

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 РАМН, 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. Л.В. Маловичко; д-р биол. наук, проф. А.А. Нотов;
д-р биол. наук А.Ф. Мейсурова; д-р биол. наук, проф. М.С. Игнатов;
д-р биол. наук Ю.К. Виноградова; PhD Марк Молтби (Великобритания);
PhD Рон Майерс (Соединенные Штаты Америки);
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 репродуцирована без письменного разрешения издателя.*

© Тверской государственный
университет, 2022

Series: Biology and Ecology № 1 (65), 2022

Scientific Journal

Founded in 2005

Registered by the Federal Service for Supervision of Communications,
Information Technology and Mass Media
PI № ФC77-6125 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., L.V. Malovichko, 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, prof. A.E. Rodionova; D.Sc. in Biology Yu.K. Vinogradova;
Ph.D. Mark Maltby (United Kingdom); Ph.D. Ron A. Meyers (United States of America);
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, 2022

СОДЕРЖАНИЕ

ФИЗИОЛОГИЯ

- М.С. Курова, Е.А. Белякова*
ОСОБЕННОСТИ РИТМИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ РУК ПИАНИСТОВ
ПРИ ВЫПОЛНЕНИИ ДВИГАТЕЛЬНЫХ ТЕСТОВ В МАКСИМАЛЬНО
БЫСТРОМ ТЕМПЕ.....7
- Ю.И. Бертова, А.В. Миняева*
СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РЕЗУЛЬТАТОВ КЛИНИЧЕСКОГО
АНАЛИЗА КРОВИ У БОЛЬНЫХ САХАРНЫМ ДИАБЕТОМ.....17
- Г.И. Морозов, А.В. Миняева, М.Н. Петушков*
СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРУКТУРЫ ДЫХАТЕЛЬНОГО
ЦИКЛА ПРИ ДОБАВОЧНОМ ЭКСПИРАТОРНОМ СОПРОТИВЛЕНИИ
И РЕЧЕВОМ ДЫХАНИИ.....24
- Н.Ю. Арепина, Е.А. Голоулина, Ю.Н. Лисицына, А.В. Резаева*
ОСОБЕННОСТИ АЭРОБНОГО ОБЕСПЕЧЕНИЯ В УСЛОВИЯХ ПОКОЯ
У СПОРТСМЕНОВ С РАЗНЫМИ КОНСТИТУЦИОНАЛЬНЫМИ
ПРИЗНАКАМИ.....33
- Ю.Г. Солонин, И.О. Гарнов, Т.П. Логинова, А.Л. Марков*
СРАВНЕНИЕ ФИЗИЧЕСКОЙ И АЭРОБНОЙ РАБОТОСПОСОБНОСТИ
У БИАТЛОНИСТОВ И ЛЫЖНИКОВ-ГОНЩИКОВ.....39

ЗООЛОГИЯ

- А.А. Емельянова*
ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ЭКСТЕРЬЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ
РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES GLAREOLUS* SCHREBER),
ОБИТАЮЩЕЙ НА ТЕРРИТОРИИ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ.....50
- А.А. Емельянова, Е.А. Христенко, А.С. Волкова, А.М. Кулагин,
Е.А. Виноградова, В.А. Максимова*
РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ, БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ УЯЗВИМЫХ
ВИДОВ РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE), ОБИТАЮЩИХ
НА ТЕРРИТОРИИ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ: УШАН БУРЫЙ
(*PLECOTUS AURITUS* LINNAEUS, 1758).....79
- С.В. Дикарев, Н.П. Кораблёв, П.Н. Кораблёв*
МОРФОМЕТРИЯ СКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ ДИКОЙ И
ДОМСТИЦИРОВАННОЙ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*NEOVISON VISION*):
ГЕНДЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ И ХАРАКТЕРИСТИКА
СИММЕТРИИ.....100

БОТАНИКА

И.Б. Кучеров, С.А. Кутенков, А.В. Разумовская
ТАВОЛГОВО-ВАХТОВЫЕ СФАГНОВЫЕ МЕЗОЭВТРОФНЫЕ
ЕЛЬНИКИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ.....114

А.А. Нотов, В.А. Нотов, Л.В. Зуева, Л.В. Петухова, С.А. Иванова, Е.А. Андреева
ОСОБЕННОСТИ НАТУРАЛИЗАЦИИ НЕКОТОРЫХ ПОЛЕМОХОРОВ
В ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ.....141

А.В. Титовец, Н.М. Решетникова
ДАННЫЕ О ДИНАМИКЕ ФЛОРЫ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА
«СМОЛЕНСКОЕ ПООЗЕРЬЕ».....164

МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

А.Ф. Мейсурова, В.П. Цветков, И.В. Цветков, А.А. Нотов
АНАЛИЗ ФРАКТАЛЬНЫХ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТЬЕВ СНЫТИ ОБЫКНОВЕННОЙ
(*AEGORODIUM PODAGRARIA*) В РЕКРЕАЦИОННЫХ ЗОНАХ ГОРОДА ТВЕРИ
МЕТОДАМИ МУЛЬТИФРАКТАЛЬНОЙ ТЕРМОДИНАМИКИ.....180

А.Ф. Мейсурова, Н.Ю. Сметанина
ДИСТАНЦИОННЫЙ МОНИТОРИНГ СОСТОЯНИЯ ЛЕСОВ
В ЛЕСНИЧЕСТВАХ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ.....194

*Д.А. Дрожжин, Е.А. Виноградова, Ю.С. Болдырева, М.С. Курова, К.В. Захарова,
М.Е. Наставникова, А.А. Зинякина, Т.А. Пудовкина, А.А. Емельянова, Н.Е. Николаева*
О БИОИНДИКАЦИОННОЙ ЦЕННОСТИ КЛЕНА ОСТРОЛИСТНОГО
(*ACER PLATANOIDES* L.) И БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*BETULA PENDULA* ROTH.)
В УСЛОВИЯХ Г. ТВЕРИ: МЕТОД ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ207

CONTENT

PHYSIOLOGY

- M.S. Kurova, E.A. Belyakova*
FEATURES OF RHYTHMIC ACTIVITY OF PIANISTS' HANDS WHEN
PERFORMING MOTOR TESTS AT THE FASTEST POSSIBLE PACE.....7
- J.I. Bertova, A.V. Minyaeva*
SEASONAL CHANGES IN BLOOD PARAMETERS IN PATIENTS
WITH DIABETES MELLITUS.....17
- G.I. Morozov, A.V. Minyayeva, M.N. Petushkov*
COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF THE STRUCTURE
OF THE RESPIRATORY CYCLE AT ADDITIONAL EXPIRATORY
RESISTANCE AND SPEECH RESPIRATION.....24
- N.Yu. Arepina, E.A. Goloulina, Yu.N. Lisitsyna, A.V. Rezaeva*
FEATURES OF AEROBIC SUPPORT IN RESTING ATHLETES WITH DIFFERENT
CONSTITUTIONAL CHARACTERISTICS.....33
- Iu.G. Solonin, I.O. Garnov, T.P. Loginova, A.L. Markov*
COMPARISON OF PHYSICAL AND AEROBIC PERFORMANCE
IN BIATHLONISTS AND RACING SKIERS.....39

ZOOLOGY

- A.A. Emelyanova*
VARIABILITY OF SOME EXTERIOR FEATURES OF *MYODES GLAREOLUS*
SCHREBER INHABITING THE TVER REGION.....50
- A.A. Emelyanova, E.A. Khristenko, A.S. Volkova, A.M. Kulagin,
E.A. Vinogradova, V.A. Maksimova*
DISTRIBUTION, NUMBER, BIOLOGY AND ECOLOGY OF VULNERABLE
SPECIES OF CHIROPTERANS (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE),
INHABITING THE TVER REGION: BROWN LONG-EARED BAT
(*PLECOTUS AURITUS* LINNAEUS, 1758).....79
- S.V. Dikarev, N.P. Korablev, P.N. Korablev*
MORPHOMETRY OF THE LIMB SKELETON OF THE WILD AND
DOMESTICATED AMERICAN MINK (*NEOVISON VISION*):
GENDER FEATURES AND SYMMETRY CHARACTERISTICS.....100

BOTANY

- I.B. Kucherov, S.A. Kutenkov, A.V. Razumovskaya*
MESOEUTROPHIC MEADOWSWEET-TREFOIL PEATMOSS
SPRUCE FORESTS OF EUROPEAN RUSSIA.....114

A.A. Notov, V.A. Notov, L.V. Zueva, L.V. Petukhova, S.A. Ivanova, E.A. Andreeva
NATURALIZATION FEATURES OF SOME POLEMOCHORES
IN THE TVER REGION.....141

A.V. Titovets, N.M Reshetnikova
DATA ON FLORA DYNAMICS OF THE NATIONAL PARK
"SMOLENSKOE POOZER'E".....164

INTERDISCIPLINARY STUDIES

A.F. Meysurova, V.P. Tsvetkov, I.V. Tsvetkov, A.A. Notov
ANALYSIS OF THE FRACTAL PARAMETERS OF THE LEAVES OF *AEGOPODIUM*
PODAGRARIA IN THE RECREATIONAL ZONES OF THE CITY OF TVER
BY THE METHODS OF MULTIFRACTAL THERMODYNAMICS.....180

A.F. Meisurova, N.Y. Smetanina
REMOTE FOREST MONITORING IN FORESTRIES
OF THE TVER REGION.....194

D.A. Drozhzhin, E.A. Vinogradova, Y.S. Boldyreva, M.S. Kurova, K.V. Zakharova,
M.E. Mentornikova, A.A. Zinyakina, T.A. Pudovkina, A.A. Emelyanova, N.E. Nikolaeva
ON THE BIOINDICATION VALUE OF *ACER PLATANOIDES* L.
AND *BETULA PENDULA* ROTH. IN THE CONDITIONS OF TVER:
THE METHOD OF FLUCTUATING ASYMMETRY.....207

ФИЗИОЛОГИЯ

УДК 612

DOI: 10.26456/vtbio234

ОСОБЕННОСТИ РИТМИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ РУК ПИАНИСТОВ ПРИ ВЫПОЛНЕНИИ ДВИГАТЕЛЬНЫХ ТЕСТОВ В МАКСИМАЛЬНО БЫСТРОМ ТЕМПЕ

М.С. Курова, Е.А. Белякова

Тверской государственной университет, Тверь

Проведена графическая регистрация произвольных ритмических движений пальцев и кистей рук у девочек, обучающихся игре на клавишных инструментах, с последующим анализом их количественных характеристик. Выявлены более высокие скоростные качества обеих рук пианисток при выполнении программированных движений по сравнению с испытуемыми контрольной группы. Установленная низкая внутри и межгрупповая дисперсность длительности двигательных циклов при воспроизведении пианистами максимального темпа пальцами, а также выраженная правосторонняя моторная асимметрия рук, рассматривается как результат влияния музыкальных нагрузок. Предлагаемые методики определения лабильности и согласованности ритмических движений дистальных звеньев кинематической цепи рук могут быть использованы для оценки профессиональной подготовленности пианистов.

Ключевые слова: *произвольные ритмические движения, длительность двигательных циклов, теппинг-тест, пианисты.*

Введение. До настоящего времени одной из важнейших целей классического музыкального образования остается совершенствование исполнительского мастерства (Программа..., 2014). При этом успешная образовательная и трудовая деятельность музыкантов на разных этапах подготовки определяется как природными предпосылками, так и приобретенными навыками. В связи с чем проведение контроля за здоровьем и функциональным состоянием систем и органов у музыкантов разного уровня подготовки, наблюдение за их изменением под влиянием каждодневных как эмоциональных, так и физических нагрузок весьма актуально. Для этого необходим подбор соответствующих методик исследования, которые позволили бы дать четкое представление о физиологических возможностях данной категории людей. Поскольку одна из основных сенсомоторных нагрузок приходится на дистальные звенья верхней конечности (Ашуркова, 2012) весьма актуальным было изучение

произвольных движений рук музыкантов, основанной на уровневой теории Н.А. Бернштейна (Чугунов, 2014).

Цель работы – изучить ритмическую активность пальцев и кистей рук пианистов при выполнении ими двигательных тестов в максимально быстром темпе.

Методика. Организация исследований представляла собой лабораторный эксперимент, моделирующий элементы музыкальной исполнительской деятельности, с участием 10 девочек в возрасте 12–15 лет, обучающиеся игре на фортепиано не менее семи лет. Контрольную группу составили 10 школьниц того же возраста, не владеющие игрой на музыкальных инструментах.

Регистрация ритмических движений пальцев и кистей рук реализовывалась на персональном компьютере с качественной клавиатурой. Исследование временных характеристик и устойчивости моторных функций отдельных звеньев руки осуществлялось посредством компьютерной программы «Интервал нажатий», разработанной при поддержке сотрудников физико-технического факультета Тверского государственного университета. Испытуемые в положении, приближенном к позе во время игры на музыкальном инструменте (пианино), в максимально быстром темпе каждой рукой по отдельности выполняли комплекс двигательных тестов: первый – теппинг-тест кистью по клавише «пробел»; второй – поочередные ритмические движения указательным и средним пальцами по соседним клавишам клавиатуры и аналогичные ему третий и четвертый тесты, выполняемые соответственно средним и безымянным, безымянным пальцем и мизинцем. Предлагаемое сочетание движений пальцев в трех последних тестах представляли собой имитацию приема игры «трель» (скорое чередование соседних нот) – одного из самых виртуозных и сложных музыкальных приемов, которую пианисты чаще всего выполняют соответствующими пальцами.

Регистрация произвольных ритмических движений в каждом тесте проводилась не менее 30 секунд или до наступления субъективного ощущения усталости (утомления). Между испытаниями осуществлялись 5-минутные перерывы для восстановления работоспособности нервно-мышечного аппарата рук.

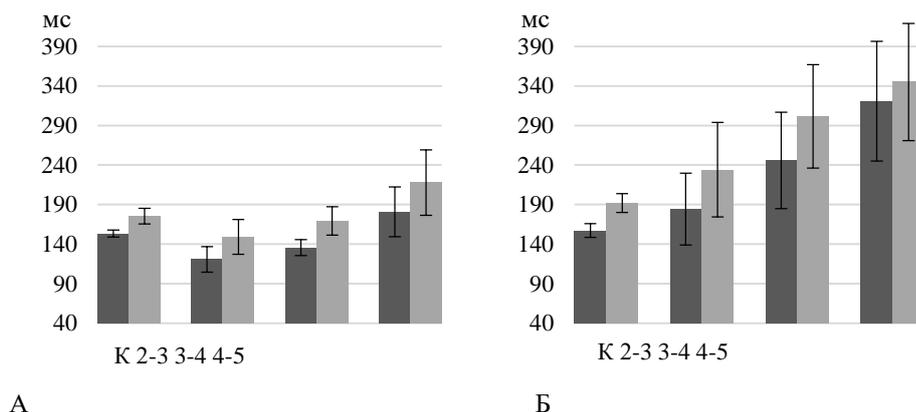
Для определения максимальной и суммарной частоты движений и выявления степени функциональной асимметрии к полученным данным была применена методика экспресс-диагностики свойств нервной системы по психомоторным показателям Е.П. Ильина (2001).

Анализ движений включал построение теппингограмм по 120 двигательным циклам, зарегистрированным на 30-секундном отрезке и

вычисление основных статистических параметров: математического ожидания (X) и его ошибки ($\pm m$), средней квадратичного отклонения (σ), дисперсии (D), коэффициента вариации (Cv). Для установления внутренней связи рассчитывался линейный коэффициент корреляции смежных интервалов по первому сдвигу массива (r_1). Достоверность различий параметров оценивалась с использованием критерия Стьюдента и Фишера (Лакин, 1973).

Статистическая и графическая обработка полученных данных исследований проведена на основе программы Microsoft Office Excel.

Результаты и обсуждение. В результате проведенного исследования установлено, что пианисты выполняют произвольные ритмические движения правой кистью чаще по сравнению с левой, о чем свидетельствуют существенно ($P < 0,01$) отличающиеся усредненные значения длительности двигательных циклов (ДДЦ), равные соответственно $153,39 \pm 2,27$ и $175,44 \pm 4,97$ мс (рис. 1А; табл. 1). Сравнительный анализ индивидуальных значений ДДЦ правой и левой кисти демонстрирует достоверные ($P < 0,01$) различия у всех испытуемых.



А Б
Рис. 1. Показатели длительности двигательного цикла ($N=120$) при выполнении теппинг-теста кистью (К), указательным и средним (2–3), средним и безымянным (3–4) пальцами, безымянным пальцем и мизинцем (4–5) пианистами (А) и испытуемыми контрольной группы (Б): светлые столбцы – правая и темные столбцы – левая рука

Усредненные значения коэффициентов корреляции при сдвиге массива на единицу указывают на выраженную связь двигательных циклов как в правой ($r_1=0,167 \pm 0,067$ О.Е.; $P=0,05$), так и в левой кисти ($r_1=0,193 \pm 0,069$ О.Е.; $P < 0,05$). Отмечается наибольшая вариативность двигательных циклов левой кисти по сравнению с правой, на что указывают значения коэффициентов вариации ($19,78 \pm 2,89$ и

15,56±2,60%) и дисперсии (1473,01±437,98 и 658,09±207,00 мс). Визуальный анализ теппингограмм на примере испытуемой Б., 14 лет (рис. 2) также свидетельствует о большей стационарности ритмической активности правой кисти, о более ровном ее ритмическом рисунке.

Таблица 1

Усредненные значения статистических параметров ДДЦ при выполнении пианистами (N=10) ритмических движений правой (П) и левой (Л) кистью (к), указательным и средним (2–3), средним и безымянным (3–4), безымянным пальцем и мизинцем (4–5) ($X \pm m$)

| Движения | X, мс | P _{St} | D, мс | P _F | Cv, % | r1, О.Е. |
|------------------|------------------|--------------------|----------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| Пк | 153,39± 2,27 | <0,01 | 606,75± 190,06 | <0,01 | 14,88± 2,42 | 0,167± 0,067* |
| | Лк | | 175,44± 4,97 | | 1407,04± 442,80 | 19,40± 2,95 |
| П ₂₋₃ | | 120,62± 8,11 | - | 2161,44± 695,92 | - | 34,36± 3,49 |
| Л ₂₋₃ | 149,20± 10,98 | 2968,94± 976,59 | | 32,35± 3,46 | | -0,095± 0,078 |
| П ₃₋₄ | 135,67± 5,10 | <0,05 | 2770,48± 655,10 | - | 37,34± 4,70 | -0,279± 0,047** |
| Л ₃₋₄ | 169,36± 9,05 | | 3818,88± 553,78 | | 36,31± 2,89 | -0,238± 0,068** |
| П ₄₋₅ | 180,83± 15,77 | - | 5466,72± 1282,76 | <0,01 | 39,09± 2,82 | -0,095± 0,053 |
| Л ₄₋₅ | 217,87± 20,69 | | 17756,10± 9034,85 | | 49,47± 5,52 | -0,096± 0,068 |

Примечание. Статистически значимые значения коэффициента r1 при n=120 * – P<0,05; ** – P<0,01.

Подробное изучение скоростных способностей рук пианистов предполагало исследование произвольных ритмических движений, выполняемых двумя пальцами, очередность которых описана выше. Во всех трех двигательных тестах усреднённые значения ДДЦ и внутригрупповой дисперсии правой руки оказались меньше показателей левой (рис. 1А, табл. 1). При этом достоверные (t=3,244; P<0,05) различия двигательных интервалов между правой и левой рукой отмечены только при воспроизведении ритма 3-м и 4-м пальцами. Не исключено, что выраженная моторная асимметрия обусловлена особенностями игровых движений пианистов, а именно, наиболее подвижным и динамичным исполнением мелодии правой рукой по сравнению с левой, работающей чаще всего в позиционном режиме (исполнение аккордов, арпеджио).

Наибольшая скорость выполнения ритмических движений отмечена при выполнении теста указательным и средним пальцами как правой, так и левой рукой (рис. 1А, табл. 1).

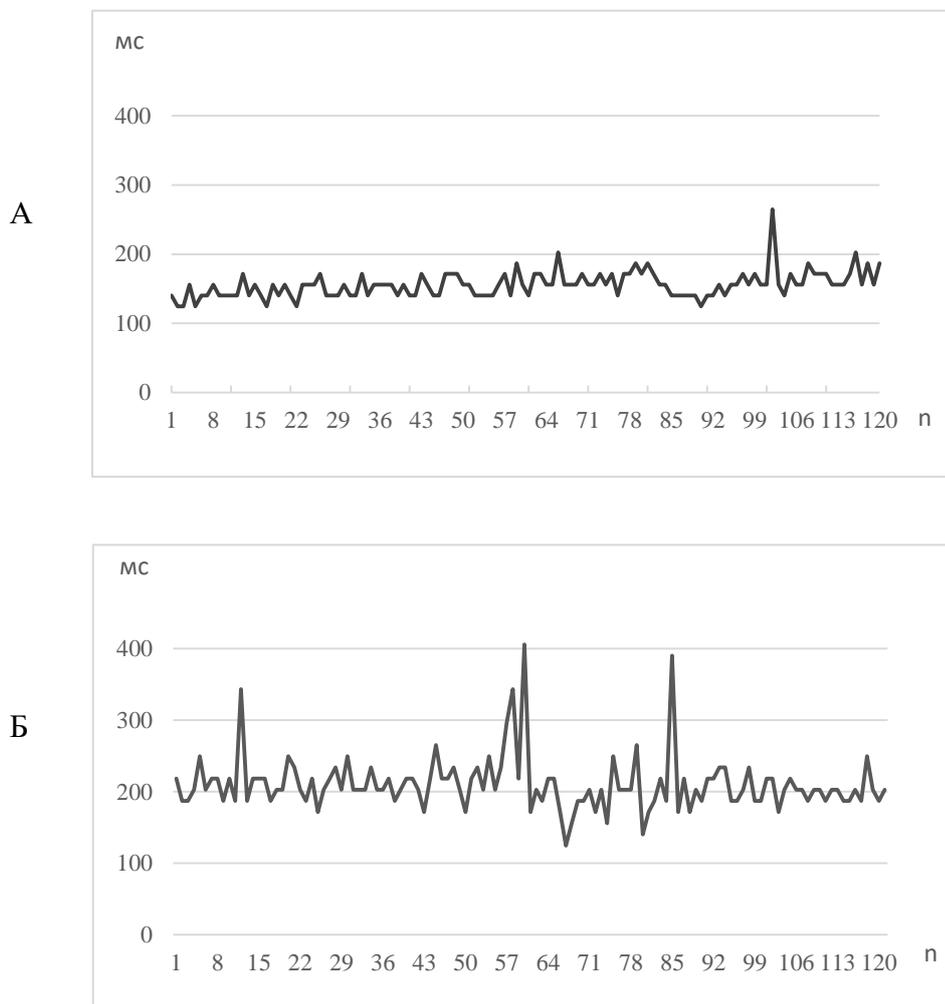


Рис. 2. Тепшингограммы правой (А) и левой кисти (Б) испытуемой Б., 14 лет

Наименьшая частота движений и наибольшая внутригрупповая вариативность ДДЦ зафиксирована при выполнении теста четвертым и пятым пальцами. Вероятно, низкий темп произвольных движений обусловлен наименьшей подвижностью четвертого пальца, а выявленная внутригрупповая вариативность – анатомическими особенностями разгибательного механизма пятого пальца, представленного разгибателем мизинца и отдельным сухожилием общего разгибателя пальца. В случае же отсутствия сухожилия, аналогичную функцию выполняют волокна сухожилия общего

разгибателя безымянного пальца и межсухожильный тяж. Таким образом, обнаруженная высокая дисперсность двигательных циклов свидетельствует об индивидуальных сенсомоторных особенностях пианистов и может быть использовано для оценки их профессиональной подготовленности.

Обращает на себе внимание тот факт, что при выполнении программированных произвольных движений в максимально быстром темпе двумя пальцами независимо от их сочетания все внутригрупповые значения коэффициентов корреляции по первому сдвигу массива имеют отрицательные значения (табл. 1). Следовательно, при поочередной работе пальцами, один из них имеет наибольшую скорость воспроизведения ритма. Согласно полученным данным, наиболее тесная ($P < 0,01$) отрицательная связь временных интервалов между нажатием на клавиши клавиатуры как в правой ($r_1 = -0,279 \pm 0,047$ О.Е), так и левой руке ($r_1 = -0,238 \pm 0,068$ О.Е) отмечена при работе третьим и четвертым пальцами, что, вероятно, обусловлено наличием у них общих, зависимых друг от друга, мышц сгибателей и разгибателей.

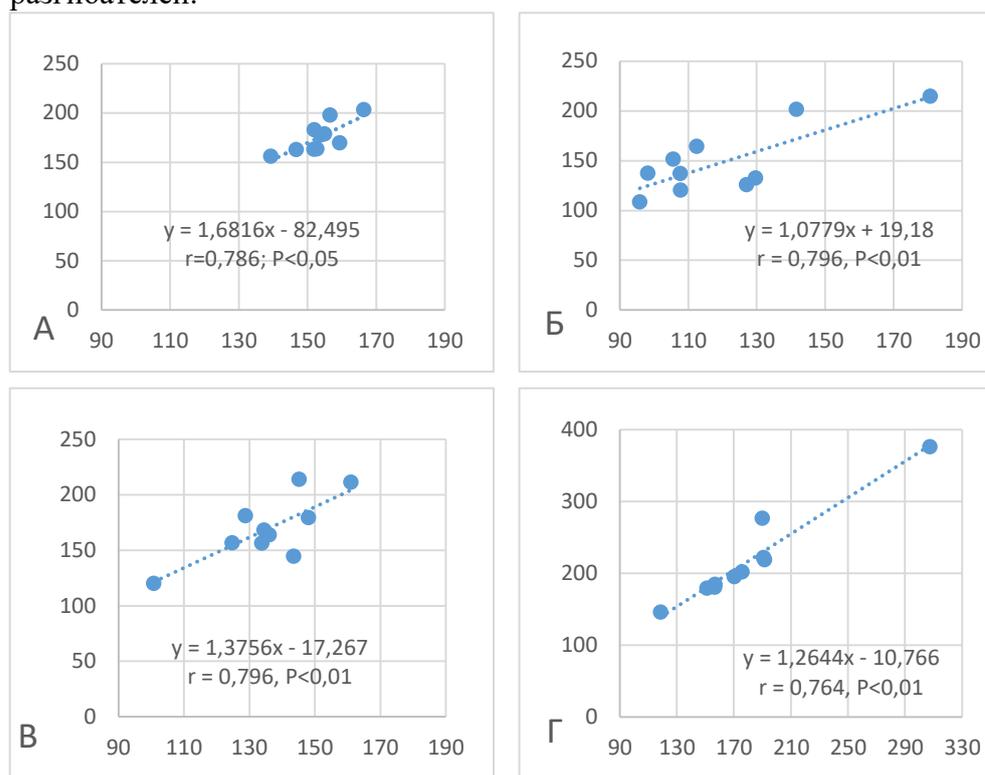


Рис. 3. Корреляционно-регрессионная зависимость длительностей двигательных циклов правой и левой рук пианистов при выполнении теппинга кистью (А), двигательных тестов указательным и средним (Б), средним и безымянным (В), безымянным и мизинцем (Г)

Корреляционный анализ показал наличие тесных ($P < 0,01$) положительных взаимозависимостей усредненных значений ДДЦ между показателями правой и левой рук (рис. 3), отмечаемые ранее в исследованиях Сурсимовой и соавторов (2002), Медведевой и соавторов (2017), посвященных изучению ритмических движений кисти.

Проведено сравнение временных и частотных характеристик произвольных ритмических движений рук пианистов с контрольной группой (табл. 2). Анализ данных показал, что при выполнении теппинг-теста кистью значимых групповых различий длительности двигательных циклов не наблюдается (рис. 1Б). Однако, показатели ДДЦ произвольных движений пальцев рук у пианистов достоверно ($P < 0,05$) меньше, чем у испытуемых контрольной группы. При этом данные пианистов менее дисперсны ($P < 0,05$), за исключением, ритмических движений, выполняемых четвертым и пятым пальцами левой руки. Не исключено, что внутригрупповая стабильность ритмических движений пальцев и кистей рук обусловлена спецификой рабочих движений пианистов и степенью тренированности их нервно-мышечного аппарата рук.

Таблица 2

Усредненные значения ($X \pm m$) статистических параметров ДДЦ при выполнении испытуемыми контрольной группы ($N=10$) ритмических движений правой (П) и левой (Л) кистью (к), указательным и средним (2–3), средним и безымянным (3–4), безымянным пальцем и мизинцем (4–5)

| Движения | X, мс | P_{St} | D, мс | P_F | C_v , % | r_1 , О.Е. |
|------------------|------------------|----------|----------------------|-------|----------------|-------------------|
| Пк | 157,14± 4,33 | <0,01 | 371,05 ± 59,66 | <0,01 | 11,94± 1,03 | 0,260± 0,074** |
| Лк | 191,93± 6,02 | | 1720,65± 672,64 | | 19,22± 3,49 | 0,262± 0,068** |
| П ₂₋₃ | 184,42± 22,68 | - | 8538,89± 1924,93 | <0,01 | 44,95± 3,59 | -0,012± 0,065 |
| Л ₂₋₃ | 234,11± 29,83 | | 14023,38± 3861,90 | | 43,78± 4,28 | -0,096± 0,076 |
| П ₃₋₄ | 245,88± 30,42 | <0,05 | 8446,94± 1094,66 | <0,01 | 39,86± 3,84 | -0,088± 0,063 |
| Л ₃₋₄ | 301,51± 32,67 | | 18515,63± 3347,19 | | 45,72± 4,54 | -0,057± 0,043 |
| П ₄₋₅ | 320,55± 37,85 | - | 23376,05± 6344,65 | - | 48,76± 7,62 | -0,025± 0,042 |
| Л ₄₋₅ | 345,04± 37,06 | | 18765,69± 2690,88 | | 42,35± 5,27 | -0,090± 0,028 |

Примечание. Статистически значимые значения коэффициента r_1 при $n=120$
* – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$.

Используя методику экспресс-диагностики свойств нервной системы Е.П. Ильина (2001) установлено, что у 92,5% испытуемых максимальная частота воспроизведения ритмических движений пальцами и кистями рук отмечается в первые пять секунд работы. Максимальная частота выполнения двигательных тестов третьим и четвертым, а также четвертым и пятым пальцами как правой, так и левой рукой у пианистов достоверно ($P < 0,05$; $P < 0,01$) выше, нежели у испытуемых контрольной группы. При этом аналогичные, но статически недостоверные межгрупповые различия по данному показателю выявлены при выполнении теппинга кистью и воспроизведении максимально возможного темпа вторым и третьим пальцами. Следовательно, активность нервно-мышечного аппарата дистальных звеньев руки пианистов формируется под влиянием технических навыков, что согласуется с результатами работ Сурсимовой (1999), посвященных исследованию специализации рук скрипачей.

По результатам двигательных тестов вычислены значения коэффициентов функциональной асимметрии по формуле:

$$Kfa = \frac{\sum_{п} - \sum_{л}}{\sum_{п} + \sum_{л}}, \text{ где}$$

$\sum_{п}$ – количество нажатий, воспроизводимых правой рукой,
 $\sum_{л}$ – количество нажатий, воспроизводимых левой рукой.

Таблица 3

Групповые значения коэффициентов функциональной асимметрии при выполнении испытуемыми теппинга кистью и двигательных тестов пальцами рук

| Группа | Показатели | Кисть | 2–3 палец | 3–4 палец | 4–5 палец |
|-----------------------|------------|-----------------|----------------|-----------------|----------------|
| Пианисты (n=10) | $X \pm m$ | 6,50± 0,785 | 7,80± 1,700 | 10,12± 1,205 | 7,71± 1,139 |
| | D | 6,17 | 28,90 | 14,52 | 11,68 |
| Контрольная (n=10) | $X \pm m$ | 10,14± 1,460 | 6,95± 6,068 | 10,63± 1,595 | 2,62± 2,702 |
| | D | 21,32 | 294,56 | 25,44 | 58,41 |
| P_F | | <0,01 | <0,01 | | <0,01 |

Групповые значения Kfa , имеющие положительные значения, свидетельствуют о субъективной праворукости пианистов и испытуемых контрольной группы. У пианистов моторная асимметрия кистей рук, согласно средним значениям Kfa и показателям ее дисперсности, менее выражена и менее вариабельна ($P_F < 0,01$) по сравнению с испытуемыми контрольной группы (табл. 3). При этом, значения Kfa , рассчитанные по количеству нажатий, воспроизводимых вторым – третьим либо четвертым – пятым пальцами, имели несколько

большую величину у девочек, обучающихся игре на инструменте. Полученные результаты еще раз доказывают, что игра на музыкальных инструментах является своеобразной тренировкой нервно-мышечного аппарата рук пианистов.

Заключение. Таким образом, временные показатели теппинг-теста кисти и произвольных ритмических движений пальцев правой руки существенно ниже показателей левой. При этом, произвольные ритмические движения дистальных кинематических звеньев правой руки, характеризующиеся низкой внутригрупповой дисперсностью временных показателей, представляют собой более стационарные процессы, по сравнению с левой рукой.

У пианистов показатели теппинговых движений руки характеризуются более высокими скоростными способностями по сравнению с испытуемыми контрольной группы. Наименее выраженная внутригрупповая вариабельность коэффициентов функциональной асимметрии кисти у субъективно праворуких пианистов, по сравнению с девочками контрольной группы, а также различия между интенсивностью использования пальцев правой и левой рук в двигательных тестах, свидетельствуют о влиянии музыкальных занятий на развитие моторной асимметрии.

Список литературы

- База данных Кодексы РФ в действующей редакции.* Программа развития системы российского музыкального образования на период с 2015 по 2020 годы (утв. Минкультуры России 29.12.2014). URL: <https://legalacts.ru/doc/programma-razvitija-sistemy-rossijskogo-muzykalnogo-obrazovanija-na-period-s/>
- Бернштейн Н.А.* 1997. Биомеханика и физиология движений. М.: Изд-во Института практической психологии. 608 с.
- Волнухина Л.В.* 2012. Физиологическая оценка количественных характеристик произвольных и произвольных движений рук. Тверь. 17 с.
- Ильин Е.П.* 2001. Дифференциальная психофизиология. СПб.: Изд. Питер. С. 368-373.
- Лакин Г.Ф.* 1973. Биометрия. М.: Высшая школа. 343 с.
- Медведева Н.Е., Рыжов А.Я, Юшкова О.И.* 2017. Особенности мануальной асимметрии при моделировании операторской деятельности у лиц умственного труда // Медицина труда и промышленная экология. № 12. С. 46-50.
- Сурсимова О.Ю.* 1999. Физиологическая характеристика моторного компонента профессиональной деятельности скрипачей: автореф. дис. ...канд. биол. наук. Тверь: Твер. гос. ун-т. 22 с.
- Сурсимова О.Ю., Липатова Ю.П., Полякова Н.Н.* 2002. К вопросу о

координации профессиональных движений скрипачей // Психофизиологические аспекты трудовой деятельности: всероссийский сборник науч. статей. Тверь: ТвГУ. С. 38-42.

Чугунов Е.В. 2014. Развитие пианистической техники в свете уровневой теории организации движений Н.А. Бернштейна // Музыкальное искусство и образование. С. 47-56.

FEATURES OF RHYTHMIC ACTIVITY OF PIANISTS' HANDS WHEN PERFORMING MOTOR TESTS AT THE FASTEST POSSIBLE PACE

M.S. Kurova, E.A. Belyakova

Tver State University, Tver

Graphic registration of arbitrary rhythmic movements of fingers and hands in girls learning to play keyboard instruments was carried out, followed by analysis of their quantitative characteristics. Higher speed qualities of both hands of pianists at performance of the programmed movements in comparison with subjects of control group are revealed. The established low internal and intergroup dispersion of duration of motor cycles at reproduction by pianists of the maximum tempo with fingers, and also the expressed right-hand motor asymmetry of hands, is considered as result of influence of musical loadings. The proposed methods for determining the lability and consistency of rhythmic movements of the distal members of the kinematic chain of the hands can be used to assess the professional training of pianists.

