., Кондратьева А.О., Пархоменко А.С.* 2024. Популяционный полиморфизм и особенности экологии представителей рода *Delphinium* L. в Европейской России. Саратов. 204 с.
- Королькова Е.О., Васильков Я.Е.* 2020. Биоклиматическое моделирование распространения западноевропейских видов сосудистых растений для установления их полемохорного происхождения на территории Средней России // Информ. технологии в исследовании биоразнообразия. М. С. 314-315.
- Коткова В.М., Афонина О.М., Алвердиева С.М.* и др. 2024. Новые находки водорослей, грибов, лишайников и мохообразных. 13 // Новости систематики низших растений. Т. 58-1. С. R1-R45.
- Коткова В.М., Чернядьева И.В., Давыдов Е.А.* и др. 2023. Новые находки водорослей, грибов, лишайников и мохообразных. 12 // Новости систематики низших растений. Т. 57-2. R1-R58.
- Майоров С.Р.* 2025. Растения-полемохоры в Центральной России: история, изученность и перспективы исследований // Экологические последствия войны: полемохоры в ландшафтах Восточной Европы. Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 43-45.
- Найденова Е.И., Оспищева Н.В.* 2015. Морфобиологические особенности вида *Colchicum autumnale* L. при интродукции на Юге Среднерусской возвышенности // Исследования в области естеств. наук. № 6(42). С. 30-34.
- Нотов А.А., Мейсурова А.Ф., Иванова С.А., Нотов В.А.* 2024. Полемохоры как

- триггерный объект в науке и образовании // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(76). С. 130-144.
- Нотов А.А., Нотов В.А. 2019. О полемохорных и аборигенных популяциях некоторых видов флоры Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(56). С. 84-102.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Андреева Е.А., Мидоренко Д.А. 2019. О распространении некоторых растений-полемохоров в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3(55). С. 161-175.
- 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 Погорело-Городищенской операции // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1(69). С. 250-275.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В., Мидоренко Д.А. 2020. *Cruciata laevipes* в экосистемах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3(59). С. 74-85.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Петухова Л.В., Мейсурова А.Ф., Зуева Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А. 2021. *Phyteuma nigrum* в экосистемах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2(62). С. 134-147.
- Нотов А.А., Петухова Л.В., Степанова Е.Н., Мейсурова А.Ф., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В. 2022в. Биоморфологические исследования как элемент комплексного анализа полемохоров Тверской области // Биоморфология растений: традиции и современность. Киров: Вятский гос. ун-т. С. 261-266.
- Огуреева Г.Н., Леонова Н.Б., Микляева И.М. и др. 2020. Биоразнообразие биомов России: равнинные биомы. М.: МГПУ. 623 с.
- Панасенко Н.Н. 2022. Роль инвазионных растений в современных процессах преобразования растительного покрова: дис. ... д-ра биол. наук. М. 390 с.
- Решетникова Н.М. 2020. Проблемы охраны растений, обитающих в Центральной России на восточной границе ареала // Флора и охрана генофонда. М: МГУ. С. 84-90.
- Решетникова Н.М., Нотов А.А., Майоров С.Р., Щербakov А.В. 2021. Великая Отечественная война как фактор флорогенеза: результаты поиска полемохоров в Центральной России // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 4. С. 297-317.
- Розенберг Г.С., Гелашвили Д.Б. 2013. 100 основных экологических проблем: взгляд из Великобритании // Биосфера. Т. 5. № 4. С. 374-383.
- 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. Ижевск. С. 182-185.
- Титовец А.В., Решетникова Н.М. 2022. Распространение чужеродных и

- инвазионных видов растений в границах особо охраняемых природных территорий на примере национального парка «Смоленское Поозерье» // Фитоинвазии: остановить, нельзя сдаваться. М.: МГУ. С. 229-235.
- Фадеева И.А. 2008. Возрастной состав и состояние ценопопуляций редкого для Средней России вида *Phyteum nigrum* F.W. Schmidt на территории Смоленской области // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: материалы междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию со дня рождения И.И. Спрыгина, 13–16 мая 2008 г. Ч. 1. Пенза: ПГПУ. С. 147-148.
- Фельбаба-Клушина Л.М. 1995. Биоэкология *Colchicum autumnale* L. и мониторинг состояния его популяций в Украинских Карпатах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ужгород. 25 с.
- Хорун Л.В. 2014. Проблемы инвазионной экологии растений в зарубежной научной литературе // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. № 3. С. 64-77.
- Цуриков А.Г. Нотов А.А. 2025. Лихенофильные грибы в экосистемах беллигеративных ландшафтов Ржевской битвы // Экологические последствия войны: полемохоры в ландшафтах Восточной Европы. Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 87-89.
- Чичагов В.П. 2014. Военные преобразования равнин Прикаспия во время Великой Отечественной войны // Астрахан. вестн. экол. образования. № 2(28). С. 16-24.
- Ширяев А.Г., Булгаков Т.С., Змитрович И.В. 2024. Чужеродная микобиота России: видовой состав и его многолетняя динамика // Промышленная ботаника. Т. 24. № 2. С. 196-200.
- Шнеер В.С., Пунина Е.О., Домашкина В.В., Родионов А.В. 2023. Криптогибриды у растений – подводная часть айсберга // Бот. журн. 2023. Т. 108. № 12. С. 1037-1052.
- Щербаков А.В. 2024. Стоит ли искать растения-полемохоры в Центральном Черноземье и, если да, то где? // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2024: Материалы межрегион. науч. конф. Курск. С. 146-149.
- Юрцев Б.А. 1987. Популяции растений как объект геоботаники, флористики, ботанической географии // Бот. журн. Т. 72. № 5. С. 581-588.
- Aavik Ts., Reitalu T., Kivastik M., Reinula I., Träger S., Uuemaa E., Barberis M., Biere A., Castro S., Cousins S.A.O., Csecserits A., Dariotis E., Fišer Ž., Grzejszczak G., Hui C.N., Hool K., Jacquemyn H., Julien M., Klisz M., Kmoch A. et al. 2025. A pan-european citizen science study shows population size, climate and land use are related to biased morph ratios in the heterostylous plant *Primula veris* // Journal of Ecology. Advance online publication. P. 1-19.
- Brys R, Jacquemyn H. 2009. Biological flora of the British Isles: *Primula veris* L. // J. Ecol. V. 97. P. 581-600.
- Brys, R., Jacquemyn, H. 2015. Disruption of the distylous syndrome in *Primula veris* // Annals of Botany. V. 115. P. 27-39.
- Christy R.M. 1897. *Primula elatior* in Britain: its distribution, peculiarities, hybrids, and allies // Journal of the Linnean Society (Botany). V. 33. P. 172-201.
- Deschepper, P., Brys, R., Fortuna, M. A., Jacquemyn, H. 2017. Analysis of spatial genetic variation reveals genetic divergence among populations of *Primula veris* associated to contrasting habitats // Scientific Reports. V. 7. 8847.

- Essl F., Lambdon P.W. 2009. Alien bryophytes and lichens of Europe // Handbook of alien species in Europe. Invading nature. Ch. 3. Dordrecht: Springer. P. 29-42.
- Gilbert O. 2000. The lichens of disused World War 2 airfields // Lichenologist. V. 32. № 6. P. 585-600.
- Jacquemyn H., Endels P., Brys R., et al. 2009. Biological Flora of the British Isles: *Primula vulgaris* Huds. (*P. acaulis* (L.) Hill) // J. Ecology. V. 97. №4. P. 812-833.
- Jung L.S., Eckstein R.L., Otte A., Donath T.W. 2012. Biological flora of Central Europe: *Colchicum autumnale* L. // Perspectives of Plant Ecology, Evolution and Systematics. V. 13. P. 227-244.
- Keller B., de Vos J.M., Schmidt-Lebuhn A.N., et al. 2016. Both morph- and species-dependent asymmetries affect reproductive barriers between heterostylous species // Ecology and Evolution. V. 6 (17). P. 6223-6244.
- Keller B., Ganz R., Mora-Carrera E., Nowak M.D., Theodoridis S., Koutroumpa K., Conti E. 2021. Asymmetries of reproductive isolation are reflected in directionalities of hybridization: integrative evidence on the complexity of species boundaries // New Phytologist. V. 229(3). P. 1795-1809.
- 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 // Соц.-экологические технологии. № 4. С. 414-425.
- Kotkova V.M., Afonina O.M., Belyakov E.A. et al. 2025. New cryptogamic records. 15 // Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii. T. 59-1. R1-R26.
- Längner R., Saukel J. 1993. Systematics of *Primula veris* (Primulaceae) // Pl. Syst. Evol. V. 188. P. 31-55.
- Mowat A.B. 1961. An investigation of mixed populations of *Primula veris* and *P. vulgaris* // Transact. Bot. Soc. Edinburgh. V. 39 (2). P. 206-211.
- Oszczyka P. 2010. Alien lichens unintentionally transported to the «Arctowski» station (South Shetlands, Antarctica) // Polar Biology. V. 33. № 8. P. 1067-1073.
- Piirainen M., Chkalov A. 2018. *Alchemilla parcipila* Juz. and *A. stellaris* Juz. as polemochores in Finland – the first records outside Russia – and the correct identity of *A. polemochora* S.E. Fröhner // Memo. Soc. Fauna Flora Fenn. V. 94. P. 67-77.
- Schmidt-Lebuhn A.N., de Vos J.M., Keller B., Conti E. 2012. Phylogenetic analysis of *Primula* section *Primula* reveals rampant non-monophyly among morphologically distinct species // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 65 (1). P. 23-34.
- Taylor K., Woodell S.R.J. 2008. Biological Flora of the British Isles: *Primula elatior* (L.) Hill // Journal of Ecology. V. 96(5). P. 1098-1116.
- Tendal K., Ørgaard M., Larsen B., Pedersen C. 2018. Recurrent hybridisation events between *Primula vulgaris*, *P. veris* and *P. elatior* (Primulaceae, Ericales) challenge the species boundaries: using molecular markers to re-evaluate morphological identifications // Nordic Journal of Botany. V. 36 (9).
- Tokhtar V.K., Kurskoy A.Y., Vinogradova Y.K., Notov A.A., Danilova E.S. 2021. Main directions of the study of plant invasions in Russia // Environmental and Socio-Economic Studies. V. 9. № 4. P. 45-56.
- Triest L., Van Rossum F. 2025. When recreational infrastructure contributes to endangered species conservation: genetic evaluation of translocated *Primula vulgaris* (Primulaceae) populations in a golf course area // An. Bot. mcaf066.
- Valentine D.H. 1952. Studies in British Primulas. III. Hybridization between *Primula elatior* (L.) Hill and *P. veris* L. // The New Phytologist. V. 50. № 3. P. 383-399.

- Vinogradova Y.K., Tokhtar V.K., Notov A.A., Mayorov S.R., Danilova E.S. 2021. Plant invasion research in Russia: basic projects and scientific fields // *Plants*. V. 10. № 7. Art. 1477.
- Wearn J., Hudson J. 2014. Lichens and war graves – from Kew's archives to the modern day // *British Lichen Society Bulletin*. V. 114. P. 23-26.
- Wheeler B.R., Hutchings M.J. 2002. *Phyteuma spicatum* L. // *J. Ecology*. V. 90. № 3. P. 581-591.

## POPULATION ASPECTS OF POLEMOCHORE HETEROGENIZATION OF BIOSYSTEMS

A.A. Notov<sup>1</sup>, L.A. Zhukova<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Tver State University, Tver

<sup>2</sup>Mari State University, Yoshkar-Ola

The study of polemochores is of great interest for population biology. A large-scale invasion of Central European plants into Eastern Europe contributed to the heterogenization of biosystems at all levels. A comprehensive analysis of the polyvariance of polemochore ontogeny in the secondary habitat is very interesting. The hybridization of polemochores with native species deserves special attention. The study of model cenopopulations of *Primula* species in the areas of Rzhev Battle is also relevant.

**Keywords:** *polemochores, biological invasions, belligerative landscapes, cenopopulations, population biology, Battle of Rzhev, Great Patriotic War, Tver region.*

### *Об авторах:*

НОТОВ Александр Александрович – доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33; e-mail: anotov@mail.ru.

ЖУКОВА Людмила Алексеевна – Заслуженный деятель науки Российской Федерации, доктор биологических наук, почетный профессор ФГБОУ ВО «Марийский государственный университет», 424002, г. Йошкар-Ола, ул. Осипенко, д. 60; e-mail: pinus9@mail.ru.

Нотов А.А. Популяционные аспекты полемохорной гетерогенизации биосистем / А.А. Нотов, Л.А. Жукова // *Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология*. 2025. № 4(80). С. 168–186.

Дата поступления рукописи в редакцию: 02.09.25

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25

УДК 581.527.7 (470.331)

DOI: 10.26456/vtbio439

## **РАСТЕНИЯ-ПОЛЕМОХОРЫ В ОЗЕЛЕНЕНИИ НАСЕЛЕННЫХ ПУНКТОВ (НА ПРИМЕРЕ ОЛЕНИНСКОГО РАЙОНА ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ)**

**Л.В. Зуева**

Тверской государственной университет, Тверь

Описаны результаты изучения распространения растений-полемохоров по территории Оленинского района Тверской области и их использования в озеленении. Рассмотрена общая характеристика примулы высокой; приведены примеры использования примулы высокой в озеленении, а так же ее ухода из культуры и повторного расселения по природным фитоценозам при запустении населенных пунктов.