Keywords: *arbitrary rhythmic movements, duration of motor cycles, tapping test, pianists.*

Об авторах:

КУРОВА Мария Сергеевна – магистрант биологического факультета по направлению Биология, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: kurova95maria@gmail.com.

БЕЛЯКОВА Евгения Александровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: jeene4ka@yandex.ru.

Курова М.С. Особенности ритмической активности рук пианистов при выполнении двигательных тестов в максимально быстром темпе / М.С. Курова, Е.А. Белякова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 1(65). С. 7-16.

УДК 612.11

DOI: 10.26456/vtbio235

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РЕЗУЛЬТАТОВ КЛИНИЧЕСКОГО АНАЛИЗА КРОВИ У БОЛЬНЫХ САХАРНЫМ ДИАБЕТОМ

Ю.И. Бертова, А.В. Миняева

Тверской государственной университет, Тверь

Исследовали сезонные изменения основных параметров клинического анализа крови и уровня глюкозы в крови у взрослых жителей г. Твери больных сахарным диабетом легкой тяжести. Выявили, что у женщин, больных сахарным диабетом, отсутствуют сезонные изменения уровня глюкозы в крови, а сезонная динамика показателей красной крови не отличается от динамики в контрольной группе. У мужчин, больных сахарным диабетом, сезонное повышение уровня глюкозы в крови сопровождается значительным, по сравнению с контрольной группой, снижением содержания гемоглобина и эритроцитов.

Ключевые слова: сахарный диабет, половые особенности, сезон, глюкоза, гемоглобин, СОЭ.

Введение. Сахарный диабет (СД), хроническое эндокринное заболевание, занимает основное место в мире среди неинфекционных заболеваний. По данным всемирной организации здравоохранения на сегодняшний день диагноз «сахарный диабет» поставлен 422 млн человек, тогда как в конце 20-го века больных было всего около 108 млн. Существует мнение, что в 2030 году сахарный диабет станет седьмой по частоте причиной всех смертей (ВОЗ, 2016).

Диагноз «сахарный диабет» ставят по результатам нескольких повторных тестов на толерантность к глюкозе, клинического и биохимического анализа крови. Однако уровень глюкозы в крови и значения показателей клинического анализа крови могут претерпевать сезонные колебания. Например, известно, что уровень глюкозы и гемоглобина в крови снижается в теплое и увеличивается в холодное время года (Носков, 2007).

Целью нашей работы было исследование особенностей сезонной динамики уровня глюкозы и показателей клинического анализа крови у больных сахарным диабетом.

Методика. Работа была выполнена на базе клинической лаборатории государственного бюджетного учреждения здравоохранения «Областной клинический психоневрологический диспансер» города Твери.

С января по декабрь 2019 года было проведено исследование

периферической крови 2394 взрослых мужчин и женщин в возрасте до 65 лет.

Забор крови выполняли сотрудники клинической лаборатории ГБУЗ «Областной клинический психоневрологический диспансер». Для анализа использовали капиллярную кровь, полученную у пациентов в утреннее время, в состоянии натощак (Зупанец, 2005).

Определяли уровень глюкозы (ммоль/л), содержание гемоглобина (г/л), количество эритроцитов ($\times 10^{12}/л$), скорость оседания эритроцитов (СОЭ, мм/ч), количество лейкоцитов ($\times 10^9/л$) и тромбоцитов ($\times 10^9/л$), лейкоцитарную формулу (%).

Определение уровня глюкозы в крови проводили с помощью глюкометра Accu-Chek Performa (Roche Diabets Care GmbH, Германия). Скорость оседания эритроцитов определяли по методу Панченкова. Для подсчета концентрации эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов и гемоглобина использовали гематологический анализатор Mythic 18 (Orphee SA, Швейцария). Лейкоцитарную формулу определяли на окрашенных мазках методом Филипченко (Льюис и др., 2009).

Были сформированы группы пациентов по полу, сезонам проведения забора крови и наличию сахарного диабета. О заболевании сахарным диабетом судили по уровню глюкозы в крови (Фадеев, 2016):

- до 5,5 ммоль/л у женщин, до 5,6 ммоль/л у мужчин - нет отклонений (контрольная группа);
- от 5,51 ммоль/л до 8 ммоль/л у женщин, от 5,6 ммоль/л до 8 ммоль/л у мужчин - легкая степень тяжести сахарного диабета (больные СД).

При статистической обработке данных были рассчитаны значения средних арифметических и их ошибок. Достоверность различий исследуемых показателей между группами пациентов оценивали по критерию Стьюдента.

Результаты и обсуждение. Первичный анализ уровня глюкозы в крови показал, что среди обследованных мужчин сахарный диабет легкой степени тяжести был обнаружен зимой у 103 человек, весной у 81, летом у 68 и осенью у 52 человек. У 774 мужчин уровень глюкозы в крови соответствовал диапазону нормальных значений. Контрольные группы составили зимой 119 мужчин, весной 162, летом 239 и осенью 219 мужчин.

Среди обследованных женщин сахарный диабет легкой степени тяжести был обнаружен зимой у 181 человека, весной у 173, летом у 110 и осенью у 124 человек. У 723 женщин уровень глюкозы в крови был в пределах нормы. Контрольные группы составили зимой 169 женщин, весной 156, летом 168 и осенью 230 женщин.

Выявлено, что у мужчин, больных сахарным диабетом и представителей контрольных групп, и у женщин контрольных групп уровень глюкозы в крови претерпевал значительные сезонные изменения ($P < 0,01$), он был максимальным осенью и минимальным весной (рис. 1).

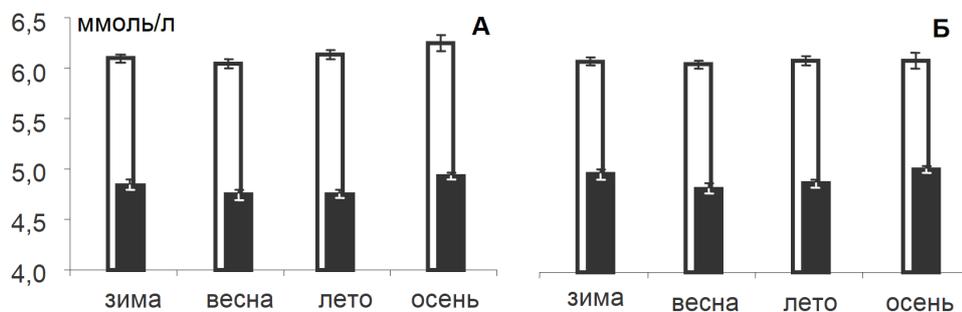


Рис. 1. Сезонные изменения уровня глюкозы в крови:
А – мужчины, Б – женщины,
белые столбики – больные сахарным диабетом, черные – контроль

У женщин, больных СД, сезонные изменения уровня глюкозы в крови выявлены не были (рис. 1Б), что возможно является следствием строгого, в отличие от мужчин, соблюдения больными женщинами жесткой диеты, постоянного контроля уровня глюкозы и регулярности приема используемых при терапии СД препаратов.

Сезонная динамика показателей красной крови во всех анализируемых группах соответствовала литературным данным (Носков, 2007). Самое высокое содержание гемоглобина в крови было отмечено зимой, а самое низкое летом и осенью (рис. 2).

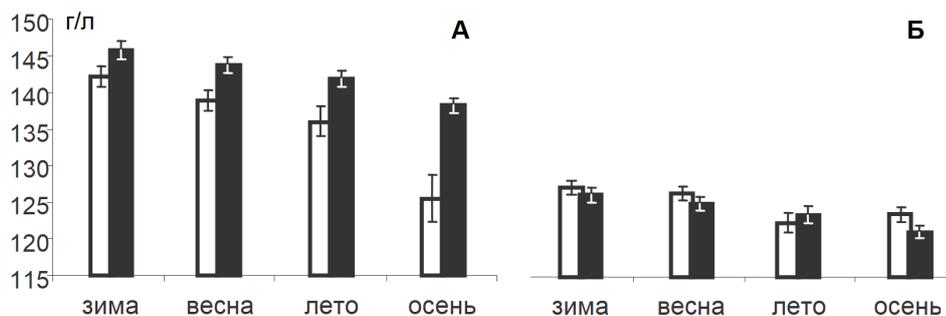


Рис. 2. Сезонные изменения содержания гемоглобина в крови:
бозначения см. рис. 1

У мужчин, больных СД, летне-осеннее снижение содержания гемоглобина и количества эритроцитов в крови было значительно более выражено ($P < 0,01$), чем у представителей контрольных групп

(рис. 2А, 3А).

У женщин сезонные изменения содержания гемоглобина и количества эритроцитов были менее выражены, чем у мужчин, и от заболевания сахарным диабетом не зависели (рис. 2Б, 3Б).

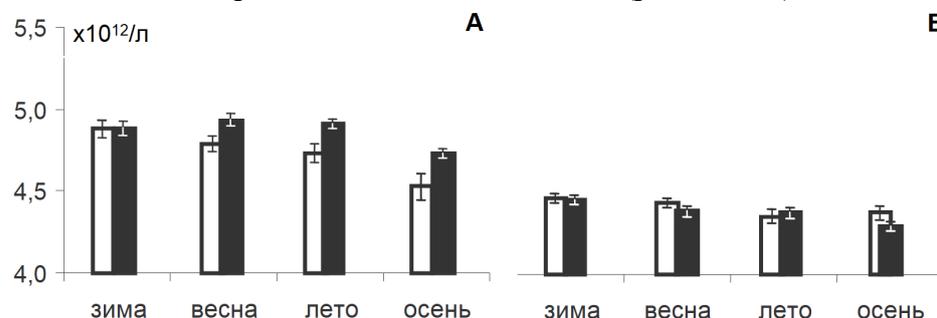


Рис. 3. Сезонные изменения количества эритроцитов в крови: обозначения см. рис. 1

Вероятно, у больных сахарным диабетом мужчин осеннее повышение уровня глюкозы в крови привело к обострению диабетической нефропатии, снижению выработки почками эритропоэтина и нарушению эритропоэза (Мкртумян, Подачаина, 2008). Однако женщинам, больным СД, благодаря строгому контролю уровня глюкозы в крови, удалось избежать диабетической анемии.

Анализ сезонной динамики воспалительных маркеров периферической крови показал, что у мужчин количество лейкоцитов в крови практически не зависело от сезона и заболевания сахарным диабетом (рис. 4А). У женщин контрольных групп сезонные изменения количества лейкоцитов также не были выявлены (рис. 4Б). У женщин, больных сахарным диабетом, было отмечено значительное летнее повышение количества лейкоцитов ($P < 0,05$), не сопровождавшееся изменением лейкоцитарной формулы.

Скорость оседания эритроцитов во всех группах пациентов была минимальной зимой. Максимальной СОЭ у мужчин была осенью, а у женщин – летом (рис. 5). У больных сахарным диабетом СОЭ была достоверно выше ($P < 0,01$), чем у представителей контрольных групп (рис. 5) (Мусина и др., 2020).

У мужчин, больных СД, осенью было отмечено резкое повышение СОЭ (рис. 5А), причиной которого могло быть осеннее обострение диабетической анемии (Мкртумян, Подачаина, 2008) (рис. 2А, 3А). Поскольку летнее повышение СОЭ у женщин, больных СД (рис. 5Б), совпадало с повышением количества лейкоцитов (рис. 4Б), можно было бы предположить его связь с воспалительным процессом. Однако корреляционный анализ показал, что достоверная прямая зависимость между основными клиническими показателями острой

воспалительной реакции, скоростью оседания эритроцитов и содержанием палочкоядерных нейтрофилов, наблюдалась только в контрольных группах (у женщин $r=0,15$ при $P<0,05$ и у мужчин $r=0,14$ при $P<0,05$). У больных сахарным диабетом эта зависимость отсутствовала, поскольку у них, вероятно, преобладали невоспалительные причины повышения СОЭ (Мусина и др., 2020).

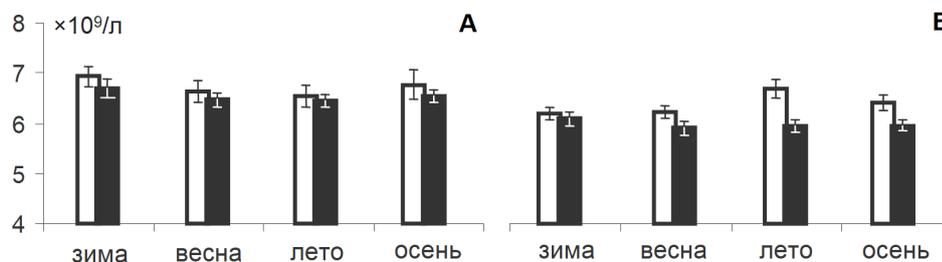


Рис. 4. Сезонные изменения количества лейкоцитов в крови: обозначения см. рис. 1

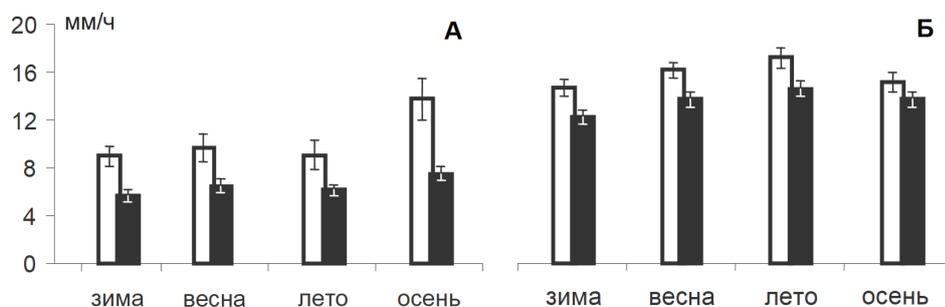


Рис. 5. Сезонные изменения скорости оседания эритроцитов: обозначения см. рис. 1

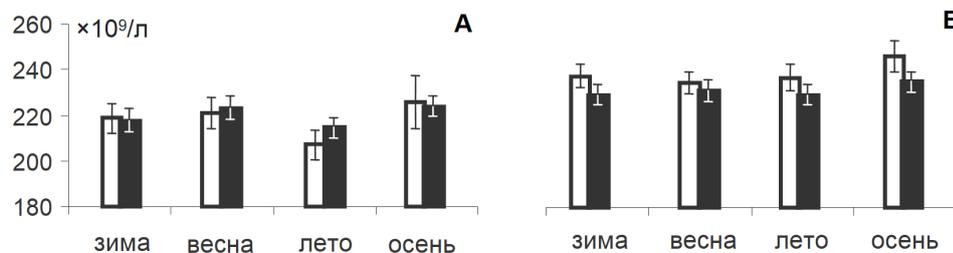


Рис. 6. Сезонные изменения количества тромбоцитов в крови: обозначения см. рис. 1

У пациентов всех исследуемых групп сезонных изменений количества тромбоцитов не было выявлено (рис. 6).

Также не было отмечено достоверных различий количества тромбоцитов в крови больных сахарным диабетом и представителей контрольных групп.

Заключение. В ходе исследования было выяснено, что у больных сахарным диабетом легкой степени тяжести сезонная изменчивость уровня глюкозы в крови ниже, чем у представителей контрольных групп.

У мужчин, больных СД, осеннее повышение уровня глюкозы в крови было менее выражено, чем в контрольной группе, что привело к значительному снижению концентрации гемоглобина, эритроцитов и к повышению СОЭ. У женщин, больных СД, уровень глюкозы в крови у них был постоянным и сезонная динамика показателей красной крови не отличалась от представительниц контрольной группы.

Таким образом, для больных сахарным диабетом легкой степени тяжести важно строго контролировать сахар в крови особенно в периоды его естественного повышения (Носков, 2007), поскольку даже незначительный прирост уровня глюкозы может вызвать обострение диабетической нефропатии и развитие диабетической анемии.

Список литературы

- Всемирная организация здравоохранения (ВОЗ).* 2016. Глобальное бремя диабета // Глобальный доклад по диабету. С. 4-6.
- Зупанец И.А.* 2005. Клиническая лабораторная диагностика: методы исследования. Харьков: Изд-во НФаУ: Золотые страницы. 200 с.
- Льюис С.М., Бэйн Б., Бэйтс И.* 2009. Практическая и лабораторная гематология. М.: ГЭОТАР-Медиа. 672 с.
- Мкртумян А.М., Подачина С.В.* 2008. Коррекция анемии при диабетической нефропатии // Эффективная фармакотерапия. № 5. С. 28–35.
- Мусина Н.Н., Саприна Т.В., Прохоренко Т.С., Зима А.П.* 2020. Особенности параметров обмена железа и воспалительного статуса у пациентов с сахарным диабетом и дислипидемией // Ожирение и метаболизм. Т. 17. № 3. С. 269-282.
- Носков С.М.* 2007. Сахарный диабет. Ростов н/Д: Феникс. 547 с.
- Фадеев П.А.* 2016. Сахарный диабет в деталях диагностики и лечения. М.: Эксмо. 304 с.

SEASONAL CHANGES IN BLOOD PARAMETERS IN PATIENTS WITH DIABETES MELLITUS

J.I. Bertova, A.V. Minyaeva

Tver State University, Tver

We studied how indicators of clinical blood analysis and blood glucose level in diabetic patients change in seasons. It was found that in women with diabetes, the level of glucose in the blood does not change during the seasons, and the seasonal dynamics of red blood indicators does not differ

from those in the control group. In men with diabetes, the seasonal increase in blood glucose levels is accompanied by a significant decrease in hemoglobin and erythrocytes compared to the control group.

Keywords: diabetes mellitus, gender characteristics, season, glucose, hemoglobin, ESR.

Об авторах:

БЕРТОВА Юлия Игоревна – магистрант биологического факультета по направлению «Медико-биологические науки», ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: bio.biology@tversu.ru.

МИНЯЕВА Арина Владимировна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: bio.biology@tversu.ru.

Бертова Ю.И. Сезонная динамика результатов клинического анализа крови у больных сахарным диабетом / Ю.И. Бертова, А.В. Миняева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 1(65). С. 17-23.

УДК 612.2

DOI: 10.26456/vtbio236

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРУКТУРЫ ДЫХАТЕЛЬНОГО ЦИКЛА ПРИ ДОБАВОЧНОМ ЭКСПИРАТОРНОМ СОПРОТИВЛЕНИИ И РЕЧЕВОМ ДЫХАНИИ

Г.И. Морозов, А.В. Миняева, М.Н. Петушков

Тверской государственной университет, Тверь

У 8 практически здоровых молодых женщин исследовано поведение торакального и абдоминального компонентов системы дыхания при произнесении ритмичного текста и при дыхании с дополнительным сопротивлением на выдохе. Выявлено, что речевое дыхание и дыхание с экспираторным сопротивлением имеют сходный паттерн, что позволяет рассматривать речевое дыхание как дыхание с экспираторным сопротивлением.

***Ключевые слова:** паттерн, торакальный, абдоминальный, речевое дыхание, дыхание с экспираторным сопротивлением, изовентиляторная реакция, газовый гомеостаз.*

Введение. Вентиляция легких осуществляется за счет ритмичных сокращений торакальной (грудной) и абдоминальной (брюшной) дыхательной мускулатуры. Морфологическая, функциональная и регуляторная автономность эти мышечных групп позволяет нам условно выделить торакальный и абдоминальный компоненты системы дыхания (Миняев, Миняева, 1998).

Поскольку поперечно-полосатая дыхательная мускулатура, наряду с гомеостатической вентиляторной функцией, участвует в реализации произвольных дыхательных актов, существует два уровня регуляции ее активности: автономный и произвольный. Система автономной регуляции дыхания включает в себя дыхательный центр и два регулирующих контура: хеморецепторный, обеспечивающий соответствие объема вентиляции интенсивности метаболизма в организме, и механорецепторный, устанавливающий энергетически оптимальный паттерн дыхания (Сергиевский, 1950; Бреслав, Глебовский, 1981; Пятин, Никитин, 1998). Система произвольного управления дыхательными движениями включает, в качестве центрального звена, супрабульбарные отделы головного мозга и, прежде всего, двигательную зону коры больших полушарий (Бреслав, 1975; Миняев, 1978; Солопов, 1998).

Звуковая речь и дыхание с дополнительным экспираторным

сопротивлением относятся к произвольным дыхательным актам. Во время звуковой речи работа дыхательной системы подчиняется конкретному речевому материалу, то есть зависит от характера текста и громкости его произнесения (Гранстрем, Кожевников, 1973; Морозов, Миняев, 2005, 2006). Звуковая речь реализуется благодаря слаженной работе голосового аппарата, важнейшей частью которого является система дыхания. Дыхательная мускулатура, в данном случае, обеспечивает экспираторный поток воздуха через голосовые связки, в то время как голосовые связки и резонаторы создают определенное сопротивление этому воздушному потоку. При дыхании с добавочным сопротивлением работа дыхательной мускулатуры зависит от величины преодолеваемого сопротивления на вдохе и на выдохе (Миняев и др., 2010).

Однако, до настоящего времени не изучено взаимодействие произвольных и автономных механизмов регуляции дыхания при звуковой речи. Также остается не ясным является ли звуковая речь разновидностью дыхания с экспираторным сопротивлением.

Целью настоящей работы явилось изучение взаимодействия произвольных и автономных механизмов регуляции дыхания при звуковой речи путем сравнительного анализа поведения торакального и абдоминального компонентов системы дыхания при произнесении ритмичного текста и при дыхании с добавочным экспираторным сопротивлением.

Методика. В исследовании приняли участие 8 практически здоровых, привычных к экспериментальной обстановке женщин в возрасте 20–23 лет.

Для регистрации параметров дыхания использовали оригинальный метод компьютерной безмасочной пневмографии (Миняев и др., 1998). Регистрировали: минутный объем вентиляции легких (\dot{V} л/мин), его торакальная ($Th \dot{V}$) и абдоминальная ($Ab \dot{V}$) составляющие; дыхательный объем (V_T , мл), торакальная ($Th V_T$, мл и %) и абдоминальная ($Ab V_T$, мл и %) его составляющие; время дыхательного цикла (T_T , с), время вдоха (T_I , с), выдоха (T_E , с) и постэкспираторной паузы (T_P , с); частота дыхания (f , цикл/мин); средняя объемная скорость вдоха (\bar{v}_I , мл/с), скорость торакальной ($Th \bar{v}_I$, мл/с) и абдоминальной ($Ab \bar{v}_I$, мл/с) составляющих вдоха; средняя объемная скорость выдоха (\bar{v}_E , мл/с), скорость торакальной ($Th \bar{v}_E$, мл/с) и абдоминальной ($Ab \bar{v}_E$, мл/с) составляющих выдоха. На протяжении всех экспериментов осуществлялся контроль оксигенации артериальной крови (оксигеметр 057) концентрации углекислого газа в выдыхаемом воздухе (капнограф ГУМ-2). Показатели дыхания испытуемых регистрировались в вертикальном положении.

При дыхании с добавочным экспираторным сопротивлением испытуемого через загубник подключали к системе трубок с клапанами. Выдох осуществлялся через трубку с отверстием 3 мм в диаметре. Ненагруженный вдох осуществлялся через клапан. Перед началом исследования все испытуемые прошли серии тренировочных сеансов дыхания с добавочным экспираторным сопротивлением.

Исследование включало 3 серии. В первой серии исследования на протяжении 3 минут регистрировали спонтанное дыхание испытуемых в состоянии покоя. Во второй серии испытуемые на протяжении 3 минут произносили один и тот же ритмичный, циклично повторяющийся текст (счет "один-два-три-четыре-пять-шесть-семь-восемь"). От испытуемых требовалось четко считать в спокойном ритме с обычной громкостью. В третьей серии испытуемые на протяжении 3 минут дышали с добавочным экспираторным сопротивлением.

При статистической обработке экспериментального материала были вычислены: средняя арифметическая (M), ошибка средней арифметической ($\pm m$). Достоверность различий изучаемых параметров определялась с использованием непараметрического критерия Z Вилкоксона для сопряженных рядов.

Результаты и обсуждение. При спонтанном дыхании атмосферным воздухом в положении стоя, вентиляция легких имела изопноический характер и осуществлялась в большей степени за счет торакального компонента системы дыхания, что соответствует данным наших предыдущих исследований (Миняев, Миняева, 1998). Общее время выдоха на $0,77 \pm 0,25$ с ($P < 0,01$) превышало время вдоха. Наблюдалась короткая постэкспираторная пауза (табл. 1, 2, рисунок).

Произнесение ритмичного текста средней громкости сопровождалось мгновенным изменением дыхательного паттерна (табл. 1, 2, рисунок). Поскольку звукообразование осуществляется на выдохе, и экспираторный поток преодолевает сопротивление голосового аппарата, скорость выдоха снизилась на 84 ± 21 мл/с ($P < 0,05$) за счет удлинения периода экспирации. Снижение скорости выдоха осуществлялось в основном за счет $\Delta \bar{v}_E$.

Наблюдалось резкое повышение скорости вдоха ($P < 0,01$) за счет $\Delta \bar{v}_I$. Частота дыхания уменьшилась на $4,0 \pm 0,5$ цикл/мин ($P < 0,01$). Поддержание параметров газового гомеостаза, при выполнении речевого задания, обеспечивалось за счет уменьшения времени вдоха на $0,18 \pm 0,11$ с и увеличения дыхательного объема на 227 ± 51 мл ($P < 0,01$). Углубление дыхания происходило в большей степени ($P < 0,01$) за счет увеличения торакальной составляющей дыхательного объема.

Таким образом, можно выделить общую стратегию речевого

дыхания – быстрый вдох, обеспечивающий максимальный дыхательный объем за минимальное время, и глубокий длительный выдох. Укорочение времени вдоха и уменьшение постэкспираторной паузы создают условия для слитной речи без пауз.

Таблица 1

Параметры вентиляции легких при речевом дыхании и дыхании с добавочным экспираторным сопротивлением ($M \pm m$)

| Параметры | Условия | Спонтанное дыхание | Воздействие | P < |
|----------------------|---------------|--------------------|-------------|------|
| V_T , мл | Речь | 623±75 | 850±82* | 0,05 |
| | Сопротивление | | 735±96 | 0,05 |
| ThV_T , мл | Речь | 387±59 | 589±65* | 0,05 |
| | Сопротивление | | 463±54 | 0,05 |
| $Ab V_T$, мл | Речь | 236±39 | 260±33* | 0,05 |
| | Сопротивление | | 272±46 | 0,05 |
| f, цикл/мин | Речь | 14,1±1,2 | 10,1±0,5 | 0,01 |
| | Сопротивление | | 10,7±1,7 | 0,01 |
| \dot{V} л/мин | Речь | 8,6±1,2 | 8,6±1,0 | - |
| | Сопротивление | | 7,1±0,7 | 0,05 |
| $Th \dot{V}$, л/мин | Речь | 5,3±0,9 | 6,0±0,8 | - |
| | Сопротивление | | 4,5±0,4 | - |
| $Ab \dot{V}$, л/мин | Речь | 3,3±0,6 | 2,6±0,3 | 0,05 |
| | Сопротивление | | 2,6±0,4 | 0,05 |

Примечание. Достоверности различий параметров при речевом дыхании и дыхании с экспираторным сопротивлением * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$.

При речевом дыхании явно проявляется взаимодействие механизмов произвольного управления дыхательными движениями, обеспечивающих выполнение речевого задания, и автономных механизмов регуляции дыхания, обеспечивающих сохранение газового гомеостаза (Морозов, Миняев, 2005, 2006). Снижение частоты дыхания компенсируется посредством изовентиляторной реакции (Бреслав, 1984) увеличением объема вдоха. В результате объем вентиляции легких сохраняется на уровне, соответствующем потребностям метаболизма.

Дыхание с экспираторным сопротивлением сопровождалось быстрыми изменениями объемно-временной структуры дыхательного цикла (табл. 1, 2, рисунок). Как и при речевом дыхании, дыхательный

объем увеличился ($P < 0,05$) за счет ThV_T ($P < 0,05$), но данное увеличение было менее выражено. Повышение экспираторного сопротивления вызвало увеличение не только времени выдоха (на $1,04 \pm 0,39$ с, $P < 0,01$), но и времени вдоха (на $0,85 \pm 0,20$ с, $P < 0,01$).

Таблица 2

Временные и скоростные параметры дыхания при речевом дыхании и дыхании с добавочным экспираторным сопротивлением ($M \pm m$)

| Параметры | Условия | Спонтанное дыхание | Воздействие | P < |
|-----------------------|---------------|--------------------|----------------------|------|
| T_I , с | Речь | $1,62 \pm 0,18$ | $1,44 \pm 0,11^{**}$ | - |
| | Сопротивление | | $2,47 \pm 0,30$ | - |
| T_E , с | Речь | $2,39 \pm 0,25$ | $4,44 \pm 0,28^*$ | 0,01 |
| | Сопротивление | | $3,43 \pm 0,55$ | 0,01 |
| T_P , с | Речь | $0,43 \pm 0,12$ | $0,12 \pm 0,05$ | 0,05 |
| | Сопротивление | | $0,27 \pm 0,06$ | - |
| T_T , с | Речь | $4,44 \pm 0,36$ | $6,04 \pm 0,29$ | 0,01 |
| | Сопротивление | | $6,33 \pm 0,78$ | 0,01 |
| \bar{v}_I , мл/с | Речь | 389 ± 48 | $603 \pm 75^{**}$ | 0,01 |
| | Сопротивление | | 316 ± 36 | 0,05 |
| $Th \bar{v}_I$, мл/с | Речь | 220 ± 40 | $384 \pm 50^*$ | 0,01 |
| | Сопротивление | | 193 ± 20 | 0,05 |
| $Ab \bar{v}_I$, мл/с | Речь | 145 ± 22 | $201 \pm 29^*$ | 0,05 |
| | Сопротивление | | 128 ± 17 | - |
| \bar{v}_E , мл/с | Речь | 279 ± 47 | 195 ± 26 | 0,05 |
| | Сопротивление | | 204 ± 18 | 0,01 |
| $Th \bar{v}_E$, мл/с | Речь | 179 ± 32 | 144 ± 20 | 0,05 |
| | Сопротивление | | 134 ± 10 | - |
| $Ab \bar{v}_E$, мл/с | Речь | 120 ± 23 | 63 ± 10 | 0,01 |
| | Сопротивление | | 75 ± 9 | 0,01 |

Примечание. Обозначения см. табл.1.

Следует отметить, что при дыхании с сопротивлением появилась выраженная постэкспираторная пауза. В результате общее время дыхательного цикла значительно увеличилось (на $1,89 \pm 0,57$ с, $P < 0,01$), а частота дыхания, соответственно, уменьшилась.

При дыхании с добавочным экспираторным сопротивлением, как и при речевом дыхании, скорость выдоха уменьшилась (на 75 ± 46 мл/мин, $P < 0,05$) преимущественно за счет $\Delta \bar{V}_E$ ($P < 0,01$). Скорость вдоха, в отличие от речевого дыхания, уменьшилась (табл. 2, рисунок).

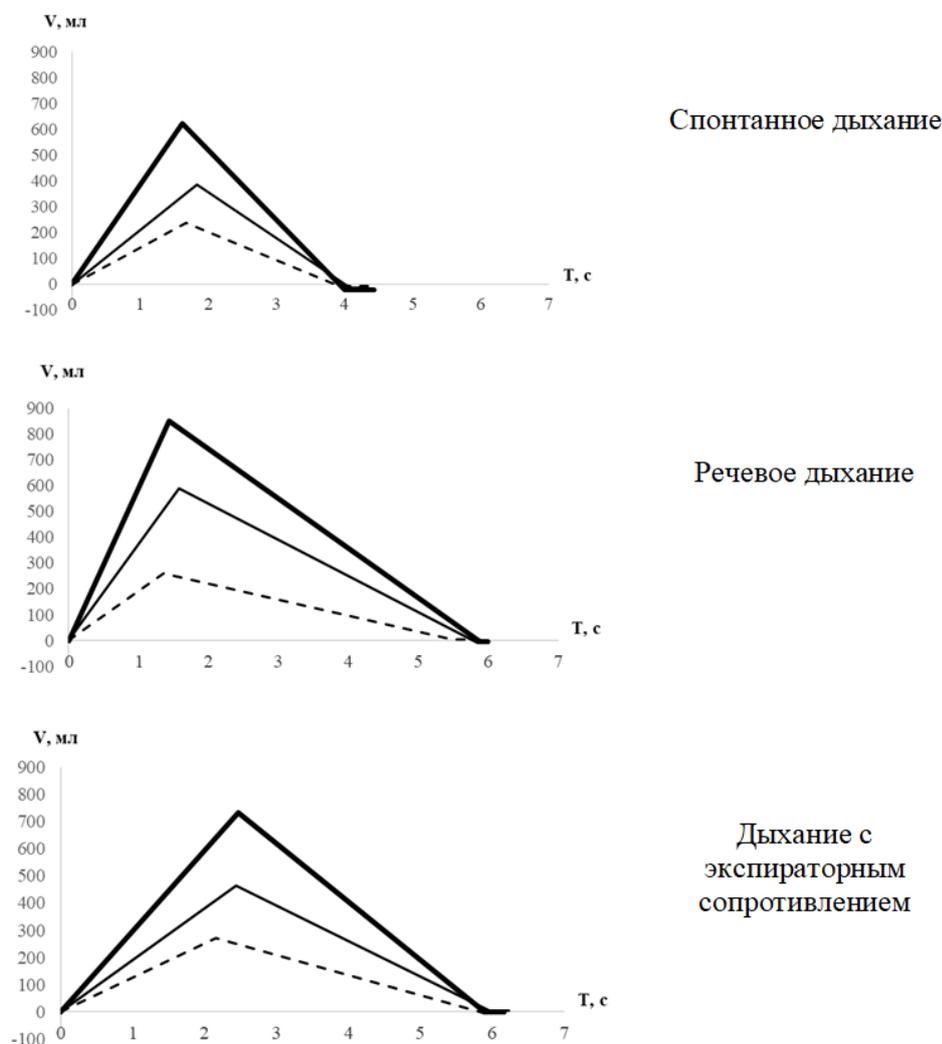


Рис. 1. Объемно-временная структура усредненного дыхательного цикла при произнесении ритмичного текста и дыхании с экспираторным сопротивлением: жирная линия – дыхательный объем, тонкая – торакальная, штриховая – абдоминальная его составляющие

Снижение скорости вдоха произошло в равной мере за счет ее торакальной и абдоминальной составляющих. Минутный объем вентиляции в результате перестроения объемно-временной структуры дыхательного цикла не изменился, и сохранился газовый гомеостаз.

Таким образом, дыхание с экспираторным сопротивлением сопровождается значительными изменениями объемно-временной структуры дыхательного цикла. Дыхание становится более редким за счет увеличения продолжительности вдоха и выдоха, что частично напоминает паттерн речевого дыхания. При наличии экспираторного сопротивления, испытуемый, уменьшая скорость выдоха за счет увеличения времени выдоха, выбирает энергетически наиболее оптимальный паттерн дыхания поскольку сопротивление потоку воздуха прямо пропорционально скорости потока.

Заключение. В результате проведенного исследования установлено, что при воспроизведении звуковой речи и дыхании с экспираторным сопротивлением, характер паттерна дыхания по ряду параметров является сходным. В обоих случаях происходит снижение частоты дыхания, за счет увеличения времени выдоха, и изовентиляторное (Бреслав, 1984) увеличение глубины дыхания за счет торакальной составляющей дыхательного объема.

Схожесть паттернов дыхания, вероятно, обусловлена тем, что при звуковой речи и при дыхании с добавочным сопротивлением экспираторный воздушный поток преодолевает дополнительную преграду. В первом случае преградой являются голосовые связки и резонаторы (Гранстрем, Кожевников, 1973; Морозов, 2005, 2006), во втором – трубка с отверстием 3 мм. Поэтому энергетически наиболее оптимальным оказывается паттерн дыхания с долгим медленным выдохом. Снижение скорости выдоха происходит в большей степени за счет скорости абдоминальной составляющей выдоха.

Различие дыхательных паттернов состоит в том, что при речевом дыхании скорость вдоха растет, а при дыхании с сопротивлением – падает. Увеличение скорости вдоха при звуковой речи обусловлено как автономной изовентиляторной реакцией, так и произвольным, для воспроизведения слитной речи, уменьшением времени вдоха. Изменение скорости вдоха происходит в большей степени за счет скорости торакальной составляющей выдоха.

Поскольку объем вентиляции легких при речевом дыхании и дыхании с экспираторным сопротивлением практически не изменяется, можно утверждать, что дыхательная система человека способна одновременно обеспечивать выполнение экспериментального задания и решать основную функциональную задачу – поддержание газового гомеостаза организма.

Список литературы

- Бреслав И.С.* 1975. Произвольное управление дыханием у человека. Л.: Наука. С. 152.
- Бреслав И.С.* 1984. Паттерны дыхания. Л.: Наука. С. 204.
- Бреслав И.С., Глебовский В.Д.* 1981. Регуляция дыхания. Л.: Наука. С. 278.
- Гранстрем М.П., Кожевников В.А.* 1973. Дыхание и речь // Руководство по физиологии. Физиология дыхания. Л. С. 287-295.
- Миняев В.И.* 1978. Произвольное управление дыхательными движениями у человека. Калинин: Калинин. ун-т. 77с.
- Миняев В.И., Миняева А.В.* 1998. Зависимость соотношения и степени использования торакального и абдоминального дыхательных резервов от положения тела // Физиол. человека. Т. 24. № 5. С. 11-15.
- Миняев В.И.* 2010. Роль торакального и абдоминального компонентов дыхательного аппарата в компенсаторной реакции и адаптации дыхания к добавочному сопротивлению // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. № 1. С. 16-17.
- Морозов Г.И., Миняев В.И.* 2005. Особенности соотношений торакальных и абдоминальных составляющих параметров вентиляции легких при речевом дыхании в условиях прогрессирующей гиперкапнии // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. № 1. С. 19-24.
- Морозов Г.И., Миняев В.И.* 2006. Особенности объемно-временной структуры дыхательного цикла при заданной внутренней речи // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. № 2. С. 21-24.
- Пятин В.Ф., Никитин О.Л.* 1998. Генерация дыхательного ритма. Самара. С. 96.
- Солопов И.Н.* 1998. Способность человека оценивать изменения и величину основных параметров внешнего дыхания при мышечной работе // Физиология человека. Т. 24 № 5. С. 35.

COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF THE STRUCTURE OF THE RESPIRATORY CYCLE AT ADDITIONAL EXPIRATORY RESISTANCE AND SPEECH RESPIRATION

G.I. Morozov, A.V. Minyayeva, M.N. Petushkov
Tver State University, Tver

In 8 practically healthy young women, the behavior of the thoracic and abdominal components of the respiratory system was studied when pronouncing a rhythmic text and when breathing with additional resistance on exhalation. It is revealed that speech breathing and breathing with expiratory resistance have a similar pattern, which allows treating speech breathing as breathing with expiratory resistance.

Keywords: *pattern, thoracic, abdominal, speech breathing, breathing with expiratory resistance, iso-ventilation reaction, gas homeostasis.*

Об авторах:

МОРОЗОВ Глеб Игоревич – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Morozov.GI@tversu.ru.

МИНЯЕВА Арина Владимировна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Minyaeva.AV@tversu.ru.

ПЕТУШКОВ Михаил Николаевич – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Petushkov.MN@tversu.ru.

Морозов Г.И. Сравнительная характеристика структуры дыхательного цикла при добавочном экспираторном сопротивлении и речевом дыхании / Г.И. Морозов, А.В. Миняева, М.Н. Петушков // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 1(65). С. 24-32.

УДК 796/799

DOI: 10.26456/vtbio237

ОСОБЕННОСТИ АЭРОБНОГО ОБЕСПЕЧЕНИЯ В УСЛОВИЯХ ПОКОЯ У СПОРТСМЕНОВ С РАЗНЫМИ КОНСТИТУЦИОНАЛЬНЫМИ ПРИЗНАКАМИ

Н.Ю. Арепина, Е.А. Голоулина, Ю.Н. Лисицына, А.В. Резаева
Тверской государственной университет, Тверь

В статье рассматриваются особенности аэробного обеспечения у спортсменов разных ростовых групп и с разной степенью выраженности динамических компонентов массы тела в условиях покоя. Перекрестный анализ данных по исследуемым группам спортсменов позволил установить, что увеличение значений показателей, характеризующих габитус спортсменов, повышает энергетические запросы организма. Предполагается, что установленная взаимосвязь отражает компенсационный механизм энергообеспечения, обеспечивающего соответствующий уровень метаболизма и оптимизацию аэробного обеспечения в условиях мышечного покоя.

Ключевые слова: *морфометрические показатели, динамические компоненты массы тела, аэробное обеспечение.*

Введение. Многолетние занятия спортом вызывают адаптивные перестройки основных систем организма, в связи с чем у высококвалифицированных спортсменов проявляются существенные морфофункциональные различия, отражающие специфику избранного вида спорта (Исаев, 1994; Панасюк, 1998; Грабельников и др., 2018). Сформированные адаптации проявляются не только как реакции основных систем организма при выполнении физических нагрузок, но и как достаточно стойкие изменения морфологических и функциональных показателей в состоянии относительного мышечного покоя (Панасюк, 1998; Дорохов, Губа, 2002; Губа, Чеснокова, 2008; Грабельников и др., 2018).

Формирующее воздействие многолетнего тренировочного процесса проявляется у спортсменов в выраженном изменении и компонентов массы тела (Мартиросов и др., 2006; Грабельников и др., 2018). Действительно, изменения лабильных компонентов массы тела (мышечной и жировой масс) – это показатель адаптивных сдвигов как структурного, так и эргогенного характера в организме спортсмена под воздействием многолетнего систематического тренировочного процесса. Направленность и интенсивность подобных изменений – показатель специфического воздействия тренировочных нагрузок

(Панасюк, 1998; Дорохов, Губа, 2002; Мартиросов и др., 2006; Губа, Чеснокова, 2008).

Считается, что эффективность механизмов аэробного обеспечения в покое складывается из многих составляющих, таких как: особенности внешнего дыхания, диффузии газов в легких, особенностей кровообращения, особенностей метаболических процессов на клеточном уровне (Панасюк, 1998; Таймазов, Марьянович, 2002). Не последнюю роль играют и морфологические особенности. В связи с этим целью исследования являлось выявление особенностей аэробного обеспечения у спортсменов разных ростовых групп и с разной степенью выраженности мышечного компонента массы тела в условиях покоя.

Методика. В эксперименте приняли участие 64 спортсмена, которые были разделены как на три ростовые группы, так и на три группы по мышечной массе тела. Расчет компонентов масс тела осуществляли по методике J. Mateika (Мартиросов и др., 2006). Ростовые группы: 1-я ростовая группа – длина тела 170–179 см, 2-я ростовая группа – длина тела 180–189 см, 3-я ростовая группа – длина тела 190 см и выше (Волков, Савельев, 2002). Группы по мышечной массе тела: 1-я ММТ-группа – мышечная масса до 34,9 кг, 2-я ММТ-группа – мышечная масса 35–44,9 кг, 3-я ММТ-группа – мышечная масса свыше 45 кг (грабельников и др., 2018). Исследование проводилось в лабораторных условиях. Показатели внешнего дыхания и аэробного обеспечения у участников исследования регистрировали при помощи аппаратно-программного комплекса «Метабограф VO2000» в условиях покоя.

Результаты и обсуждение. Средние значения морфо-функциональных показателей в состоянии покоя у спортсменов разных ростовых групп и с разной мышечной массой приведены в таблицах 1 и 2. Перекрестный анализ данных, приведенных в таблицах, показывает, что при перераспределении испытуемых по выраженности мышечного компонента массы тела, в отличие от распределения по ростовому показателю, более четко проявляются межгрупповые различия по морфологическим признакам. В частности, отмечаем последовательное и достоверное увеличение жировой массы тела от 1-й «ММТ-группы» к 3-й, при сохранении общей тенденции, связывающей увеличение мышечной массы тела с увеличением ростового показателя и общей массы тела (табл. 1, 2).

Также отметим уменьшение среднего значения общей массы тела при сравнении двух пар групп: $70,4 \pm 1,80$ кг и $65,6 \pm 0,93$ кг - для 1-й ростовой и 1-й «ММТ-групп» соответственно и $81,0 \pm 3,12$ кг и $76,2 \pm 1,22$ кг – для 2-й ростовой и 2-й «ММТ-групп» соответственно (табл. 1,2). Отмеченное уменьшение общей массы тела связано с

меньшими значениями жирового компонента в 1-й и 2-й «ММТ-группах» – т.е. явное преобладание признаков эктоморфии и мезоморфии.

Таблица 1

Средние значения морфо-функциональных показателей в состоянии покоя у спортсменов разных ростовых групп (M±m)

| Группа | Рост (см) | М тела (кг) | ММТ (кг) | ЖМТ (кг) | ЧСС (уд/мин) | f (цикл/мин) | Vt (мл) | V (л/мин) | Vo2 (мл/мин) |
|-------------------------------|----------------|---------------|---------------|--------------|---------------|---------------|-----------------|---------------|-----------------|
| Все N=64 n=142 | 184,1± 1,30 | 78,6± 1,50 | 41,4± 0,91 | 8,8± 0,48 | 62,5± 0,60 | 14,9± 0,33 | 643,1± 20,34 | 9,2± 0,21 | 287,8± 8,74 |
| 1-я рост. гр. N=19 n=43 | 174,3± 0,72 | 70,4± 1,80 | 36,8± 1,03 | 8,3± 0,71 | 61,7± 1,06 | 15,2± 0,61 | 539,8± 30,16 | 7,9± 0,23 | 238,5± 8,16 |
| 2-я рост. гр. N=18 n=41 | 184,9± 0,62 | 81,0± 3,12 | 42,8± 1,97 | 9,6± 1,34 | 61,6± 1,20 | 13,9± 0,60 | 700,4± 30,50 | 9,5± 0,26 | 292,8± 16,47 |
| | P* <0,01 | <0,01 | <0,05 | <0,05 | >0,05 | <0,05 | <0,01 | <0,01 | <0,01 |
| 3-я рост.гр. N=27 n=58 | 197,5± 0,93 | 88,0± 1,40 | 46,7± 0,98 | 8,9± 0,51 | 64,7± 0,66 | 15,3± 0,50 | 735,7± 28,24 | 10,9± 0,18 | 353,1± 9,64 |
| | P** <0,01 | <0,05 | >0,05 | <0,05 | <0,05 | <0,05 | >0,05 | <0,01 | <0,01 |
| | P*** <0,01 | <0,01 | <0,01 | <0,05 | <0,05 | >0,05 | <0,01 | <0,01 | <0,01 |

Примечание. P* – достоверность различий между 2-й и 1-й ростовыми группами, P** – достоверность различий между 3-й и 2-й ростовыми группами, P*** – достоверность различий между 3-й и 1-й ростовыми группами.

Таблица 2

Средние значения морфо-функциональных показателей в состоянии покоя у спортсменов с разной мышечной массой тела (M±m)

| Группа | | ММТ (кг) | Рост (см) | М тела (кг) | ЖМТ (кг) | ЧСС (уд/мин) | f (цикл/мин) | Vt (мл) | V (л/мин) | Vo2 (мл/мин) |
|----------------|---------------|---------------|----------------|---------------|---------------|---------------|---------------|-----------------|---------------|-----------------|
| Все | N=64 n=142 | 41,4± 0,91 | 184,1± 1,30 | 78,6± 1,50 | 8,8± 0,48 | 62,5± 0,58 | 14,9± 0,33 | 643,1± 20,34 | 9,2± 0,21 | 287,8± 8,74 |
| 1-я ММТ-группа | N=13 n=32 | 33,0± 0,49 | 175,3± 1,57 | 65,6± 0,93 | 6,9± 0,57 | 59,2± 1,29 | 15,7± 0,88 | 531,8± 40,83 | 8,0± 0,23 | 230,6± 6,36 |
| 2-я ММТ-группа | N=33 n=69 | 40,0± 0,52 | 183,3± 1,51 | 76,2± 1,22 | 8,5± 0,47 | 63,2± 0,65 | 14,5± 0,39 | 644,3± 25,54 | 9,1± 0,26 | 266,2± 9,44 |
| | | P* <0,01 | <0,01 | <0,01 | <0,05 | <0,05 | >0,05 | <0,05 | <0,01 | <0,01 |
| 3-я ММТ-группа | N=18 n=41 | 50,1± 1,44 | 192,1± 2,49 | 92,4± 2,31 | 10,8± 1,33 | 63,8± 1,20 | 14,9± 0,73 | 721,2± 38,16 | 10,4± 0,28 | 368,7± 13,46 |
| | | P** <0,01 | <0,01 | <0,01 | <0,05 | >0,05 | >0,05 | >0,05 | <0,01 | <0,01 |
| | | P*** <0,01 | <0,01 | <0,01 | <0,01 | <0,05 | >0,05 | <0,01 | <0,01 | <0,01 |

Примечание. P* – достоверность различий между 2-й и 1-й ММТ-группами, P** – достоверность различий между 3-й и 2-й ММТ- группами, P*** – достоверность различий между 3-й и 1-й ММТ- группами.

В третьей паре наблюдаем увеличение среднего значения общей массы тела – $88,0 \pm 1,40$ кг и $92,4 \pm 2,31$ кг для 3-й ростовой и 3-й «ММТ-групп» соответственно, но на фоне увеличенной жировой массы тела для 3-й «ММТ-группы». Т.е. для третьей пары сравниваемых групп уже характерна выраженная мезоморфия.

Таким образом, основные конституциональные признаки как эктоморфия, мезоморфия и в редких случаях эндоморфия проявляются в разных сочетаниях во всех вариантах сравниваемых групп (по ростовому показателю и по показателю мышечной массы тела), но при этом детерминированы не ростовым показателем, а общей массой тела и ее мышечным компонентом. По всей вероятности, именно общая масса тела и ее мышечный компонент будут являться определяющими при выявлении особенностей аэробного обеспечения у спортсменов исследуемых групп.

В частности, подтверждением данного предположения следует считать, что при распределении испытуемых по мышечному компоненту массы тела наблюдаем более выраженную тенденцию к увеличению частоты сердечных сокращений от 1-й ММТ-группы к 3-й (табл. 1, 2). Это косвенно отражает повышенный кислородный запрос у спортсменов с большими показателями габитуса [1,3,8].

Аналогичная динамика отмечается и для показателей внешнего дыхания. Так, фактически, при одинаковой частоте дыхания в группе испытуемых с большей мышечной массой (2-я и 3-я ММТ-группы) отмечаются более высокие значения дыхательного объема, что и обуславливает увеличение минутного объема вентиляции (табл.2). Таким образом, увеличение минутного объема дыхания в состоянии покоя, как при увеличении роста, так и при увеличении мышечного компонента массы тела, указывает на повышенный кислородный запрос у спортсменов с большими показателями габитуса.

Об этом свидетельствуют среднегрупповые значения показателей потребления кислорода, как в ростовых группах, так и в «ММТ-группах» (табл. 1, 2). В обоих случаях наблюдаем увеличение среднего значения показателя $\dot{V}O_2$ при увеличении ростового показателя и показателя мышечного компонента массы тела, более выраженное у испытуемых с макросомными конституциональными признаками. В то же время межгрупповые различия в парах «ростовые группы - ММТ-группы» статистически не значимы. Так, средние значения показателя $\dot{V}O_2$ в 1-й ростовой группе и в 1-ой «ММТ-группе» соответственно составили $238,5 \pm 8,2$ мл/мин и $230,6 \pm 6,36$ мл/мин; во 2-ой ростовой и во 2-ой «ММТ-группе» $292,8 \pm 16,5$ мл/мин и $266,2 \pm 9,4$ мл/мин соответственно. Но уже в 3-й ростовой группе и в 3-ей «ММТ-группе» (соответственно $353,1 \pm 9,64$ мл/мин и $368,7 \pm 13,46$ мл/мин), в состоянии

покоя отмечается более высокий уровень потребления кислорода у испытуемых с выраженной мезоморфией (табл. 1, 2).

Причинами повышения кислородного запроса в условиях покоя при увеличении ростового показателя могут являться повышение эластического и резистивного сопротивления дыхания из-за увеличения дыхательного объема и длины воздухоносных путей (трахеи и бронхов), вследствие чего увеличивается работа дыхательных мышц (Дорохов, Губа, 2002). У спортсменов с выраженными макросомными признаками (высокорослые в сочетании с мезоморфией), кислородный запрос увеличивается в силу естественного повышения запроса в энергетическом обеспечении большей мышечной массы (Таймазов, Марьянович, 2002; Губа, Чеснокова, 2008). При этом, как было показано ранее, величина потребления кислорода во всех ростовых группах испытуемых в большей мере детерминируется массой тела и ее мышечным компонентом (Грабельников и др., 2018).

Заключение. Приведенные данные, позволяют говорить об оптимизации аэробного обеспечения организма спортсмена во взаимосвязи с основными конституциональными признаками, сформировавшимися в ходе многолетнего тренировочного процесса. Выявленные тенденции, предположительно, подчеркивают компенсационный механизм энергообеспечения – увеличение общей массы тела и ее компонентов (особенного мышечного) обязательно сопровождается увеличением энергетического запроса, а, следовательно, увеличивается и потребление кислорода. Таким образом, увеличение значений показателей, характеризующих габитус испытуемых, повышает энергетические запросы организма, в связи с чем, минутный объем дыхания и легочный газообмен должны обеспечить соответствующий уровень метаболизма и оптимизацию аэробного обеспечения в условиях мышечного покоя.

Список литературы

- Волков Н.И., Савельев И.А. 2002. Кислородный запрос и энергетическая стоимость напряженной мышечной деятельности человека // Физиол. человека. Т. 28. № 4. С. 80-93.
- Грабельников С.А., Демин А.С., Белоусова Е.В., Вирский П.Е., Джорджевич О.Ю., Куликов И.А., Савкин В.П. 2018. Влияние многолетнего тренировочного процесса на формирование основных соматотипических признаков у спортсменов разных ростовых групп // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2. С. 42-54.
- Губа В.П., Чеснокова Н.Н. 2008. Резервные возможности спортсменов. М.: Физическая культура. 146 с.
- Дорохов Р.Н., Губа В.П. 2002. Спортивная морфология. М.: СпортАкадемПресс. 236 с.
- Исаев Г.Г. 1994. Физиология дыхательных мышц // Физиология дыхания. Основы

- современной физиологии. СПб.: Наука. С. 178-196.
- Мартыросов Э.Г., Николаев Д.В., Руднев С.Г. 2006. Технологии и методы определения состава тела человека. М.: Наука. 248 с.
- Панасюк Т.В. 1998. Антропологический мониторинг как средство спортивного прогноза и совершенствования многолетнего тренировочного процесса у юных спортсменов // Юбилейн. сб. тр. учен. РГАФК, посвящ. 80-летию акад. М., 1998. Т. 2. С. 136-140.
- Таймазов В.А., Марьянович А.Т. 2002. Биоэнергетика спорта. СПб.: Шатон. 119 с.

FEATURES OF AEROBIC SUPPORT IN RESTING ATHLETES WITH DIFFERENT CONSTITUTIONAL CHARACTERISTICS

N.Yu. Arepina, E.A. Goloulina, Yu.N. Lisitsyna, A.V. Rezaeva
Tver State University, Tver

The article considers the features of aerobic support at rest in athletes of different growth groups and with different degrees of expression of the dynamic components of body weight. Cross-analysis of data on the studied groups of athletes revealed that increasing the values of indicators that characterize the habit of athletes, increases the body's energy needs. It is assumed that the established relationship reflects the compensatory mechanism of energy supply, ensuring the appropriate level of metabolism and optimization of aerobic supply in conditions of muscles at rest.

Keywords: *morphometric indicators, dynamic components of body weight, aerobic support.*

Об авторах:

АРЕПИНА Наталья Юрьевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры физического воспитания, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Arepina.NY@tversu.ru.

ГОЛОУЛИНА Елена Александровна – ассистент кафедры физического воспитания, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Goloulina.EA@tversu.ru.

ЛИСИЦЫНА Юлия Николаевна – ассистент кафедры физического воспитания, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Lisitsyna.YN@tversu.ru.

РЕЗАЕВА Анна Владимировна – ассистент кафедры физического воспитания, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Rezaeva.AV@tversu.ru.

Арепина Н.Ю. Особенности аэробного обеспечения в условиях покоя у спортсменов с разными конституциональными признаками / Н.Ю. Арепина, Е.А. Голоулина, Ю.Н. Лисицына, А.В. Резаева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 1(65). С. 33-38.

УДК 613.72; 616.1
DOI: 10.26456/vtbio238

СРАВНЕНИЕ ФИЗИЧЕСКОЙ И АЭРОБНОЙ РАБОТОСПОСОБНОСТИ У БИАТЛОНИСТОВ И ЛЫЖНИКОВ-ГОНЩИКОВ*

Ю.Г. Солонин, И.О. Гарнов, Т.П. Логинова, А.Л. Марков
Институт физиологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар

При максимальной нагрузке повышенная степень тренированности обнаруживается у лыжников-гонщиков по мощности и длительности нагрузки на велоэргометре, по пульсовой и сердечной стоимости единицы работы, по валовому и удельному значению МПК. Организм лыжников-гонщиков при максимальной нагрузке по значению КПД работает более эффективно, чем организм биатлонистов. Более высокая тренированность у лыжников-гонщиков РК проявляется в экономизации функций кардиореспираторной системы как в покое, так и при максимальных велоэргометрических нагрузках, а также по показателям удельной физиологической стоимости единицы работы. Повышенные функциональные возможности (или резервы) лыжники-гонщики показывают по таким параметрам как ЧСС, ЧД, МОД, ПК и ЭТ. Заключение: у биатлонистов аэробная производительность организма ниже, чем у лыжников-гонщиков, в связи с меньшим объемом тренировочных нагрузок по бегу на лыжах. Спортсмены-северяне по аэробной работоспособности уступают спортсменам из других регионов страны и мира. При медико-биологических и физиологических исследованиях группы биатлонистов и лыжников-гонщиков следует рассматривать отдельно.

Ключевые слова: *биатлонисты, лыжники-гонщики, степень тренированности, велоэргометрические нагрузки, кардиореспираторная система, максимальное потребление кислорода.*

Введение. Биатлон и лыжные гонки – это близкие виды спорта, связанные с высоким напряжением организма и с тренировкой такой важнейшей характеристики спортсмена как выносливость. Однако, стрельба в биатлоне со статической и нервно-эмоциональной нагрузками и соответственно сниженный объем бега на лыжах придает этому виду спорта свою психофизиологическую специфику и может негативно повлиять на аэробную работоспособность спортсмена. В

* Работа выполнена за счет средств субсидии на выполнение Государственного задания № ГР 1021051201877-3-3.1.8

литературе последних лет достаточно широко обсуждаются физиологические вопросы оценки выносливости у биатлонистов как в полевых, так и в лабораторных условиях (Черкасов и др., 2017; Болотин и др., 2019; Karstrom et al, 2019; Luchsinger et al, 2019; Комарова и др., 2020; Литвин и др., 2020; Laaksonen et al, 2020). Немало работ посвящено изучению физической работоспособности лыжников-гонщиков (Мануйлов, Масько, 2014; Polat et al, 2018; Starczewski et al, 2019; Torvik et al; 2020; Grzebisz, 2020). В ряде исследований при оценке функциональных особенностей организма спортсменов биатлонисты и лыжники-гонщики объединены в одну группу (Гарганеева и др., 2012; Попов и др., 2014; Гринь, Сухонос, 2017; Degens et al, 2019), что на наш взгляд вряд ли целесообразно. И лишь единичные работы посвящены сравнительному анализу морфофункциональных и психофизиологических показателей биатлонистов и лыжников-гонщиков (Филиппова, 2017; Корягина и др., 2020; Солонин и др., 2021). В связи с вышесказанным нам представляется актуальным сравнение функций кардиореспираторной системы в состоянии покоя и во время велоэргометрического тестирования при максимальных нагрузках у биатлонистов и лыжников-гонщиков первого спортивного разряда. Исходная наша гипотеза состоит в том, что у биатлонистов в связи с заведомо меньшим объемом динамических мышечных нагрузок по сравнению с лыжниками-гонщиками уровень аэробной производительности должен быть ниже, чем у лыжников-гонщиков.

Цель работы – сравнить физиологические показатели кардиореспираторной системы в покое и при максимальных велоэргометрических нагрузках у биатлонистов и лыжников-гонщиков первого спортивного разряда для выявления разницы в их аэробной работоспособности. Задачей исследования было сопоставить аэробную работоспособность наших спортсменов-северян с данными спортсменов из других регионов страны и мира.

Методика. Были обследованы 15 биатлонистов и 15 лыжников-гонщиков из Республики Коми (РК) в возрасте от 17 до 20 лет, имеющие одинаковую спортивную квалификацию (первый взрослый спортивный разряд) и находящиеся в хорошей физической форме.

Обследование организовано осенью (сентябрь – ноябрь) и проводилось обычно через день после отдыха от тренировок, в первой половине рабочего дня в лаборатории Института физиологии Коми НЦ УрО РАН в Сыктывкаре. От каждого спортсмена получено письменное согласие на участие в тестировании на велоэргометре. Протокол обследования был одобрен локальным комитетом по биоэтике при Институте физиологии Коми НЦ УрО РАН.

У спортсменов определяли рост и массу тела. Показатели кровообращения – частоту сердечных сокращений (ЧСС) и артериальное давление систолическое (АДС) и диастолическое (АДД) в покое сидя измеряли автоматическим прибором модели UA-767 (Япония). При нагрузках показатели артериального давления определяли по Короткову. Рассчитывали индекс массы тела (ИМТ), пульсовое давление (ПД) и двойное произведение по Робинсону (ДП). Для электрокардиографии (ЭКГ) в 12 отведениях и пульсометрии во время нагрузок на кожу спортсменов накладывали электроды, а для регистрации респираторных показателей на лицо надевали маску с датчиками параметров внешнего дыхания, кислорода и углекислоты.

Спортсмены были протестированы возрастающими нагрузками до отказа на велоэргометре с помощью системы “Oxycop Pro” (Германия) с регистрацией следующих показателей: ЭКГ, ЧСС, частота дыхания – ЧД, дыхательный объем – ДО, минутный объем дыхания (МОД), потребление кислорода – ПК, дыхательный коэффициент – ДК, кислородный пульс – КП, максимальное потребление кислорода – МПК прямым методом, и расчетом ряда показателей: ПД, ДП, энерготраты – ЭТ, коэффициент использования кислорода – КИО₂ и коэффициент полезного действия – КПД.

После 5-минутного сидения на велоэргометре спортсмены выполняли 2-минутную работу мощностью 120 Вт, с последующим ступенчатым приростом нагрузки на 40 Вт каждые две минуты при частоте педалирования 60 об/мин. Тест продолжался до отказа по самочувствию спортсмена.

Для сопоставимой оценки реакций организма спортсменов на последней минуте нагрузки, которая различается у разных лиц, мы считаем нужным ввести показатели «физиологической стоимости единицы работы»: пульсовой, прессорный, сердечный, респираторный, вентиляционный, кислородный, энергетический, значения которых получаются путем деления абсолютных величин соответствующих физиологических показателей при максимальной нагрузке на мощность механической работы в ваттах (например, пульсовой – ЧСС/нагрузка или уд/Вт, прессорный – АДС/нагрузка или мм/Вт, сердечный – ДП/нагрузка или усл. ед./Вт, респираторный – ЧД/нагрузка или цикл/Вт, вентиляционный – МОД/нагрузка или л/Вт, кислородный – ПК/нагрузка или мл/Вт, энергетический – ЭТ/нагрузка или кал/Вт). Они позволяют говорить о том, во что обходится организму спортсмена единица мощности работы, и на этой основе сравнивать разных индивидуумов или обследуемые выборки. Предложенные нами ранее аналогичные показатели – удельные физиологические затраты на единицу продукции –

продемонстрировали высокую информативность в физиологии труда (Солонин, 2017).

Полученные материалы подвергнуты статистической обработке с помощью пакета прикладных программ Statistica 6.0 и Biostat (версия 4.03) с проверкой вариационных рядов на характер распределения (по критерию Шапиро-Уилка). В представленных ниже таблицах приведены средние арифметические величины со стандартной ошибкой ($M \pm m$). Различия между выборками спортсменов оценивали по критерию Стьюдента и принимали статистически значимыми при $P < 0,05$.

Результаты. Данные табл. 1 показывают, что по антропометрическим и физиологическим показателям кровообращения, дыхания и газообмена в покое отсутствуют статистически значимые различия между биатлонистами и лыжниками-гонщиками.

Таблица 1

Антропометрические и физиологические показатели у спортсменов в покое ($M \pm m$)

| Показатели | Биатлонисты, n=15 | Лыжники-гонщики, n=15 | Значимость различий, P |
|-------------------------|-------------------|-----------------------|------------------------|
| Возраст, лет | 18,4±0,54 | 17,1±0,59 | 0,508 |
| Длина тела, см | 177,1±0,97 | 177,0±1,20 | 0,342 |
| Масса тела, кг | 71,2±0,92 | 69,0±1,00 | 0,224 |
| ИМТ, кг/м ² | 22,7±0,18 | 22,8±0,35 | 0,471 |
| ЧСС, уд/мин | 54±2,4 | 57±1,5 | 0,274 |
| АДС, мм рт.ст. | 115±2,3 | 112±2,5 | 0,418 |
| АДД, мм рт.ст. | 75±1,0 | 72±2,0 | 0,327 |
| ПД, мм рт.ст. | 40±5,9 | 40±4,8 | 0,839 |
| ДП, усл. ед. | 62±2,3 | 64±2,5 | 0,519 |
| ЧД, цикл/мин | 15,1±0,80 | 16,8±0,87 | 0,370 |
| ДО, мл | 688±35 | 660±37 | 0,403 |
| МОД, л | 10,4±0,51 | 11,1±0,52 | 0,210 |
| ДК, усл. ед. | 0,75±0,029 | 0,76±0,046 | 0,891 |
| ПК, мл/мин | 356±22 | 379±25 | 0,419 |
| ЭТ, кал/мин | 1590±70 | 1680±75 | 0,730 |
| КП, мл/уд. | 6,2±0,51 | 7,2±0,49 | 0,359 |
| КИО ₂ , мл/л | 34,1±1,10 | 35,0±1,20 | 0,254 |

При максимальной нагрузке (табл. 2) у лыжников-гонщиков по сравнению с биатлонистами статистически значимо выше длительность нагрузки и достигнутая мощность работы, ЧСС, ЧД, МОД, ДК, ПК, МПК и МПК/кг, ЭТ, КПД, ЧД/нагрузка. Тем не менее,

между группами нет значимых различий в значениях таких показателей как АДД, ДП, ДО, КП, КИО2, МОД/нагрузка. Одновременно у лыжников-гонщиков по сравнению с биатлонистами статистически значимо ниже АДС, ПД, ЧСС/нагрузка, АДС/нагрузка, ДП/нагрузка, ПК/нагрузка, ЭТ/нагрузка, что вместе с параметрами выполненной работы, значениями КПД и МПК свидетельствует об их более высокой физической работоспособности и тренированности на выносливость.

В подавляющем большинстве случаев значения ДК у биатлонистов и лыжников-гонщиков в тесте до отказа превышают единицу, что свидетельствует о преодолении почти всеми спортсменами респираторного порога анаэробного обмена.

Таблица 2

Физиологические показатели у спортсменов на последней минуте нагрузки до отказа ($M \pm m$)

| Показатели | Биатлонисты, n=15 | Лыжники-гонщики, n=15 | Уровень значимости, P |
|----------------------------|-------------------|-----------------------|-----------------------|
| Длительность нагрузки, мин | 10,6±0,23 | 12,7±0,29 | <0,001 |
| Нагрузка, Вт | 309±5,5 | 357±5,4 | <0,001 |
| ЧСС, уд/мин | 174±2,6 | 187±2,6 | <0,001 |
| АДС, мм рт. ст. | 197±2,9 | 186±2,7 | <0,01 |
| АДД, мм рт. ст. | 63±2,0 | 68±3,9 | >0,05 |
| ПД, мм рт.ст. | 134±2,6 | 118±2,7 | <0,001 |
| ДП, усл. ед. | 342±7,1 | 348±6,9 | >0,05 |
| ЧД, цикл/мин | 42,3±2,00 | 54,3±1,88 | <0,001 |
| ДО, мл | 2985±82 | 2829±102 | >0,05 |
| МОД, л | 125,4±5,1 | 151,0±4,7 | <0,001 |
| ДК, усл. ед. | 1,03±0,01 | 1,09±0,02 | <0,01 |
| ПК, мл/мин | 4071±102 | 4380±73 | <0,02 |
| МПК, мл/мин | 4134±63 | 4511±75 | <0,001 |
| МПК/кг, мл/мин*кг | 57,7±0,95 | 65,6±1,00 | <0,001 |
| ЭТ, кал/мин | 20712±549 | 22600±403 | <0,02 |
| КП, мл/уд | 23,3±0,43 | 23,4±0,59 | >0,05 |

| | | | |
|-------------------------|------------|------------|--------|
| КИО ₂ , мл/л | 32,5±1,89 | 29,0±1,74 | >0,05 |
| КПД, % | 21,5±0,35 | 22,7±0,26 | <0,01 |
| ЧСС/нагрузка, уд/Вт | 0,57±0,007 | 0,52±0,009 | <0,001 |
| АДС/нагрузка, мм/Вт | 0,65±0,01 | 0,52±0,01 | <0,001 |
| ДП/нагрузка, усл.ед./Вт | 1,10±0,021 | 0,97±0,020 | <0,001 |
| ЧД/нагрузка, цикл/Вт | 0,12±0,005 | 0,15±0,07 | <0,001 |
| МОД/нагрузка, л/Вт | 0,40±0,01 | 0,42±0,01 | >0,05 |
| ПК/нагрузка, мл/Вт | 13,3±0,34 | 12,3±0,13 | <0,01 |
| ЭТ/нагрузка, кал/Вт | 67,2±0,14 | 63,4±0,18 | <0,001 |

Обсуждение. В тех видах спорта, где тренируется выносливость, с повышением квалификации у спортсменов снижается нагрузка на сердечно-сосудистую систему в покое. Это рассматривается как проявление экономичности в деятельности аппарата кровообращения (Белоцерковский, Любина, 2012). При максимальной нагрузке у обследованных нами лыжников-гонщиков экономизация функций сердечно-сосудистой системы выявляется уже по таким показателям как АДС, ПД, ЧСС/нагрузка, АДС/нагрузка, ДП/нагрузка, а экономизация функций дыхания и энергетики обнаруживается по значениям ПК/нагрузка, ЭТ/нагрузка.

Представляется уместным сравнить у спортсменов и рабочие природы физиологических показателей, характеризующие функциональные резервы организма. Они составляют в среднем соответственно у биатлонистов и лыжников-гонщиков: по ЧСС 222 и 228%, по АДС 71 и 66%, по ЧД 180 и 223%, по МОД 1105 и 1260%, по ПК 1043 и 1055%, по ЭТ 1203 и 1245%, по МПК 1061 и 1090%. По большинству показателей у более работоспособных лыжников-гонщиков обнаруживается увеличение их рабочего прироста, что свидетельствует о возрастании функциональных резервов у лыжников-гонщиков в сравнении с биатлонистами.

В одной из работ было убедительно показано, что объем циклической нагрузки в год действительно был выше у лыжников-гонщиков (6195 км), чем у биатлонистов (5408 км) (Филиппова, 2017). В результате такой разницы в тренировках на выносливость у лыжников-гонщиков были выше скорость бега на лыжах на 100 м и скорость обычного бега на 1000 м и 3000 м.

Физиологические механизмы тренировки выносливости у спортсменов направлены на повышение способности переноса и

потребления кислорода во время интенсивной физической нагрузки и усиливают работу легких, системы крови, сердца, сосудов и мышц. Наиболее объективным показателем адаптации систем дыхания и кровообращения, а также степени тренированности выносливости является уровень МПК (Polat et al, 2018). Значения МПК (абсолютные и удельные на единицу массы тела и на единицу мощности нагрузки), характеризующие так называемый кислородный потолок, у лыжников-гонщиков намного выше, чем у биатлонистов, что подтверждает несравненно более высокую у них тренированность кардиореспираторной системы и выносливость организма.