**Ключевые слова:** *растения полемохоры, инвазионные виды, инвазионный вид, Ржевско-Вяземский плацдарм, Тверская область, Оленинский район, примула высокая, озеленение.*

**Введение.** Великая Отечественная война оказала существенное воздействие на природные комплексы и ландшафты Центральной России. Особый интерес в этом отношении представляет Тверская (в годы войны Калининская) область. Именно на её территории располагались стратегические участки Ржевско-Вяземского плацдарма, включающего Ржевский, Зубцовский, Погорельский, Оленинский и Молодотудский районы (Герасимова, 2005; Нотов и др., 2022б). Длительная оккупация, высокая концентрация немецких войск, интенсивные перемещения техники и строительство новых дорог привели к массовому заносу семян чужеродных растений (Нотов и др., 2022б). Некоторые полемохоры сохранились до настоящего времени и оказывают заметное влияние на динамику структуры фитоценозов (Нотов и др., 2020, 2022а, б, 2023). В настоящее время актуально изучение инвазионного потенциала этих видов и выяснение способов их дальнейшего распространения. В этой связи особенный интерес представляет изучение вариантов практического использования населением растений-полемохоров и возможности их вторичного распространения из культуры и удержания в природных фитоценозах

© Зуева Л.В., 2025



Рис. 1. Фитоценозы с *Primula elatior* на территории Оленинского района:  
А, Б, В – участки усадебного парка в д. Бобровка, 7.05.2021 г.; Г, Д, Е, Ж, З – дальнейшее распространение на заброшенных участках в д. Козинка, 20.04.2025 г. (фото Л.В. Зуевой)

**Методика.** Исследования проведены в 2022–2025 гг. на территории Оленинского района Тверской области. Изучено распространение примулы высокой в некоторых населенных пунктах района, которые в период Великой отечественной войны подвергались длительной оккупации, а также в населенных пунктах, где примула была использована населением в озеленении. В таких населенных пунктах выявлены сообщества, где примула и ее гибридные формы продолжают вторичное расселение.

**Результаты и обсуждение.** В настоящее время известно около 30 видов растений, местонахождения которых можно связать с полемохорными заносами. Среди них 18 видов, которые активно натурализуются в местах основных боевых действий и в районах массовой дислокации немецких войск (Нотов и др., 2022а, б, 2023). На территории Оленинского района Тверской области наиболее активно в период продолжительной оккупации немецкими захватчиками использовались села Татеево, Молодой Туд, Холмец, поселок Мирный, деревни Бобровка, Махерово, Козино, Никитино, Рогово, Алферово, Артеменки, Глазки, Долгиновка, Каменцы, Лошаки, Махерово, Никулино, Овчинки, Привалье, Ревоты, Сальники, Ступенка, Тарасово, Толстиково, Упыри, Шеколово, Бобровка, Тереховка и др. В Бобровке сохранился усадебный парк середины XIX в., через который проходила дорога к районному центру Молодой Туд (Нотов и др., 2020, 2021а, 2022б). Рядом с ней располагались заселенные оккупантами дома и здание школы, в котором размещался немецкий госпиталь. По всей деревне активно распространилась *Primula elatior* (L.) Hill, а вдоль дороги вместе с другими полемохорами растет *Carex brizoides* L. (рис. 1). Около станции Мостовая в месте пересечения стратегических транспортных путей был важный перевалочный пункт (Нотов и др., 2021б, 2022б).

В настоящее время на территории Оленинского района в качестве полемохоров отмечены *Carex brizoides*, *Festuca nigrescens* Lam., *Heraclium sphondylium* L., *Meum athamanticum* Jacq., *Pimpinella major* (L.) Huds., *Primula elatior*, *Ptarmica vulgaris* Hill. После окончания Великой Отечественной войны жители районов, территории которых соответствовали ключевым участкам Ржевско-Вяземского плацдарма, стали использовать как декоративные растения красивоцветущие полемохоры (например, примулу высокую, безвременник осенний) для благоустройства своих участков, высаживать их на погостах и т. д. Наибольшую активность на территории Оленинского района проявляет *Primula elatior* (Зуева и др., 2025) (рис. 1). *Primula elatior* травянистое или полувечнозеленое многолетнее растение, достигающее 30 см в высоту и 25 см в ширину, с розеткой листьев 5–15 см длиной и 2–6 см

шириной. Культивируется как садовое растение. Предпочитает защищённое место на полном солнце с влажной почвой.



Рис. 2. А, Б – совместные посадки *Primula elatior* и сортовых примул на территории Оленинского района, 19.04.2025;  
В, Г – вторичное распространение *Primula elatior* и ее гибридных форм на придомовых участках в д. Козинка, 19.04.2025 г. (фото Л.В. Зуевой)

Весной образует светло-жёлтые цветки, в гроздьях по 10–30 штук вместе на одном стебле высотой 10–30 см, каждый цветок шириной 9–15 мм. Произрастает в бедных питательными веществами и богатых кальцием влажных лесах и лугах по всей Европе. Это декоративная культура, обладающая лечебными свойствами. Расцветает одной из самых первых в сезоне. Над пышной розеткой листьев появляются бело-жёлтые цветки. Низкорослый многолетник выпускает на высоту около 20 см опушенные, светло-зелёные, травянистые стебли. На вершине они разветвляются на несколько цветоножек, образуя пышные соцветия зонтичного типа. В настоящее время *P. elatior* широко культивируется на территории Оленинского района в садах, высаживается на погостах. Её используют для озеленения приусадебных участков и придомовых территорий, территорий школ и детских садов в качестве почвопокровного растения, как элемент альпийских горок и рокариев, в качестве бордюрных посадок и миксбордеров, для обрамления береговой зоны (Орлов и др., 2022, Орлов и др., 2023). Это растение применяется в озеленении для создания ярких цветочных акцентов в тенистых садах. Кроме того, *P. elatior* обладает лекарственными свойствами и является прекрасным весенним медоносом.

Довольно часто примулу высокую используют в декоративных композициях вместе с примулой Юлии и другими сортовыми формами примул. Это приводит к переопылению растений и получению гибридных форм. В настоящее время на приусадебных участках Оленинского района выявлены разные гибридные формы примулы высокой с другими видами примул (рис. 2). Подобные гибридные формы сочетают в себе декоративность сортовых растений и выносливость примулы высокой, способны так же вторично расселяться по территории (рис. 2). Следует отметить, что гибридные формы обладают меньшей устойчивостью и способностью удерживаться в природных сообществах.

В озеленении примула высокая привлекает своей декоративностью, выносливостью и быстрым размножением. Однако при снижении контроля численности может быстро размножаться, вытесняет другие декоративные растения. В заброшенных деревнях Оленинского района и при зарастании придомовых участков, происходит вторичное расселение примулы высокой и ее гибридных форм в различные типы фитоценозов по территории (Зуева и др., 2025) (рис. 1). Примула высокая быстро внедряется в луговые и лесные сообщества, парки, выдерживает конкуренцию со многими видами природной флоры (Нотов и др., 2022а). В жилых населённых пунктах примула уходит из культуры и расселяется на территориях сенокосов,

по обочинам дорог, вдоль заборов и в придорожных рудеральных сообществах. В заброшенных деревнях она вначале разрастается на месте бывших приусадебных участков, а потом на неиспользуемых луговых сообществах и в молодых березняках, в которых она успешно выдерживает конкуренцию.

**Заключение.** Некоторые широко расселившиеся полемохоры представляют определенный интерес как декоративные, лекарственные и медоносные растения. Целесообразно продолжение исследований по оценке возможностей их применения, а также дальнейшего распространения и расселения в природных фитоценозах.

### **Список литературы**

- Герасимова С.А. 2005. Первая Ржевско-Сычевская наступательная операция 1942 года: Новый взгляд // Ржевская битва 1941–1943 гг.: [электронный ресурс]. URL: <http://rshew-42.narod.ru/1rso.html> (дата обращения: 26.02.2025).
- Зуева Л.В. 2025. Использование растений-полемохоров в озеленении (на примере Оленинского района Тверской области) // Экологические последствия войны: полемохоры в ландшафтах Восточной Европы: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне, 20–22 марта 2025. Тверь. С. 33-36.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В. 2021а. Новые дополнения к флоре Тверской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 126. Вып. 6. С. 29-31
- 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., Иванова С.А., Зуева Л.В., 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.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В., Мидоренко Д.А. 2020. Экология и фитоценология *Primula elatior* в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2(58). С. 94-104
- Нотов А.А., Нотов В.А., Петухова Л.В., Зуева Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А. 2021б. *Meum athamanticum* в экосистемах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(64). С. 92–104.
- Нотов А.А., Нотов В.А., 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
- Орлов В.В., Зуева Л.В. 2023. Проект создания альпийской горки // Материалы XXI научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов: Сборник статей конференции, Тверь, 20 апреля 2023 года. Тверь: Твер. гос. ун-т. С. 48-49.

Орлов В.В., Лялина Д.П., Петроченко А.С., Зуева Л.В., Андреева Е.А. 2022. Растения природной флоры в ландшафтном дизайне на примере Тверской области // Научное сообщество студентов XXI столетия. Естественные науки: сб. ст. по материалам СХVIII студ. междунар. науч.-практ. конф. Новосибирск. Т. 11 (114). С. 4-8.

**POLEMOCHORIC PLANTS  
IN URBAN AND RURAL LANDSCAPING:  
A CASE STUDY FROM OLENINSKY DISTRICT, TVER REGION**

**L.V. Zueva**

Tver State University, Tver

This paper presents findings on the distribution of polemochoric plant species within the Oleninsky District of Tver Region, with a focus on their role in landscaping practices. Special attention is given to *Primula elatior* (cowslip), a species historically associated with polemochory in the region, particularly linked to the Rzhev–Vyazma bridgehead of World War II. The study outlines the general biological and ecological characteristics of *P. elatior* and provides examples of its intentional use in ornamental horticulture and public green spaces. Notably, the paper documents cases in which *P. elatior*, after being cultivated in gardens, has escaped from cultivation following the abandonment of settlements and subsequently re-established itself in natural or semi-natural phytocenoses. This process illustrates a secondary naturalization pathway facilitated by human land-use dynamics. The findings highlight the complex interplay between historical anthropogenic disturbance, horticultural practices, and post-settlement ecological succession in shaping contemporary flora.

**Keywords:** *polemochoric plants, invasive species, Primula elatior, Rzhev–Vyazma bridgehead, Tver Region, Oleninsky District, landscaping, escape from cultivation.*

*Об авторе*

ЗУЕВА Людмила Викторовна – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: zuevabio2012@yandex.ru.

Зуева Л.В. Растения-полемохоры в озеленении населенных пунктов (на примере Оленинского района Тверской области) / Л.В. Зуева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 4(80). С. 187–193.

Дата поступления рукописи в редакцию: 03.10.25

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25

УДК 581.9 (470.12)

DOI: 10.26456/vtbio440

## ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *CORNUS SUECICA* (CORNACEAE) В ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ\*

Д.А. Филиппов<sup>1,2</sup>, Ю.А. Бобров<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок

<sup>2</sup> Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург

<sup>3</sup> Сыктывкарский государственный университет имени Питирима Сорокина,  
Сыктывкар

*Cornus suecica* L. (Cornaceae) – реликтовый гипоарктический вид, крайне редкий на территории Вологодской области. Известен в регионе из единственного пункта в Вытегорском районе на облесённых берегах малого озера. В области вид ведёт себя как корневищный полукустарничек с прямостоячими побегами и связан с еловыми и елово-мелколиственными черничными и чернично-сфагновыми лесами, предпочитая тенистые местообитания с плодородными почвами. Дёрн шведский включён в региональную Красную книгу с категориями статусов редкости, уязвимости и приоритета природоохранных мер – 1/КР/1. Известная популяция *C. suecica* малочисленна и находится вне границ особо охраняемых природных территорий, поэтому первоочередной и основной мерой по сохранению вида служит организация комплексного (ландшафтного) или ботанического регионального заказника «Сарожский».

**Ключевые слова:** дёрн шведский, *Cornus suecica*, редкие виды, жизненные формы, экологический ареал, Красная книга, Вологодская область.

**Введение.** *Cornus suecica* L. или дёрн шведский<sup>1</sup> – гипоарктический вид, разорванно-циркумполярного распространения (Миняев, 1969). Вид распространён в виде нескольких дизъюнкций на севере Европейской России, в Скандинавии, Атлантической Европе, Дальнем Востоке и в Северной Америке; в европейской части России отмечается в тундровой зоне, лесотундре, подзонах северной и реже средней тайги (Пояркова, 1951; Vall, 1968; Мартыненко, 1977; Taylor, 1999; Цвелёв, 2004). На южной границе ареала вид становится редким,

---

\* Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации № 124032100076-2 (ИБВВ РАН) и № 123112700111-4 (БС УрО РАН).

<sup>1</sup> Название рода с финно-угорских языков буквально означает «лошадиная брусника» (Бродский, 2017), видовой эпитет связан с названием страны, где вид был описан.

встречается в виде небольших и изолированных популяций, поэтому по праву входит в число охраняемых в соответствующих российских регионах (Красная..., 2017, 2018; Постановление..., 2024).

В Вологодской области вид находится в отрыве от основного ареала, на южной его границе. Дёрен шведский в регионе был обнаружен лишь в конце XX века, а о его находке мало что известно до сих пор, поэтому задача настоящей статьи заключается в обобщении имеющихся данных о распространении, биоморфологических и эколого-ценотических особенностях *S. suecica* на территории Вологодской области. Данная работа является логическим продолжением серии публикаций, посвящённых исчезающим видам растений области (Филиппов, 2008; Чхобадзе, Филиппов, 2013; Филиппов и др., 2016; Бобров и др., 2023; Филиппов, Бобров, 2023).

**Методика.** Материалом для работы послужили результаты полевых исследований, выполненных в 2005–2020 гг. на северо-западе Вологодской области. Маршрутным и маршрутно-ключевым методами было изучено южное и юго-восточное побережье Онежского озера и примыкающие к нему ландшафты (песчаные дюны, болота разных типов, леса, малые озёра, реки), Андомская возвышенность, а также р. Андома и р. Вытегра с прилегающими к ней участками. Полевые работы включали гербаризацию высших растений, составление флористических и геоботанических описаний, фотофиксацию растений и ландшафтов. Для редких видов фиксировали координаты, описывали ближайшее окружение. Изучение биологии и экологии собственно *S. suecica* проводили в 2014 г. в Вытегорском районе Вологодской области. Для сравнительного анализа использованы наблюдения за видом в Мурманской области (в 2012 г.), Карелии (в 2015 и 2017 гг.), Коми (в 2012–2024 гг.). Собранные материалы переданы на хранение в Гербарий Болотной исследовательской группы Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (акроним MIRE) и частично в гербарий Вологодского государственного университета (VO). Дополнительно были проанализированы гербарные коллекции по этому виду, хранящиеся в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН (LE) и Санкт-Петербургском государственном университете (LECB).

Жизненные формы растений охарактеризованы по гербарным образцам собственных сборов и фондов перечисленных выше гербариев, с привлечением авторских фотоматериалов. Описание биоморф выполнено по методике и в соответствии с классификацией И.Г. Серебрякова (1962, 1964) с учётом последующих дополнений (прежде всего (Мазуренко, Хохряков, 1977)). Экологический ареал построен на основании обработки пяти геоботанических описаний, выполненных на пробных площадях в 1 м<sup>2</sup>. Требования растений к

среде описаны по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983) с последующими уточнениями и дополнениями (Жукова и др., 2010). Толерантность и валентность вида охарактеризованы по методике Л.А. Жуковой (Жукова, 2004; Жукова и др., 2010).

Номенклатура приводится согласно «Catalogue of Life» (Bánki et al., 2024).

**Результаты и обсуждение.** *Cornus suecica* L., 1753, Sp. Pl., 1: 118. – *Arctocrania suecica* (L.) Nakai, 1909, Bot. Mag., Tokyo, 23(266): 39. – *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Asch. & Graebn., 1898, Fl. Nordostdeut. Flachl., 539; Орлова, 1997, Опр. высш. раст. Вол. обл., 101. – *Cornella suecica* (L.) Rydb., 1906, Bull. Torrey Bot. Club, 33(3): 147. – *Eukrania suecica* Raf., 1838, Alsogr. Amer., 59. – *E. suecica* (L.) Merr., 1949, Ind. Rafin., 184. – *Swida suecica* (L.) Holub, 1967, Folia Geobot. Phytotax., 2: 427. – *Cornus biramis* Stokes, 1812, Bot. Mat. Med., 1: 221. – *C. borealis* S. Krasch., 1761, Fl. Ingr., 24. – *C. herbacea* L., 1754, Fl. Angl., 11. – *Chloranthus integrifolius* Schult. fil. ex Miq., 1867, Ann. Mus. Bot. Lugduno-Batavi, 3: 130. – Дёрен шведский (кизилек шведский, кизил шведский).

**Распространение.** На территории Вологодской области *C. suecica* был впервые обнаружен и собран в июне 1990 г. В.А. Михайловой (Бубыревой) на влажных берегах оз. Большое Сарожского, близ пос. Озеро (Вытегорский район; квадрат Атласа флоры Европы (Uotila et al., 2003) – 37VCH3) (гербарий в ЛЕСВ). Впервые для флоры области был приведён (без детализации находки) в 1997 г. Н.И. Орловой (1997, с. 101) под названием *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Asch. & Graebn. Повторно в данном месте вид был зафиксирован спустя почти четверть века после первой находки (Philippov et al., 2022): «0.8 км северо-восточнее пос. Озеро, северо-восточный берег оз. Большое Сарожское, ельник черничный, 22.VI.2014, Д.А. Филиппов, А.Б. Чхобадзе» (гербарий в MIRE и VO). В данном месте было обнаружено несколько «пятен» площадью от 3 до 12 м<sup>2</sup> (61°18'05" с.ш., 37°01'41" в.д.; 61°18'06" с.ш., 37°01'44" в.д.; 61°18'07" с.ш., 37°01'47" в.д.; 61°18'06" с.ш., 37°01'48" в.д.; 61°18'04" с.ш., 37°01'48" в.д.). Исследования на других участках Андомской возвышенности не позволили обнаружить данное растение (Чхобадзе и др., 2014), поэтому локалитет на берегах оз. Большое Сарожское продолжает оставаться единственным известным местом произрастания *C. suecica* в Вологодской области.

Это местонахождение следует считать одним из наиболее южных в Европейской России. В Архангельской области южная граница распространения проходит по линии д. Малошуйка (берег Онежской губы) – г. Емецк – р. Пинега южнее с. Карпогоры – низовья р. Мезень (Шмидт, 2005, с. 132); в Карелии – по линии г. Сортавала – д.

Колатсельга – г. Медвежьегорск – оз. Водлозеро, но отмечается очень редко и южнее, например, д. Ладва (Кравченко, 2007, с. 184). В Ленинградской области встречается почти исключительно на островах и побережье Финского залива, а единственное оторванное от основного скопления местонахождение зафиксировано в 15 км северо-западнее д. Гришино (Подпорожский район) (Сорокина и др., 2019, с. 185-186). Наиболее южные локалитеты *C. suecica* в континентальной части Карелии, Ленинградской и Вологодской областей относятся к бассейну стока Балтийского моря и находятся между 61°13' и 61°22' с.ш. Вероятно, определённая возможность существования данных реликтовых популяций вида, с ярко выраженным приокеаническим типом ареала (Миняев, 1969), связана с особенностями этих территорий, расположенных в относительной близости от крупных озёр (Ладожского и Онежского) (около 30–70 км).

**Биоморфология.** Взрослое растение *C. suecica* в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии имеет две части: 1) побеговая – первичная, является производной апикального полюса зародыша; 2) корневая – вторична, представляет собой комплекс ветвящихся до 3–4 порядка придаточных (стеблеродных) узловых корней. Побеговая система многолетняя и создаёт основу растения, корни образуются на погружённых в почву метамерах побегов на следующий год после формирования последних (но не ранее их погружения в почву), существуют не менее 3–5 лет, после чего отмирают.

Основным структурным элементом побеговой системы растения является надземный монокарпический побег – удлинённый (иногда в базальной части есть метамеры с укороченными междоузлиями) вегетативно-генеративный олиственный, в большинстве случаев ортотропный, существенно реже – анизотропный, с клиноапогеотропным или плагиотропным фрагментом в основании. Он несёт на себе несколько формаций сидячих листьев: чешуевидные катафиллы в основании, листья срединной формации с более или менее развитой зелёной листовой пластинкой на большей части побега, выполняющие функции лепестков парабрактеи с белой листовой пластинкой и чешуевидные брактеи на верхушке – в составе терминального закрытого зонтиковидного соцветия. Большая часть пазушных почек остаётся спящими; в рост регулярно трогаются только 1–2 почки метамеров с катафиллами, формирующие побеги продолжения, и иногда почки самых верхних метамеров с листьями срединной формации, дающие побеги обогащения, всегда имеющие незаконченный цикл развития. Таким образом, на побеге выделяются зоны ветвления (см. ниже), торможения и верхушечного соцветия, а

также факультативная зона обогащения.

Надземный монокарпический побег начинает своё развитие в конце весны или в начале лета из почки на надземной части резиды материнского побега и все внепочечные стадии проходит до осени за один цикл роста (то есть, является однолетним элементарным), а затем отмирает с дистального конца до уровня метамеров с катафиллами. Эта часть побега одревесневает и в качестве резиды входит в состав многолетней побеговой системы, а её пазушные почки на следующий год дают начало новым элементарным побегам. Таким образом, большая часть побега является эфемерной и только 1–2 базальных метамера дополняют скелетную часть растения. Эти метамеры могут погрузиться в почву или мохово-лишайниковый ярус, причём скорость погружения зависит от скорости роста субстрата вверх.

Отдельные парциальные кусты соединены между собой вторичным корневищем, представляющим собой систему резидовподземно-надземных побегов. Они имеют значительную плагиотропную часть, сменяющуюся на верхушке клиноапогеотропной и ортотропной. На верхушке такого побега, по-видимому, располагается соцветие, что позволяет считать весь побег вегетативно-генеративным монокарпическим, однако, среди изученных нами экземпляров такого образца не оказалось; при этом сходные побеги есть среди других видов близких родов этого семейства. Весь побег является, как минимум, двулетним (изотропная базальная часть образует один прирост, анизотропная верхушечная – другой), а наиболее вероятно – многолетним, но отсутствие достоверных маркёров годичных приростов не позволяют нам это утверждать однозначно.

Описываемый вариант подземно-надземного побега удлинённый олиственный, при этом на большей части его почвенного фрагмента находятся катафиллы; по мере развития она полностью одревесневает. Пазушные почки почвенной части побега в большинстве своём остаются спящими; в рост закономерно и регулярно трогается только почка на верхушке плагиотропного фрагмента, у места смены направления нарастания. Новый побег (редко больше) трогается в рост не ранее отмирания верхушки материнского и является побегом продолжения симподия; помимо этого, в рост может тронуться и любая из спящих почек, формируя при этом обычно ортотропный подземно-надземный побег. После плодоношения отмирает надземная часть, по-видимому, до уровня внепочечных метамеров с катафиллами. Таким образом, в структуре подобных побегов выделяются нижняя зона торможения, зона возобновления (дающая побеги повторения), средняя зона торможения, зона ветвления (где почки развиваются в надземные побеги), верхняя зона торможения и верхушечное соцветие; вероятно и

присутствие до последней зоны обогащения.

Другой тип подземно-надземного побега, как было сказано выше, развивается из спящих почек побегов предыдущего типа. По сути, отличается он только слабее выраженной почвенной частью и её ортотропным (у большинства) ростом, а также цикличностью – он обычно однолетний элементарный, реже – двулетний дициклический. Как и другой тип подземно-надземного побега, он одревесневает до уровня внепочвенных метамеров с катафиллами и отмирает после плодоношения с дистального конца. Структурно-функциональное зонирование включает нижнюю зону торможения, зону ветвления, верхнюю зону торможения и верхушечное соцветие; зона обогащения нами не наблюдалась, но возможна.

Таким образом, целостное растение – это совокупность систем подземно-надземных побегов (парциальных кустов), объединённых вторичным гипогегенным корневищем с акросимподиальным нарастанием и рассеянным ветвлением. Интересно, что внутри парциальных кустов нарастание базисимподиальное, и в результате чаще формируется дихазий, чем монохазий, а если присутствует ветвление, то оно акротонное. Учитывая, что у древесных родственников анализируемого вида нарастание базисимподиальное, его изменение, вероятно, следует рассматривать как приспособление к активному вегетативному расселению в условиях бедных питательными веществами экотопов; однако, это требует дальнейших специальных исследований.

Очевидно, что биоморфа *C. suecica* является пограничным вариантом между полудревесными растениями и многолетними поликарпическими травами. Отнесение его нами к первым основано, в первую очередь, на двух признаках: наличии одревеснения надземных частей побегов (одревеснение корневища маркёром быть не может) и формировании корней в следующий и более поздние годы от образования метамера. Кроме того, побеги растения можно соотнести с типичными побегами кустарников: подземно-надземные побеги с плагиотропной частью – это побеги формирования, другой тип подземно-надземных побегов – побеги дополнения, надземные побеги – типичные побеги ветвления; парциальные кусты при такой трактовке совпадают с системами побега формирования и, отчасти, побега дополнения, что, в общем, соответствует таковому у кустарничков. Таким образом, жизненная форма вида в условиях Вологодской области – корневищный полукустарничек с прямостоячими побегами; при этом севернее нами наблюдались случаи, когда ввиду брио- и геофилии растение не имело надземных одревесневших частей, из-за чего его следует считать многолетней травой с одревесневающим корневищем.