При решении поставленной нами задачи интересно было сравнить уровни МПК и других показателей у спортсменов Республики Коми (РК) и других регионов страны и мира. У биатлонистов-юношей Тюменской области (Черкасов и др., 2017) значение МПК/кг было немного выше (68-73 мл/мин*кг), чем у биатлонистов РК – около 58 мл/мин*кг. У биатлонистов со средним возрастом 21,4 года (Luchsinger et al, 2019) уровни МПК 5630 мл/мин и ЧСС 198 уд/мин были выше, чем у спортсменов РК – 4134 мл/мин и 174 уд/мин. У более опытных биатлонистов в возрасте 23 лет (Karstrom et al, 2019) значения МПК (4900 мл/мин) и ЧСС (191 уд/мин) также были выше, чем у биатлонистов РК. Такая же закономерность наблюдалась и по уровню МОД – соответственно 192 л и 125 л. У биатлонистов еще одной группы 23-24 лет (Laaksonen et al, 2020) значения МПК/кг (66 мл/мин*кг), ЧСС (191 уд/мин) и МОД (192 л) превышали уровни, характерные для спортсменов РК. В целом биатлонисты РК показали несколько меньшую аэробную тренированность, чем обследованные в других регионах нашей страны и за рубежом.

В объединенной группе биатлонистов и лыжников со средним возрастом 22 года из Сибирских городов (Гарганеева и др., 2012) значение МПК/кг было в среднем 64,7 мл/мин*кг, что близко к уровню у лыжников-гонщиков РК (около 65 мл/мин*кг). Как следует из табл.2, у лыжников-гонщиков РК уровень МПК/кг составил 65,6 мл/мин*кг, а ЧСС при максимальной нагрузке достигла значения 187 уд/мин. У лыжников-гонщиков из Северной Европы такого же возраста - 19,6 лет (Torvik et al, 2020) значение МПК было на уровне 71,5 мл/мин*кг, а ЧСС при максимальной нагрузке составила 192 уд/мин. В другой зарубежной группе (Lundgren et al, 2015) МПК было еще выше - 78 мл/мин*кг. Таким образом, по аэробной способности и функциональным возможностям при нагрузке до отказа лыжники-гонщики РК уступают своим зарубежным соперникам.

Одной из причин пониженного уровня физической работоспособности наших биатлонистов и лыжников-гонщиков могут

являться сформировавшиеся в детском возрасте у жителей РК проблемы со здоровьем. Многие школьники-северяне физически ослаблены, у них снижены адаптационные способности и резервные возможности организма (Солонин, 1996).

Заключение. Таким образом, сформулированная нами гипотеза получила подтверждение. При максимальной нагрузке более высокая аэробная работоспособность обнаруживается у лыжников-гонщиков по мощности и длительности нагрузки на велоэргометре, по валовому и удельному значению МПК, КПД. В целом более выраженная степень тренированности у лыжников-гонщиков РК по сравнению с биатлонистами проявляется в экономизации функций кардиореспираторной системы при максимальных велоэргометрических нагрузках по пульсовой, прессорной, сердечной, кислородной и энергетической стоимости, ПД. Повышенные функциональные возможности (или резервы) лыжники-гонщики показывают по таким параметрам как ЧСС, ЧД, МОД, ПК, ЭТ. Отсюда следует, что при медико-биологических и физиологических исследованиях и оценках группы биатлонистов и лыжников-гонщиков необходимо рассматривать отдельно.

Список литературы

- Белоцерковский З.Б., Любина Б.Г.* 2012. Сердечная деятельность и функциональная подготовленность у спортсменов. М.: Советский спорт. 548 с.
- Болотин А.Э., Парамзин В.Б., Яцык В.З.* 2019. Методы исследования физического состояния и резервных возможностей организма у биатлонистов в процессе развития выносливости // Физическая культура и спорт. Олимпийское образование. Матер. междунар. науч.-практ. конф. Краснодар. С. 250-252.
- Гарганеева Н.П., Таминова И.Ф., Ворожцова И.Н., Бурматов Н.А.* 2012. Функциональные особенности сердечно-сосудистой системы у квалифицированных спортсменов разных видов спорта в зависимости от интенсивности и типа физической нагрузки // Сибирский медицинский журнал. Т. 27. № 4. С. 47-51.
- Гринь Г.Р., Сухонос Ю.А.* 2017. Комплексная оценка функционального состояния лыжника и биатлонистов // Вопросы восстановительной и спортивной медицины. Матер. междунар. науч.-практ. конф. М. С.76-78.
- Комарова Н.А., Кокурин А.В., Шуняева Е.А.* 2020. Управление тренировочным процессом юных биатлонистов на основе показателей функциональной диагностики // Теория и практика физической культуры. № 9. С. 20.
- Корягина Ю.В., Нопин С.В., Тер-Акопов Г.Н.* 2020. Сравнительный анализ морфологического статуса лыжников и биатлонистов России и Норвегии // Современные вопросы биомедицины. Т.4. № 2. С. 58-63.

- Литвин Ф.Б., Брук Т.М., Терехов П.А., Осипова Н.В.* 2020. Особенности анаэробной работоспособности биатлонистов в зависимости от типа вегетативной регуляции сердечного ритма // Журнал медико-биологических исследований. Т. 8. № 4. С. 368-377.
- Мануйлов И.В., Масько Е.В.* 2014. Взаимосвязь физической работоспособности с показателями кардиореспираторной системы у лыжников в годовом цикле на Европейском Севере // Бюллетень Северного государственного медицинского университета. № 1 (32). С. 213-214.
- Попов Д.В., Грушин А.А., Виноградова О.Л.* 2014. Физиологические основы оценки аэробных возможностей и подбора тренировочных нагрузок в лыжном спорте и биатлоне. М.: Советский спорт. 80 с.
- Солонин Ю.Г.* 1996. Физическое здоровье школьников Севера // Школа здоровья. Т. 3. № 1. С. 5-13.
- Солонин Ю.Г.* 2017. Нормирование физического напряжения при труде. Монография. Новосибирск: Изд. АНС «СибАК». 180 с.
- Солонин Ю.Г., Гарнов И.О., Логинова Т.П., Марков А.Л.* 2021. Состояние кардиореспираторной системы биатлонистов и лыжников-гонщиков Республики Коми при велоэргометрическом тестировании // Журнал медико-биологических исследований. Т. 9. № 3. С. 305-315.
- Филиппова Е.Н.* 2017. Сравнительный анализ морфофункциональных и психофизиологических показателей лыжников-гонщиков и биатлонистов // Современные тенденции развития науки и технологий. № 2-4. С.137-141.
- Черкасов В.В., Ильиных И.А., Старых И.А., Калашиникова Т.В.* 2017. Развитие выносливости биатлонистов на специальноподготовительном этапе годового тренировочного цикла // Теория и практика физической культуры. № 10. С.78-80.
- Degens H., Stasiulis A., Skurvydas A., Statkeviciene B., Venckunas T.* 2019. Physiological comparison between non-athletes, endurance, power and team athletes // Eur J Appl Physiol. V. 119. № 6. P. 1377-1386.
- Grzebisz N.* 2020. Cardiovascular Adaptations to Four Months Training in Middle-Aged Amateur Long-Distance Skiers // Diagnostics (Basel). V. 10. № 7. A. 442.
- Karstrom M.J., McGawley K., Laaksonen M.S.* 2019. Physiological Responses to Rifle Carriage During Roller-Skiing in Elite Biathletes // Front Physiol. V. 10. P.15-19.
- Laaksonen M.S., Andersson E., Karstrom M.J., Lindblom H.* 2020. Laboratory-Based Factors Predicting Skiing Performance in Female and Male Biathletes // Front Sports Act Living. V. 2. A. 99.
- Luchsinger H., Talsnes R.K., Kocbach J., Sandbakk O.* 2019. Analysis of a Biathlon Sprint Competition and Associated Laboratory Determinants of Performance // Front Sports Act Living. V. 1. A. 60.
- Lundgren K.M., Karlsen T., Sandbakk O., James P.E., Tjonna A.E.* 2015. Sport-specific physiological adaptations in highly trained endurance athletes // Med Sci Sports Exerc. V. 47. № 10. P. 2150-2157.

- Polat M., Eryilmaz S.K., Aydogan S.* 2018. Seasonal variations in body composition, maximal oxygen uptake, and gas exchange threshold in cross-country skiers // *Open Access J Sports Med.* V. 9. P. 91-97.
- Starczewski M., Zmijewski P., Witek K., Klusiewicz A.* 2019. Physiological Aspects of Different Roller Skiing Techniques in Field Conditions // *J Hum Kinet.* V. 66. P.111-120.
- Torvik P-O., van den Tillaar R., Iversen G.* 2020. Does the Order of Submaximal Lactate Threshold and Maximal Oxygen Uptake Testing Influence Test Outcomes // *Sports (Basel).* V.8. № 6. A. 75.

COMPARISON OF PHYSICAL AND AEROBIC PERFORMANCE IN BIATHLONISTS AND RACING SKIERS

Iu.G. Solonin, I.O. Garnov, T.P. Loginova, A.L. Markov

Institute of Physiology of Komi Science Centre of the Ural Branch RAS,
FRC Komi SC UB RAS, Syktyvkar

At maximum load, an increased degree of fitness is found among cross-country skiers in terms of power and duration of exercise on a bicycle ergometer, in terms of pulse and heart cost per unit of work, and in gross and specific VO₂ max. The body of skiers-racers at maximum load in terms of efficiency value works more efficiently than the body of biathletes. A higher level of fitness among skiers-racers of the Republic of Kazakhstan is manifested in the economization of the functions of the cardiorespiratory system both at rest and at maximum cycle ergometric loads, as well as in terms of the specific physiological cost of a unit of work. Increased functionality (or reserves) skiers-racers show in such parameters as heart rate, HR, MO, PC and ET. Conclusion: in biathletes, the aerobic performance of the body is lower than in skiers-racers, due to the lower volume of training loads for cross-country skiing. Athletes from the north are inferior in aerobic performance to athletes from other regions of the country and the world. In biomedical and physiological studies, the groups of biathletes and cross-country skiers should be considered separately.

Keywords: *biathletes, cross-country skiers, fitness level, bicycle ergometric loads, cardiorespiratory system, maximum oxygen consumption.*

Об авторах:

СОЛОНИН Юрий Григорьевич – доктор медицинских наук, профессор, главный научный сотрудник отдела экологической и медицинской физиологии, ФГБУН «Институт физиологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН», 167982, Сыктывкар, ул. Первомайская, 50, e-mail: solonin@physiol.komisc.ru.

ГРАНОВ Игорь Олегович – кандидат биологических наук, научный сотрудник отдела экологической и медицинской, ФГБУН «Институт физиологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН», 167982, Сыктывкар, ул. Первомайская, 50, e-mail: 566552@inbox.ru.

ЛОГИНОВА Татьяна Петровна – кандидат биологических наук, научный сотрудник отдела экологической и медицинской, ФГБУН «Институт физиологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН», 167982, Сыктывкар, ул. Первомайская, 50, e-mail: loginova@physiol.komisc.ru.

МАРКОВ Александр Леонидович – кандидат биологических наук, научный сотрудник отдела экологической и медицинской физиологии, ФГБУН «Институт физиологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН», 167982, Сыктывкар, ул. Первомайская, 50, e-mail: volkarb@mail.ru.

Солонин Ю.Г. Сравнение физической и аэробной работоспособности у биатлонистов и лыжников-гонщиков / Ю.Г. Солонин, И.О. Гранов, Т.П. Логинова, А.Л. Марков // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 1(65). С. 39-49.

ЗООЛОГИЯ

УДК 591.4:599.323.43 (470.331)
DOI: 10.26456/vtbio239

ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ЭКСТЕРЬЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES GLAREOLUS SCHREBER*), ОБИТАЮЩЕЙ НА ТЕРРИТОРИИ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

А.А. Емельянова

Тверской государственный университет, Тверь

При исследовании популяционных особенностей размеров и пропорций тела рыжей полевки, обитающей на территории Тверской области, для некоторых выборок из 7 рассматриваемых было зарегистрировано наличие полового диморфизма по длине тела и хвоста. Наиболее выраженные различия зверьков отмечались по длине тела: по данному экстерьерному признаку можно выделить две группы популяций, при сопоставлении которых получены высокие уровни значимости отличий – западную (более крупные зверьки) и северо-восточную (полевки с меньшими размерами тела). Длина ступни – наименее изменчивый метрический признак у рыжих полевок, обитающих на территории Тверской области; для остальных экстерьерных признаков не прослеживались определенные закономерности географической изменчивости. Проверка таксономического значения популяционных различий по применяемым морфологическим показателям с помощью коэффициента различия CD показала, что все обнаруженные различия не достигли уровня подвидовых и являются популяционными. При этом было отмечено сходство значений средних и крайних величин длины тела рыжих полевок из северо-восточных районов Тверской области с таковыми, представленными в литературных источниках для северного подвида рыжей полевки (*M. gl. suecicus* Miller) в пределах западной части его ареала.

Ключевые слова: рыжая полевка, популяция, изменчивость, линейные размеры, пропорции тела, Тверская область.

Введение. Европейская рыжая полевка (*Myodes glareolus* Schreber, 1780 – хорошо и всесторонне изученный вид, характеризующийся широкой областью распространения, охватывающей Европу и часть Азии, и высокой численностью в благоприятных местах обитания. Ввиду этого, Рабочей группой по проекту «Вид и его продуктивность в ареале» в рамках Советской Национальной программы «Человек и биосфера» в 1978 г. рыжая полевка была избрана одним из модельных видов, для которых был

разработан план комплексных исследований и монографического описания. В 1981 г. вышла в свет монография «Европейская рыжая полевка», сводящая воедино основную часть известного на тот момент материала по таксономии, морфологии и экологии вида. По мнению авторского коллектива монографии, подобная обобщающая работа является основой для организации постоянных наблюдений и дальнейшего сбора информации.

В биотопах верховий Волги европейская рыжая полевка – массовый представитель лесных полевков, где она составляет до 60–100% от населения мелких млекопитающих (Емельянова и др., 2002; Емельянова, 2004а). На территории Тверской наиболее полное и регулярное зоологическое исследование данного вида проводилось и проводится на сравнительно ограниченной территории Центрального Лесного биосферного заповедника в рамках инвентаризации фауны мелких млекопитающих (Нелидовский район) (Юргенсон, 1937; Волкова, 1979; Истомин, 1985, 1995). Там же рыжая полевка, наряду с другими членами сообщества мышевидных грызунов, используется в качестве биоиндикатора состояния и динамики лесных ценозов (Истомин, 1986, 1987а, 1987б, 1988, 1990, 1992, 1994, 2005, 2007, 2009; Емельянова, Сидорова, 2014). Рядом авторов затрагивались некоторые аспекты морфологии и экологии вида на территории Тверской области, а также его роль как носителя природноочаговых заболеваний (Шанев, 1958; Шапошников, 1959; Волков, 1970; Викторов, 1971; Томашевский, 1985; Томашевский, Тихонов, Тихонова, 1986; Томашевский, Викторов, Тихонова, 1988; Томашевская, Томашевский, Викторов; 1989; Тихонова, Тихонов, 1990; Томашевский, Томашевская, 1992; Емельянова, 2013; Емельянова, 2015а, 2015б). При этом основная масса настоящих работ касается анализа состава населения, численности и биотопического распределения разных видов мелких млекопитающих. Комплексное же исследование морфологических особенностей рыжей полевки, обитающей на территории Тверской области, на примере серий из районов, находящихся на значительном удалении друг от друга, не проводилось. Изучение изменчивости морфологических признаков рыжей полевки, обитающей в верховьях Волги и сопредельных территориях, административно входящих в состав Тверской области, представляет особый интерес, поскольку, по литературным сведениям, здесь соприкасаются границы распространения двух подвидов рыжей полевки: *Myodes glareolus suecicus* Miller (1900) (темная или северная рыжая полевка) и *Myodes glareolus glareolus* Schreber (1780) (обыкновенная рыжая полевка). Граница между ареалами подвидов пересекает Тверскую область, проходя по линиям через Холм, Белый, далее Клин, Иваново. Из этого следует, что в западных районах

Материал и методы исследования. Изучение изменчивости вида должно основываться на сравнении и анализе географического распределения морфологических признаков в группе территориально смежных популяций, поскольку именно популяция служит основной элементарной структурной единицей вида и единицей микроэволюции. Это направление исследований сопряжено с такими трудностями, как сложность определения границ популяций и вычленения в общей картине изменчивости признаков факторов, определяющих такие изменения (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). По этим причинам сбор серийного материала проходил в географических точках, значительная пространственная разобщенность которых (от 60 до 120 км при сравнительно небольшой величине радиуса репродуктивной активности вида - не более 2 км), наличие между ними обширных обезлесенных участков, болот и развитой речной сети, выполняющих барьерно-изолирующую роль, позволяли получить морфофизиологическую характеристику особей, заведомо относящихся к разным популяциям. Последующий феногеографический анализ подтвердил принадлежность выборок к разным популяциям (Емельянова, 2004б, 2005, 2008). Районы исследования были избраны с целью охватить всю территорию области вдоль линии её наибольшей протяженности в направлении с юго-запада на северо-восток, следствием чего являются более-менее выраженные изменения зимних температур (География Тверской области, 1992) (рис. 1). Сбор материала проходил в 1997-2000 гг. в Зубцовском, Калининском, Нелидовском, Торопецком, Лихославльском и Лесном административных районах Тверской области: полевки из Зубцовского, Калининского, Нелидовского, Торопецкого и Лесного районов отлавливались в июне-июле 1999 г., зверьки Лихославльского района – в конце июля 2000 г. Кроме того, использовались данные по сборам в летние сезоны 1990-1991 гг. в Удомельском районе Тверской области (рис. 1).

В качестве экстерьерных признаков были использованы общепринятые промеры: длина тела, хвоста, уха и задней ступни; измерения производились с точностью до 0,1 мм (Бобринский и др., 1956). В целях сравнения пропорций тела зверьков из разных популяций вычислялись индексы – отношение размеров органов к длине тела, выраженное в процентах. В данной работе применялись индексы хвоста, уха и ступни. Для суждения о характере географической изменчивости рыжей полевки Тверской области использовались только взрослые перезимовавшие зверьки. Конкретное число взрослых особей в сопоставляемых выборках дается в исходных таблицах по применяемым морфологическим параметрам. Все применяемые нами морфофизиологические показатели

рассматривались у самцов и самок. Такой анализ имеет самостоятельный интерес, так как географическая изменчивость полового диморфизма, то есть особенностей реакции самцов и самок на изменение условий среды, является основой динамического подхода при описании видов и групп животных (Шварц и др., 1968). При выраженном половом диморфизме по рассматриваемым признакам, подтверждаемом статистически, для заключения о специфике межпопуляционных различий использовались серии взрослых самцов.

При статистической обработке материала использовалось несколько подходов. Для подтверждения достоверности различий полов и (или) выборок по морфологическим параметрам применялся Mann-Whitney тест, позволяющий анализировать распределения, отличающиеся от нормального. Констатация достоверности различий между выборками происходила при уровне значимости $p \leq 0,05$, соответствующем первому уровню надежности (0,95). Таксономическое значение популяционных различий по применяемым морфологическим показателям оценивалось с помощью коэффициента различия CD (Майр, 1971).

Результаты и обсуждение. Для объективной характеристики морфологических особенностей популяции важно учитывать проявление таких форм изменчивости, как возрастная, сезонная и половая. В сравниваемых сериях представлен однородный возрастной материал – перезимовавшие полевки, отловленные преимущественно в первой половине лета, что исключает влияние возрастной и сезонной изменчивости. Об отсутствии полового диморфизма в размерах важнейших диагностических признаков мышевидных грызунов и некоторых насекомоядных говорят многие авторы (Россолимо, 1962; Wasilewsky, 1954, 1954a; Schubarth, 1958; Kubik, 1960). Однако существует много фактов, утверждающих о наличии у рыжей полевки небольшого полового диморфизма и о больших размерах самок в природных популяциях (Терехович, 1969; Башенина, 1972; Гурьева, 1973). Наши материалы подтверждают эти выводы – практически во всех изученных популяциях длина тела и хвоста самок была больше соответствующих промеров у самцов, средняя величина длина ступни и высоты уха у самок так же обычно была больше, чем у самцов (табл. 1–7). При этом в популяциях из Зубцовского и Нелидовского районов у самок было обнаружено меньшее значение средней длины ступни по сравнению с самцами, и высота уха самок «нелидовской» популяции меньше, чем у самцов – данные различия были незначительны и не достигли достоверного уровня (табл. 1, 5). В Лесном районе найден половой диморфизм, закономерности которого противоположны обнаруженным в большинстве других популяций: самцы в этой

популяции крупнее самок, что может быть следствием небольшого объема выборки самок – четыре особи. В целом в популяциях из Лесного и Лихославльского районов не обнаружено статистически достоверных различий между самцами и самками ни по линейным размерам, ни в пропорциях тела (табл. 3, 4). В Торопецком и Удомельском районах длина тела самок достоверно больше, чем у самцов ($p \leq 0,031$ и $0,037$ соответственно) (табл. 5, 6). Были получены достоверные различия полов по длине хвоста в Калининском и Нелидовском районах ($p \leq 0,037$ и $0,012$) (табл. 2, 5). У зверьков из Зубцовского района выявлен половой диморфизм по длине тела, хвоста, индексу уха и ступни ($p \leq 0,0002$, $0,005$, $0,033$, $0,00005$) (табл. 1).

Отмечаемые в литературе половые различия относительной длины хвоста в сторону большего значения индекса у самок (Европейская рыжая полевка, 1981) нами были найдены в четырех популяциях: из Калининского, Торопецкого, Зубцовского и Нелидовского районов. В Лесном, Лихославльском и Удомельском районах величина индекса хвоста самок была меньше, чем у самцов. В серии из Лесного района это может объясняться большими значениями всех линейных размеров, особенно длины хвоста, у самцов по сравнению с самками. В сериях из двух других районов – значительно более крупными размерами тела у самок и приблизительно одинаковой абсолютной длиной хвоста у обоих полов. Все обнаруженные нами половые различия по средней величине индекса хвоста статистически недостоверны.

Ввиду обнаруженного полового диморфизма по линейным промерам и наличия популяционных особенностей в его проявлении, при сопоставлении серий по данным признакам использовались только самцы. Популяционные особенности величин индексов хвоста, уха и ступни рассматривались без разделения по полу.

Анализируя закономерности географической изменчивости средних размеров тела рыжей полевки Тверской области, можно заметить, что в западных районах регистрировались более крупные зверьки: длина тела самцов из Торопецкого и Нелидовского районов соответственно – $108,13$ мм ($104,0$ – $111,0$ мм) и $109,67$ мм ($103,0$ – $114,0$ мм). Зверьки из центральных и северных районов были значительно мельче: средняя длина тела полевок из Калининского района – $101,73$ мм ($92,0$ – $108,0$ мм), Лихославльского – $99,60$ мм ($95,0$ – $105,0$ мм), Лесного – $102,80$ мм ($98,0$ – $109,0$ мм) и Удомельского – $98,56$ мм ($90,0$ – $110,0$ мм). Различия размеров тела зверьков из Удомельского и Лесного районов достоверны ($p \leq 0,024$). В основном серии из названных северо-восточных районов обнаруживали сходство всех линейных промеров, различия по которым не достигали достоверных

величин (табл. 8; рис. 3). Исключение – длина хвоста полевков из Удомельского и Калининского районов (рассматривается далее).

При сравнении серии из Торопецкого района с сериями из Калининского, Лихославльского, Лесного и Удомельского районов получены следующие уровни значимости различий длины тела: $p \leq 0,005$, $0,005$, $0,005$, $0,0004$. При сравнении популяции из Нелидовского района с данными популяциями в перечисленном порядке были получены ещё большие уровни значимости различий: $p \leq 0,0009$, $0,002$, $0,0008$, $0,00001$. По длине тела полевки из Зубцовского района занимали промежуточное положение между западной и северо-восточной группами популяций – 104,20 мм (93,0–113,0 мм). Различия достигали достоверных величин при сравнении с выборками из следующих районов: Торопецкого ($p \leq 0,02$), Нелидовского ($p \leq 0,001$), Лихославльского ($p \leq 0,04$), Удомельского ($p \leq 0,0004$) (табл. 8; рис. 3).

Согласно отличиям абсолютных размеров тела самцов разных популяций, наблюдались различия веса: графическая картина распределения средних значений длины и веса тела для исследованных популяций сходна (рис. 2, 3)¹. Крупные зверьки из Торопецкого, Нелидовского и Зубцовского районов имели большие весовые средние, соответственно – 30,26 г (27,43–34,41 г), 29,17 г (25,01–33,41 г) и 27,28 г (19,22–31,00 г). Более мелкие полевки из Калининского, Лихославльского и Лесного районов характеризовались меньшим весом – 26,60 г (23,00–29,20 г), 24,08 г (21,85–26,95 г) и 24,28 г (20,15–26,75 г). По весовым средним максимально сходство популяций из Нелидовского и Торопецкого районов, из Зубцовского и Калининского, из Лесного и Лихославльского. Различия серий, входящих в эти три весовые группы, подтверждается статистически (табл. 8; рис. 2).

Рассматривая популяционные особенности длины уха, отметим, что полевки из Удомельского, Лесного и Лихославльского районов характеризовались невысокой ушной раковиной: средние величины соответственно – 13,35 мм (12,5–15,0 мм), 13,25 мм (12,5–14,0 мм) и 13,00 мм (12,0–14,1 мм). При сравнении этих серий с полевками из Нелидовского района, где обнаружено максимальное значение средней длины уха для районов исследования – 14,13 мм (13,0–15,0 мм), получены следующие уровни значимости различий: $p \leq 0,006$, $0,004$ и $0,013$. Также полевки из Нелидовского района по данному промеру достоверно отличались от зверьков из Зубцовского района, для

¹ Вес тела полевков Удомельского района взят после фиксации в 4% формалине. Данные приводятся, но при сравнении с другими популяциями не рассматриваются

которых были получены минимальные средние значения высоты уха – 12,86 мм (12,0–14,0 мм) ($p \leq 0,000$). Уровень значимости различий длины уха полевок из Нелидовского и Торопецкого районов – $p \leq 0,031$. Отличие популяции из Калининского района от других, изученных в Тверской области, популяций статистически недостоверно. Средняя длина уха зверьков этого района – 13,22 мм (12,0–14,0 мм) (табл. 8; рис. 4).

Полевки из Калининского района характеризовались минимальной средней длиной хвоста – 44,82 мм (41,0–50,0 мм). По этому промеру данная популяция достоверно отличалась от популяций из Зубцовского – 48,22 мм (43,0–54,0 мм), Нелидовского – 46,73 мм (41,5–54,0 мм) и Торопецкого – 49,19 мм (45,0–53,0 мм) районов: $p \leq 0,01$, 0,011 и 0,008 соответственно. У зверьков из Удомельского района была найдена максимальная средняя длина хвоста – 50,00 мм (40,0–56,0 мм), что привело к значимым различиям при сравнении с популяциями из Калининского и Нелидовского районов ($p \leq 0,003$, $p \leq 0,036$). Средняя длина хвоста полевок из Лихославльского и Лесного районов соответственно – 49,90 мм (44,0–56,0 мм) и 47,35 мм (41,0–54,0 мм); отличия этих популяций от других рассматриваемых популяций статистически недостоверны (табл. 8; рис. 5).

Таблица 1

Линейные размеры (в мм) и пропорции тела (в %) рыжей полевки
Тверской области (Зубцовский район, июнь 1999г. Ad)

| Признак | N | M±m | Lim | σ | P*** |
|---------------|------|-------------|---------------|------|--------|
| Вес тела (г) | 30* | 27,28±0,43 | 19,22–31,00 | 2,40 | 0,000 |
| | 26** | 32,80±0,58 | 27,10–39,74 | 2,99 | |
| Длина тела | 30 | 104,20±0,82 | 93,00–113,00 | 4,51 | 0,0002 |
| | 26 | 109,19±0,76 | 102,00–116,00 | 3,90 | |
| Длина хвоста | 27 | 48,22±0,63 | 43,00–54,00 | 3,28 | 0,005 |
| | 26 | 50,96±0,55 | 46,00–59,00 | 2,82 | |
| Высота уха | 28 | 12,85±0,12 | 12,00–14,00 | 0,65 | 0,235 |
| | 26 | 13,05±0,12 | 11,50–14,00 | 0,63 | |
| Длина ступни | 30 | 17,41±0,09 | 16,50–18,00 | 0,52 | 0,142 |
| | 26 | 17,19±0,10 | 16,00–18,00 | 0,53 | |
| Индекс хвоста | 27 | 46,21±0,63 | 40,00–51,92 | 3,30 | 0,957 |
| | 26 | 46,69±0,49 | 43,39–53,92 | 2,52 | |
| Индекс уха | 28 | 12,35±0,12 | 11,32–14,00 | 0,68 | 0,033 |
| | 26 | 11,96±0,11 | 10,45–13,33 | 0,56 | |
| Индекс ступни | 30 | 16,74±0,14 | 15,59–18,27 | 0,78 | 0,000 |
| | 26 | 15,76±0,12 | 14,78–17,15 | 0,65 | |

Таблица 2

Линейные размеры (в мм) и пропорции тела (в %) рыжей полевки
Тверской области (Калининский район, июнь 1999г. Ad)

| Признак | N | M±m | Lim | σ | p |
|---------------|----|-------------|--------------|------|-------|
| Вес тела (г) | 11 | 26,60±1,87 | 23,00–29,20 | 1,87 | 0,001 |
| | 16 | 31,24±0,95 | 22,90–37,20 | 3,79 | |
| Длина тела | 11 | 101,73±5,26 | 92,00–108,00 | 5,26 | 0,307 |
| | 16 | 103,75±4,74 | 96,00–110,00 | 4,74 | |
| Длина хвоста | 11 | 44,82±3,13 | 41,00–50,00 | 3,12 | 0,034 |
| | 16 | 47,94±3,80 | 39,00–54,00 | 3,80 | |
| Высота уха | 9 | 13,22±0,83 | 12,00–14,00 | 0,83 | 0,453 |
| | 7 | 13,57±0,98 | 12,00–15,00 | 0,98 | |
| Длина ступни | 11 | 17,36±0,51 | 17,00–18,00 | 0,50 | 0,828 |
| | 16 | 17,41±0,49 | 17,00–18,00 | 0,49 | |
| Индекс хвоста | 11 | 44,12±3,10 | 39,81–48,91 | 3,10 | 0,145 |
| | 16 | 46,27±3,99 | 39,80–52,04 | 3,99 | |
| Индекс уха | 9 | 13,16±1,31 | 11,32–15,22 | 1,31 | 0,822 |
| | 7 | 13,03±0,69 | 12,25–14,14 | 0,69 | |
| Индекс ступни | 11 | 17,12±1,19 | 15,74–18,95 | 1,19 | 0,424 |
| | 16 | 16,81±0,83 | 15,46–18,37 | 0,83 | |

Примечание: здесь и далее в таблицах: *верхняя строка – признаки самцов; **нижняя строка – признаки самок; ***уровень значимости различий самцов и самок; заливкой выделены параметры, по величине которых различия между сопоставляемыми группами достигли уровня достоверности.