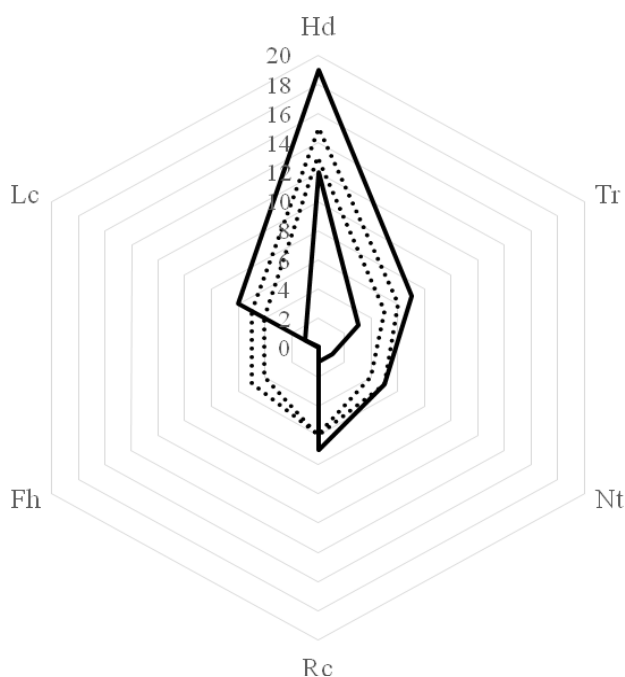
Эколого-ценотическая характеристика. Местонахождения вида. В Вологодской области связаны с еловыми и елово-мелколиственными черничными и чернично-сфагновыми лесами, расположенными на берегах малого оз. Большое Сарожское. В местах, где *C. suecica* имеет проективное покрытие от 25% и более, ближайшее окружение дёрена шведского формируют 36 видов высших растений, причём на отдельных пробных площадках встречается от 9 до 20 видов (в среднем – 14) (табл.).

Таблица  
Состав сообществ с участием *Cornus suecica* в Вологодской области

Виды	Пробная площадка				
	№1	№2	№3	№4	№5
Сосудистые растения					
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	j	.	.	j	.
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drejer	.	.	.	.	+
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	+	.	.	+	.
<i>Cornus suecica</i> L.	+	+	+	+	+
<i>Comarum palustre</i> L.	.	+	.	+	.
<i>Convallaria majalis</i> L.	+	+	.	.	+
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soó	+	.	.	.	.
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	.	.	.	+	.
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	+	.	+	+	.
<i>Galium palustre</i> L.	.	.	.	+	.
<i>Juncus filiformis</i> L.	.	.	+	+	.
<i>Lysimachia europaea</i> (L.) U. Manns & Anderb.	+	.	.	.	.
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	.	.	.	+	.
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	+	.	.	+	.
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.	+	.	.	.	+
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	.	.	+	+	.
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	.	.	.	.	+
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	.	+	.	.	.
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	j	j	.	j	j
<i>Populus tremula</i> L.	j	.	.	.	.
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	.	.	+	+	.
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	.	.	.	+	+
<i>Solidago virgaurea</i> L.	+	.	.	.	.
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	j	j	.	j	.
<i>Thysselinum palustre</i> (L.) Hoffm.	.	.	+	+	.
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	+	+	+	+	+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	+	.	+	.	+
<i>Viola palustris</i> L.	.	+	.	+	.
Листостебельные мхи					
<i>Dicranum majus</i> Turner	.	.	.	.	+
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.	.	.	.	.	+

Виды	Пробная площадка				
	№1	№2	№3	№4	№5
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	.	.	.	.	+
<i>Hylocomiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Ochyra & Stebel	.	.	.	.	+
<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt.	.	.	.	.	+
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	.	.	+	.	.
<i>Sphagnum centrale</i> С.Е.О. Jensen	.	.	.	+	.
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow	+	+	+	+	.
<i>Sphagnum russowii</i> Warnst.	.	.	.	.	+
Итого видов сосудистых растений	15	8	8	18	9
Итого видов листостебельных мхов	1	1	2	2	6
Итого видов высших растений	16	9	10	20	15

Примечание. Присутствие вида отмечено знаком "+" (плюс); всходы древесных растений – j.



Р и с . 1 . Экологический ареал *Cornus suecica* в изученных местообитаниях Вологодской области.

Сплошная линия – потенциальная экологическая валентность вида, пунктирная линия – реализованная в условиях Вологодской области экологическая валентность вида. Внутренние линии – минимальные значения, внешние – максимальные. Шкалы: Hd – влажность почвы; Tr – засоленность и богатство почвы минеральными солями; Nt – богатство почвы азотом; Rc – реакция почвенного раствора; Fh – переменность увлажнения почвы; Lc – освещённость экотопа. Данные по потенциальной валентности по Fh отсутствуют

В качестве сопутствующих видов выступают преимущественно типичные лесные виды, характерные для подзоны средней тайги. Единственным константным видом в ценозах *C. suecica* оказался

*Vaccinium myrtillus*, который относится к таковым и в других частях ареала (Taylor, 1999; Кучеров и др., 2023).

Вид, согласно экологическим шкалам (Цыганов, 1983), мезобионтен по отношению к совокупности основных факторов среды (0.46) и макроклимату (0.47), но гемистенобионтен к микроклимату (0.45) и, в частности, почвенным условиям (0.40) (рис. 1). Он гемистеновалентен к общей температуре климата (0.35) и встречается в районах с климатом от субарктического до суббореального; по отношению к другим факторам макроклимата его валентность шире: континентальность климата может быть от океанической до субконтинентальной (0.60), влажность от субгумидной до гипергумидной (0.47), зимы от довольно суровых до мягких (0.47). Из факторов микроклимата вид гемистеновалентен (0.35) к влажности почвы (она может быть от переходной к влажно-лесолуговой до болотной), стеновалентен (0.26) к богатству минеральными солями (почвы должны быть незасолёнными, от бедных до довольно богатых) и гемистеновалентен (0.45) к её обеспеченности азотом (может расти как на почвах безазотных, так и бедных азотом); толерантность к другим факторам микроклимата выше: почвы должны быть кислые с широкой вариабельностью рН от 3.5 до 6.5 (0.54), а сами экотопы могут располагаться как на открытой местности, так и в светлых лесах (0.67).

Реализованная экологическая валентность вида в условиях Вологодской области низка (наивысший показатель индекса толерантности для микроклимата составляет 0.22) и существенно уже потенциальной (рис.): среди факторов микроклимата эффективность освоения экологического пространства вида конкретными популяциями не превышает 40%, а по отношению к реакции почвенного раствора достигает минимума в 14%. Вид встречается на участках с почвами от влажно- до сыро-лесолуговых со слабым переменным увлажнением, незасолённых, небогатых минеральными солями и бедных азотом с реакцией почвенного раствора около 5.5; сами экотопы соответствуют по освещённости светлым лесам. Сравнение потенциальной и реализованной экологической валентности показывает, что в области вид растёт на наиболее плодородных и наименее влажных почвах из всех возможных для него, тяготея при этом к более тенистым местам.

Вопросы охраны. В Европейской России *S. suecica* включён в Красные книги трёх регионов: Вологодская область (Постановление..., 2024), Ленинградская область (Красная..., 2017), Санкт-Петербург (2018). Собственно, в Вологодской области вид впервые был предложен к охране во время подготовки второй редакции региональной Красной книги (Суслова и др., 2013). В 2015 г. он был включён в новый список охраняемых в области видов с категориями природоохранных статусов

1/CR (Постановление..., 2015), в 2022 г. – 1/CR/I (Постановление..., 2022). В настоящее время (Постановление..., 2024) вид имеет самые высокие категории статусов редкости – 1 (находящиеся под угрозой быстрого исчезновения или уже исчезающие на территории региона), угрозы исчезновения – КР (находящиеся под критической угрозой исчезновения), приоритета природоохранных мер – I (незамедлительное принятие системных мер по сохранению вида).

Известная в Вологодской области популяция *C. suecica* малочисленная, единичная и поэтому особенно уязвима. Лимитирующими факторами для этого вида являются его узкая экологическая амплитуда, изменение и уничтожение биотопов в результате хозяйственного освоения лесных участков вблизи берегов малых озёр (в особенности рубка леса) и пожаров, а также повышенная рекреационная нагрузка (выгапывание, сбор в букеты).

Популяция дёрена шведского находится вне действующих в области особо охраняемых природных территорий. Формально, обнаруженные локальные популяции *C. suecica*, попадают в границы водоохранной зоны (согласно, пункта 6 статьи 65 «Водного кодекса Российской Федерации» (2006) её установленная ширина для малых озёр равна 50 м). Однако риск потери одной из самых южных популяций крайне велик, ведь в относительной близости (вдоль северо-западного берега, почти на всём протяжении озера – более 1 км) расположен пос. Озеро, а в данной части Вытегорского района активно ведутся рубки леса (во время наших полевых изысканий непосредственно вблизи этого населённого пункта имелись следы свежих рубок).

К необходимым мерам охраны дёрена шведского относятся контроль и мониторинг состояния выявленной в области популяции, целенаправленный поиск новых мест его произрастания, проведение дальнейших исследований экологии *C. suecica*, запрет рубок в местах произрастания вида, а также организация особо охраняемой природной территории (ООПТ) в форме природного заказника регионального значения «Сарожский» (комплексный (ландшафтный) или ботанический профиль) с целью сохранения прибрежных лесов оз. Большое Сарожское как местообитания уникального для Вологодской области реликтового гипоарктического растения дёрена шведского. Помимо *C. suecica*, на побережье данного малого озера отмечены и другие охраняемые и редкие в регионе виды, в том числе *Neottia cordata* (L.) Rich., *Convallaria majalis*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Daphne mezereum* L., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Rubus arcticus* L., поэтому планируемая ООПТ имеет и природоохранную ценность, и неповторимость.

**Заключение.** В результате обобщения материалов по биологии и экологии редкого и реликтового в Вологодской области вида – *Cornis suecica* (Cognaseae) – были сделаны следующие основные выводы.

1. Вид зарегистрирован только в северо-западной части Вологодской области. Единственная известная популяция находится на облесённом берегу малого озера в Вытегорском районе (квадрат сеточного картирования флоры Европы 37VCH3). В регионе *C. suecica* находится в отрыве от основного ареала, на южных его границах.

2. Жизненная форма *C. suecica* по системе И.Г. Серебрякова – корневищный полукустарничек с прямостоячими побегами.

3. В регионе основными биотопами вида служат еловые и елово-мелколиственные черничные и чернично-сфагновые леса. *C. suecica* проявляет себя как мезобионт, с некоторой тенденцией к гемистенобионтности в части микроклимата и, в частности, почвенных условий. В природных условиях Вологодской области дёрн шведский слабо реализует свои потенциальные экологические возможности. Лимитирующими факторами среды, по-видимому, следует считать богатство почвы минеральными солями (предпочитает среднеобеспеченные субстраты) и её влажность (выбирает относительно хорошо увлажнённые экотопы).

4. Вид включён в региональную Красную книгу с категориями статусов редкости, уязвимости и приоритета природоохранных мер – 1/КР/1. Известная популяция малочисленна, находится вне границ ООПТ и поэтому особенно уязвима. Рекомендуется контроль и мониторинг за её состоянием, целенаправленный поиск новых популяций, а в качестве основной меры по сохранению дёрна шведского в регионе необходимы запрет рубок в местах его произрастания и организация комплексного (ландшафтного) или ботанического регионального заказника «Сарожский».