Таблица 3

Линейные размеры (в мм) и пропорции тела (в %) рыжей полевки
Тверской области (Лесной район, июнь 2000г. Ad)

| Признак | N | M±m | Lim | σ |
|---------------|----|-------------|--------------|------|
| Вес тела (г) | 10 | 24,28±0,68 | 20,15–26,75 | 2,14 |
| | 4 | 25,55±1,41 | 23,13–29,00 | 2,82 |
| Длина тела | 10 | 102,80±1,10 | 98,00–109,00 | 3,49 |
| | 4 | 100,75±0,85 | 99,00–103,00 | 1,71 |
| Длина хвоста | 10 | 47,35±1,28 | 41,00–54,00 | 4,06 |
| | 4 | 45,25±1,80 | 40,00–48,00 | 3,59 |
| Высота уха | 10 | 13,25±0,15 | 12,50–14,00 | 0,49 |
| | 4 | 13,25±0,25 | 13,00–14,00 | 0,50 |
| Длина ступни | 10 | 17,50±0,13 | 17,00–18,00 | 0,41 |
| | 4 | 17,38±0,24 | 17,00–18,00 | 0,48 |
| Индекс хвоста | 10 | 46,00±0,86 | 41,84–50,00 | 2,72 |
| | 4 | 44,89±1,55 | 40,40–47,52 | 3,10 |
| Индекс уха | 10 | 12,90±0,15 | 11,93–13,73 | 0,46 |
| | 4 | 13,15±0,26 | 12,62–13,86 | 0,52 |
| Индекс ступни | 10 | 17,04±0,21 | 16,06–18,37 | 0,65 |
| | 4 | 17,25±0,35 | 16,50–18,18 | 0,71 |

Таблица 4

Линейные размеры (в мм) и пропорции тела (в %) рыжей полевки
Тверской области (Лихославльский район, июль 2000г. Ad)

| Признак | N | M±m | Lim | σ |
|---------------|---|-------------|---------------|------|
| Вес тела (г) | 5 | 24,08±0,97 | 21,85-26,95 | 2,16 |
| | 3 | 29,63±2,38 | 25,33-33,55 | 4,12 |
| Длина тела | 5 | 99,60±1,86 | 95,00-105,00 | 4,16 |
| | 3 | 106,00±3,46 | 100,00-112,00 | 6,00 |
| Длина хвоста | 5 | 49,90±2,48 | 44,00-56,50 | 5,55 |
| | 3 | 50,00±0,58 | 49,00-51,00 | 1,00 |
| Высота уха | 5 | 13,00±0,32 | 12,00-14,00 | 0,71 |
| | 3 | 13,67±0,33 | 13,00-14,00 | 0,57 |
| Длина ступни | 5 | 17,20±0,12 | 17,00-17,50 | 0,27 |
| | 3 | 17,67±0,17 | 17,50-18,00 | 0,29 |
| Индекс хвоста | 5 | 50,00±1,68 | 46,32-55,39 | 3,76 |
| | 3 | 47,28±1,85 | 43,75-50,00 | 3,21 |
| Индекс уха | 5 | 13,07±0,39 | 12,38-14,58 | 0,88 |
| | 3 | 12,92±0,54 | 12,26-14,00 | 0,94 |
| Индекс ступни | 5 | 17,30±0,44 | 16,19-18,42 | 0,98 |
| | 3 | 16,71±0,69 | 15,63-18,00 | 1,20 |

Таблица 5

Линейные размеры (в мм) и пропорции тела (в %) рыжей полевки
Тверской области (Нелидовский район, июль 1999г. Ad)

| Признак | N | M±m | Limit | σ | p |
|---------------|----|-------------|-------------|------|-------|
| Вес тела, г | 15 | 29,17±0,61 | 25,01-33,41 | 2,38 | 0,405 |
| | 10 | 29,74±0,95 | 22,37-33,36 | 3,00 | |
| Длина тела | 15 | 109,67±1,03 | 103,0-114,0 | 3,98 | 0,802 |
| | 10 | 110,30±1,35 | 104,0-118,0 | 4,27 | |
| Длина хвоста | 15 | 46,73±0,90 | 41,5-54,0 | 3,48 | 0,012 |
| | 10 | 50,15±0,70 | 46,0-53,0 | 2,21 | |
| Длина уха | 15 | 14,13±0,18 | 13,0-15,0 | 0,69 | 0,887 |
| | 10 | 14,05±0,29 | 12,5-15,0 | 0,93 | |
| Длина стопы | 15 | 17,77±0,16 | 16,5-18,5 | 0,63 | 0,175 |
| | 10 | 17,40±0,27 | 16,5-19,0 | 0,84 | |
| Индекс хвоста | 15 | 42,65±0,86 | 36,84-48,10 | 3,34 | 0,052 |
| | 10 | 45,54±0,93 | 41,44-50,96 | 2,94 | |
| Индекс уха | 15 | 12,91±0,22 | 11,40-14,42 | 0,86 | 0,677 |
| | 10 | 12,75±0,28 | 11,50-14,15 | 0,87 | |
| Индекс ступни | 15 | 16,22±0,18 | 14,91-17,48 | 0,71 | 0,201 |
| | 10 | 15,79±0,26 | 13,98-17,12 | 0,83 | |

Таблица 6

Линейные размеры (в мм) и пропорции тела (в %) рыжей полевки
Тверской области (Торопецкий район июль 1999г. Ad)

| Признак | N | M±m | Limit | σ | p |
|---------------|---|-------------|-------------|------|-------|
| Вес тела, г | 8 | 30,26±0,92 | 27,43-34,41 | 2,61 | 0,010 |
| | 6 | 35,20±1,48 | 31,61-41,91 | 3,62 | |
| Длина тела | 8 | 108,13±0,90 | 104,0-111,0 | 2,53 | 0,031 |
| | 6 | 112,0±1,26 | 110,0-118,0 | 3,10 | |
| Длина хвоста | 8 | 49,19±0,93 | 45,0-53,0 | 2,62 | 0,134 |
| | 6 | 51,17±0,60 | 49,0-53,0 | 1,47 | |
| Длина уха | 8 | 13,38±0,26 | 13,0-15,0 | 0,74 | 0,069 |
| | 6 | 14,08±0,27 | 13,0-15,0 | 0,66 | |
| Длина стопы | 8 | 17,13±0,21 | 16,5-18,0 | 0,58 | 0,687 |
| | 6 | 17,25±0,17 | 17,0-18,0 | 0,42 | |
| Индекс хвоста | 8 | 45,53±1,01 | 40,54-49,53 | 2,86 | 1,000 |
| | 6 | 45,71±0,64 | 44,07-48,18 | 1,56 | |
| Индекс уха | 8 | 12,37±0,25 | 11,71-13,51 | 0,71 | 0,651 |
| | 6 | 12,58±0,27 | 11,82-13,39 | 0,65 | |
| Индекс ступни | 8 | 15,85±0,28 | 14,86-17,31 | 0,80 | 0,364 |
| | 6 | 15,41±0,17 | 14,83-16,07 | 0,41 | |

Таблица 7

Линейные размеры (в мм) и пропорции тела (в %) рыжей полевки Тверской
области (Удомельский район, июль 1990г. Ad)

| Признак | N | M±m | Lim | σ | p |
|---------------|----|-------------|--------------|------|-------|
| Вес тела (г) | 4 | 27,76±0,59 | 26,88-29,38 | 1,18 | 0,014 |
| | 5 | 35,50±1,90 | 32,38-41,88 | 4,24 | |
| Длина тела | 16 | 98,56±1,30 | 90,00-110,00 | 5,19 | 0,037 |
| | 11 | 103,45±1,96 | 90,00-112,00 | 6,52 | |
| Длина хвоста | 16 | 50,00±1,09 | 40,00-56,00 | 4,37 | 0,980 |
| | 11 | 50,36±0,86 | 43,00-53,00 | 2,84 | |
| Высота уха | 16 | 13,35±0,18 | 12,50-15,00 | 0,66 | 0,600 |
| | 11 | 13,45±0,28 | 12,00-15,00 | 0,93 | |
| Длина ступни | 16 | 17,41±0,15 | 16,00-18,00 | 0,61 | 0,239 |
| | 11 | 17,68±0,14 | 17,00-18,00 | 0,46 | |
| Индекс хвоста | 16 | 50,51±1,13 | 42,11-59,57 | 4,37 | 0,132 |
| | 11 | 48,81±1,07 | 44,79-57,78 | 3,55 | |
| Индекс уха | 16 | 13,52±0,25 | 11,82-14,85 | 0,90 | 0,098 |
| | 11 | 13,02±0,24 | 11,82-14,71 | 0,80 | |
| Индекс ступни | 16 | 17,61±0,21 | 16,36-18,89 | 0,81 | 0,264 |
| | 11 | 17,15±0,32 | 15,89-18,89 | 1,05 | |

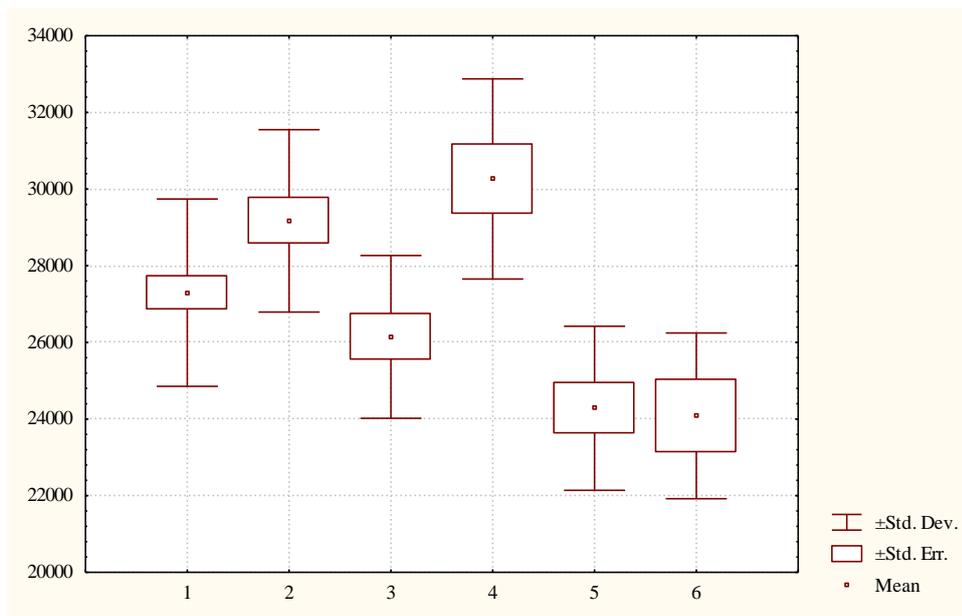


Рис. 2. Средний вес тела (в мг) самцов рыжей полевки в некоторых районах Тверской области. Обозначения здесь и далее: Std. Dev. – стандартное отклонение (σ), Std. Err. – стандартная ошибка (m), Mean – выборочное среднее (M);
1 – Зубцовский район, 2 – Нелидовский район, 3 – Калининский район,
4 – Торопецкий район, 5 – Лесной район, 6 – Лихославльский район,
7 – Удомельский район

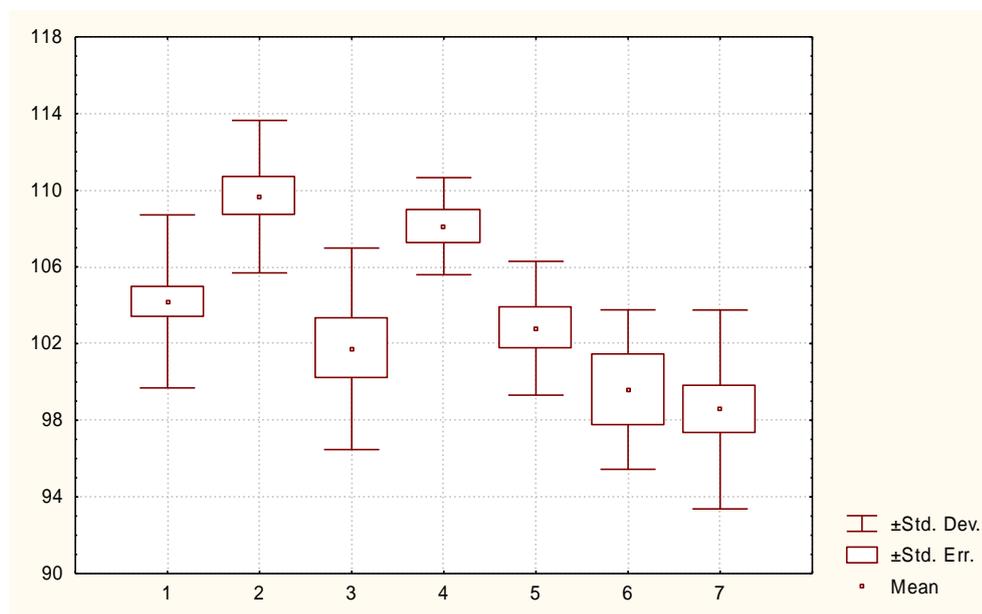


Рис. 3. Средние значения длины тела (в мм) самцов рыжей полевки в некоторых районах Тверской области

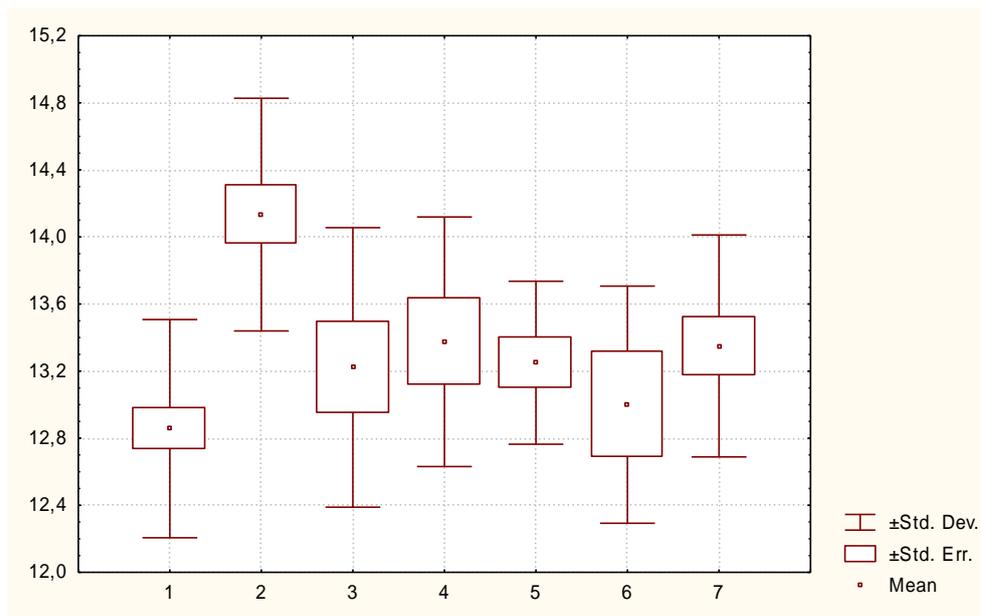


Рис. 4. Средние значения длины уха (в мм) самцов рыжей полевки в некоторых районах Тверской области

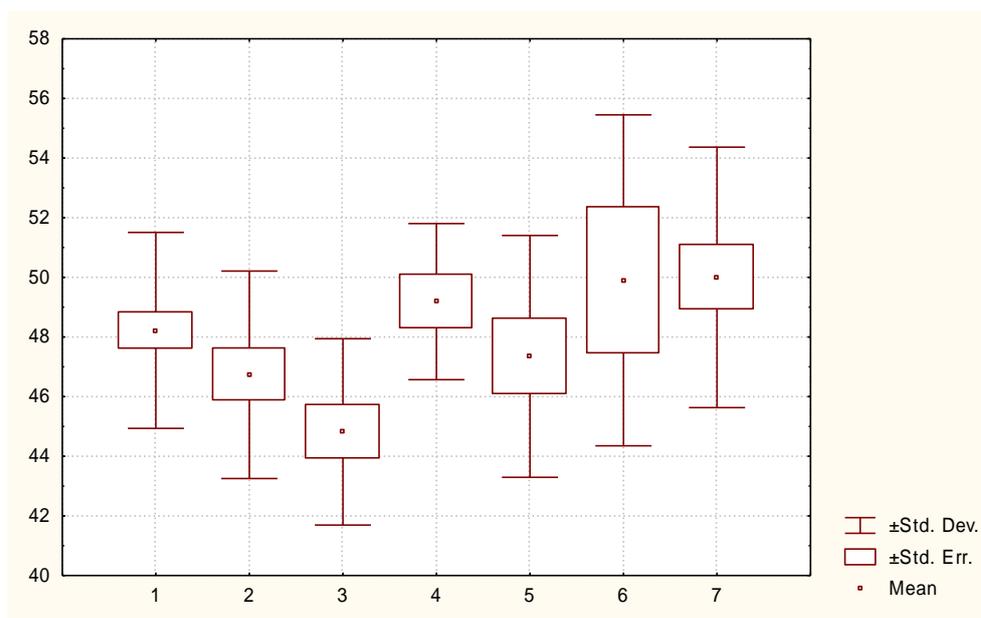


Рис. 5. Средние значения длины хвоста (в мм) самцов рыжей полевки в некоторых районах Тверской области

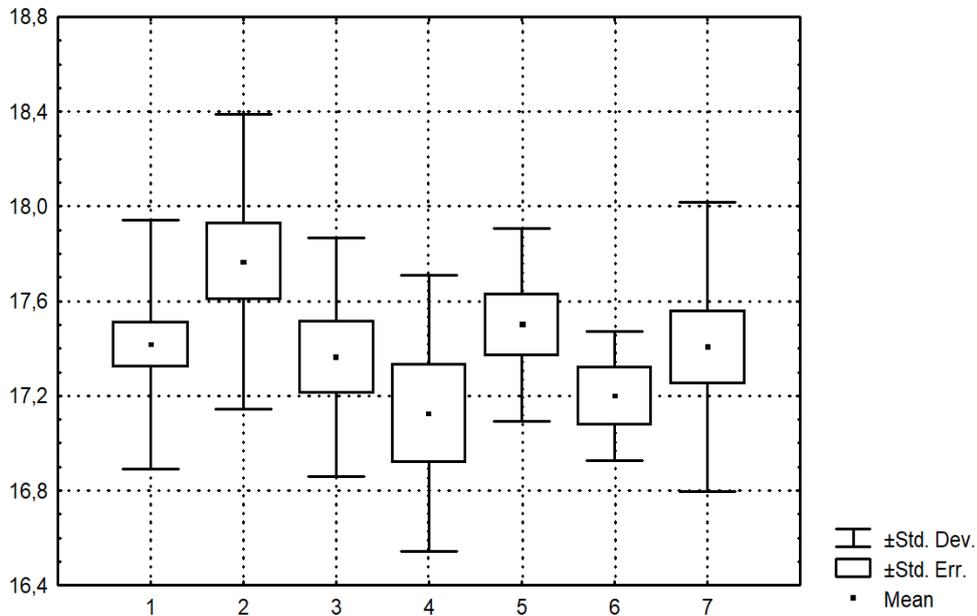


Рис. 6. Средние значения длины ступни (в мм) самцов рыжей полевки в некоторых районах Тверской области

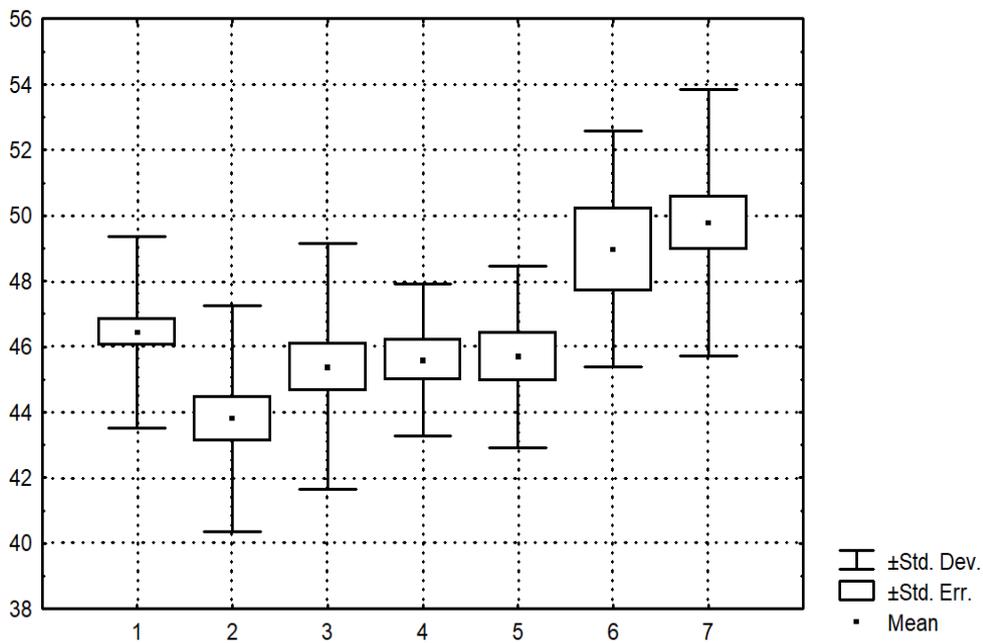


Рис. 7. Средние значения индекса хвоста (в %) самцов рыжей полевки в некоторых районах Тверской области

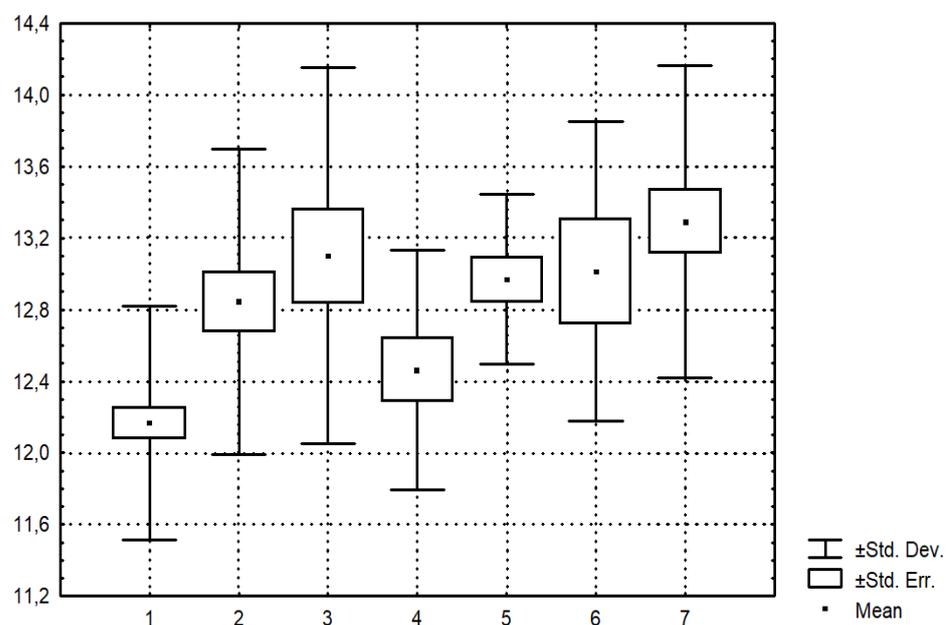


Рис. 8. Средние значения индекса уха (в %) самцов рыжей полевки в некоторых районах Тверской области

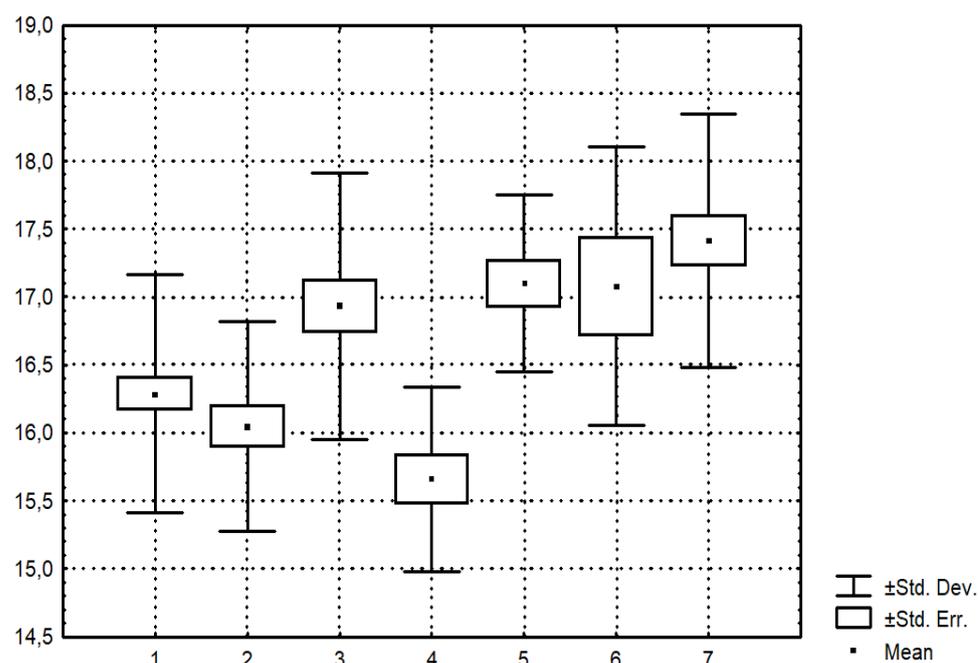


Рис. 9. Средние значения индекса ступни (в %) самцов рыжей полевки в некоторых районах Тверской области

В исследованных популяциях обнаружены близкие значения средней длины ступни. Различия в средних промерах достоверны только для популяций из Торопецкого и Нелидовского районов ($p \leq 0,024$) (табл. 8; рис. 6). Средняя длина ступни у зверьков из Торопецкого района – 17,13 мм (16,5-18,0 мм), Нелидовского – 17,77 мм (16,0-18,5 мм), Зубцовского – 17,42 мм (16,5-18,0 мм), Калининского – 17,36 мм (17,0-18,0 мм), Лихославльского – 17,20 мм (17,0-17,5 мм), Лесного – 17,5 мм (17,0-18,0 мм) и Удомельского – 17,41 мм (16,0-18,0 мм). Можно отметить, что крайние величины очень близки, а иногда и совпадают. Рассмотрим изменчивость пропорций тела рыжей полевки Тверской области с точки зрения известных закономерностей географических различий. По литературным данным индекс хвоста имеет отчетливую тенденцию к уменьшению в более суровом климате (Европейская рыжая полевка, 1981). Популяцией, обитающей в самых суровых условиях, является серия, отловленная в Лесном районе, и для зверьков из этого района получена небольшая средняя величина индекса – 45,68%.

Однако, серии, отловленные в двух районах, ближайших к Лесному из обследованных – Удомельском и Лихославльском, отличались значительной величиной индекса – 49,66% и 48,98% соответственно (рис. 7). Различия популяций из Лесного и Удомельского районов статистически достоверны при $p \leq 0,001$, из Лесного и Лихославльского – при $p \leq 0,018$. Полевки из Торопецкого, Нелидовского, Зубцовского и Калининского районов имели среднюю величину индекса хвоста, близкую к таковой у зверьков из Лесного района, соответственно – 45,60%, 43,81%, 46,45% и 45,39%. Вследствие этого данные популяции достоверно отличались от популяций из Удомельского и Лихославльского районов. Так, при сравнении серии из Удомельского района с сериями из вышеназванных районов в перечисленном порядке, были получены следующие уровни значимости различий: $p \leq 0,0005$, 0,000, 0,0004 и 0,0005. Достоверны различия популяций из Лихославльского и Торопецкого районов ($p \leq 0,034$), из Лихославльского и Нелидовского ($p \leq 0,002$), из Лихославльского и Калининского районов ($p \leq 0,039$) (табл. 8; рис. 7). Уменьшение относительной длины хвоста у полевок из Торопецкого и Зубцовского районов связано с относительно крупными размерами тела зверьков из этих районов. Минимальная величина индекса хвоста получена для популяции из Нелидовского района. Таким образом, нами не обнаружено отчетливой тенденции географической изменчивости относительной длины хвоста рыжей полевки, обитающей на территории Тверской области. Известно, что величина теплоотдачи с поверхности хвоста имеет второстепенное значение (Европейская рыжая полевка, 1981).

Таблица 8

Уровень значимости ($p \leq 0,05$) популяционных различий
размеров и пропорций тела (Mann-Whitney)

| Признаки Районы | Вес | Длина тела | Длина хвоста | Длина уха | Длина ступни | Индекс хвоста | Индекс уха | Индекс ступни |
|-----------------------------|--------|---------------|-----------------|--------------|-----------------|------------------|---------------|------------------|
| Зубцовский/ Калининский | 0,377 | 0,238 | 0,010 | 0,190 | 0,730 | 0,216 | 0,001 | 0,005 |
| Зубцовский/ Лесной | 0,002 | 0,280 | 0,618 | 0,079 | 0,706 | 0,473 | 0,00003 | 0,001 |
| Зубцовский/ Лихосл-ий | 0,010 | 0,040 | 0,580 | 0,650 | 0,347 | 0,056 | 0,002 | 0,036 |
| Зубцовский/ Нелидовский | 0,020 | 0,001 | 0,196 | 0,000 | 0,490 | 0,002 | 0,001 | 0,331 |
| Зубцовский/ Торопецкий | 0,009 | 0,020 | 0,452 | 0,097 | 0,193 | 0,316 | 0,242 | 0,010 |
| Калининский/ Лесной | 0,026 | 0,859 | 0,135 | 0,896 | 0,423 | 0,690 | 0,819 | 0,394 |
| Калининский/ Лихосл-ий | 0,047 | 0,334 | 0,085 | 0,580 | 0,693 | 0,039 | 0,878 | 0,738 |
| Калининский/ Нелидовский | 0,006 | 0,0009 | 0,184 | 0,011 | 0,084 | 0,111 | 0,504 | 0,001 |
| Калининский/ Торопецкий | 0,006 | 0,005 | 0,008 | 0,916 | 0,361 | 0,805 | 0,056 | 0,0001 |
| Лесной/ Лихосл-ий | 0,713 | 0,176 | 0,539 | 0,463 | 0,167 | 0,018 | 0,494 | 0,864 |
| Лесной/ Нелидовский | 0,0003 | 0,0008 | 0,615 | 0,004 | 0,164 | 0,071 | 0,930 | 0,0002 |
| Лесной/ Торопецкий | 0,0004 | 0,005 | 0,305 | 1,000 | 0,164 | 0,927 | 0,045 | 0,000 |
| Лихосл-ий/ Нелидовский | 0,003 | 0,002 | 0,292 | 0,013 | 0,057 | 0,002 | 0,949 | 0,014 |
| Лихосл-ий/ Торопецкий | 0,003 | 0,005 | 0,940 | 0,420 | 0,818 | 0,034 | 0,087 | 0,002 |
| Нелидовский/ Торопецкий | 0,606 | 0,330 | 0,092 | 0,031 | 0,024 | 0,084 | 0,208 | 0,051 |
| Удомельский/ Зубцовский | 0,708 | 0,0006 | 0,110 | 0,037 | 0,932 | 0,0004 | 0,000 | 0,00001 |
| Удомельский/ Калининский | 0,239 | 0,080 | 0,003 | 0,892 | 0,719 | 0,0005 | 0,516 | 0,074 |
| Удомельский/ Лесной | 0,005 | 0,024 | 0,161 | 0,923 | 0,779 | 0,001 | 0,154 | 0,320 |
| Удомельский/ Лихосл-ий | 0,049 | 0,618 | 0,934 | 0,378 | 0,396 | 0,465 | 0,317 | 0,371 |
| Удомельский/ Нелидовский | 0,193 | 0,00001 | 0,036 | 0,006 | 0,103 | 0,000 | 0,067 | 0,000 |
| Удомельский/ Торопецкий | 0,090 | 0,0004 | 0,479 | 0,937 | 0,237 | 0,0005 | 0,006 | 0,000 |

Согласно литературным сведениям, размеры ушной раковины мало зависят от климатических условий, хотя имеют тенденцию к уменьшению в северных широтах (Европейская рыжая полевка, 1981). Нами были получены минимальные значения индекса уха в популяциях из Торопецкого, Нелидовского и Зубцовского районов – 12,46%, 12,84% и 12,17% соответственно (рис. 8). Обнаружены закономерности, обратные означенным в литературе: самые короткоухие полевки были зарегистрированы в Зубцовском районе – получены достоверные отличия данной популяции от всех остальных, кроме серии из Торопецкого района. Зверьки из Калининского, Лихославльского, Лесного и Удомельского районов имели относительно большой размер ушной раковины – 13,10%, 13,01%, 12,97% и 13,27% соответственно; различие серий по данному признаку статистически недостоверно. Также относительная высота уха полевок из этих популяций сходна с таковой в популяции из Нелидовского района, отличия от которой не достигла достоверных величин. При сравнении полевок из Зубцовского района со зверьками из Нелидовского, Калининского, Лихославльского, Лесного и Удомельского районов получены высокие уровни значимости различий: $p \leq 0,001$, $0,001$, $0,002$, $0,00003$ и $0,000002$. Статистически достоверны отличия популяции из Торопецкого района от серий из Удомельского и Лесного районов – $p \leq 0,000002$ и $0,045$ соответственно (табл. 8; рис. 8).

По литературным данным для относительной длины ступни отсутствует общая закономерность географических различий. Наблюдающиеся в некоторых пунктах ареала увеличения средних индекса ступни связывают с увеличением размеров тела и пропорциональными изменениями ступни (Европейская рыжая полевка, 1981). Выше отмечалось, что длина ступни оказалась наиболее постоянным метрическим признаком у полевок в исследованных нами районах, различия по которому статистически достоверны только для двух популяций. Следовательно, все наблюдающиеся различия серий полевок по данному признаку связаны со средними величинами длины тела. Соответственно этому в местах обитания крупных полевок – Торопецком, Нелидовском и Зубцовском районах, найдены минимальные значения средних индекса ступни – 15,66%, 16,05% и 16,29%. Для более мелких зверьков из популяций Калининского, Лихославльского, Лесного и Удомельского районов получены большие средние величины индекса: 16,93%, 17,08%, 17,10% и 17,38% (рис. 9). В связи с этим каждая серия из одной группы популяций достоверно отличалась от серий, входящих в другую группу популяций. Так, при сравнении серий из Торопецкого, Нелидовского и Зубцовского районов с серией из Калининского района, получены следующие уровни значимости различий: $p \leq 0,0001$, $0,001$ и

0,005; с серией из Лихославльского района – $p \leq 0,002$, 0,014, 0,036; с серией из Лесного района – $p \leq 0,000$, 0,0002, 0,001; с серией из Удомельского района – $p \leq 0,000$, 0,000, 0,000008. В группе крупных полевых популяций из Торопецкого района характеризовалась минимальным значением средней индекса ступни, что связано с присущими зверькам этой серии большими размерами тела и самой короткой ступней среди исследованных популяций. По признаку относительной длины ступни серия из Торопецкого района достоверно отличалась от серий из Нелидовского и Зубцовского районов ($p \leq 0,051$ и 0,01 соответственно) (табл. 8; рис. 9).

Анализ коэффициентов вариации экстерьерных промеров и их индексов показал, что наименее изменчивыми у зверьков из разных районов исследования были одни и те же признаки: длина тела, длина ступни и индекс ступни (табл. 9; рис. 10). Исходя из известного факта существования обратной зависимости между величиной признака и величиной его изменчивости (Яблоков, 1966), можно заметить повышенную изменчивость таких признаков, как: длина хвоста, высота уха и индекс уха. Исключением были популяции из Лесного, Зубцовского и в какой-то мере Лихославльского района, где соблюдалась указанная закономерность для изменчивости пропорций тела. У полевок, отловленных в этих районах, величина коэффициента вариации относительной длины уха минимальна или незначительно отличалась от коэффициента вариации индекса ступни. В остальных популяциях общий характер изменчивости размеров тела и его индексов сходны.

Таблица 9

Значения коэффициента вариации (С.V., в %) размеров и пропорций тела рыжей полевки Тверской области

| Район / Показатель | Зубцовский | Калининский | Лесной | Лихославльский | Нелидовский | Торопецкий | Удомельский |
|--------------------|------------|-------------|--------|----------------|-------------|------------|-------------|
| Вес тела | 8,80 | 7,03 | 8,81 | 8,98 | 8,16 | 8,63 | 4,26 |
| Длина тела | 4,33 | 5,17 | 3,39 | 4,18 | 3,63 | 2,34 | 5,27 |
| Длина хвоста | 6,81 | 6,97 | 8,56 | 11,12 | 7,44 | 5,32 | 8,73 |
| Высота уха | 5,06 | 6,30 | 3,67 | 5,44 | 4,91 | 5,56 | 4,96 |
| Длина ступни | 3,02 | 2,91 | 2,33 | 1,59 | 3,51 | 3,40 | 3,51 |
| Индекс хвоста | 6,30 | 8,25 | 6,04 | 7,36 | 7,85 | 5,08 | 8,15 |
| Индекс уха | 5,38 | 8,03 | 3,66 | 6,42 | 6,63 | 5,37 | 6,57 |
| Индекс ступни | 5,38 | 5,78 | 3,80 | 6,01 | 4,81 | 4,34 | 5,34 |

Проверка таксономического значения популяционных различий линейных размеров и пропорций тела рыжей полевки Тверской области с помощью коэффициента различия CD показала, что отличия между исследованными сериями не достигли уровня подвидовых (табл. 10). Однако надо отметить большие значения коэффициента различия, полученные при сравнении длины тела полевок из

Лихославльского и Удомельского районов – с одной стороны, и из Торопецкого и Нелидовского районов – с другой. При CD равном 1,28 точка пересечения двух кривых распределения отделяет примерно 90% особей одной популяции от 90% особей другой популяции.

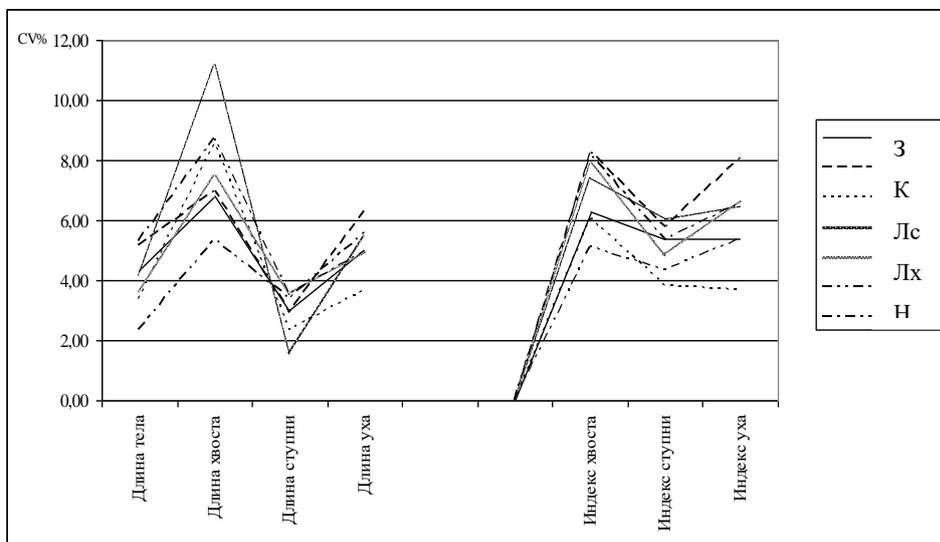


Рис. 10. Популяционные особенности изменчивости (CV, %) экстерьерных признаков рыжей полевки из некоторых районов Тверской области.

Признаки располагаются в порядке уменьшения их значений.

Коды районов: З – Zubtsovский, К – Калининский, Лс – Лесной,

Лх – Лихославльский, Н – Нелидовский, Т – Торопецкий, У – Удомельский

Полученные нами при сопоставлении серий из Нелидовского и Торопецкого районов с популяцией из Лихославльского района значения CD (1,237 и 1,274 соответственно) соответствуют 89% неперекрывания частично перекрывающихся кривых. При сравнении популяции из Удомельского района с популяциями из Нелидовского и Торопецкого районов (значения CD – 1,212 и 1,238) процент неперекрывания составил 88 и 89%. Значению CD для веса тела при сравнении серии из Торопецкого района с сериями из Лихославльского и Лесного районов (1,295 и 1,259) соответствовали 90 и 89% неперекрывания кривых распределения. Это ещё раз подтвердило существенную разницу западной и северо-восточной групп популяций.

Сравнивая литературные данные о линейных размерах рыжей полевки Тверской области и сопредельных территорий с промерами зверьков, полученными в нашем исследовании, можно заметить, что в нашем исследовании средняя длина тела полевок из западных популяций оказалась значительно больше средних, зафиксированных не только для сопредельных территорий, но и для Тверской области

(Нелидовский район) (табл. 11). При этом максимальные и минимальные размеры близки к данным для севера и запада Европейской части России (табл. 12).