*Авторы благодарят В.А. Бубыреву (СПбГУ) за помощь в работе с гербарием ЛЕСВ и ценное обсуждение результатов экспедиции 1990 г., а также А.Б. Чхобадзе (ВоГУ), М. Савельеву, М. Савину, Н. Филичеву за помощь в полевых работах в 2014 г.*

#### **Список литературы**

Бобров Ю.А., Левашов А.Н., Жукова Н.Н., Филиппов Д.А. 2023. Эколого-биологические особенности *Scorzonera glabra* (Asteraceae) в Вологодской области // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. №4(72). С. 94-110. DOI: 10.26456/vtbio335

Бродский И.В. 2017. Финно-угорские названия растений, содержащие зоосемизмы со значением 'лошадь' (на лексическом материале финно-

- пермских языков) // Вестн. КГУ им. Некрасова. Т. 23, №1. С. 152-158.
- Водный кодекс* Российской Федерации. 2006. (от 03.06.2006 N 74-ФЗ (ред. от 08.08.2024) (с изм. и доп., вступ. в силу с 01.03.2025)).
- Жукова Л.А.* 2004. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 1. М.: Наука. С. 256-270.
- Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В., Гаврилова М.Н., Полянская Т.А.* 2010. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола: МарГУ. 368 с.
- Красная книга* Ленинградской области: Объекты растительного мира. 2017. СПб.: ИПФ «Марафон». 840 с.
- Красная книга* Санкт-Петербурга. 2018. СПб.: Дитон. 568 с.
- Кучеров И.Б., Зверев А.А., Чиненко С.В.* 2023. Ценоотические позиции гипоарктических видов растений в сообществах таежной зоны Европейской России // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 61. С. 45-87. DOI: 10.17223/19988591/61/3.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П.* 1977. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука. 160 с.
- Мартыненко В.А.* 1977. Сем. 75. Cornaceae Link – Кизилывые // Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 4. Л. С. 28-29.
- Миняев Н.А.* 1969. Гипоарктические (аркто-бореальные) элементы во флоре северо-запада европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Вып. 2. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. С. 34-46.
- Орлова Н.И.* 1997. Определитель высших растений Вологодской области. Вологда: Русь. 262 с.
- Постановление* Правительства Вологодской области №125 от 24.02.2015 «Об утверждении перечня (списка) редких и исчезающих видов (внутривидовых таксонов) растений и грибов, занесённых в Красную книгу Вологодской области». URL: <http://docs.cntd.ru/document/424039139>.
- Постановление* Правительства Вологодской области №942 от 25.07.2022 «Об утверждении перечней редких и исчезающих видов (внутривидовых таксонов) растений, грибов и животных, занесённых в Красную книгу Вологодской области, перечней видов (внутривидовых таксонов) растений, грибов и животных, нуждающихся в научном мониторинге на территории Вологодской области, и о внесении изменений в постановление Правительства области от 29 марта 2004 года № 320 и признании утратившими силу некоторых постановлений Правительства области». URL: <https://docs.cntd.ru/document/406178599>.
- Постановление* Правительства Вологодской области №316 от 14.03.2024 «О внесении изменений в некоторые постановления Правительства области». URL: <https://docs.cntd.ru/document/407159333>.
- Пояркова А.И.* 1951. Сем. СХХ. Кизилывые – Cornaceae Link. // Флора СССР. Т. XVII. М., Л.: Изд-во АН СССР. С. 315-348.
- Серебряков И.Г.* 1962. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк. 378 с.
- Серебряков И.Г.* 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение //

- Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Наука. С. 146-205.
- Сорокина И.А., Конечная Г.Ю., Леострин А.В. 2019. Дополнительные сведения о распространении охраняемых и редких видов растений на территории Ленинградской области // Вестник ТвГУ. Сер.: Биология и экология. №2(54). С. 182-194. DOI: 10.26456/vtbio82.
- Суслова Т.А., Чхобадзе А.Б., Филиппов Д.А., Ширяева О.С., Левашиов А.Н. 2013. Второе издание Красной книги Вологодской области: изменения в списках охраняемых и требующих биологического контроля видов растений и грибов // Фиторазнообразие Вост. Европы. Т. 7, № 3. С. 93-104. DOI: 10.24411/2072-8816-2013-10022.
- Филиппов Д.А. 2008. О находке *Juncus stygius* L. на северо-западе Вологодской области // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 1. С. 84-85.
- Филиппов Д.А., Бобров Ю.А. 2023. *Carex buxbaumii* Wahlenb. (Cyperaceae) в Вологодской области // Полевой журн. биолога. Т. 5, №1. С. 5-21. DOI: 10.52575/2712-9047-2023-5-1-5-21
- Филиппов Д.А., Бобров Ю.А., Чхобадзе А.Б., Левашиов А.Н. 2016. *Lobelia dortmanna* (Lobeliaceae) в Вологодской области // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 1. С. 84-99. DOI: 10.21638/spbu03.2016.106.
- Цвелёв Н.Н. 2004. Сем. 117. Cornaceae Dumort. – Кизилковые // Флора Восточной Европы. Т. 11. М., СПб.: Тов-во науч. изд. КМК. С. 299-309.
- Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука. 197 с.
- Чхобадзе А.Б., Филиппов Д.А. 2013. *Lycopodiella inundata* и *Selaginella selaginoides* в Вологодской области // Бот. журн. Т. 98, № 4. С. 515-532. DOI: 10.1134/S1234567813040101.
- Чхобадзе А.Б., Филиппов Д.А., Левашиов А.Н. 2014. Сосудистые растения вологодской части Андомской возвышенности // Фиторазнообразие Вост. Европы. Т. 8, №1. С. 20-42. DOI: 10.24411/2072-8816-2014-10002.
- Шмидт В.М. 2005. Флора Архангельской области. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та. 345 с.
- Ball P.W. 1968. *Cornus* L. // Flora Europaea. Vol. 2. Rosaceae to Umbelliferae. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 313-314.
- Bánki O., Roskov Y., Döring M. et al. 2024. Catalogue of Life (Annual Checklist 2024). Catalogue of Life. Amsterdam, Netherlands. DOI: 10.48580/dg9ld.
- Philippov D.A., Ivicheva K.N., Makarenkova N.N., Filonenko I.V., Komarova A.S. 2022. Biodiversity of macrophyte communities and associated aquatic organisms in lakes of the Vologda Region (North-Western Russia) // Biodiversity Data Journal. V. 10. e77626. DOI: 10.3897/BDJ.10.e77626.
- Taylor K. 1999. *Cornus suecica* L. (*Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Ascherson & Graebner) // Journal of Ecology. V. 87. P. 1068-1077. DOI: 10.1046/j.1365-2745.1999.00415.x.
- Uotila P., Kurtto A., Junikka L. 2003. New face of Atlas Florae Europaeae // Boccone. V. 16. № 2. P. 1107-1111.

## **ECOLOGICAL AND BIOLOGICAL FEATURES OF *CORNUS SUECICA* (CORNACEAE) IN THE VOLOGDA REGION, RUSSIA**

**D.A. Philippov<sup>1,2</sup>, Yu.A. Bobrov<sup>3</sup>**

<sup>1</sup>Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok

<sup>2</sup>Botanical Garden of the Ural Branch of the RAS, Yekaterinburg

<sup>3</sup>Syktvyvkar State University named after Pitirim Sorokin, Syktvyvkar

*Cornus suecica* L. (Cornaceae), a relic hypoarctic plant species, is extremely rare in the Vologda Region, European Russia. It is known in the region from a single point in the Vytegorsky district on the forested shores of a small lake. In the Vologda Region, the species behaves as a rhizomatous subshrub with erect shoots and is associated with spruce and spruce-small-leaved blueberry and blueberry-sphagnum forests, preferring shady habitats with fertile soils. Lapland cornel is listed in the Red Data Book of the Vologda Region with 1/CR/I categories of rarity, vulnerability, and priority of conservation measures. The cenopopulation of *C. suecica* is small and is located outside the boundaries of specially protected natural areas, so the primary and main measure for the conservation of the species is the organization of a landscape or botanical regional reserve (zakaznik) «Sarozhskiy».

**Keywords:** *Lapland cornel, Cornus suecica, rare species, growth form, ecological range, Red Data Book, Vologda Region.*

*Об авторах:*

ФИЛИППОВ Дмитрий Андреевич – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, д. 109; старший научный сотрудник, ФГБУН Ботанический сад УрО РАН, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, д. 202а, e-mail: philippov\_d@mail.ru.

БОБРОВ Юрий Александрович – доцент, кандидат биологических наук, заведующий кафедрой, ФГБОУ ВО «Сыктывкарский государственный университет имени Питирима Сорокина», 167001, Сыктывкар, Октябрьский пр-т, д. 55, e-mail: mail@dokkalfar.ru.

Филиппов Д.А. Эколого-биологические особенности *Cornus suecica* (Cornaceae) в Вологодской области / Д.А. Филиппов, Ю.А. Бобров // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 4(80). С. 194–207.

Дата поступления рукописи в редакцию: 14.03.25

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25

УДК 615.322

DOI: 10.26456/vtbio441

## **НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ДУРМАНА ИНДЕЙСКОГО (*DATURA INOXIA* MILL.)**

**С.А. Курочкин, Д.И. Игнатьев**

Тверской государственной университет, Тверь

В статье рассмотрены особенности произрастания семян Дурмана индийского и некоторые особенности его биологии. Отмечено, что в тепличных условиях, несмотря на действие стимуляторов роста, наблюдается медленное развитие, что предположительно связано с дикой природой растения. На открытых участках, где почва ничем не обрабатывалась, растение более интенсивно зацветало и образовывались «коробочки» с новыми семенами.

**Ключевые слова:** *Дурман индийский, стимуляторы роста, вегетационный период, тепличные условия, открытый грунт.*

**Введение.** Пасленовые – одно из важнейших семейств мировой флоры насчитывает около 90 родов и не менее 290 видов. Распространены Пасленовые довольно широко, но наибольшая концентрация видов отмечена для Центральной и Южной Америки, Австралии. Семейство Пасленовых иногда называют парадоксальным, т.к. оно включает в себя как съедобные растения, так и декоративные цветочные растения, а также лианы.

В соответствии с классификацией И.Г. Серебрякова (1964) изученные виды относятся к трем типам жизненных форм: кустарники, поликарпические травы и монокарпические травы. Среди трав выделены однолетники, двулетники и многолетники (короткокорневищные, длиннокорневищные, стержнекорневые, корнеотпрысковые, клубнекорневищные). Наиболее многочисленны короткокорневищные многолетники

Одной из предпосылок введения в культуру иноземных видов лекарственных растений является изучение ритмов сезонного роста и развития, так как они отражают степень относительной приспособленности интродуцентов к новым условиям среды. При интегральной оценке результатов фенологических наблюдений растения объединяют в группы по особенностям начала и окончания вегетации, срокам цветения и т.д. На протяжении фаз развития растений большое влияние оказывают погодные условия. Особое внимание уделяется изучению термического режима как фактора развития растений, при этом выявляются растения со сходными

сроками цветения, сопоставляются сроки зацветания растений с накоплением суммы эффективных температур (Смирнова, 1997; Муравьева, 1997).

Цель исследования – изучить влияние экологических условий на рост и развитие Дурмана индейского.

**Методика.** Семена исследуемого растения перед посадкой вымачивались в стимуляторах роста разного происхождения. В качестве стимуляторов применялись следующие препараты: Эпин-экстра и Рэгги, ВРК (Шевелуха, Блиновский, 1997).

Подготовка семян к посадке происходила по следующей схеме:

1) Семена были разделены на три группы (контроль – 1 группа и опыт – 2 и 3 группы).

2) Две опытные группы были замочены в стимуляторах роста: первая в Эпин-экстра, вторая – в Рэгги, ВРК, третья – контрольная группа, замачивалась в воде.

3) Семена высаживались в землю.

4) По мере высыхания земли добавлялась вода.

5) По мере прорастания семян, растение пикировалось. В середине мая одна группа растений была пересажена на дачный участок земли (открытый), другая группа на закрытый (в теплицу), тем самым создавая различные экологические условия для роста растений.

6) После происходило наблюдение, измерение и фиксация получившихся растений (размеров и интенсивности роста) (Воронина, Чернышева, 1997).

Замеры всех частей растений, произрастающих в разных экологических условиях, осуществлялись через равный промежуток времени в конце каждого из трехлетних месяцев.

**Результаты и обсуждение.** Клетки эпидермиса коробочек многоугольные с многочисленными волосками. Волоски головчатые двух типов: на многолетней ножке с одноклеточной головкой, на короткой одноклеточной ножке с крупной многоклеточной головкой. На эпидермисе остатков чашечки встречаются головчатые волоски и простые многоклеточные ветвистые волоски. В клетках паренхимы встречаются клетки-мешки с кристаллическим песком.

На поперечном срезе через центральную часть семени видны семенная кожура и эндосперм. Ближе к брюшному шву расположен корешок, а к спинному — семядоли. Наружный эпидермис кожуры семени имеет утолщения линзовидной формы на боковых стенках клеток. Под эпидермисом видны несколько слоев паренхимных клеток округлой формы с межклетниками. Внутренний эпидермис представлен одним рядом слегка вытянутых мелких клеток (рис. 1).

При рассмотрении листа с поверхности видны клетки

эпидермиса: на верхней стороне - со слегка извилистыми стенками, на нижней – с более извилистыми. Устьица с обеих сторон листа, на нижней стороне их больше, окружены 3–4 околоустьичными клетками, из которых одна значительно меньше других. Волоски двух типов: простые и головчатые. Простые волоски крупные из 2 (реже 5) клеток с тонкими стенками и грубобородавчатой поверхностью, расположены главным образом по жилкам и по краю листа. Головчатые волоски более мелкие, с многоклеточной (реже одноклеточной) округлой или обратнойцевидной головкой на короткой, слегка изогнутой одноклеточной ножке. У молодых листьев головчатых волосков значительно больше, чем у старых.

Одной из экспериментальных частей работы являлось наблюдение за развитием и ростом растения, находящегося в разных экологических условиях (тепличные условия и открытый участок) с момента посадки семян до момента превращения растения во взрослую плодоносящую особь.