Таблица 10

Коэффициент различия размеров и пропорций тела
взрослых рыжих полевок Тверской области (CD)

| Признаки Районы | Вес | Длина тела | Длина хвоста | Длина уха | Длина ступни | Индекс хвоста | Индекс уха | Индекс ступни |
|--------------------------------|-------|---------------|-----------------|-----------|-----------------|------------------|---------------|------------------|
| Зубцовский/ Калининский | 0,152 | 0,309 | 0,464 | 0,321 | 0,057 | 0,186 | 0,827 | 0,425 |
| Зубцовский/ Лесной | 0,661 | 0,175 | 0,119 | 0,346 | 0,089 | 0,135 | 0,710 | 0,534 |
| Зубцовский/ Лихославльский | 0,701 | 0,530 | 0,190 | 0,105 | 0,271 | 0,388 | 0,568 | 0,418 |
| Зубцовский/ Нелидовский | 0,395 | 0,644 | 0,220 | 0,949 | 0,304 | 0,415 | 0,449 | 0,146 |
| Зубцовский/ Торопецкий | 0,594 | 0,557 | 0,164 | 0,371 | 0,263 | 0,161 | 0,223 | 0,401 |
| Зубцовский/ Удомельский | 0,132 | 0,581 | 0,232 | 0,376 | 0,009 | 0,478 | 0,736 | 0,624 |
| Калининский/ Лесной | 0,577 | 0,123 | 0,353 | 0,021 | 0,149 | 0,045 | 0,086 | 0,102 |
| Калининский/ Лихославльский | 0,623 | 0,226 | 0,586 | 0,144 | 0,210 | 0,488 | 0,047 | 0,073 |
| Калининский/ Нелидовский | 0,606 | 0,860 | 0,290 | 0,597 | 0,357 | 0,220 | 0,135 | 0,508 |
| Калининский/ Торопецкий | 0,819 | 0,822 | 0,761 | 0,097 | 0,220 | 0,035 | 0,371 | 0,768 |
| Калининский/ Удомельский | 0,380 | 0,303 | 0,692 | 0,085 | 0,038 | 0,563 | 0,099 | 0,251 |
| Лесной/ Лихославльский | 0,046 | 0,418 | 0,265 | 0,210 | 0,440 | 0,518 | 0,033 | 0,012 |
| Лесной/ Нелидовский | 1,082 | 0,920 | 0,082 | 0,749 | 0,259 | 0,302 | 0,094 | 0,742 |
| Лесной/ Торопецкий | 1,259 | 0,884 | 0,275 | 0,102 | 0,379 | 0,016 | 0,443 | 1,083 |
| Лесной/ Удомельский | 1,046 | 0,488 | 0,315 | 0,087 | 0,092 | 0,602 | 0,240 | 0,198 |
| Лихославльский/ Нелидовский | 1,120 | 1,237 | 0,351 | 0,809 | 0,632 | 0,734 | 0,100 | 0,575 |
| Лихославльский/ Торопецкий | 1,295 | 1,274 | 0,087 | 0,258 | 0,088 | 0,571 | 0,366 | 0,832 |
| Лихославльский/ Удомельский | 1,098 | 0,111 | 0,010 | 0,256 | 0,233 | 0,105 | 0,163 | 0,170 |
| Нелидовский/ Торопецкий | 0,219 | 0,237 | 0,403 | 0,528 | 0,532 | 0,312 | 0,251 | 0,265 |
| Нелидовский/ Удомельский | 0,398 | 1,212 | 0,416 | 0,578 | 0,292 | 0,797 | 0,260 | 0,803 |
| Торопецкий/ Удомельский | 0,661 | 1,238 | 0,116 | 0,018 | 0,236 | 0,657 | 0,538 | 1,088 |

Для рыжей полевки известна изменчивость размеров по годам, зависящая от кормовых условий. Разница средних в одной и той же популяции может составлять 7 мм (Европейская рыжая полевка, 1981). Возможно, именно с улучшением кормовых условий связано увеличение размеров полевки в 1999 г и 2000 г. Весна 1999 г. отличалась ранним потеплением, а лето – высокой среднесуточной температурой. В частности, во вторую и третью декады апреля среднесуточная температура воздуха была на 4 – 7⁰ выше нормы для данного периода, а в июне и июле после периода майского похолодания установилась очень жаркая погода, когда среднесуточная температура была выше нормы на 5 – 7⁰ в июне и 4⁰ – в июле. В 2000 г. ход температур в Лихославльском районе был сходен с температурными кривыми предыдущего года в других исследованных районах, особенно были близки значения апрельских температур.

Таблица 11

Линейные размеры рыжих полевки (в мм) из районов Тверской области и сопредельных территорий

| Показатель Область/район | Длина тела | Длина хвоста | Длина задней ступни | Высота уха |
|---|------------|--------------|---------------------|------------|
| Московская область (<i>M. g. glareolus</i>)* | 100±1,68 | 45±1,33 | 17±0,22 | 14±0,30 |
| Смоленская область (<i>M. g. glareolus</i>)* | 97±1,13 | 50±1,08 | 17±0,32 | 13±0,23 |
| Калининская область (<i>M. g. sueticus</i>)* | 102±1,69 | 51±0,29 | 17±0,26 | 14±0,23 |
| Вологодская область (<i>M. g. sueticus</i>)* | 100±0,93 | 47±0,47 | 17±0,14 | 14±0,21 |
| Ярославская область (<i>M. g. sueticus</i>)* | 99±0,82 | 43±0,61 | 17±0,18 | 14±0,23 |
| Тверская область, Торопецкий район** | 109,8±0,89 | 50,0±0,63 | 17,2±0,14 | 13,7±0,21 |
| Тверская область, Нелидовский район | 109,9±0,80 | 48,1±0,69 | 17,6±0,15 | 14,1±0,16 |
| Тверская область, Зубцовский район | 106,5±0,65 | 49,6±0,46 | 17,3±0,07 | 13,0±0,09 |
| Тверская область, Калининский район | 102,9±0,95 | 46,7±0,73 | 17,4±0,09 | 13,4±0,22 |
| Тверская область, Лихославльский район | 102,0±1,97 | 49,9±1,50 | 17,4±0,13 | 13,3±0,25 |
| Тверская область, Лесной район | 102,2±0,85 | 46,8±1,05 | 17,5±0,11 | 13,3±0,13 |
| Тверская область, Удомельский район | 100,6±1,18 | 50,1±0,72 | 17,5±0,11 | 13,4±0,16 |

Примечание: * Литературные данные (Европейская рыжая полевка, 1981). * авторские данные (без разделения по полу).

Таблица 12

Крайние величины длины тела рыжих полевков
разных географических популяций (в мм)

| Область/район | min | max |
|-----------------------------------|-----|-----|
| Брестская область* | 84 | 115 |
| Тульская область* | 90 | 115 |
| Карелия* | 91 | 112 |
| Вологодская область* | | 110 |
| Московская область* | | 127 |
| Кировская область* | | 109 |
| Тверская обл., Торопецкий р-он | 104 | 111 |
| Тверская обл., Нелидовский р-он | 103 | 114 |
| Тверская обл., Зубцовский р-он | 93 | 114 |
| Тверская обл., Калининский р-он | 92 | 108 |
| Тверская обл., Лихославльск. р-он | 95 | 105 |
| Тверская обл., Лесной р-он | 98 | 109 |
| Тверская обл., Удомельский р-он | 90 | 110 |

Примечание: * литературные данные (Европейская рыжая полевка, 1981).

Вследствие особых метеорологических условий 1999 и 2000 гг. весной наблюдалась ранняя и обильная вегетация растений, что могло позволить перезимовавшим полевкам раньше обычного расширить кормовую базу и приступить к размножению, с чем, как известно, связано сезонное увеличение размеров тела (Европейская рыжая полевка, 1981).

По литературным данным (Европейская рыжая полевка, 1981) можно заметить определенную закономерность географической изменчивости длины тела северного подвида рыжей полевки (*M. g. svecicus*) в пределах западной части его ареала (на примере Калининской (ныне Тверской), Вологодской и Ярославской областей): в направлении с запада на восток и северо-восток отмечалось некоторое уменьшение средних размеров зверьков. Нашими материалами эта закономерность подтвердилась, вплоть до схождения крайних значений и средней длины тела на сопредельных территориях. Так, средняя длина тела полевков Вологодской области – $100 \pm 0,93$, практически одинакова со средней

величиной данного промера у полевок из Удомельского района Тверской области – $100,6 \pm 1,18$ и близка к средней длине тела, полученной в Лесном районе – $102,2 \pm 0,85$. Максимальные размеры зверьков Вологодской области (110 мм) также совпали с максимумом в Удомельском районе (110 мм) и близки к таковым для Лесного района (109 мм).

Полученные нами величины средней длины хвоста и уха для рыжих полевок Тверской области находятся в пределах, отмечаемых в литературе минимальных и максимальных средних значений данных промеров, незначительно отличаясь от них. Только средняя длина ступни полевок Тверской области по нашим материалам превышает длину ступни полевок с сопредельных территорий в среднем на 0,4 мм, что связано с более крупными размерами зверьков (табл. 11–12).

Заключение. Подводя краткий итог результатов нашего исследования популяционных особенностей размеров и пропорций тела рыжей полевки Тверской области, отметим, что для ряда популяций было зарегистрировано наличие полового диморфизма по длине тела и хвоста, подтвержденного статистически значимыми большими средними значениями этих линейных параметров у самок по сравнению с самцами. Практически для всех изученных серий рыжих полевок половые различия пропорций тела статистически не подтвердились. Длина тела – промер, по которому были отмечены максимальные отличия зверьков из рассматриваемых популяций. По данному экстерьерному признаку популяции разделились на западную – более крупные зверьки из Торопецкого, Нелидовского р-нов, и северо-восточную – полевки с меньшими размерами тела из Калининского, Лихославльского, Лесного и Удомельского р-нов, группы популяций, при сопоставлении которых получены высокие уровни значимости отличий. Средняя длина тела полевок из Зубцовского района имеет промежуточное значение между величинами соответствующего промера у зверьков из западных районов – с одной стороны, и из центральных и северо-восточных районов – с другой стороны, отличия от которых подтвердились статистически. Наименее изменчивый метрический признак у рыжих полевок, обитающих на территории Тверской области – длина ступни, ввиду чего наблюдающиеся достоверные различия серий полевок по относительной длине ступни обусловлены популяционными особенностями средних значений длины тела. В целом для остальных экстерьерных признаков не прослеживались определенные закономерности географической изменчивости. Все обнаруженные различия размеров и пропорций тела рыжих полевок из разных районов Тверской области не достигли уровня подвидовых и являются популяционными. При этом можно отметить сходство основных

характеристик длины тела рыжих полевков из северо-восточных районов Тверской области – Лесного, Удомельского и Лихославльского, с таковыми, представленными в литературных источниках для северного подвида рыжей полевки (*Myodes glareolus sueticus* Miller) в пределах западной части его ареала.

Список литературы

- Башенина Н.В.* 1972. Основные пути адаптации мышевидных грызунов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск. 57 с.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П.* 1956. Определитель млекопитающих СССР. М.: Наука. 382 с.
- Викторов Л.В.* 1971. Сезонная динамика численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в Калининской области // Учен. зап. Рязан. пед. ин-та. Рязань. Т. 105. С. 78–83.
- Волков В.А.* 1970. Роль белки, мышевидных грызунов и землероек как потребителей семян ели в биогеоценозах южной тайги // Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука. С. 143–149.
- Волкова М.С.* 1979. Состояние популяций мелких лесных млекопитающих // Летопись ЦЛГЗ (рукопись).
- География Тверской области.* 1992 / под ред. А.А. Ткаченко. Тверь. 289 с.
- Гурьева Г.М.* 1973. Популяционные различия в численности, интенсивности размножения и некоторых морфологических признаках рыжей полевки в Пензенской области. // Материалы научного совещания зоологов педагогических институтов. Владимир. С. 200–201.
- Европейская рыжая полевка.* 1981 / под ред. И. В. Башенина. М.: Наука. 351 с.
- Емельянова А.А., Рождественская И.В., Григорьева Н.С.* 2002. Материалы учета мелких млекопитающих некоторых районов Тверской области // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биоценозов и их отдельные компоненты: Межвузовский сборник научных трудов. М.: Изд-во МПУ. С. 106–121.
- Емельянова А.А.* 2004а. Численность рыжей полевки в лесных биотопах некоторых районов Тверской области // Ресурсы диких животных Тверской области: проблемы их охраны и использования. Тверь: Изд-во Тверского гос. техн. ун-та. №11. С. 52–55.
- Емельянова А.А.* 2004б. Результаты комплексного изучения популяций рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) верховий Волги и сопредельных территорий // Научные чтения памяти профессора В.В. Станчинского. Вып. 4. Смоленск: Изд-во Смоленского гос. пед. ун-та. С. 122–126.
- Емельянова А.А.* 2005. Результаты исследования адаптивности фенотипа зубной системы на примере популяций европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) // Естественное и гуманитарное: Сборник научных работ. Томск. Т. 2. № 5. С. 49–51.
- Емельянова А.А.* 2008. Некоторые закономерности полиморфической изменчивости одонтологических признаков европейской рыжей

- пролевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber), обитающей в верховьях Волги и на сопредельных территориях // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 7. № 7(67). С. 109–118.
- Емельянова А.А. 2013. Видовой состав, численность и ее динамика мелких млекопитающих (Micro mammalia) Валдайской и Смоленско-Московской провинций Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 31. № 23. С. 44–63.
- Емельянова А.А., Сидорова О.В. 2014. Сравнительная характеристика видового состава мелких млекопитающих естественных и антропогенно изменённых биотопов Дарвинского и Центрально-Лесного заповедников в период 2005-2009 гг. // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2. С. 48–62.
- Емельянова А.А. 2015а. Особенности биотопического размещения и динамики численности рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreb.), обитающей на территории Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2. С. 48–57.
- Емельянова А.А. 2015б. Особенности динамики численности рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreb.), обитающей на территории Тверской области // Изучение и охрана природного и исторического наследия Валдайской возвышенности и сопредельных регионов. Материалы межрегиональной научно-практической конференции, посвященный 25-летию национального парка «Валдайский», г. Валдай, Новгородская область, 24-25 апреля 2015 года. Вышний Волочек. С. 172–177.
- Истомин А.В. 1985. Организация инвентаризационных исследований фауны мелких млекопитающих в заповедниках // Тез. докл. Всесоюз. совещ. Теорет. основы зап. дела. М., Львов. С. 108-111.
- Истомин А.В. 1986. Мелкие млекопитающие как объекты биологического мониторинга лесных экосистем // Мониторинг лесных экосистем: тез. докл. научн. конф. Каунас. С. 95-96.
- Истомин А.В. 1987а. Сообщества мелких млекопитающих в ходе послерубочной сукцессии неморальных ельников // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных: тез. докл. Всесоюз. сов. М., Ч. 2. С. 63-64.
- Истомин А.В. 1987б. Влияние сплошных рубок на популяционную динамику европейской рыжей полевки в условиях южной тайги // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных: тез. докл. Всесоюз. сов. М. Ч. 2. С. 18-20.
- Истомин А.В. 1988. Фауна мелких млекопитающих южной тайги в условиях антропогенной трансформации ландшафтов // Животный мир лесной зоны Европейской части СССР. Калинин.
- Истомин А.В. 1990. Рыжая полевка - перспективный объект для разработки региональной программы в заповедниках лесной зоны Европейской части СССР // Научные исследования в заповедниках и принципы разработки региональных программ для заповедников лесной зоны Европейской части СССР: тез. докл. Всесоюз. науч. конф. Рахов. С. 50-53.
- Истомин А.В. 1992. Влияние нарушений на видовое разнообразие мышевидных

- грызунов в южной тайге // Видовое разнообразие млекопитающих в трансформированных системах. Киев. С. 29-39.
- Истомин А.В.* 1994. Антропогенная трансформация ландшафтов Волжско-Двинского водораздела и состояние природных комплексов Центрально-Лесного биосферного заповедника // Социальные и экономические аспекты заповедного дела. Междунар. Совещ. СПб. С. 112-115.
- Истомин А.В.* 1995. Млекопитающие // Позвоночные животные Центрально-Лесного заповедника (Сер.: Флора и фауна заповедников СССР). М. С. 34-38.
- Истомин А.В.* 2005. Мелкие млекопитающие в мониторинге лесных экосистем // Методические рекомендации по ведению мониторинга на особо охраняемых природных территориях (на примере Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника). Коллективная монография. М., С. 65-113.
- Истомин А.В.* 2007. Климатические флуктуации и популяционная динамика ценозообразующих видов в эталонных лесных экосистемах Главного Русского водораздела // Вестник Псковского государственного педагогического университета. Серия естественные и физико-математические науки. Вып. 2. Псков. С. 45-61.
- Истомин А.В.* 2009. Динамика популяций и сообществ мелких млекопитающих как показатель состояния лесных экосистем (на примере Каспийско-Балтийского водораздела): автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. М. 51 с.
- Майр Э.* 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.
- Огнев С.И.* 1950. Звери СССР и прилежащих стран // Грызуны. М.-Л.: АН СССР. Т.7. 706 с.
- Соколов В.Е., Суханов В.Б.* 1978. Задачи и программа раздела «Морфология» в монографиях серии «Виды фауны СССР и сопредельных стран» // Материалы VII (XV) и VIII (XVI) заседаний Рабочей группы по проекту №86(18) «Вид и его продуктивность в ареале». Вильнюс. С.20-24.
- Россолимо О.Л.* 1962. О внутривидовой изменчивости красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pull) // Зоол. журн. Т. 41. Вып. 3. С. 443-524.
- Терехович В.Ф.* 1969. Морфологические особенности и внутривидовая изменчивость рыжих полевок Белоруссии // Вестн. БГУ. Сер. 2. №3. С. 32-36.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.* 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 277 с.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А.* 1990. Эколого-фаунистические особенности мелких млекопитающих на правом и левом берегу р. Волги Ивановского водохранилища // Тез. докл. V съезда ВТО. М. Т. 1. С. 149-150.
- Томашевский К.Е.* 1985. Изменчивость некоторых черепных признаков рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) Верхневолжья // Фенетика популяций. Материалы III Всесоюзн. совещ. М. С. 244-245.
- Томашевский К.Е., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н.* 1986. Видовой состав и численность мелких млекопитающих пригородного леса // Животный мир лесной зоны Европейской части СССР, его охрана и использование.

- Калинин. С. 138-140.
- Томашевский К.Е., Викторов Л.В., Тихонова Г.Н.* 1988. Стационарное распределение рыжей полевки Верхневолжья // Животный мир лесной зоны Европейской части СССР. Калинин. С. 91-110.
- Томашевская Л.Б., Томашевский К.Е., Викторов Л.В.* 1989. Еловые леса Верхневолжья и мелкие млекопитающие // Флора и растительность южной тайги. Калинин. С. 112-123.
- Томашевский К.Е., Томашевская Л.Б.* 1992. Материалы учета мелких млекопитающих в зоне Калининской АЭС // Фауна и экология животных. Тверь. С. 92-99.
- Шанев В.Д.* 1958. Мелкие млекопитающие Максатихинского района Калининской области – прокормители иксодовых клещей // Бюл. МОИП. Калининское отд. Калинин. Вып.1. С. 35-39.
- Шапошников Л.В.* 1959. О зоогеографическом районировании территории Калининской области // Материалы III совещания по естественно-историческому и экономико-географическому районированию СССР для целей сельского хозяйства. М. С. 120-121.
- Шварц С.С., Покровский А.В.* 1966. Опыт сближения специфической подвидовой окраски двух резко дифференцированных подвидов путем отбора в лабораторных популяциях // Зоол. журн. Т. 45. Вып. 1. С. 123-158.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н.* 1968. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск. 388 с.
- Юргенсон П.Б.* 1973. Количественный учет мышевидных грызунов и динамика их численности в различных типах леса // Труды ЦЛГЗ. Смоленск. Вып. 11. С. 147-159.
- Яблоков А.В.* 1966. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука. 363 с.
- Kubic I.* 1960. Biomorphologische Beobachtungen über die *Mus musculus* Linneus, 1758. Population aus einer Steinkohlengrube // *Acta Teriologica*. V. 4. № 1. P. 23-35.
- Schubarth H.* 1958. Zur Variabilität von *Sorex araneus araneus* L. // *Acta Teriologica*. V. R. № 9. P. 153-166.
- Wasilewsky W.* 1954. Untersuchungen über die morphologische Veränderlichkeit der Erdmaus (*Microtus agrestis* L.) // *Ann. Univ. Mariae Curie-Sklod. Lublin*. P. 9.
- Wasilewsky W.* 1954a. Untersuchungen über die morphologische Veränderlichkeit *Microtus oeconomus* in Bialowieza Nationalpark // *Ann. Univ. Mariae Curie-Sklod. Lublin*. P. 9.

VARIABILITY OF SOME EXTERIOR FEATURES OF *MYODES GLAREOLUS* SCHREBER INHABITING THE TVER REGION

A.A. Emelyanova

Tver State University, Tver

In the study of population characteristics of the size and body proportions of the red vole living in the Tver region, for some of the 7 samples considered, the presence of sexual dimorphism along the length of the body and tail was registered. The most pronounced differences in animals were observed in body length: according to this exterior feature, two groups of populations can be distinguished, which are compared with high levels of significance of differences - western (larger animals) and northeastern (voles with smaller bodies). Foot length is the least variable metric feature in red voles living in the Tver region; for other exterior features, certain patterns of geographical variability were not observed. Examination of the taxonomic significance of population differences in the applied morphological indicators using the CD difference coefficient showed that all the detected differences did not reach the level of subspecies and are populational. The meanings of the mean and extreme body length values of red voles from the north-eastern regions of the Tver region were similar to those presented in the literature for the northern subspecies of red voles (*M. gl. Suecicus* Miller) within the western part of its range.

Keywords: *Myodes glareolus*, population, variability, linear dimensions, body proportions, Tver region.

Об авторе

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.

Емельянова А.А. Изменчивость некоторых экстерьерных признаков рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber), обитающей на территории Тверской области / А.А. Емельянова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 1(65). С. 50-78.

УДК 599.426 (470.331) : 591.5: 591.9:502.743
DOI: 10.26456/vtbio240

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ, БИОЛОГИЯ И
ЭКОЛОГИЯ УЯЗВИМЫХ ВИДОВ РУКОКРЫЛЫХ
(CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE), ОБИТАЮЩИХ НА
ТЕРРИТОРИИ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ: УШАН БУРЫЙ
(*PLECOTUS AURITUS* LINNAEUS, 1758)**

**А.А. Емельянова, Е.А. Христенко, А.С. Волкова, А.М. Кулагин,
Е.А. Виноградова, В.А. Максимова**
Тверской государственной университет, Тверь

На основании анализа материалов исследований 2010-2021 гг. приводятся сведения по распространению, численности, биологии и экологии ушана бурого *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758), обитающего на территории Тверской области. Предлагается внесение данного вида в список региональной Красной книги со статусом «редкий вид».

Ключевые слова: летучие мыши, рукокрылые, ушан бурый, *Plecotus auritus*, Тверская область, Красная книга.

Введение. Ранее на основании анализа материалов исследований 2010-2020 гг. нами приводились сведения по морфологии, распространению, численности, биологии и экологии двух уязвимых видов рукокрылых, обитающих на территории Тверской области: прудовой ночницы (*Myotis dasycneme* Voie, 1825), ночницы Наттерера (*Myotis nattereri* Kuhl, 1817) (Емельянова и др., 2020а, 2020б, 2020в). В свете готовящегося третьего издания Красной книги Тверской области представляется целесообразным продолжение цикла статей, посвященных биологии и экологии видов, предлагаемых к внесению в основной и мониторинговый списки. Настоящая статья посвящена такому виду, как ушан бурый *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758) (*Pl. auritus*), и основывается на анализе материалов, собранных в ходе полевых изысканий в летних и зимних местах обитания с июля 2010 по декабрь 2021 г. Эта летучая мышь занесена в Красные книги некоторых сопредельных областей: Смоленской (1997), Вологодской (2010), и Ярославской (2004), со статусом 4 – малоизученный вид с сокращающейся численностью. Сравнительно недавно – в 2019 г., ушан бурый был включен в Красный список видов, находящихся под угрозой исчезновения МСОП со статусом – вызывающие наименьшее беспокойство (Gazaryan et al., 2020). Вид находится под защитой Бернской конвенции (Приложение 2), в странах Европейского союза

охраняется по Соглашению 1991 г. о сохранении популяций европейских рукокрылых (EUROBATS) (Agreement..., 1994).

Материал и методы. Использовались следующие методы изучения рукокрылых: маршрутный и стационарный акустический мониторинг, отлов паутиными сетями и мобильной ловушкой конструкции Борисенко, изучение зимних убежищ в Старицком районе и поиск летних дневных убежищ, производилась морфометрия.

Метод маршрутного эхолокационного мониторинга разработан хироптерологами Лондонского института зоологии, Университетского колледжа Лондона и британской организации по защите летучих мышей – Bat Conservation Trust (Russ et al., 2003, 2005; Jones et al., 2013). Методика используется в России с 2009 г. (Горбачев, 2011). Сбор данных проводился при помощи закладки автомобильных трансект протяженностью около 40 км каждая (Горбачев, 2011; Емельянова, Христенко, 2013; Емельянова и др., 2014; Христенко, 2015а, 2015б; Емельянова и др., 2016; Емельянова, Христенко, 2017а, 2017б; Walters et al., 2012, 2013; Jones et al., 2013). Всего в период 2010–2015 гг. было проложено 16 маршрутов в 16 административных районах Тверской области. Совершено 78 повторов маршрутов, общая длина которых составила 3135 км, зарегистрированы сигналы 1478 особей. Всего расшифровано около 129 часов аудиозаписи.

Звуковые сигналы летучих мышей записывались при помощи bat-детектора с расширением по времени Tranquility Transect на карту памяти звукозаписывающего устройства ZOOM H2. Расшифровка ультразвуковых сигналов проводилась при помощи программ BatSound и Sonobat (Szewczak, 2010). Указанные хироптерологические программы дают возможность поиска на звуковой дорожке ультразвуковых сигналов и автоматического определения рукокрылых, при этом наибольшая точность видовой идентификации возможна при применении Sonobat – эта программа автоматически распознает и сортирует сигналы, которые далее обрабатывает для извлечения шести десятков параметров, описывающих частотно-временные и амплитудные характеристики звука (Walters et al., 2013). При определении используется метод нейронных сетей на основе определителя европейских видов рукокрылых по звуковым сигналам, для обучения которой загружались 15858 эталонных звуковых сигналов, относящихся к 34 видам рукокрылых Европы (Walters et al., 2012). Достоверность определения отличается у различных групп рукокрылых. В частности, степень корректности видовой идентификации ушана бурого достигает 90,9% (Walters et al., 2012, 2013; Jones et al., 2013). Дальнейшее развитие эхолокационных исследований привело к пониманию, что ультразвуковые сигналы летучих мышей могут иметь не только межвидовые различия, но

также географические и межпопуляционные особенности, что требует тонкой настройки технологий распознавания – например, на основе нейронных сетей (Aodha et al., 2018).

Отметим, что несмотря на предоставляемую указанными хироптерологическими программами возможность автоматического определения видовой принадлежности ультразвуковых сигналов, преимущественно они использовались для поиска сигналов и измерения их параметров, а определение производилось непосредственно исследователем. Основные звуковые параметры и эталонные данные для ушана бурого, согласно определителю европейских видов рукокрылых по звуковым сигналам (Walters et al., 2012), приводятся в таблице 1. Для *Plecotus auritus* характерны частотно-модулированные сигналы, состоящие из двух гармоник: нижняя – с частотой от 55 до 25–20 кГц, верхняя – более 80 до 40 кГц. Сигналы очень тихие и используются для дополнительной ориентации (Dietz et al., 2009). Специфическая форма сигнала ушана бурого является основой практически безошибочного определения кормовых сигналов этого вида на спектрограмме (рис. 1).

Таблица 1

Основные звуковые параметры программы Sonobat
и их среднее значение для *Plecotus auritus*

| Параметр | Описание | Среднее значение ± стандартное отклонение |
|----------|--|---|
| FMin | Минимальная частота сигнала (кГц). | 24,94±3,25 |
| FPeak | Частота сигнала в точке максимальной амплитуды (кГц). | 34,89±5,82 |
| FMax | Максимальная частота сигнала (кГц). | 49,85±5,53 |
| BW | Частотный диапазон: общая частота распространения сигнала, рассчитываемая как разность между максимальной и минимальной частотами сигнала (кГц). | 24,91±3,99 |
| Dur | Продолжительность сигнала (мс). | 2,87±1,23 |
| FCtr | Частота в половине продолжительности сигнала (кГц) | 31,59±4,14 |
| FC | Характерная частота: частота в текущей точке в конечных 40% сигнала с наименьшей крутизной (кГц) | 26,80±3,97 |
| FKn | Частота, при которой первоначальная крутизна сигнала наиболее резко переходит к крутизне основной части сигнала (кГц) | 34,67±3,90 |
| FLg | Частота самой вытянутой плоской наклонной секции сигнала, предшествующей характерной частоте (кГц) | 30,42±4,80 |
| StartS | Крутизна первых 5% продолжительности сигнала (кГц/мс) | 26,68±11,93 |
| SteepS | Самый крутой наклон сигнала: максимум линейной регрессии любого сегмента продолжительностью 10% сигнала (кГц/мс) | 26,17±11,26 |
| FMaxFKnS | Крутизна сигнала (кГц/мс) | 19,63±8,34 |

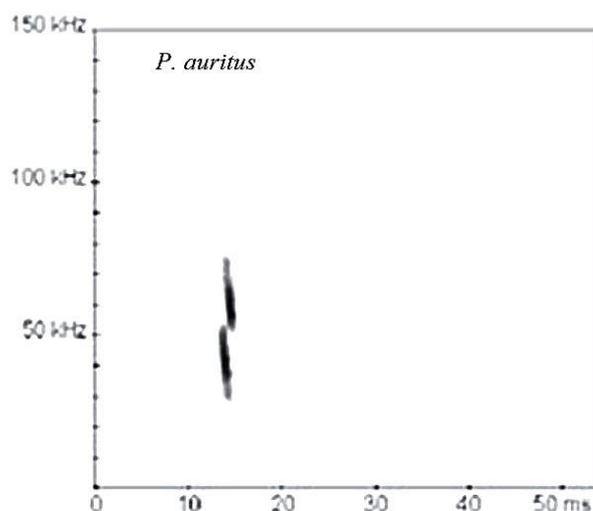


Рис. 1. Спектрограмма поисковых эхолокационных сигналов ушана бурого *Plecotus auritus* (по Walters et al., 2012)

Координаты положения летучих мышей определяли с помощью наложения звукового файла и данных GPS навигатора. Для выявления специфики пространственной локализации летучих мышей учитывалась встречаемость видов в четырех основных типах биотопов: закрытых пространствах, к которым относились разнообразные леса; открытых пространствах – полях, лугах, вырубках; в сельских поселениях; в околородных биотопах. В июле 2014, июне-августе 2015 гг., июле 2019 применялся метод стационарного ультразвукового мониторинга, позволяющий, в частности, изучить динамику пространственного распределения и видовые особенности кормовой активности рукокрылых (Ерохина и др., 2011). Ультразвуковой детектор устанавливался стационарно и фиксировал все ультразвуковые сигналы летучих мышей, кормившихся поблизости от аппарата, в каждой точке исследование проводилось в течение 2–5 ночей с 23:00 до 04:00. Всего в ходе маршрутных и стационарных эхолокационных исследований было зарегистрировано 133 ультразвуковых сигнала *Plecotus auritus*.

При изучении летних местообитаний рукокрылые отлавливались с помощью паутиной сети и мобильной ловушки конструкции Борисенко (Борисенко, 1999). Данные исследования проводились в 2011 г., 2014–2015 гг., 2018–2021 гг. Всего были отработаны 41 сете-ночи, и отловлены 44 ос. разных видов рукокрылых. Определение рукокрылых производилось по полевым определителям рукокрылых (Кожурина 1997; Dietz et al. 2009). Пойманные зверьки распределялись по специальным мешочкам; по

окончанию ночи отлова летучие мыши измерялись по общепринятой методике, регистрировались пол и возраст (Кузякин, 1950).

Исследование рукокрылых в зимних местах обитания проводилось в искусственных подземных полостях Старицкого района. В период с февраля 2013г. по декабрь 2019г. были исследованы 11 подземелий. В указанный временной промежуток с учетом повторных обследований совершено 78 осмотров и учтено 4590 экз. 7 видов. Анализ материалов по региональной фауне рукокрылых в зимних местах обитания на примере подземелий Старицкого района нашел отражение в обобщающей статье, где на основании оценки встречаемости, относительной численности и относительного обилия были установлены статусы оседлых видов летучих мышей в период гибернации (Емельянова и др., 2020а). В 2020–2021 гг. изыскания продолжились, во время которых, кроме мониторинга ранее изученных пещер, были обследованы еще две штольни – Воробьевская (56.48.083 с.ш., 34.93.889 в.д.) и Подметки (56°32.324' с.ш., 34°55.021' в.д.). Всего за время зимних исследований 2013–2021гг. совершено 129 посещений 13 каменоломен и учтено 13707 экз. рукокрылых. Карты-схемы района исследований, месторасположения подземных полостей, подробные описания строения некоторых подземелий и характеристика их значимости в качестве зимних убежищ для рукокрылых, приводились ранее (Колотей и др., 2018; Емельянова и др., 2020а).

Расчет встречаемости и относительного обилия рукокрылых производился по методике П. П. Стрелкова и В. Ю. Ильина (1990). Встречаемость (d) вида – отношение числа мест находок особей каждого вида (n) к общему числу обнаруженных мест обитаний (N) рукокрылых всех видов, выраженное в процентах. Относительное обилие – это отношение числа пойманных/ учтенных особей отдельного вида (x) к общему числу пойманных/ учтенных рукокрылых исследованной территории (X), выраженное в процентах. В нашем случае, с учетом неодинаковой частоты посещений тех или иных каменоломен, число мест находок соответствует числу учетов, во время которых вид был зарегистрирован (n), а общее число обнаруженных мест обитаний – общему числу учетов данным методом, во время которых были обнаружены рукокрылые любых видов (N). Таким образом, для расчетов использовались только результативные учеты, т.е. случаи, когда подземелья были заселены рукокрылыми – всего 122 посещения каменоломен. В зимних убежищах было 511 случаев регистрации *Plecotus auritus*.

Изучение активности в районе зимних убежищ преимущественно проводилось в период с августа по октябрь 2018г., 2019г. – около штольни Ледяная; в период август — октябрь 2020г. и

2021г. – в окрестностях штольни Подметки. Рукокрылые отлавливались с помощью паутиной сети, которой перекрывались входы в штольни со времени захода солнца до 2–4 часов утра. Пойманные зверьки определялись, взвешивались, проводилась морфометрия. В 2021 г. дополнительно проводились кольцевание и сбор эктопаразитов. Одновременно учитывались летучие мыши в подземной полости. Были отработаны 20 сете-ночи и отловлены 910 ос., среди которых – 17 *Plecotus auritus*. Для подтверждения статистической значимости различий сравниваемых выборок применялся критерий Манн-Уитни, метод X^2 ($p \leq 0,05$; $p \leq 0,01$; $p \leq 0,001$).

Карты мест находок рукокрылых, обитающих на территории в Тверской области составлялись при помощи пакета программ Esri ArcGIS Online и Adobe Photoshop CS6 посредством наложения gps-координат мест находок на карту. При составлении карт обобщались литературные и оригинальные данные по регистрации летучих мышей в Тверской области. В качестве базового использовался слой «World Ocean Reference». В программу Microsoft Office Excel вручную заносились gps-данные, сохранялись в формате .CSV (разделители – запятые) и загружались на карту. Каждый слой обозначался определенным символом и отражался в легенде. Электронные варианты построенных карт находятся в свободном доступе на сайте biotvgu.maps.arcgis.com (для зарегистрированных пользователей).

Результаты и обсуждение.

Распространение, численность и ее динамика. Ушан бурый – представитель семейства Гладконосые летучие мыши (*Vespertilionidae*) – один из наиболее узнаваемых видов, как обладатель очень длинных и широких ушных раковин (рис. 2). В списке позвоночных животных Тверской области имеет статус «обычный вид» (Викторов, 1994; Викторов и др., 2010). Бурый ушан был отмечен в различных районах области многими исследователями: в Осташковском районе в окрестностях оз. Селигер (Строганов, 1936), на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника в Нелидовском р-не (Юргенсон, Юргенсон, 1951; Глушкова, Федутин, 2002), во время летних изысканий в Старицком и Зубцовском р-нах (Vorissenko, Krusko, 1996).

В ходе мониторинговых эхолокационных исследований в 2010–2015гг. кормовые сигналы *Pl. auritus* были зафиксированы в Бологовском, Калининском, Торопецком, Лесном, Удомельском, Максатихинском, Конаковском, Осташковском, Кувшиновском, Андреапольском и Торжокском районах (рис. 3). По результатам маршрутных исследований за указанный временной период на территории Тверской области было зарегистрировано 107 звуковых

сигналов бурого ушана, относительное обилие вида в населении рукокрылых составило 7,2%. Методом стационарного ультразвукового мониторинга в 2014–2015 гг. зафиксировано 26 эхолокационных сигналов, относительное обилие вида – 6,8% (Емельянова и др., 2016).



Рис. 2. Ушан бурый (*Plecotus auritus*): а – 29 февраля 2020г., Старицкий район, штольня Ледяная; б – 17 августа 2019 г., Старицкий район, штольня Ледяная; в – 5 ноября 2019 г., Старицкий район, штольня Ледяная; г – 11 февраля 2020 г.; Старицкий район, штольня Сельцо (фото А.А. Емельяновой)

Оседлый вид. На зимовках в Тверской области обнаружен в Старицком, Калининском, Удомельском, Бологовском, Максатихинском и Лесном районах. Сообщения о единичных находках вида относятся к встречам в населенных пунктах. Так, в

первой половине сентября 2006 г. наблюдали зверька на стене дачного дома в окр. г. Удомля; в начале октября 2012г. ушан был обнаружен под лестницей в подъезде многоэтажного дома в Заволжском районе г. Тверь.

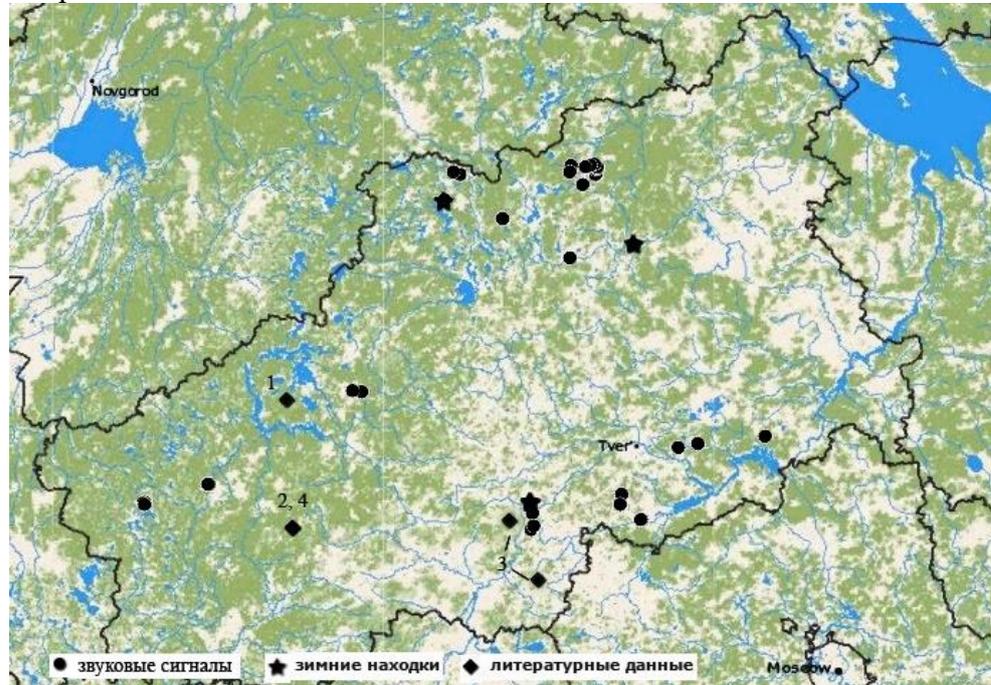


Рис. 3. Карта регистрации *Plecotus auritus* в Тверской области, где: 1 – Строганов, 1936; 2 – Юршенсон, Юргенсон, 1951; 3 – Borissenko, Kruskor, 1996; 4 – Глушкова, Федутин, 2002 (по: Емельянова и др., 2016)

В д. Тимково Бологовского района ($57^{\circ}59'46''$ с.ш., $34^{\circ}15'25''$ в.д.) 18 декабря 2013 г. был найден взрослый самец, упавший с чердака двухэтажного каменного дома. В д. Ригодици того же района ($57^{\circ}59'16''$ с.ш., $34^{\circ}12'37''$ в.д.). 22 января 2015г. Инюхиной Валентиной Васильевной на потолке погреба были обнаружены 2 зимующих самца. В поселке городского типа Максатиха Максатихинского района ($57^{\circ}47'27''$ с.ш., $35^{\circ}52'53''$ в.д.) в феврале 2015 г. мертвый зверек был найден между оконными рамами в здании медпункта. В начале сентября 2016 обнаружен жителями пгт. Лесное Татьяной Образцовой у себя дома. Со слов Татьяны, зверек залетал к ним не в первый раз (Емельянова и др., 2016).

Местами массовых зимних скоплений рукокрылых, обитающих в Верховьях Волги и на сопредельных территориях, являются заброшенные известковые каменоломни Старицкого р-на. Ушан регистрировался в 12 подземельях из 13 осмотренных, всего – 511 зверьков. По материалам 2013–2019 гг. исследований встречаемость ушана

бурого в зимних убежищах – 55,4%, относительное обилие – 6,6% (Емельянова и др., 2020а). Максимальное относительное обилие ушана отмечено в каменоломне Сельцо – 46,8%, где по совокупности результатов исследования вид может характеризоваться, как доминирующий в зимних сообществах рукокрылых. Следующие по величине показателя – штольни Дохлобарсучья (ДХБ) и Нижнетолпинская–II (НТ–II) – 22,3% и 20%. В пещере Копейка относительное обилие ушана составило 11,96%. Небольшую долю зверьки этого вида представляли в населении летучих мышей в следующих зимних убежищах: Кассы (5,5%), Парабеллум (2,68%), Ледяная (2,1%), Лисичка (1,3%) и Нижнетолпинская–III (НТ–III) (1%) (табл. 2). При этом максимальная относительная численность зверьков рассматриваемого вида также отмечалась в штольне Сельцо (22,5 экз./ на 1 учет), значительно меньшая численность – в ДХБ (5,5 экз./ на 1 учет), Ледяной (3,5 экз./ на 1 учет) и Кассах (2 экз./ на 1 учет). Все случаи фиксации на учетах в подземельях большой численности *Pl. auritus* были связаны с каменоломней Сельцо: 12.02.2017г. было зарегистрировано 31 ос. (относительное обилие 26%), 10.12.2017г. найдено максимальное количество зверьков – 54 (относительное обилие 76,1%), 21.10.2018г. – 16 ос. (76,2%), 25.10.2019 г. – 24 ос. (75%), 01.12.2019г. – 43 ос. (60,56%) (Емельянова и др., 2020а) (рис. 4).

Таблица 2

Относительное обилие (%) и относительная численность (экз./ на 1 учет) ушана бурого в каменоломнях Старицкого района по результатам учетов 2013–2019гг. и 2019–2021 гг.

| Подземные полости | Учеты декабрь 2019 – декабрь 2021 | | | | Учеты февраль 2013 – ноябрь 2019 | |
|---------------------|--------------------------------------|------|------|-----------------------|--|--------------------|
| | Число учетов* | n ** | %*** | экз./ на 1 учет | % | экз./ на 1 учет |
| Ледяная | 12 | 71 | 1,2 | 4,7 | 2,1 | 3,5 |
| Парабеллум | 3 | 14 | 2,9 | 4,6 | 2,7 | 1,27 |
| Лисичка | 1 | 10 | 4,7 | 10 | 1,3 | 0,25 |
| Копейка | 2 | 9 | 13,4 | 4,5 | 11,9 | 1,7 |
| Нижнетолпинская-II | 4 | 1 | 14,3 | 0,25 | 20 | 0,2 |
| Нижнетолпинская-III | 5 | 2 | 0,3 | 0,6 | 1,7 | 0,5 |
| Террасная-1 | 3 | 16 | 2,03 | 5,3 | 0 | 0 |
| Сельцо | 7 | 81 | 32,4 | 11,6 | 46,8 | 22,5 |
| Кассы | 1 | 1 | 4,5 | 1 | 5,5 | 2 |
| Подметки | 7 | 4 | 0,7 | 0,6 | – | – |
| Воробьевская | 1 | 1 | 7,7 | 1 | – | – |
| Дохлобарсучья | 2 | – | – | – | 22,3 | 5,5 |
| Всего | 50 | 221 | 3,7 | 4,2 | 6,6 | 4,1 |

Примечание: * – использовались только результативные учеты; ** – число регистраций зверьков данного вида (экз.); *** – среднее относительное обилие по результатам посещений данного подземелья (%)

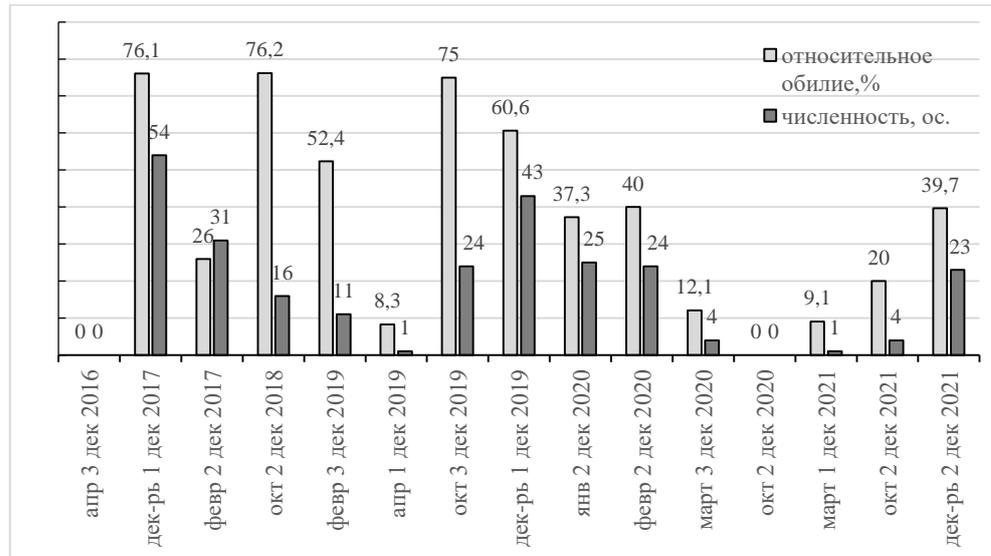


Рис. 4. Относительное обилие (%) и численность (ос.) ушана бурого в штольне Сельцо за период исследований 2016–2021 гг.

В штольне Ледяная максимальные показатели абсолютной численности *Pl. auritus* находились в пределах 12–14 ос.: в марте 2014 г. – 12 ос. (относительное обилие 7,5%), 05.11.2019 г. – 12 ос. (1,7%), 15.12.2019 г. – 14 (2,72%) (рис. 5). В указанном подземелье ушан бурый регулярно отмечался на зимовках: имеются фотосвидетельства присутствия представителей данного вида при посещении Ледяной в 1986 г.; также в коллекции кафедры зоологии и физиологии ТвГУ хранятся 5 экземпляров *Pl. auritus*: 3 самца и 2 самки, собранные в штольне в марте 1993 г. и декабре 1994 г. (LIV-3, LIV-7, LIV-8– LIV-10; коллекторы Самков М.Н., Емельянова А.А., Зиновьев А.В.) (Емельянова и др., 2020а). Во время годовичного мониторинга 2005–2006 гг. в пещере Ледяная ушан регистрировался в течение всего периода гибернации, при этом в ноябре 2006 г. абсолютная численность достигала 68 ос. при относительном обилии 13,8%; расчетный показатель относительного обилия вида по совокупности учетов составил 8,1% (Глушкова и др., 2006). По нашим данным 2013–2019 гг. в рассматриваемой искусственной пещере относительное обилие вида – 2,1%, и находки преимущественно были представлены единичными зверьками: встречаемость – 3,5 экз./ на 1 учет (табл. 2). Отметим, что штольня Ледяная – она же Нижнетолпинская–I, входит в Нижнетолпинский блок пещер, среди которых вплоть до 2020 г. она была наиболее используема ушаном бурый в качестве зимнего места обитания.

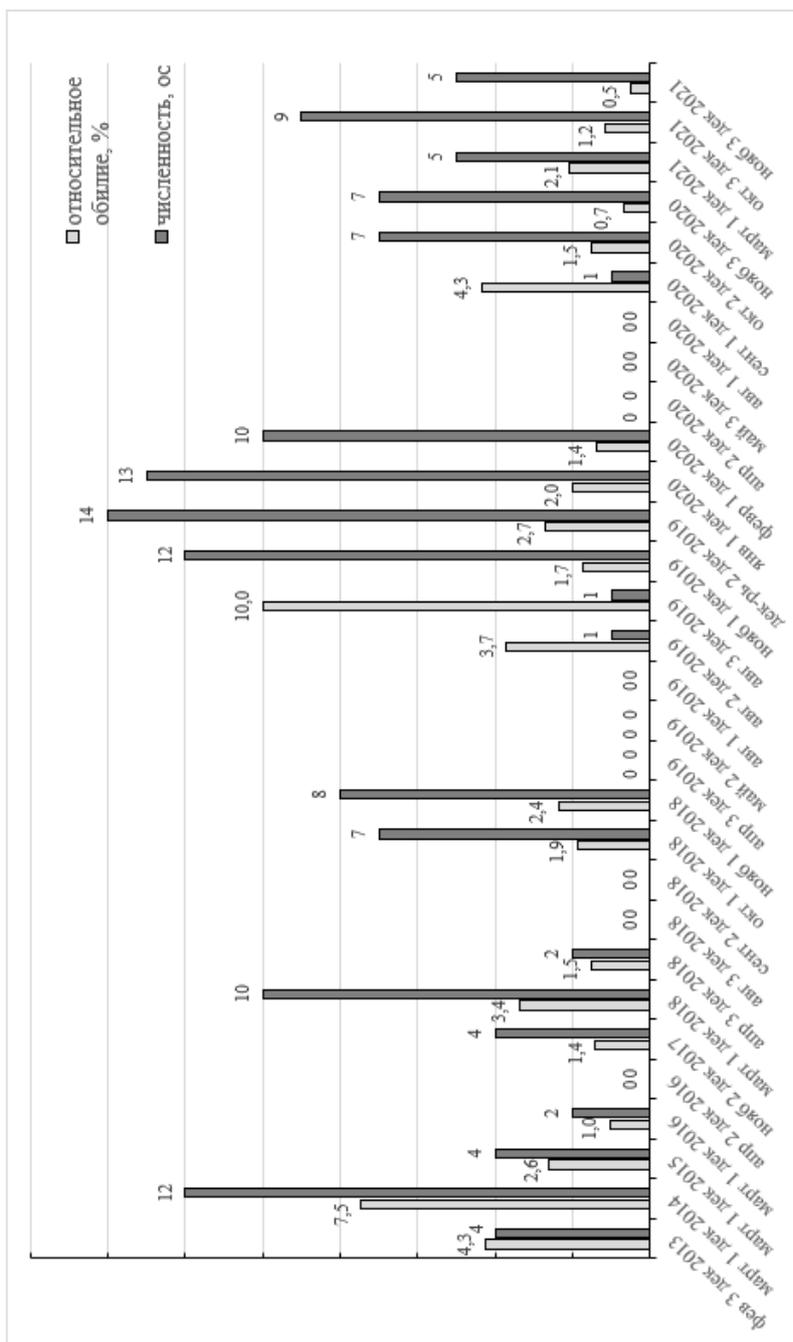


Рис. 5. Относительное обилие (%) и численность (ос.) ушана бурого в штольне Ледяная за период исследований 2013–2021 гг.

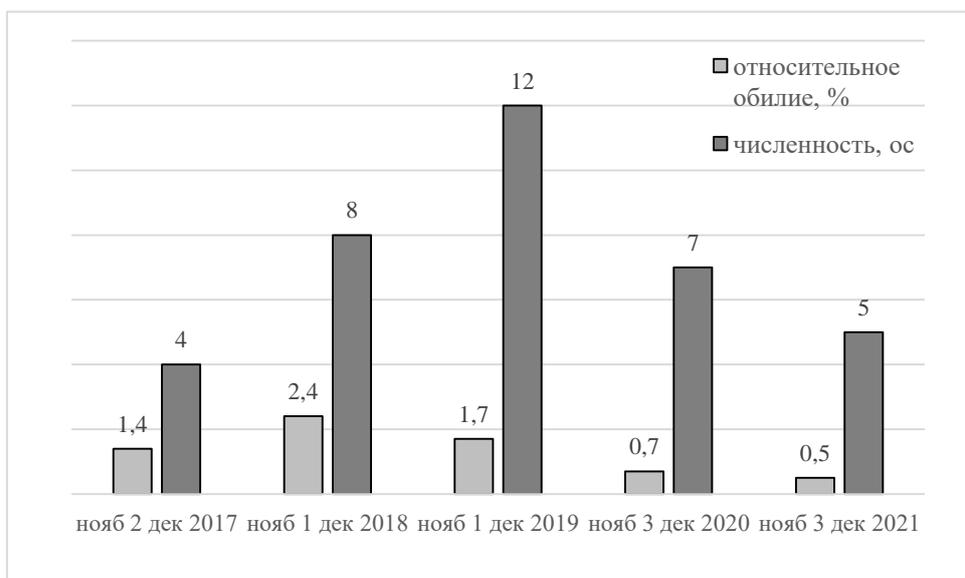


Рис. 6. Динамика показателей относительного обилия (%) и численности (ос.) ушана бурого в штольне Ледяная за период исследований 2017–2021 гг.

Так, относительная численность рассматриваемого вида в других штольнях Нижнетолпинского блока – Парабеллум, Лисичка, Копейка, НТ–II, НТ–III, Террасная–1, в период учетов февраль 2013 – ноябрь 2019 составляла – 1,27; 0,25; 1,7; 0,2; 0,5; 0 экз./ на 1 учет. Согласно же материалам учетов двух последующих лет, показатели относительной численности в указанных каменоломнях значительно увеличились и составили – 4,6; 10; 4,5; 0,25; 0,6 и 5,3 экз./ на 1 учет соответственно. То же можно сказать и про показатели относительного обилия практически для всех штолен Нижнетолпинского блока. При этом в Ледяной отмечалось снижение показателя относительного обилия *Pl. auritus* до 1,2%, и некоторое увеличение показателя относительной численности этого вида до 4,7 экз./ на 1 учет (табл. 2). На примере Ледяной можно отследить динамику численности *Pl. auritus* по 5-летнему отрезку времени – с 2017 по 2021 гг., представляющему собой учеты в момент становления полного состава зимнего населения рукокрылых, который в Тверской области соответствует ноябрю месяцу (рис. 6). В рамках указанного промежутка времени интересен 2019 г., когда был отмечен пик численности зверьков всех видов, в том числе и ушана бурого. Постепенное же уменьшение относительного обилия *Pl. auritus* наблюдается с 2018 г. – от 2,4% до 0,5% в 2021 г. Однако повышение встречаемости ушана бурого в других близко расположенных пещерах Толпинского блока позволяет полагать, что

происходит перераспределение зверьков между этими зимними убежищами.

Более настораживающими являются сведения по декабрьским учетам летучих мышей на зимовках в штольне Сельцо: здесь согласно данным 2017г., 2019г. и 2021 г. наблюдается тенденция к снижению численности вида – 54 зв. (76,1%), 43 зв. (60,6%), 23 зв. (39,7%) (рис. 4).

В свете материалов, полученных за 9-летний период учетов в подземельях разного типа, можно утверждать, что ушан бурый – достаточно распространенный, но немногочисленный вид на зимовках в пещерах Старицкого района, чья относительная численность в настоящее время достаточно стабильна и находится в пределах 4,1–4,2 экз./ на 1 учет. При этом показатель относительного обилия вида за два года снизился с 6,6% до 3,7% (табл. 2).

Биология и экология вида. Ушан бурый относится к экологической группе охотники на субстрате (собиратели), в связи с чем обладают расширенными крыльями, способностью к медленному и маневренному полету, увеличенными ушными раковинами. Летними убежищами служат дупла, пространство под отставшей корой, пещеры, чердаки, птичьи дуплянки, находящиеся недалеко от водоемов (Dietz et al., 2009). Данный вид – типичный представитель лесных ландшафтов, при этом, известна склонность ушана бурого к синантропности – зверьки часто используют жилища человека для обустройства на дневки в летний период (Кузякин, 1950; Большаков и др., 2005; наши данные). Именно этой особенностью экологии вида может объясняться факт сравнительно высокой численности зверьков этого вида в зимних убежищах, находящихся в непосредственной близости к населенным пунктам. В частности, штольня Сельцо примыкает к п. Сельцо Старицкого района, штольни Нижнетолпинского блока находятся на противоположном берегу р. Волга относительно д. Чукавино, каменоломня Дохлобарсучья также находится рядом с несколькими деревнями. Большая доля вероятности, что животные, находящие в населенных пунктах убежища в ранне-осенний период, затем, при устройстве на зимовку, перемещаются в находящееся рядом зимние места обитания.

В период маршрутного и стационарного эхолокационного мониторинга ушан бурый был отмечен во всех типах биотопов: в закрытых пространствах, а также на пограничных закрытых/ открытых и закрытых/ околородных биотопах было зафиксировано 60,6%, 53,8% и 7,7% от всех ультразвуковых сигналов *Pl. auritus* соответственно. В сельских поселениях во время маршрутного мониторинга кормовой активности рукокрылых, было отмечено 17,9% от всех зарегистрированных эхолокационных сигналов ушана бурого, во

время стационарных изысканий данный показатель составил – 7,7% в д. Ригодищи и 30,8% на окраине д. Тимково на берегу р. Кемка.

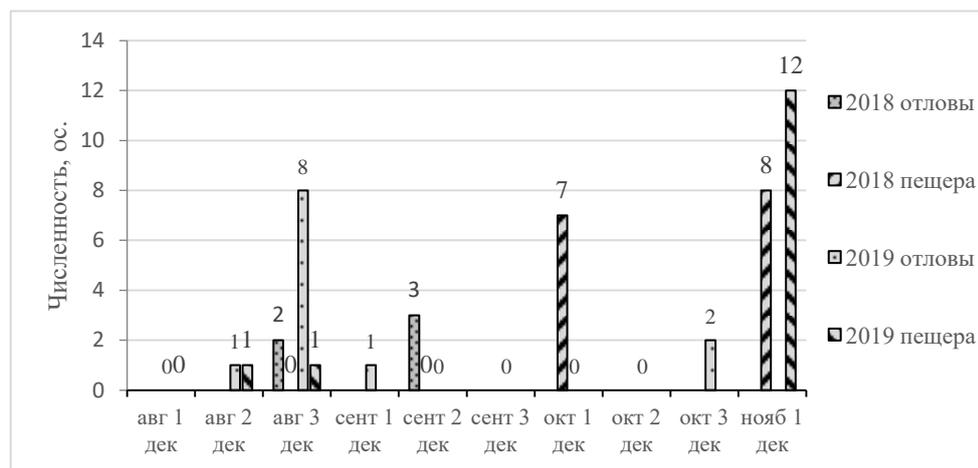
По итогам стационарного и маршрутного эхолокационного мониторинга, а также отлова паутиными сетями в окрестностях зимних убежищ было отмечено, что кормовая активность ушана бурого начинается через 2–2,5 часа после захода солнца, пик активности – до 1 ночи. Время самой поздней поимки – 02:35.

Активность в районе зимних убежищ *Pl. auritus* начинает проявлять во второй декаде августа. При отловах рукокрылых паутиными сетями у входов в штольню Ледяная преимущественно регистрировались 1–3 зверька, но в конце августа 2019 г. за одну ночь были отловлены 8 ушанов, что является на данный момент рекордом. Величина показателей относительного обилия *Pl. auritus* в отловах в августе составила 2,9–9,3%, в сентябре – 1,5–1%. В конце сентября, а также в 1–2 декады октября ушан в отловах не встречался, в третьей декаде октября 2019г. относительное обилие вида составило 8,3%. На дневках в штольне Ледяная ушан появлялся одновременно с регистрацией в отловах, т.е. со второй декады августа – это были одиночные зверьки. В сентябре ушан в каменоломне не отмечался, а в начале октября при учетах в 2018 г. в Ледяной уже были найдены 7 зверьков (относительное обилие 0,8%) (рис. 7). При отловах в окрестностях штольни Подметки ушан был отмечен единожды за двухлетний период – 3 октября 2020г.

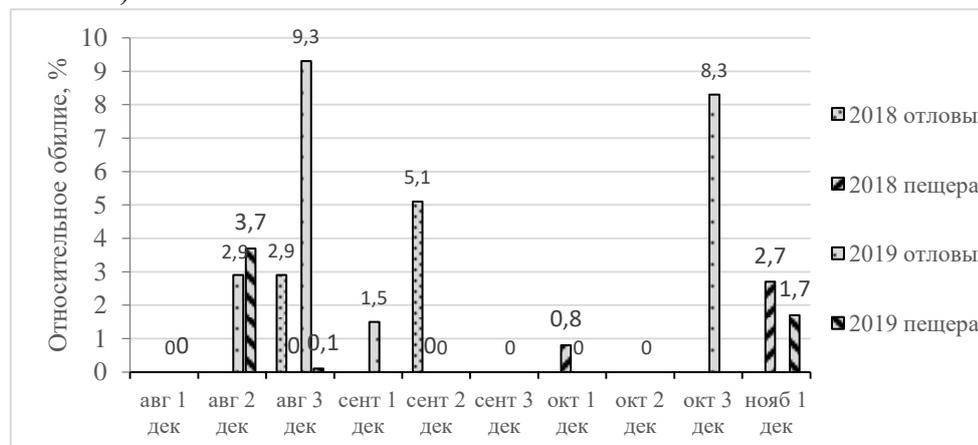
Соотношение самцов и самок в отловах у входов в пещеры – 1:0,31 ($\chi^2=4,76$; $p\leq 0,05$). Численное преобладание самцов над самками также было отмечено при учетах в штольне, как в летне-осенний период (август — октябрь) – 1:0,45, так и в зимний период (ноябрь–апрель) – 1:0,4. В двух последних случаях отличия не подтверждены статистически ввиду недостаточного объема выборок. Примечательно, что в штольне Сельцо при зимних учетах были отмечены противоположные тенденции – здесь соотношение полов 0,6:1 ($\chi^2=4,78$; $p\leq 0,05$) (рис. 8).

С первой декады ноября происходит становление зимнего населения рукокрылых: доля вида в составе населения рукокрылых в 2018 г. достигла 2,7% (8 ос.), в 2019 г. – 1,7% (12 ос.) (рис. 7). Особенности динамики абсолютной и относительной численности *Pl. auritus* особенно хорошо прослеживается на отрезке графика мониторинга штольни Ледяная в период зимовки летучих мышей в 2019–2020гг. (рис. 5). Появление ушана в местах зимовок в октябре подтверждается также исследованиями в штольне Сельцо: во вторую декаду октября 2020г. и 2021 г. численность и относительное обилие ушана составили – 0 зв. (0%) и 4 зв. (20%) соответственно, в третью декаду 2019 г. – 24 зв. (75%) (рис. 4). Как

правило, *Pl. auritus* зимует поодиночке, располагаясь открыто на стенах и потолке, изредка использует микроукрытия – расщелины в потолке и стенах. С февраля 2013г. по декабрь 2018г. зарегистрировано 7 случаев зимовки *Pl. auritus* в скоплениях, чаще всего – это одновидовые группы по 2 зверька, иногда – немногочисленные агрегации совместно с ночницей Брандта (Емельянова и др., 2019) (рис. 9).



а)



б)

Рис. 7. Численность (а) и относительное обилие (б) ушана бурого в отловах и населении рукокрылых в штольне Ледяная (август-ноябрь 2018–2019 гг.)

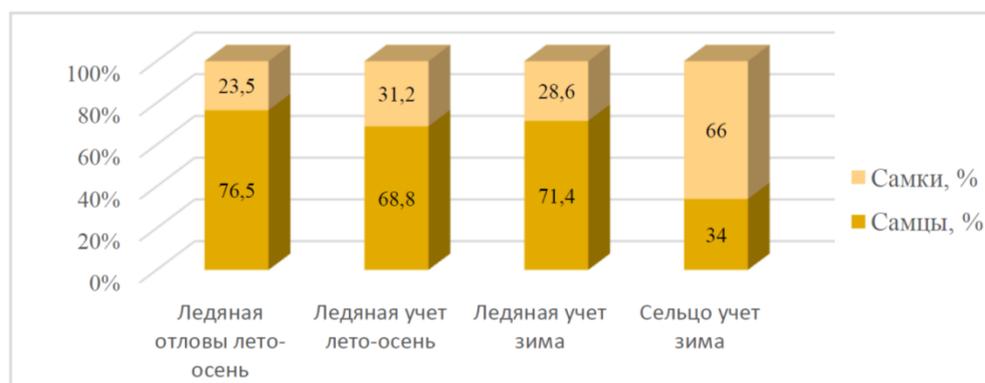


Рис. 8. Особенности половой структуры ушана бурого в отловах и в штольнях Ледяная и Сельцо (летне-зимний период)

Покидать места зимовок, по всей видимости, ушан начинает в марте, например, в каменоломне Сельцо численность этого вида снижалась с 43 зв. (60,6%) – в декабре 2019 г., до 4 зв. (12,1%) – в марте 2019г. (рис. 4). В штольне Ледяная в первую декаду марта преимущественно отмечались единичные особи ушанов – от 2 до 5 (1,5–2,5%). В 2018 г. наблюдался запоздалый вылет *Pl. auritus* из этого подземелья – в первую декаду марта здесь были найдены 10 зверьков (3,4%), а в конце апреля – 2 особи (1,5%); во время других апрельских учетов ушан не регистрировался (рис. 5).



Рис. 9. Разновидовая агрегация – ушан бурый (*Plecotus auritus*) и ночница Брандта (*Myotis brandtii*). Сельцо 12 февраля 2017 г. (фото А.А. Емельяновой)

Микроклиматические условия в отмеченных местах зимовок ушана бурого в Тверской области: температура – от 4,7 °С до 7,5 °С, влажность – от 71,2% до 96,6%.

Заключение. Таким образом, основываясь на том, что ушан бурый – уязвимый для антропогенного воздействия оседлый вид, в настоящий момент в местах массовых зимовок регистрирующийся с малыми показателями численности и намечающимися тенденциями дальнейшего их снижения, данный вид предлагается к охране на территории Тверской области со статусом 3 – редкие таксоны и популяции.

Список литературы

- Большаков, В.Н., Орлов О.Л., Снитко В.П.* 2005. Летучие мыши Урала. Екатеринбург: Академкнига. 176 с.
- Борисенко А.В.* 1999. Мобильная ловушка для отлова рукокрылых // *Plecotus et al.* М.: ИПЭЭ РАН, - №2. С. 10–19.
- Викторов Л. В.* 1994. Систематический список позвоночных животных Тверского края и сопредельных территорий: учебно-методическое пособие. Тверь: Тверской государственный университет. С. 19–20.
- Викторов Л. В., Николаев В. И., Виноградов А. А., Емельянова А. А., Кириллов П. И.* 2010. Позвоночные животные Тверской области: видовой состав и характеристика основных групп: учеб. справочн. пособие. Тверь: ТвГУ. 32 с.
- Глушкова Ю.В., Федутин И.Д.* 2002. Опыт рекогносцировочного обследования рукокрылых на юго-западе Тверской области. Тезисы доклада // *Plecotus et al. Pars spec.* С. 57–59.
- Глушкова, Ю.В., Крускоп С.В., Федоров Н.В.* 2006. Годи́чный мониторинг рукокрылых в их зимнем убежище в Центральной России // *Plecotus et al.* Т. 9. С. 25–31.
- Глушкова Ю.В., Крускоп С.В.* 2007. Рукокрылые (*Chiroptera*) Тверской области: распространение, статус, охрана / ред. О.В. Юрцева. // Труды Центрально-лесного заповедника Тула. Вып.4. С. 410–418.
- Горбачев А. А., Прокофьев И. Л., Зайцева Е. В.* 2011. Факторы, влияющие на распространение летучих мышей на территории Брянской // Вестник Брянского государственного университета. №4 (2011): Точные и естественные науки. Брянск: РИО-БГУ. С. 124–130.
- Емельянова А. А., Христенко Е. А.* 2013. Метод мобильного акустического ультразвукового мониторинга фауны рукокрылых // Вестн. Оренбургского государственного университета. Оренбург. № 6 (155). С. 149–154.
- Емельянова А. А., Медведев А. Г., Христенко Е. А.* 2014. Материалы к изучению фауны рукокрылых Тверской области. Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». № 4. Тверь: ТвГУ. С. 67–78.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Медведев А.Г.* 2016. Современное

- состояние изученности рукокрылых в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3. С.34-76.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А.* 2017а. Результаты инвентаризации фауны рукокрылых Тверской области с применением современных технологий // Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие: Материалы Всероссийской науч. конф. (с международным участием), посвященной 85-летию организации Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника и 100-летию заповедной системы России. Тверь: Твер. гос. ун-т. С. 138–144.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А.* 2017б. Экологическая структура сообществ рукокрылых Тверского Верхневолжья / отв. ред. А.А. Нотов // Материалы Международной науч. конф. «Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению», посвященной 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета. Тверь: ТвГУ. С. 85–89.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Колотей А.В.* 2019. Фауна рукокрылых европейских южнотаежных лесов в зимних местах обитания: состав, особенности биологии / Е.А. Боровичёв, О. Вандыш (ред.) // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Тезисы докладов VII Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 30-летию Института проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН и 75-летию со дня рождения доктора биологических наук, профессора В. В. Никонова (Апатиты, 16-22 июня 2019 г.). Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН. С. 217–219.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Волкова А.С., Кулагин А.М.* 2020а. Фауна рукокрылых Тверской области в зимних местах обитания на примере подземелий Старицкого района // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1(57). С. 68–99.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Волкова А.С., Кулагин А.М.* 2020б. Биология и экология уязвимых видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae), обитающих на территории Тверской области / редакционная коллегия. Зиновьев А.В., Тихомиров О.А., Сорокин А.С., Яковлева С.И., Звезда М.Л. Актуальные проблемы сохранения природного наследия Верхневолжья: Материалы региональной научно-практической конференции. Тверской государственный университет. Тверь: ТвГУ. С. 36–46.
- Емельянова А.А.* 2020в. Морфология, распространение, численность, биология и экология уязвимых видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae), обитающих на территории Тверской области / А.А. Емельянова, Е.А. Христенко, А.С. Волкова, А.М. Кулагин // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(60). С. 16–34.
- Ерохина С. А., Колчанова С. М., Полянская С. А., Спирова Е. Н., Иванова Ю. Д., Лагерева Е. А.* 2011. Динамика пространственного распределения охотничьей активности рукокрылых в окрестностях Звенигородской биостанции МГУ // Plecotus et al. М.: ИПЭЭ РАН. № 14. С. 9–18.
- Колотей А.В., Комочков Д.С., Емельянова А.А.* 2018. Результаты

- исследования зимовок рукокрылых в разных типах пещер Старицкого района Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4. С. 50-68.
- Кожурина Е.И.* 1997. Летучие мыши европейской части бывшего СССР. Полевой определитель по внешним признакам: [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.chiroptera.ru/content-view-1.html>.
- Красная книга Вологодской области. Т. 3. Животные.* 2010. Вологда: Полиграф-Книга. 216 с.
- Красная книга Смоленской области.* 1997 / отв. ред. Н.Д. Круглов // Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Смоленск: Смоленский гос. пед. инт. 294 с.
- Красная книга Ярославской области.* 2004 / под ред. Л.В. Воронина. Ярославль: Издательство Александра Рутмана. 384 с.
- Кузякин, А. П.* 1950. Летучие мыши. М: Советская наука. 444 с.
- Стрелков П. П., Ильин В. Ю.* 1990. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 225. С. 42-167.
- Строганов С.У.* 1936. Фауна млекопитающих Валдайской возвышенности // Зоол. журн. Т. XV. Вып. 1. С. 128-142.
- Христенко Е. А.* 2015а. Видовой состав рукокрылых в некоторых районах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. №2. С. 65-77.
- Христенко Е. А.* 2015б. Результаты мониторинга рукокрылых Тверской области в летний период 2015 г. // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3. С. 125-134.
- Agreement on the Conservation of Populations of European Bats, EUROBATS,* London, 4th December 1991 // Treaty Series. 1994. № 9. 7 p.
- Aodha O., Gibb R., Barlow K.E., et al.* 2018. Bat detective-Deep learning tools for bat acoustic signal detection // PLoS Comput Biol. V. 14. № 3. P. e1005995. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1005995
- Borissenko A.V., Kruskop S.V.* 1996. Notes on bat hibernation sites from Central Russia // Вестн. зоологии № 6. С. 52
- Dietz C.* 2009. Bats of Britain, Europe and Northwest Africa / C. Dietz, O. von Helversen, D. Nill. London: A & C Black Publishers Ltd. 400 p.
- Dietz C.* 2009. Bats of Britain, Europe and Northwest Africa / C. Dietz, O. von Helversen, D. Nill. London: A & C Black Publishers Ltd. 400 p.
- Gazaryan S., Kruskop S.V., Godlevska, L.* 2020. *Plecotus auritus* (errata version published in 2021). *The IUCN Red List of Threatened Species 2020*: e.T85535522A195861341. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T85535522A195861341.en>.
- Jones K. E.* 2013. Indicator Bats Program: A System for the Global Acoustic Monitoring of Bats / K.E. Jones, J.A. Russ, A.-T. Bashta, Z. Bilhari, C. Catto, I. Csösz, A. Gorbachev, P. Györfi, A. Hughes, I. Ivashkiv, N. Koryagina, A. Kurali, S. Langton, A. Collen, G. Margiean, I. Pandourski, S. Parsons, I. Prokofev, A. Szodoray-Paradi, F. Szodoray-Paradi, E. Tilova, C. L. Walters, A. Weatherill, O. Zavarzin // Biodiversity Monitoring and Conservation:

- Bridging the Gap between Global Commitment and Local Action. Oxford: Wiley-Blackwell. P. 213-247.
- Russ J.M., Briffa M., Montgomery W.I. 2003. Seasonal patterns in activity and habitat use by bats (*Pipistrellus* spp. and *Nyctalus leisleri*) in Northern Ireland determined using a driven transect // *Journal of Zoology*. № 259. P. 289-299.
- Russ J., Catto C., Wembridge D. 2005. The Bats and Roadside Mammals Survey 2005. Final Report on First Year of Study. London: The Bat Conservation Trust and People's Trust for Endangered Species
- Szewczak J. M. SonoBat v.3, 2010. www.sonobat.com. The IUCN 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016.1.
- Walters C.L. 2012. A continental-scale tool for acoustic identification of European bats / C.L. Walters, R. Freeman, A. Collen, C. Dietz, M. Brock Fenton, G. Jones, M.K. Obrist, S.J. Puechmaille, T. Sattler., B.M. Siemers, S. Parsons, K.E. Jones // *Journal of Applied Ecology*. № 49. P. 1064-1074.
- Walters C.L. 2013. Challenges of Using Bioacoustics to Globally Monitor Bats / C.L. Walters, A. Collen, T. Lucas, K. Mroz, C. A. Sayer, K.E. Jones // *Bat Evolution, Ecology and Conservation*. New York: Springer. P. 479-500.