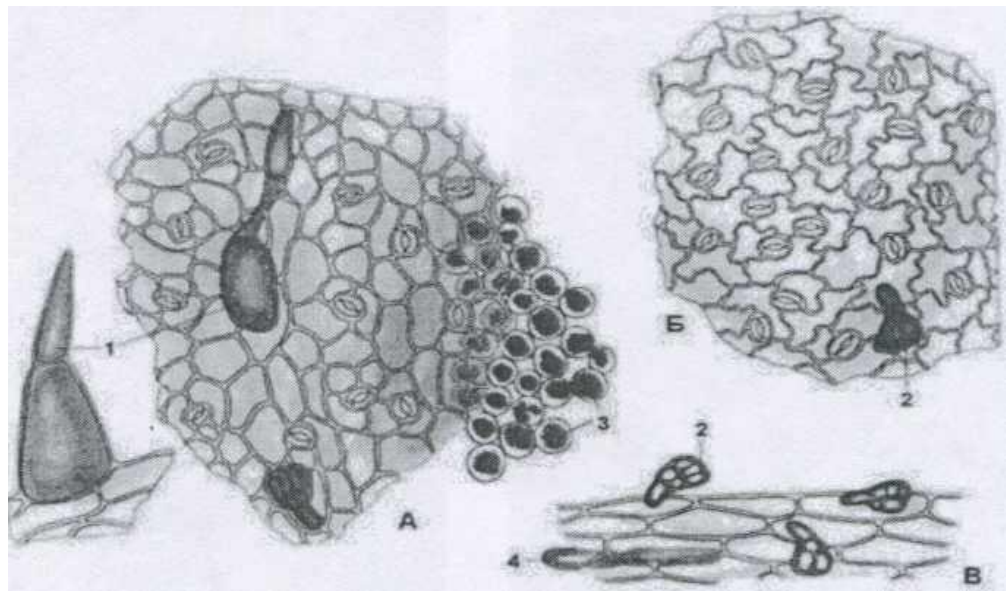


Рис. 1. Микроскопия листа дурмана:

- А – эпидермис верхней стороны; Б – эпидермис нижней стороны;  
В – эпидермис над жилкой: 1 – простые волоски; 2 – головчатые волоски;  
3 – друзы кальция оксалата;  
4 – клетки с кристаллическим песком кальция оксалата

В связи с этим производились замеры всех частей растений через равный промежуток времени в конце каждого из трех летних месяцев (рис. 2).

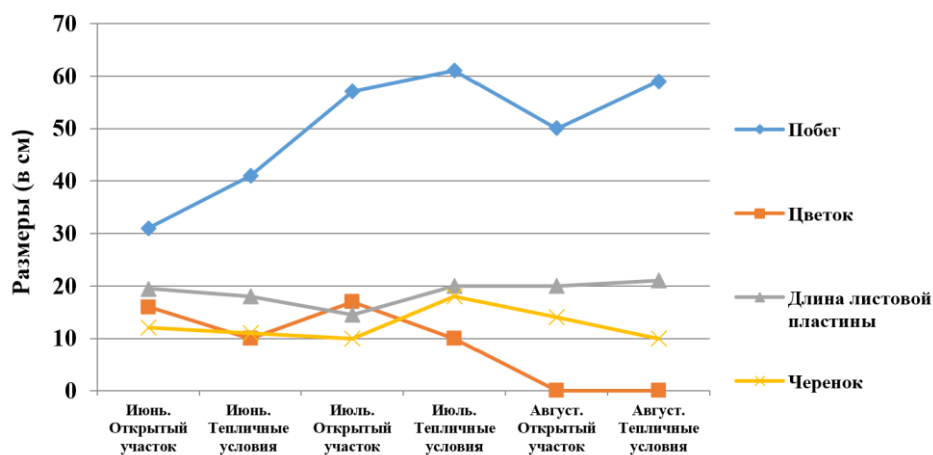


Рис. 1. Динамика роста различных частей растения

В тепличных условиях была произведена корневая подкормка растения органическим удобрением (коровяк), также были осуществлены внекорневые подкормки энергеном. Наиболее интенсивный рост в начальный период времени наблюдался у растения, произрастающего на открытом участке. Это связано с дикой природой Дурмана индийского, не воспринимающего тепличные условия.

В процессе роста у растения измерялись такие части, как: побег, цветок, черенок, длина и ширина листовой пластины. В начале летнего периода можно наблюдать интенсивный рост побеговой части Дурмана – данный рост происходил за счет вымачивания семян в стимуляторе роста Эпин-экстра.

Интенсивность роста семян изменялась по мере воздействия стимуляторов роста, а также в процессе ухода: регулярного полива, создание «парникового эффекта», наличие достаточного освещения.

Одно из способов размножения Дурмана индийского – стволовыми черенками, которые должны быть полувызревшими. Их заготовку проводят в весеннее либо летнее время:

Для этого берется продезинфицированный очень острый инструмент и отделяется несколько черенков, которые в длину должны достигать около 10 сантиметров. Нужно обратить внимание на то, что у черенка должно быть не меньше 2 либо 3 междоузлий.

Затем обрываются у черенков все листья, расположенные внизу, благодаря этому значительно сократиться потеря влаги черенком. Нижний срез у отрезка должен быть обязательно косым, для этого срезать черенок следует под острым углом.

Обрабатывается нижняя часть черенка средством, стимулирующим рост корней. Высадить их в почвосмесь на укоренение.

После того как у черенка сформируется система корней, у него начнется рост новых побегов и листьев.

Посев ведется весной сухими семенами, в междурядье по 70 см. Растение вегетирует и цветет до осенних заморозков. Заморозки ниже 2–3°C губительны для всходов и взрослых растений. От всходов до созревания первых плодов проходит 110–130 дней. В связи с тем, что содержание скополамина резко снижается по мере созревания плодов, уборку производят в начале созревания (пожелтения) их на ветвях первого порядка. Убранные плоды обмолачивают или измельчают и разделяют на 2 фракции: семена и измельченные коробочки, которые затем высушивают. Цветет в июле-октябре, плодоносит с августа. В пределах вида дурмана индийского выделены 4 морфологические формы:

- 1) обыкновенная форма (*if. vulgaris*) с выходом скополамина свыше 7 кг/га;
- 2) мелкоплодная форма (*if. microcarpa*) с выходом скополамина 5,75 кг/га;
- 3) мощная форма (*if. robusta*) с выходом скополамина 6,28 кг/га;
- 4) длинноножковая форма (*if. longipediculata*) с выходом скополамина 6,44 кг/га.

Наиболее ценной в практическом отношении является обыкновенная форма – *Datura innoxia* Mill. *vulgaris*, имеющая при созревании нераскрывающиеся коробочки и самый высокий выход скополамина.

Другие виды дурмана:

- 1) дурман метелевидный, отличается от дурмана индийского более мелкими листьями и коробочками, более крупными цветами. Растет в Южной Америке, Мексике, на юго-западе США. По урожаю и содержанию скополамина уступает дурману индийскому;
- 2) дурман метелевидный, имеет много разновидностей, отличающихся окраской и махровостью цветов. Наиболее часто встречается фиолетово- и белоцветковая разновидности. Отличается позднеспелостью. По урожаю плодов уступает индийскому дурману, но с более высоким содержанием скополамина;
- 3) дурман древовидный – дерево высотой 1–3 м с очень крупными поникающими цветами. Родина - Перуанские Анды. Из-за высокой декоративности цветов культивируется во многих тропических и субтропических странах. В России в открытом грунте не зимует даже в районе влажных субтропиков Закавказья. Как источник скополамина практического интереса не представляет (Муравьева, 1997).

**Заключение.** В тепличных условиях, несмотря на действие стимуляторов роста, растение росло и развивалось в целом медленно,

что связано с дикой природой растения. На открытом участке, где почва ничем не обрабатывалась, растение более интенсивно зацвело и образовывались «коробочки» с новыми семенами. Таким образом, можно сказать, что дурман индейский произрастает как однолетник и проходит такие стадии, как: латентный период, виргинильный период (проростки, ювенильное и имматурное возрастные состояния) и генеративный период.

### **Список литературы**

- Балаклай Г.Т.* 2003. Соя: Экология, агротехника, переработка. Серия «Подворье». Ростов-на-Дону: Феникс. 160 с.
- Блинкова А.А.* 2016. Экологические особенности семейства Паслёновые: автореф. ... канд. биол. наук. М. 15 с.
- Вакуленко В.В., Шаповал О.А.* 2000. Новые регуляторы роста в сельскохозяйственном производстве // Научное обеспечение и совершенствование методологии агрохимического обслуживания земледелия России: сб. ст. М. С. 71–89.
- Воронина Л.П., Чернышева Т.В.* 1997. Научное обоснование применение эпина // Картофель и овощи. № 3. С. 20.
- Муравьева Д.А.* 1997. Тропические и субтропические лекарственные растения. М.: Медицина. 384 с.
- Смирнова З.И.* 1997. Применение регуляторов роста для ранней выгонки тюльпанов // Интродукция и приёмы культуры цветочно-декоративных растений. М.: Наука. 168 с.
- Шевелуха В.С., Блиновский Н.К.* 1990. Состояние и перспективы исследований и применения фиторегуляторов в растениеводстве. М.: Агропромиздат. С. 6-35.

### **SOME FEATURES OF BIOLOGY *DATURA INOXIA* MILL.**

**S.A. Kurochkin, D.I. Ignatev**  
Tver State University, Tver

The paper examines the germination characteristics and certain aspects of the biology of *Datura innoxia* Mill. (Indian thorn apple). It was observed that under greenhouse conditions, despite the application of growth stimulants, the plant exhibited slow development, likely due to its wild, undomesticated nature. In contrast, when grown in unamended open-field soil, the species flowered more vigorously and produced mature seed capsules containing viable seeds.

**Keywords:** *Datura innoxia*, growth stimulants, growing season, greenhouse conditions, open ground.

*Об авторах:*

КУРОЧКИН Сергей Алексеевич – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Kurochkin.SA@tversu.ru.

ИГНАТЬЕВ Данила Игоревич – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Ignatev.DI@tversu.ru.

Курочкин С.А. Некоторые особенности биологии дурмана индийского (*Datura innoxia* Mill.) / С.А. Курочкин // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 4(80). С. 208–214.

Дата поступления рукописи в редакцию: 21.09.25

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25

## МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

УДК 635.21:631.531.01:631.828

DOI: 10.26456/vtbio442

### **ВЛИЯНИЕ САПРОПЕЛЯ НА РАЗВИТИЕ ОРИГИНАЛЬНОГО СЕМЕННОГО КАРТОФЕЛЯ**

**Н.В. Лебедева<sup>1,2</sup>, Е.А. Подолян<sup>1</sup>, Д.И. Игнатьев<sup>1,3</sup>**

<sup>1</sup>ФИЦ «Почвенный институт им. В.В. Докучаева», Москва

<sup>2</sup>Великолукская государственная сельскохозяйственная академия,  
Великие Луки

<sup>3</sup>Тверской государственной университет, Тверь

В работе представлены результаты полевого опыта в питомнике оригинального материала картофеля (клонов первого полевого поколения) по изучению влияния удобрения на основе сапропеля ArganiQ (до 80 % органического вещества, в том числе до 22% гумуса) производства ЗАО «Сапропелевые месторождения». Изучаемые дозы удобрения – 5 и 15 т/га. Опытные сорта картофеля – Весна белая, Чародей, Ломоносовский. При дозе 15 т/га повышалась средняя масса клубней картофеля при возделывании клубней первого полевого поколения относительно контрольного варианта опыта на 32, 22, 23 % соответственно. У сортов Ломоносовский и Весна белая в вариантах с применением сапропеля высота растений картофеля выше, относительно контроля. У сорта Чародей – наоборот наблюдалось замедление роста на удобренных делянках.

**Ключевые слова:** семеноводство картофеля, сорта отечественной селекции, сапропель.

**Введение.** Картофель - культура требовательная к обеспечению питательными веществами. Для формирования высоких урожаев клубней важно присутствие достаточного количества элементов питания в нужном для растений картофеля количестве. Формирование запланированного урожая обычно лимитируется тем химическим соединением, которое находится в почве меньше необходимой концентрации, то есть питание должно быть сбалансировано по элементам питания. При производстве семенного картофеля важно применять сбалансированные дозы удобрений, чтобы не повредить качеству производимого материала. Внесение сапропеля в посадках товарного картофеля весьма частое явление, пр и этом дозы колеблются от 15 до 40 т/га. Лучший эффект достигается при внесении сапропеля

под предшественник (Шитикова, 2011). Сапропель является доступным и недорогим органическим удобрением, что обуславливает его распространенность на территории Нечерноземной зоны РФ. По результатам исследований, удобрения на основе сапропеля оказывает благоприятное влияние на плодородие почвы, за счет чего повышается урожайность сельскохозяйственных культур (Андреева, 2022; Днепровская и др., 2024). Кроме того, на рынке существуют коммерческие продукты на основе сапропеля, в частности ArganiQ производства ЗАО «Сапропелевые месторождения».

Цель настоящего исследования – изучить возможность применения удобрения на основе сапропеля ArganiQ в семеноводстве картофеля.

**Материалы и методы.** Изучение влияния сапропеля на рост, развитие и продуктивность растений картофеля проводилось в питомнике оригинального материала – клонов первого полевого поколения. Опытное поле располагалось в п. Майкино, Великолукского района Псковской области на базе ФГБОУ ВО «Великолукская ГСХА» и находилось на волнистой равнине Ловатской низменности. Участок полевого опыта характеризуется выровненностью рельефа и однородностью почвенного покрова. Почва – дерново-подзолистая супесчаная, сформированная на моренном песке.

Применяемое в опыте удобрение на основе сапропеля ArganiQ содержит до 80 % органического вещества, в том числе до 20% гумуса, ионы серебра.

Опытные сорта картофеля – Весна белая, Чародей, Ломоносовский.

Схема опыта включала в себя следующие варианты:

1. Контроль без внесения удобрения.
2. ArganiQ в дозе 5 т/га.
3. ArganiQ в дозе 15 т/га.

Схема посадки клубней 70х35 см, площадь делянок - 12,5 м<sup>2</sup>, повторность 3-х кратная, расположение делянок - рендомизированное. Биометрические измерения и учет урожая проводили в соответствии с методикой исследований по культуре картофеля (1967).

**Результаты и обсуждение.** Для формирования большего количества клубней необходимо сформировать хорошую вегетативную массу. Данные по влиянию удобрения на основе сапропеля представлены в таблице 1.

Таблица 1

Линейный рост растений картофеля, см

Сорт	Варианты опыта	Фазы развития растений		
		всходов	бутонизации	цветения
Чародей	Контроль	6,0	43,2	66,0
	ArganiQ,5 т/га	5,5	46,5	57,8
	ArganiQ,15 т/га	5,7	47,5	62,0
Ломоносовский	Контроль	6,1	48,9	65,7
	ArganiQ,5 т/га	6,5	51,5	68,7
	ArganiQ,15 т/га	6,7	52,5	69,0
Весна белая	Контроль	5,4	45,3	62,3
	ArganiQ,5 т/га	6,1	47,2	64,2
	ArganiQ,15 т/га	6,4	47,4	65,0

Исходя из полученных результатов, можно отметить, что у сортов Ломоносовский и Весна белая в вариантах с применением сапропеля высота растений картофеля выше, относительно контроля. У сорта Чародей – наоборот наблюдалось замедление роста на удобренных делянках. Вместе с тем отчетливой разницы в высоте растений картофеля в вариантах с дозами 5 и 15 т/га не наблюдалось.

Влияние удобренного фона положительно сказались на формировании клубней картофеля опытных сортов (табл. 2). Во всех вариантах с применением сапропеля количество клубней крупной и средней фракции увеличивалось. Так, растения картофеля сорта Чародей формируют 5,2–3,8 штук клубней на растение, при внесении удобрения 5 т/га и 5,4–4,8 штук клубней на растение, при внесении удобрения 15 т/га; сорт Ломоносовский – 4,8–3,1 штук клубней на растение, при внесении удобрения 15 т/га; растения сорта Весна белая – 5,8–3,4 штук клубней при аналогичном внесении.

Средняя масса клубней с куста как следствие была выше в вариантах опыта с внесением удобрения на основе сапропеля. Наибольшее значение данного показателя получены у растений сорта Чародей: при внесении ArganiQ в дозе 15 т/га – на 32 % (932 г/куст). У растений сортов Ломоносовский и Весна белая также масса клубней

была выше при внесении удобрения в дозе 15 т/га по сравнению с 5 т/га. Доза 5 т/га ниже всего отразилась на прибавке к контролю у сорта Ломоносовский и составила 7 % (807 г/куст), в том время как у Весна Белая – 19 % (865 г/куст), у сорта Чародей – 28 % (903 г/куст).

Таблица 2  
Анализ структуры урожая сортов оригинального картофеля

Сорт	Варианты опыта	Количество клубней шт./растение				Масса клубней, г/куст
		всего	≤ 60 мм	30-60 мм	≥30 мм	
Чародей	Контроль	8,9	4,0	3,2	1,7	706
	ArganiQ,5 т/га	12,0	5,2	3,8	2,0	903
	ArganiQ,15 т/га	11,8	5,4	4,8	1,6	932
Ломоносовский	Контроль	7,3	3,6	2,6	1,1	754
	ArganiQ,5 т/га	8,5	4,4	2,7	1,4	807
	ArganiQ,15 т/га	9,1	4,8	3,1	1,2	923
Весна белая	Контроль	8,1	4,2	2,4	1,5	729
	ArganiQ,5 т/га	9,8	5,2	3,2	1,4	865
	ArganiQ,15 т/га	10,3	5,8	3,4	1,1	897

**Заключение.** Удобрение на основе сапропеля ArganiQ способствовало повышению фитомассы растений картофеля сортов Чародей, Ломоносовский, Весна белая. Наиболее эффективная доза – 15 т/га, при которой повышалась средняя масса клубней картофеля при возделывании клубней первого полевого поколения относительно контрольного варианта опыта на 32, 22, 23 % соответственно. Таким образом, ArganiQ может быть рекомендовано для интенсификации семеноводства картофеля. Также требуется дальнейшее изучение его влияние на растения картофеля отечественной селекции, т.к. выявлена не одинаковая отзывчивость внесения на биометрические параметры разных сортов.

### Список литературы

- Андреева О.Е.* 2022. Влияние комплексных минеральных удобрений и сапропеля на рост, развитие и урожайность картофеля // Вестник Чувашского государственного аграрного университета. № 1 (20). С. 5-10.
- Днепрова В.Н., Шубина О.И.* 2024. Влияние применения сапропелей на урожайность и качество картофеля // Вестник ИрГСХА. № 121. С. 26-37.
- Методика исследований по культуре картофеля.* 1967. М.: НИИКХ. 262 с.

- Минаковский А.Ф., Игнатовец О.С., Шатило В.И., Сергеевич Д.С., Босак В.Н.* 2020. Применение сапропеля для активации почвенных фосфатмобилизирующих микроорганизмов // Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. № 2. С. 101-106.
- Шитикова А.В. Юнчикова А.С.* 2011. Применение крезацина и мивал-агро повышает продуктивность картофеля // Картофель и овощи. № 3. С. 14.

## **INFLUENCE OF SAPROPEL ON THE DEVELOPMENT OF ORIGINAL SEED POTATOES**

**N.V. Lebedeva<sup>1,2</sup>, E.A. Podolyan, D.I. Ignatev<sup>1,3</sup>**

<sup>1</sup>Dokuchaev Soil Science Institute, Moscow

<sup>2</sup>Velikolukskaya State Agricultural Academy, Velikie Luki

<sup>3</sup>Tver State University, Tver

The paper presents the results of a field experiment in a nursery of original potato material (clones of the first field generation) to study the effect of ArganiQ sapropel-based fertilizer (up to 80% organic matter, including up to 22% humus) produced by Sapropel Deposits CJSC. The studied fertilizer doses are 5 and 15 t/ha. The experimental potato varieties are Vesna Belaya, Charodey, and Lomonosovskiy. At a dose of 15 t/ha, the average mass of potato tubers increased by 32, 22, and 23% compared to the control variant, respectively. In the Lomonosovsky and Vesna Belaya varieties, the height of potato plants was higher in the sapropel-treated plots compared to the control. In the Charodey variety, on the other hand, there was a slowdown in growth in the fertilized plots.

**Keywords:** *potato seed production, domestic varieties, sapropel.*

*Об авторах:*

ЛЕБЕДЕВА Надежда Владимировна – кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник лаборатории современных методов семеноводства ВНИИМЗ, ФИЦ «Почвенный институт им. В.В. Докучаева», 119017, Москва, Пыжёвский пер., 7, стр. 2; старший преподаватель кафедры зоотехнии и ТППЖ ФГБОУ ВО «Великолукская государственная сельскохозяйственная академия» 182112, Псковская обл., Великие Луки, пр. Ленина, д. 2, e-mail: edu@vgsa.ru.

ПОДОЛЯН Елена Александровна – кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник лаборатории современных методов семеноводства ВНИИМЗ, ФИЦ «Почвенный институт им. В.В. Докучаева», 119017, Москва, Пыжёвский пер., 7, стр. 2, e-mail: podolian.ea@yandex.ru.

ИГНАТЬЕВ Данила Игоревич – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории современных методов семеноводства ВНИИМЗ, ФИЦ «Почвенный институт им. В.В. Докучаева», 119017, Москва, Пыжёвский пер., 7, стр. 2; доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Ignatev.DI@tversu.ru.

Лебедева Н.В. Влияние сапротели на развитие оригинального семенного картофеля / Н.В. Лебедева, Е.А. Подолян, Д.И. Игнатьев // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 4(80). С. 215–220.

Дата поступления рукописи в редакцию: 02.09.25

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25

## ХРОНИКА

УДК 005.745: 355.01+574.9+001.2+371

DOI: 10.26456/vtbio443

### **ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ «ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ВОЙНЫ: ПОЛЕМОХОРЫ В ЛАНДШАФТАХ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ» (ТВЕРЬ, 20–22 МАРТА 2025 Г.)**

**А.А. Нотов, А.Ф. Мейсунова, С.А. Иванова**

Тверской государственной университет, Тверь

Всероссийская научная конференция с международным участием «Экологические последствия войны: полемохоры в ландшафтах Восточной Европы», посвященная 80-летию Победы в Великой Отечественной войне, проходила в г. Твери 20–22 марта 2025 г. Организатором был Тверской государственной университет. Участники конференции обсудили различные проблемы биологии и экологии полемохоров, трансформации ландшафтов, истории и патриотического воспитания.

***Ключевые слова:** Всероссийская научная конференция с международным участием, полемохоры, Великая Отечественная война, Тверь, Тверской государственной университет.*

В городе Твери 20–22 марта 2025 г. состоялась Всероссийская научная конференция с международным участием «Экологические последствия войны: полемохоры в ландшафтах Восточной Европы», посвященная 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Ее проведение было обусловлено приближением юбилейной даты и особой актуальностью комплексного анализа последствий полемохорных заносов и трансформированных в период войны экосистем. Для его осуществления важна координация специалистов разных направлений, включая биологов, экологов, биогеографов и ландшафтоведов (Нотов и др., 2024). Инициатором выступил Биологический факультет Тверского государственной университета. Соучредители – Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Русское ботаническое общество, Тверская областная универсальная научная библиотека им. А.М. Горького.

В работе конференции участвовало 87 человек. В качестве слушателей на заседаниях присутствовало 115 студентов. Среди докладчиков были специалисты из 9 субъектов, 11 городов и 21 учреждения Российской Федерации, в числе которых 4 академических

института РАН, 7 университетов, 2 государственных заповедника, 1 национальный парк. Зарубежные ученые представляли 2 субъекта, 2 города и 3 учреждения Республики Беларусь, включая 2 университета и Институт экспериментальной ботаники НАН Беларуси (Нотов и др., 2025). В общей сложности подготовлены материалы исследователями из 13 городов и 24 учреждений. Программа конференции включала 29 устных и 5 стендовых докладов, обзорные экскурсии по Твери и Тверской области, знакомство с достопримечательностями и музеями городов Старица и Ржев, посещение Ржевского мемориала Советскому Солдату (рис. 1, 2).

Научная программа заседаний охватила следующие направления: 1) исторические аспекты экологических последствий мировых войн; 2) полемохоры как модельные объекты инвазионной биологии и экологии; 3) динамика беллигеративных ландшафтов и экосистем; 4) анализ подходов к использованию материалов о полемохорах в образовании и патриотическом воспитании. Материалы конференции опубликованы на русском языке (Экологические ..., 2025). PDF-файл сборника размещен вместе с другими документами и материалами на сайте конференции (<https://tversu.ru/bioconf/>). Статьи включены в РИНЦ.

На торжественном открытии конференции ее участников приветствовали член Совета Федерации РФ, сенатор РФ от правительства Тверской области Л.Н. Скаковская, Президент Русского ботанического общества Л.В. Аверьянов (рис. 1), врио ректора ТвГУ С.Н. Смирнов и директор Тверской областной универсальной научной библиотеки им. А.М. Горького С.Д. Мальдова (рис. 1).

В первый день работы конференции был освещен широкий спектр проблем. Экологические последствия войны и полемохорные заносы рассмотрены в контексте современных тенденций развития науки, образования и патриотического воспитания А.А. Нотовым (ТвГУ, Тверь). Обоснована роль полемохоров как триггерного объекта в науке и образовании (Нотов и др., 2024).

С позиции биомной концепции Г.Н. Огуреевой (МГУ, Москва) (рис. 1) оценена роль сведений о полемохорах при обобщении данных о ботаническом разнообразии и пространственной организации биомов. Обосновано значение биомов как опорных единиц для исследования последствий полемохории (Огуреева, 2025).

В докладе М.Я. Орловой-Беньковской (ИПЭЭ РАН, Москва) (рис. 1) отмечена актуальность более детального анализа полемохорных насекомых, которые были впервые выявлены при изучении чужеродных жесткокрылых европейской части России (Беньковская, 2017).



**Аверьянов Леонид Владимирович**  
Президент РБО, д.б.н., профессор  
(БИН им. В.Л. Комарова РАН)

**Скаковская Людмила Николаевна**  
член попечительского Совета Российского  
Сенатор РФ от Правительства Тверь

Рис. 1. Рабочие моменты конференции (Тверь, 2025 г.):  
приветственные слова Л.В. Аверьянова и Л.Н. Скаковской (верхний ряд);  
доклады Г.Н. Огуреевой и М.Я. Орловой-Беньковской (средний ряд);  
общая фотография участников конференции



Рис. 2. Рабочие моменты конференции (Тверь, 2025 г.):  
доклады Ю.К. Виноградовой, Н.М. Решетниковой, С.Р. Майорова (верхний ряд);  
А.Ф. Мейсуровой, М.М. Агеева (средний ряд); посещение Ржевского мемориала

Обзор истории развития интереса к полемохорам, полученных результатов исследований в Центральной России и направлений развития инвазионной биологии растений-полемохоров сделал С.Р. Майоров (МГУ, Москва).

Серия докладов была посвящена полемохорной фракции разных регионов. В их числе Республики Беларусь (Д.В. Дубовик, С.С. Савчук, Институт экспериментальной ботаники НАН Беларуси, Минск) и Карелия (А.В. Кравченко, ИЛ КарНЦ РАН, Петрозаводск), Брянская (Н.Н. Панасенко БГУ, Брянск), Белгородская (В.К. Тохтарь с соавторами, НИУ БелГУ, Белгород) и Калужская (Н.М. Решетникова, ГБС РАН, Москва) области. Представленные материалы были важны с точки зрения развития подходов к региональным флористическим исследованиям и дополнения их задач выявления полемохорных компонентов (Кравченко, 2025; Тохтарь и др., 2025).

Заседание первого дня работы конференции завершили доклады, которые познакомили участников с многолетним опытом организации просветительской деятельности и патриотического воспитания, полученным в НОЦ «Ботанический сад ТвГУ». Трогательные и эмоциональные материалы о деревьях-ветеранах города Твери были представлены директором ботанического сада ТвГУ Ю.В. Наумцевым с соавторами (ТвГУ, Тверь). В его совместном с У.Н. Спириной (ТвГУ, Тверь) докладе «Сад открытого сердца» освещены итоги реализации международных проектов в Ботаническом саду ТвГУ. Найдены интересные пути сохранения памяти о Великой Отечественной войне и ее экологических последствиях. После окончания заседаний была проведена обзорная экскурсия по городу Твери, на которой участники конференции познакомились с его достопримечательностями.

Второй день работы конференции существенно дополнил представления о широком спектре проблем и направлений, связанных с комплексным изучением полемохорных заносов. В докладе Ю.К. Виноградовой (рис. 2) (ГБС РАН, Москва) рассмотрены перспективы развития инвазионной биологии полемохорных заносов с позиции детального анализа векторов инвазии полемохоров и связи его с проблемой разработки общей классификации путей и способов переноса диаспор чужеродных растений. Более детальный вариант классификации представлен в специальной статье (Виноградова, 2025). В совместном докладе Л.А. Жуковой (МарГУ) и А.А. Нотова освещены оригинальные феномены полемохории и основные пути многомерной гетерогенизации биосистем разного уровня, отмечена актуальность изучения этих явлений для популяционной биологии. Подчеркнута важность интеграции данного направления с генетикой популяций. Особенно актуально изучение видов, образующих сложные комплексы

со значительным внутривидовым полиморфизмом и частой гибридизацией (Нотов, Жукова, 2025).

О методических основах биоклиматического моделирования, являющегося одним из способов выяснения возможного полемохорного происхождения, доложили Е.О. Королькова (МПГУ, Москва, ФГБУ «Полистовский государственный заповедник», Псковская обл.) и А.В. Шкурко (ГБС РАН, Москва). Оценены перспективы развития этого подхода (Королькова, Шкурко, 2025).

Некоторые доклады были посвящены изучению компонентов микобиоты в экосистемах белигеративных ландшафтов. Впервые объектами детального анализа стали лишенофильные грибы (Цуриков, Нотов, 2025). Материалы о них представлены в докладе А.Г. Цурикова (ГГУ им. Ф. Скорины, Гомель, Беларусь) и А.А. Нотова (ТвГУ, Тверь). Обобщены результаты изучения редких видов растений и грибов в районе боевых действий Миус-Фронта (доклад О.Ю. Ермолаевой, Л.Л. Рогаль, А.Н. Шмараевой, Ж.Н. Шишловой, ЮФУ, Ростов-на-Дону).

Динамика изменения ландшафтов на юго-западных рубежах обороны Ленинграда в 1941–1944 гг. была проанализирована В.Ю. Нешатаевым и А.С. Дуровой (СПбГЛТУ им. С.М. Кирова, Санкт-Петербург). О.В. Миронова и Е.Е. Чистякова (ЯрГУ, Ярославль) рассказали о начатых в Ярославской области исследованиях.

Большое внимание во второй день работы конференции уделено основам патриотического воспитания и материалам, посвященным Великой Отечественной войне. В дополнение к выставке биологической литературы, изданной в 1941–1945 гг., организованной сотрудниками научной библиотеки ТвГУ, был сделан доклад Е.А. Манохиной (Тверская ОУНБ им. А.М. Горького, Тверь), посвященный книгам, документам и материалам военного времени, хранящимся в фондах Тверской областной универсальной научной библиотеки.

В.П. Волков (ЦЛГПБЗ, Тверская область, поселок Заповедный) представил материалы о Центрально-Лесном заповеднике, отражающие период Великой Отечественной войны.

В докладе В.А. Нотова, В.А. Бордачева, Н.Б. Свеженцевой (МБОУ СОШ № 3 пос. Редкино) и С.А. Ивановой (ТвГУ, Тверь) обобщен многолетний опыт работы, связанной с использованием данных о полемохорах в образовательной деятельности учащихся и студентов.

В рамках краткой хроники сложно прокомментировать все доклады и выступления. Программа конференции была насыщенной и масштабной. Обзорные доклады ведущих специалистов из научно-исследовательских и образовательных учреждений России заложили основу для укрепления интереса к анализу экологических последствий войны и полемохорных заносов. Живое общение помогло установить

тесные контакты между учеными разного профиля. Наряду с выдающимися опытными исследователями были устные и стендовые доклады студентов, школьников, учащихся. Многие материалы имели яркую эмоциональную окраску и создали атмосферу искреннего и теплого общения. Убедительно показано, что рассмотренные проблемы могут стать основой для продуктивного взаимодействия ботаников, зоологов, микологов, геоботаников, биогеографов и ландшафтоведов, играть важную координирующую и интегрирующую роль.

Стала очевидной актуальность разработки концептуальных основ инвазионной биологии полемохоров с учетом анализа их биогеографии, экологии, биоморфологии, популяционной и репродуктивной биологии. Формирование этого раздела сопряжено с обсуждением дискуссионных вопросов, связанных с созданием Красных и Черных книг, выявлением потенциально инвазионных видов, уточнением содержания основных терминов и понятий.

Не менее важным результатом стало осознание того, что оценка экологических последствий войн и полемохории представляет большой интерес для образования, просвещения и патриотического воспитания. Уже накоплен богатый опыт деятельности по включению школьников и студентов в исследования, связанные с изучением полемохоров и беллигеративных ландшафтов (Нотов и др., 2024). Актуально его активное использование, а также создание специальных материалов и ресурсов для популяризации сведений о полемохорах и экологических последствиях войн.

На третий день работы конференции проведена незабываемая автобусная экскурсия по местам боевой славы Тверского края. Она дала возможность познакомиться с уникальными достопримечательностями городов Тверь, Старица, Ржев и завершилась посещением Ржевского мемориала Советскому Солдату (рис. 2).

Подводя общие итоги мероприятия, участники отметили, что его цель достигнута. Единодушно принята резолюция (Экологические ..., 2025; <https://tversu.ru/bioconf/>). Она отразила важнейшие направления развития научных дисциплин, образовательной и просветительской деятельности в контексте комплексного анализа полемохоров и беллигеративных ландшафтов. Подчеркнуто координирующее значение конференции (Нотов и др., 2025), своевременность и успешность ее проведения, высокая продуктивность и патриотическая направленность

Перспективы развития дальнейших исследований рассмотрены в ряде статей данного номера журнала «Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология» (Виноградова, 2025; Зуева, 2025; Королькова, Шкурко, 2025; Кравченко, 2025; Нотов, Жукова, 2025; Огуреева, 2025; Тохтарь и др., 2025). В них обсуждаются также наиболее актуальные проблемы.

### **Список литературы**

- Беньковская М.Я.* 2017. Чужеродные жесткокрылые насекомые европейской части России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 22 с.
- Виноградова Ю.К.* 2025. Векторы инвазии чужеродных видов растений // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(80). С. 143-153.
- Зуева Л.В.* 2025. Растения-полеохоры в озеленении населенных пунктов (на примере Оленинского района Тверской области) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(80). С. 187-193.
- Королькова Е.О., Шкурко А.В.* 2025. Экологическое моделирование распространения центральноевропейских видов сосудистых растений в связи с их возможным полеохорным происхождением на территории Северо-Запада России // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(80). С. 102-120.
- Кравченко А.В.* 2025. Некоторые сведения о полеохорах, выявленных в Республике Карелия биосистем // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(80). С. 131-142.
- Нотов А.А., Жукова Л.А.* 2025. Популяционные аспекты полеохорной гетерогенизации биосистем // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(80). С. 168-186.
- Нотов А.А., Мейсунова А.Ф., Иванова С.А.* 2025. Всероссийская научная конференция с международным участием «Экологические последствия войны: полеохоры в ландшафтах Восточной Европы» (к 80-летию Победы в Великой Отечественной войне) (Тверь, 20–22 марта 2025 г.) // Бот. журн. Т. 110. № 8. С. 807-810.
- Нотов А.А., Мейсунова А.Ф., Иванова С.А., Нотов В.А.* 2024. Полеохоры как триггерный объект в науке и образовании // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(76). С. 130-144.
- Огуреева Г.Н.* 2025. Региональный биом как опорная единица изучения полеохорного компонента биоты // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(80). С. 121-130.
- Тохтарь В.К., Курской А.Ю., Зеленкова В.Н.* 2025. Основные подходы и перспективные методы выявления видов-полеохоров // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(80). С. 154-167.
- Цуриков А.Г., Нотов А.А.* 2025. Лихенофильные грибы в экосистемах беллигеративных ландшафтов Ржевской битвы // Экологические последствия войны: полеохоры в ландшафтах Восточной Европы: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 87-89.
- Экологические последствия войны: полеохоры в ландшафтах Восточной Европы 2025: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 80-летию Победы в Великой Отечественной войне (г. Тверь, 20–22 марта 2025 г.).* Тверь: Твер. гос. ун-т. 98 с. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://tversu.ru/bioconf/>; <https://elibrary.ru/item.asp?id=82340532&selid=82340586> (дата обращения: 2.09.2025).

**ALL-RUSSIAN CONFERENCE  
WITH INTERNATIONAL PARTICIPATION  
«ECOLOGICAL CONSEQUENCES OF WAR:  
POLEMOCHORES IN THE LANDSCAPES OF EASTERN EUROPE»  
(TVER, MARCH 20–22, 2025)**

**A.A. Notov, A.F. Meysurova, S.A. Ivanova**  
Tver State University, Tver

The All-Russian scientific conference with international participation «Ecological consequences of war: polemochores in the landscapes of Eastern Europe», dedicated to the 80th anniversary of victory in the Great Patriotic War, was held in Tver on March 20–22, 2025. It was organized by Tver State University. The conference participants discussed various problems of biology and ecology of polemochores, landscape transformation, history and patriotic education.

*Keywords: All-Russian scientific conference with international participation, polemochores, Tver, the Great Patriotic War, Tver State University.*

*Об авторах:*

НОТОВ Александр Александрович – доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33; e-mail: anotov@mail.ru.

МЕЙСУРОВА Александра Федоровна – доктор биологических наук, декан биологического факультета, заведующая кафедрой ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33; e-mail: Meysurova.AF@tversu.ru.

ИВАНОВА Светлана Алексеевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33; e-mail: dmitrievas@mail.ru..

Нотов А.А. Всероссийская научная конференция с международным участием «Экологические последствия войны: полемохоры в ландшафтах Восточной Европы» (Тверь, 20–22 марта 2025 г.) / А.А. Нотов, А.Ф. Мейсурова, С.А. Иванова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 4(80). С. 221–229.

Дата поступления рукописи в редакцию: 02.09.25  
Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25

*Журнал Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология решением Президиума ВАК включен в перечень российских рецензируемых научных журналов, в которых должны быть опубликованы основные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата биологических наук.*

**Контактные данные редакционной коллегии**

170002, г. Тверь, пр-т Чайковского, д. 70, ком. 201  
Телефон: +7(4822) 32-06-80  
e-mail: vestnikbio@gmail.com  
главный редактор – Зиновьев Андрей Валерьевич;  
ответственный секретарь – Иванова Светлана Алексеевна;  
технический редактор – Игнатъев Данила Игоревич.

**Вестник Тверского государственного университета.**

**Серия: Биология и экология** № 4 (80), 2025  
Подписной индекс: **85683** (интернет-каталог «Пресса России»)

---

---

Подписано в печать 19.12.2025. Выход в свет 22.12.2025

Формат 70 x 108 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага типографская № 1.

Печать офсетная. Усл. печ. л. 20,13.

Тираж 500 экз. Заказ № 238.

Издатель – Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Тверской государственный университет».

Адрес: Россия, 170100, г. Тверь, ул. Желябова, д. 33.

Отпечатано в издательстве

Тверского государственного университета.

Адрес: Россия, 170100, г. Тверь, Студенческий пер., д. 12, корпус Б.

Тел. РИУ: 8 (4822) 35-60-63.

*Цена свободная.*