**DISTRIBUTION, NUMBER, BIOLOGY AND ECOLOGY OF
VULNERABLE SPECIES OF CHIROPTERANS (CHIROPTERA,
VESPERTILIONIDAE), INHABITING THE TVER REGION:
BROWN LONG-EARED BAT
(*PLECOTUS AURITUS* LINNAEUS, 1758)**

**A.A. Emelyanova, E.A. Khristenko, A.S. Volkova, A.M. Kulagin,
E.A. Vinogradova, V.A. Maksimova**
Tver State University, Tver

Here we provide some general information on the distribution, abundance, biology, and ecology of Brown long-eared bat *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758). Information is based on the analysis of research materials collected over ten years (2010-2021) in the Tver region. We propose to include these species to the regional Red Data Book under the status of "Rare species".

Key words: bats, chiropterans, pond bat, Brown long-eared bat, *Plecotus auritus*, Tver region, Red Data Book.

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.

ХРИСТЕНКО Екатерина Андреевна – учитель биологии МОУ СОШ № 46 г. Твери. 170026, Тверь, ул. Е.Фарафоновой, д.26, email: allicecullen2222@yandex.ru.

ВОЛКОВА Алёна Сергеевна – аспирант 1 курса биологического факультета, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, email: asvolkova@edu.tversu.ru.

КУЛАГИН Андрей Михайлович – председатель Тверского отделения РСС (Российский союз спелеологов), 170002, Россия, Тверская область, Тверь, Садовый пер. д. 35, email: Kulaginnet@yandex.ru.

ВИНОГРАДОВА Елизавета Артуровна – бакалавр 3 курса направления 06.03.01 Биология, лаборант кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, email: Vinogradova.EA@tversu.ru.

МАКСИМОВА Валерия Андреевна – бакалавр 3 курса направления 06.03.01 Биология, лаборант кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, email: Maksimova.VA@tversu.ru.

Емельянова А.А. Распространение, численность, биология и экология уязвимых видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae), обитающих на территории Тверской области: ушан бурый (*Plecotus auratus* Linnaeus, 1758) / А.А. Емельянова, Е.А. Христенко, А.С. Волкова, А.М. Кулагин, Е.А. Виноградова, В.А. Максимова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 1(65). С. 79-99.

УДК 636.934.571:591.156:572.781.6

DOI: 10.26456/vtbio241

МОРФОМЕТРИЯ СКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ ДИКОЙ И ДОМЕСТИЦИРОВАННОЙ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*NEOVISION VISION*): ГЕНДЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ И ХАРАКТЕРИСТИКА СИММЕТРИИ

С.В. Дикарев¹, Н.П. Кораблёв^{1,2}, П.Н. Кораблёв³

¹Великолукская государственная сельскохозяйственная академия,
Великие Луки

²Государственный природный заповедник «Полистовский»,
Псковская область,

³Центрально-лесной государственный природный биосферный заповедник,
Тверская область

Проведен анализ индекса полового диморфизма и симметрии посткраниального скелета по 20 морфометрическим признакам американских норок (*Neovision vision*), населяющих дикую природу и содержащихся в зверохозействе. В качестве материала для исследования использованы 204 особи американских норок, из которых 99 диких особей, населявших территорию Тверской и Псковской областей, 46 одомашненных породы сапфир, 32 породы серебристо-голубая, 27 породы стандартная коричневая. Установлены средние значения индекса полового диморфизма всех групп исследуемых животных, выявлена достоверно направленная асимметрия. На основании полученных данных выдвинуты предположения о природе наблюдаемых явлений. Настоящая работа призвана расширить имеющиеся малочисленные данные по морфологической изменчивости посткраниального скелета дикой и domestцированной американской норки.

Ключевые слова: *Neovision vision, посткраниальный скелет, половой диморфизм, направленная асимметрия, морфологическая изменчивость.*

Введение. Преднамеренно или непреднамеренно интродуцированные виды оказывают серьёзное влияние на баланс экосистемы и взаимоотношения между аборигенными представителями в сложившихся природных сообществах (Шварц, 1980; Туманов, 1996; Macdonald et al., 2002; Hammershøj et al., 2004). Одним из ярких инвазионных представителей млекопитающих является американская норка (*Neovision vision*), входящая в состав семейства куньих (*Mustelidae*). Освоение территорий стран Западной и Центральной Европы началось с систематических выпусков зверя в 38

административных объектах бывшего СССР (Павлов и др., 1973). Сбежавшие американские норки с территорий звероводческих хозяйств так же обеспечивали стабильную поддержку численности формирующихся популяций (Larivière, 1999; Туманов, 2009). Общеизвестно, что успешному внедрению вида в экосистемы способствует определенный ряд физиологических и физических факторов (Туманов, 2003). Масса тела американских норок примерно на 40% больше, чем европейских норок разных половозрастных групп, что дает значительное преимущество в конкурентной борьбе за кормовую базу (Гептнер и др., 1967). Так же, одним из важных морфологических факторов внутривидовой изменчивости является высокий уровень полового диморфизма, который расширяет занимаемую экологическую нишу, оказывая ещё большее давление на аборигенные виды (Кораблев и др., 2013). Несмотря на обширные исследования краниометрической изменчивости вида, публикаций, посвященных изменчивости посткраниального скелета всё ещё недостаточно для всестороннего изучения феномена размерной морфологической изменчивости американской норки (Харламова и др., 1999, 2000; Thom et al., 2004; Кораблёв и др., 2018).

Недавние исследования в области функциональной морфологии млекопитающих показали, что подавляющему большинству видов выгодно использовать различные конечности для выполнения разнообразных функций и взаимодействия с объектами окружающей среды (Ströckens, et al 2013, Гилев и др., 2016). Явление латерализации функций конечностей связано с межполушарной асимметрией головного мозга и посткраниального скелета животных. Основываясь на данные многочисленных исследований, можно полагать, что асимметрия мозга, а также латерализация функций является одной из фундаментальных черт млекопитающих (Rogers, 2002). По современным представлениям, такое функциональное разделение предполагает оптимизацию обработки информации головным мозгом и позволяет осуществить распараллелизацию поступающих данных в полушария, что делает возможным решение нескольких оперативных задач одновременно, в литературе этот механизм известен как «принцип многопоточности» (Vallortigara, Rogers, 2005). Из двух актуальных на данный момент направлений исследования асимметрии мозга, а именно латерализации сенсорного восприятия и латерализации моторных функций, в рамках данной статьи рассматриваться будет последнее. Интенсивность проявления этого типа асимметрии зависит от многих факторов, например, видовой и гендерной принадлежности, параметров выполняемой животным задачи (MacNeilage, 2007). С другой стороны, значимым фактором полиморфизма большинства животных является половой диморфизм.

С биологической точки зрения, данное явление позволяет занять широкую экологическую нишу, что благоприятно влияет на выживаемость и распространение вида в целом (Кораблев и др., 2014). Цель работы заключается в сравнительном изучении размерного полового диморфизма, а также симметрии посткраниального скелета дикой и одомашнированной *Neovision vision*, населяющей территорию Тверской и Псковской областей.

Методика. Изучены 99 комплектов конечностей американских норок, добытых в природе на территории Тверской и Псковской областей. Наряду с дикими норками исследованы элементы скелета конечностей, полученных от 105 животных, содержащихся в ООО «Зверохозяйство «Знаменское», расположенном в Торопецком районе Тверской области. Характеристика использованного материала представлена в таблице 1.

Таблица 1

Краткое описание места добычи и объём исследуемой выборки

| Количество особей | Место добычи | Порода | Самцы, ♂ | Самки, ♀ | Пол неизвестен |
|-------------------|---|--------------------|----------|----------|----------------|
| 27 | Знаменское зверохозяйство (Тверская обл.) | СТК* | 12 | 15 | – |
| 46 | Знаменское зверохозяйство (Тверская обл.) | Сапфир | 22 | 24 | – |
| 32 | Знаменское зверохозяйство (Тверская обл.) | Серебристо-голубые | 17 | 15 | – |
| 99 | Тверская и Псковская область | Дикая популяция | 60 | 39 | – |
| Всего: 204 | | | 111 | 93 | |

Примечание: принятое сокращение: СТК – стандартная коричневая порода.

Измерены следующие элементы верхнего и нижнего пояса добавочного скелета конечностей: локтевая (а), лучевая (б), лопатка (в), плечевая (г), бедренная (д), большая берцовая (е) и малая берцовая (ж) кости (рис. 1).

За основу взята схема промеров, предложенная Von den Driesch (1967), которая включает в себя 20 измерений с надежными точками привязки. В частности, измерены такие показатели, как: максимальная длина, максимальный и минимальный диаметр эпифизов и диафизов кости. Точность измерений обеспечивалась цифровым штангенциркулем с погрешностью до 0,01 мм. Индекс полового диморфизма (ISD) рассчитывали по формуле, предложенной

Россолимо и Павлиновым (1974): $ISD = 100 \times (X_{\sigma} - X_{\phi}) / X_{\phi}$, где ISD – величина полового диморфизма, %; X_{σ} и X_{ϕ} – средние величины признаков для самцов и самок американской норки.

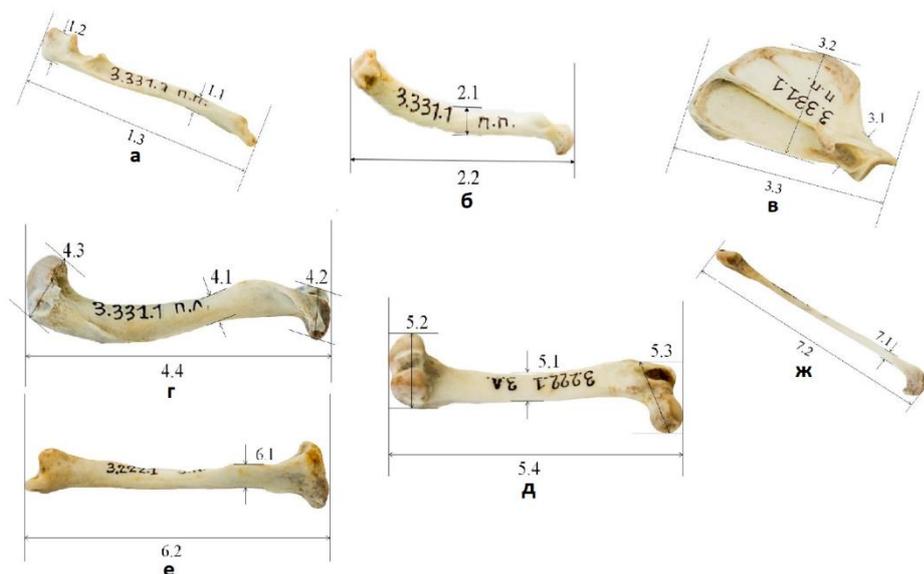


Рис. 1. Схема промеров костей конечностей американской норки

- 1.1 – минимальный диаметр локтевой кости; 1.2 – максимальный диаметр локтевой кости; 1.3 – длина локтевой кости; 2.1 – минимальный диаметр лучевой кости; 2.2 – длина лучевой кости; 3.1 – минимальный диаметр лопатки; 3.2 – максимальный диаметр лопатки; 3.3 – длина лопатки; 4.1 – минимальный диаметр плечевой кости; 4.2 – максимальный диаметр нижнего эпифиза плечевой кости; 4.3 – максимальный диаметр верхнего эпифиза плечевой кости; 4.4 – длина плечевой кости;
- 5.1 – минимальный диаметр бедренной кости; 5.2 – максимальный диаметр нижнего эпифиза бедренной кости; 5.3 – максимальный диаметр верхнего эпифиза бедренной кости; 5.4 – длина бедренной кости; 6.1 – минимальный диаметр большой берцовой кости; 6.2 – длина берцовой кости; 7.1 – минимальный диаметр малой берцовой кости; 7.2 – длина малой берцовой кости

Признаки, наиболее значимые в разделении полов определяли с помощью одномерного дисперсионного анализа (one-way ANOVA) по величине критерия Фишера. Характеристика симметрии дана с использованием формулы, предложенной В.М. Захаровым (1987) $M_d = \sum d_{l-r} / n$, где d_{l-r} – различие между значениями признака на разных сторонах тела у отдельной особи, n – число особей в выборке. Различия между левой и правой сторонами тела оценены с помощью непараметрического критерия Вилкоксона. Статистические расчёты выполнены в программах Statistica 12.0 и MS Excel 2016.

Результаты и обсуждение. Анализ полового диморфизма.

При анализе полученных показателей выяснилось, что самки диких американских норок мельче самцов на 16,97%. Изучая ISD определили, что наименее выражены такие показатели, как «максимальный диаметр локтевой кости» (ISD=12,92), «максимальный диаметр нижнего эпифиза плечевой кости» (ISD=14,5), и наиболее проявляются «максимальный диаметр верхнего эпифиза плечевой кости» (ISD=22), «длина малой берцовой кости» (ISD=21,49), «длина локтевой кости» (ISD=21,12) (рис. 2).

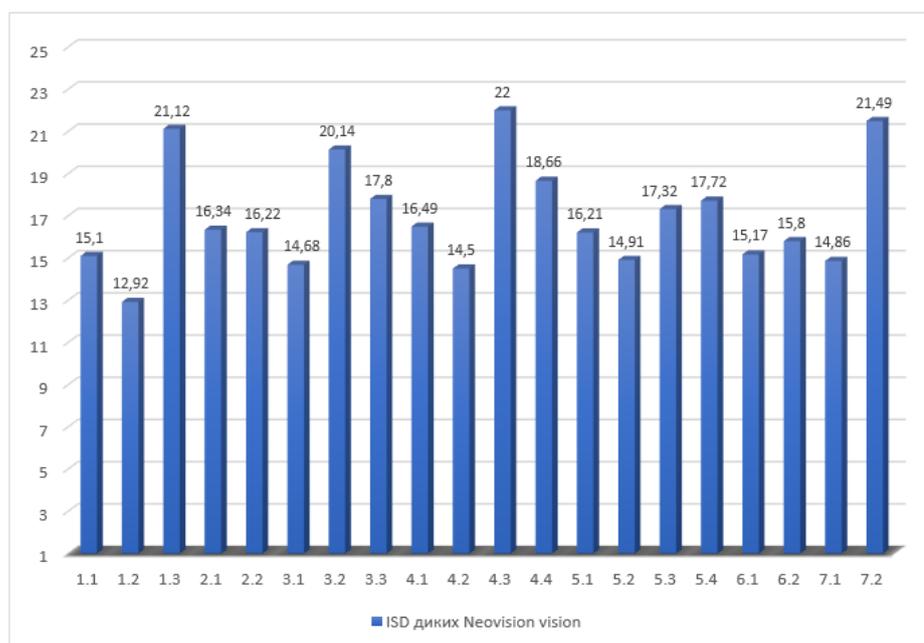


Рис. 2. ISD – средние значения индекса полового диморфизма диких американских норок. Подписи на оси абсцисс соответствуют обозначениям промеров на рис. 1

Для определения зависимости показателей промеров конечностей от пола животного использован одномерный дисперсионный анализ. Мощность проявления полового диморфизма различных признаков позволяет оценить критерий Фишера (F). Максимальные значения полового диморфизма имеют следующие признаки: «длина локтевой кости» (F=218,95), «длина лопатки» (F=169,16), «максимальный диаметр нижнего эпифиза плечевой кости» (F=211,17), «длина плечевой кости» (F=187,15), «длина большой берцовой кости» (F=153,63). Уровень достоверности различий для всех признаков составляет $p < 0,500$.

Сравнивая аналогичные показатели дикой американской норки ISD краниометрических признаков – 15,37% (Кораблев и др., 2014),

ISD скелета конечностей – 16,97% приходим к заключению об их близких величинах. Благодаря высокому уровню полового диморфизма и полигамной стратегии размножения, при межполовом и внутривидовом отборе, крупные и активные самцы имеют больших успех у самок в репродуктивном отношении (Galef et al., 2000). Такая пластичность вида позволяет занять более широкую экологическую нишу одновременно снизив внутривидовую конкуренцию.

Сходные результаты показателей выявлены среди одомашненных животных. Самцы серебристо-голубых норок крупнее самок на 21,45%. Наиболее высоки показатели параметров «минимальный диаметр малой берцовой кости» (ISD=41,46), «максимальный диаметр локтевой кости» (ISD=31,71), наименее – «минимальный диаметр плечевой кости» (ISD=9,33), «длина плечевой кости» (ISD=12,59) (рис. 3).

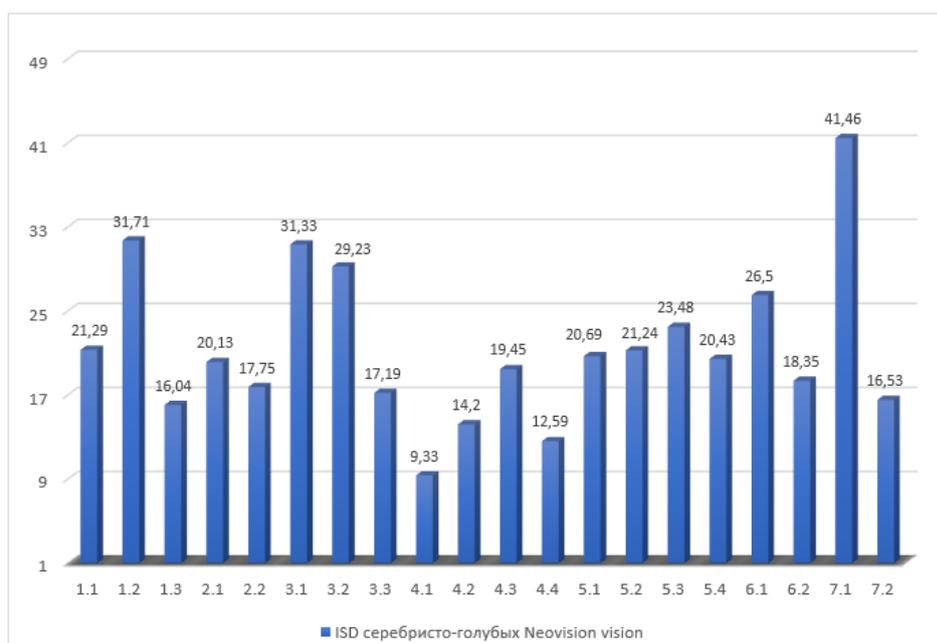


Рис. 3. ISD – средние значения индекса полового диморфизма серебристо-голубых американских норок. Подписи на оси абсцисс соответствуют обозначениям промеров на рис. 1

Одномерный дисперсионный анализ показал, что наибольшие значения имеют признаки: «длина лучевой кости» (F=242,91), «максимальный диаметр лопатки» (F=222,33), «максимальный диаметр нижнего эпифиза бедренной кости» (F=253,91), «длина бедренной кости» (F=243,60), «длина большой берцовой кости» (F=280,12). Уровень достоверности различий для всех признаков составляет $p < 0,500$.

Самцы норки породы сапфир больше самок на 23,74%. Сильнее всего проявились признаки размерного полового диморфизма: «минимальный диаметр малой берцовой кости» (ISD=32,5), «минимальный диаметр лучевой кости» (ISD=31,26), меньше всего – «длина большой берцовой кости» (ISD=18,74), «длина малой берцовой кости» (ISD=19,02) (рис. 4).

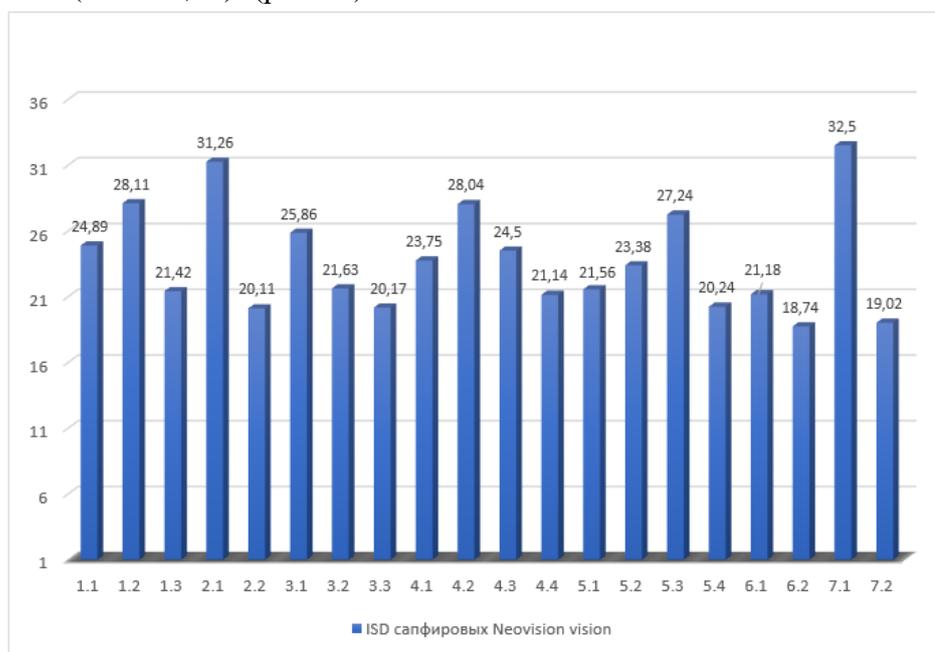


Рис. 4. ISD – средние значения индекса полового диморфизма сапфировых американских норок. Подписи на оси абсцисс соответствуют обозначениям промеров на рис. 1.

По критерию Фишера (F), признаки размерного полового диморфизма проявились следующим образом: наибольшие значения имеют: «максимальный диаметр локтевой кости» (F=268,84), «длина локтевой кости» (F=308,67), «минимальный диаметр лучевой кости» (F=301,97), «минимальный диаметр лопатки» (F=289,30), «длина лопатки» (F=223,66), «максимальный диаметр нижнего эпифиза плечевой кости» (F=267,37), «длина плечевой кости» (F=295,27), «максимальный диаметр нижнего эпифиза бедренной кости» (F=231,46), «максимальный диаметр верхнего эпифиза бедренной кости» (F=253,60), «длина бедренной кости» (F=280,41), «длина большой берцовой кости» (F=218,89), «длина малой берцовой кости» (F=253,22). Уровень достоверности различий для всех признаков составляет $p < 0,500$.

В свою очередь, стандартно–коричневые самки меньше самцов на 25%. Наиболее высокими показателями характеризуются признаки: «минимальный диаметр малой берцовой кости» (ISD=33,4), «минимальный диаметр плечевой кости» (ISD=29,7), наименьшими – «длина малой берцовой кости» (ISD=19,87), «длина большой берцовой кости» (ISD=20,21) (рис. 5).

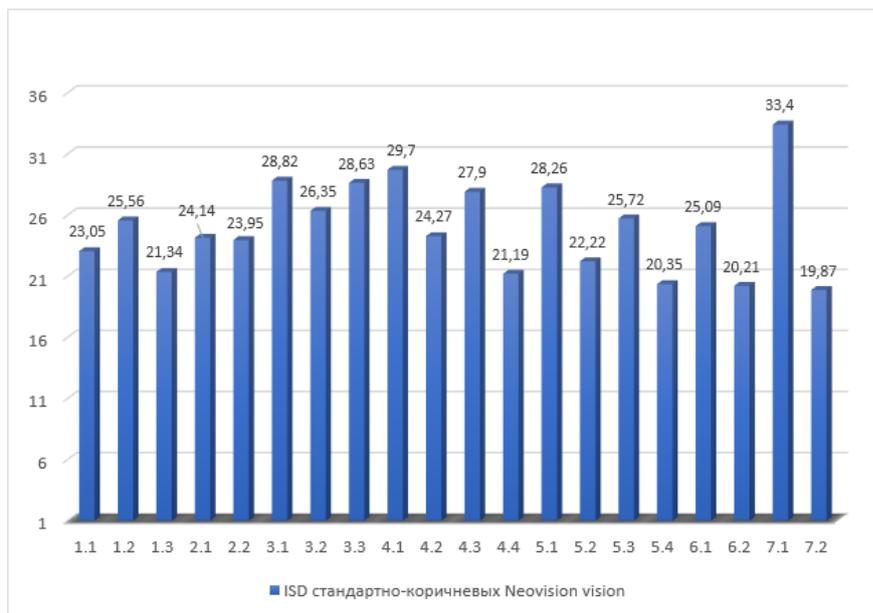


Рис.5. ISD – средние значения индекса полового диморфизма стандартно–коричневых американских норок.

Подписи на оси абсцисс соответствуют обозначениям промеров на рис. 1

Наибольшие значения проявления размерного полового диморфизма по F–критерию имеют следующие признаки: «длина лучевой кости» (F=323,64), «длина лопатки» (F=305,53), «максимальный диаметр нижнего эпифиза бедренной кости» (F=228,25), «минимальный диаметр большой берцовой кости» (F=242,48). Уровень достоверности различий для всех признаков составляет $p < 0,500$.

По результатам анализа симметрии посткраниального скелета самцов диких американских норок выявлена левосторонняя направленная асимметрия параметра «длина плечевой кости» (табл. 2).

У самок диких американских норок обнаружилась левосторонняя направленная асимметрия параметров «максимальный диаметр локтевой кости», «максимальный диаметр нижнего эпифиза бедренной кости»; правосторонняя асимметрия параметра «минимальный диаметр плечевой кости».

Таблица 2

Анализ симметрии посткраниального скелета

| Популяция/ порода | Пол | Направление асимметрии | Измеряемый параметр | Sum d _r | T-Вилкоксона, p | T-Вилкоксона, z |
|-----------------------|-----|---------------------------|---|--------------------|-----------------|-----------------|
| Дикие | ♂ | Левая | Длина плечевой кости | 2,48±0,67 | 0,014033 | 2,45 |
| Дикие | ♀ | Левая | Максимальный диаметр локтевой кости | 2,01±0,15 | 0,009207 | 2,60 |
| Дикие | ♀ | Левая | Максимальный диаметр нижнего эпифиза бедренной кости | 2,24±0,12 | 0,005134 | 2,79 |
| Дикие | ♀ | Правая | Минимальный диаметр плечевой кости | -1,53±0,18 | 0,036120 | 2,09 |
| Серебристо-голубые | ♂ | Левая | Минимальный диаметр большой берцовой кости | 1,05±0,07 | 0,000643 | 3,41 |
| Серебристо-голубые | ♀ | Правая | Длина лучевой кости | -7,28±0,64 | 0,015654 | 2,41 |
| Сапфир | ♂ | Правая | Максимальный диаметр нижнего эпифиза плечевой кости | -2,63±0,2 | 0,012275 | 2,50 |
| Сапфир | ♂ | Правая | Максимальный диаметр нижнего эпифиза бедренной кости | -3,44±0,81 | 0,030985 | 2,15 |
| Сапфир | ♂ | Левая | Максимальный диаметр верхнего эпифиза плечевой кости | 4,20±0,24 | 0,001658 | 3,14 |
| Сапфир | ♀ | Правая | Максимальный диаметр локтевой кости | -2,96±0,15 | 0,001731 | 3,13 |
| Сапфир | ♀ | Правая | Минимальный диаметр лопатки | -1,94±0,18 | 0,045656 | 1,99 |
| Сапфир | ♀ | Правая | Максимальный диаметр нижнего эпифиза плечевой кости | -0,62±0,15 | 0,002354 | 3,04 |
| Сапфир | ♀ | Левая | Максимальная диаметр лопатки | 6,68±0,45 | 0,008546 | 2,62 |
| Сапфир | ♀ | Левая | Максимальный диаметр нижнего эпифиза плечевой кости | 1,89±0,11 | 0,002155 | 3,06 |
| Стандартно-коричневые | ♀ | Правая | Максимальный диаметр верхнего эпифиза плечевой кости | -1,35±0,15 | 0,033184 | 2,12 |
| Стандартно-коричневые | ♀ | Правая | Максимальный диаметр верхнего эпифиза бедренной кости | -5,57±0,52 | 0,017059 | 2,38 |
| Стандартно-коричневые | ♀ | Левая | Максимальный диаметр нижнего эпифиза бедренной кости | 3,94±0,18 | 0,000655 | 3,40 |
| Стандартно-коричневые | ♀ | Левая | Длина большой берцовой кости | 2,38±0,98 | 0,040889 | 2,04 |

У одомашнированных самцов американских норок породы серебристо-голубые обнаружилась левосторонняя асимметрия признака «минимальный диаметр большой берцовой кости». У самок отмечена правосторонняя асимметрия признака «длина лучевой кости».

У одомашненных самцов норок породы сапфир, зарегистрирована правосторонняя асимметрия признаков «максимальный диаметр нижнего эпифиза плечевой кости», «максимальный диаметр нижнего эпифиза бедренной кости»; левосторонняя асимметрия признака «максимальный диаметр верхнего эпифиза плечевой кости». У самок обнаружена

правосторонняя асимметрия признаков «максимальный диаметр локтевой кости», «минимальный диаметр лопатки», «максимальный диаметр нижнего эпифиза плечевой кости»; левосторонняя асимметрия параметров «максимальный диаметр лопатки», «максимальный диаметр нижнего эпифиза плечевой кости».

У доместичированных стандартно-коричневых самок обнаружена правосторонняя асимметрия признаков «максимальный диаметр верхнего эпифиза плечевой кости», «максимальный диаметр верхнего эпифиза бедренной кости»; левосторонняя асимметрия признака «максимальный диаметр нижнего эпифиза бедренной кости», «длина большой берцовой кости». Для остальных признаков характерна флуктуирующая ненаправленная асимметрия.

Результаты исследования свидетельствуют, что половой диморфизм наиболее выражен у одомашненных пород, при сравнении их с дикими особями вида. Условия содержания и сбалансированный рацион питания зверохозяйственных пород позволяет максимально реализовать генетический потенциал, что наглядно демонстрируют норму реакции индекса полового диморфизма. В среднем, самцы и самки одомашненный американских норок крупнее диких на 6,43% по признакам посткраниального скелета. Звероводческие хозяйства так же активно применяют искусственный отбор, путём проведения племенной работы с поголовьем, что также накладывает отпечаток на морфологический облик животных.

Масштаб полового диморфизма норок породы сапфир составил 23,7%. Несмотря на то, что индекс полового диморфизма данной селекционной формы меньше, чем у стандартно–коричневых норок ($ISD=25\%$), подавляющее большинство показателей длины костей добавочного скелета больше, чем среди всех остальных изученных нами пород доместичированных норок. Вероятно, такой результат вызван использованием в разведении выдающихся самцов и самок высокого класса, а также их потомков. При изучении животных этого окраса некоторые исследователи выявили устойчивую корреляционную связь между основными селекционными параметрами тела, и отмечают достаточную сформированность породы (Ходусов и др., 2018).

Наименьший показатель индекса полового диморфизма в 21,45% демонстрируют американские норки серебристо–голубой масти. При сравнении длины костей конечностей данная порода так же оказалась с наименьшими линейными величинами. Такие особенности могут формироваться при разнонаправленном искусственном отборе, и связаны с закреплением важного селекционного признака – чистоты масти животного. В процессе разведения производители искореняют недостатки окраса в виде разнотонности, неуравненности пигментации

на боках и хребте, буровато-коричневый налёт, что непосредственно влияет на общий размер и массу норок.

Зверохозяйства заинтересованы в укрупнении размера животных, что прямо влечёт к увеличению площади тела, а, следовательно, и получаемого пушно-мехового сырья. Таким образом, помимо масштабов межполовых различий каждой породы американских норок, длительность и направление селекционных усилий напрямую влияет на качество и количество получаемой продукции.

В своём исследовании мы выявили направленную асимметрию костей добавочного скелета диких и одомашненных норок обоих полов. Отметим, что такое разнообразие достоверно значимых параметров зверохозяйственных особей, скорее всего согласуется с функциональной асимметрией головного мозга. Например, в своих исследованиях, Лёвкин (2009), отмечал асимметрию глазодвигательного аппарата у одомашненных пушных, связанную с изменением соотношения костей черепа. Похожие корреляции были отмечены при исследовании строения подъязычного аппарата пушных (Калиновский, Лёвкин, 2000). Такая изменчивость костной и мышечной системы напрямую зависит от функционально доминирующего полушария мозга. Анализируя полученные данные, можно предположить, что самки диких американских норок при переходе из тетрапедального положения в трипедальное, чаще используют правую переднюю конечность с опорой на левую. Об этом свидетельствует утолщение диаметра левой локтевой и нижнего эпифиза бедренной кости с одновременным утоньшением диаметра правой плечевой. Вероятно, такие различия могут быть объяснены набором функций, которые выполняет передняя правая конечность, например, участие во взаимодействии с пищей и других тонких манипулятивных задачах. У самцов, выраженная направленная левосторонняя асимметрия длины плечевой кости указывает на предпочтение использования левой конечности. Повышенный уровень асимметрии элементов посткраниального скелета у зверохозяйственных норок, вероятно, определяется влиянием стресс-факторов, в условиях содержания в неволе. Д.К. Беляев объясняет такую интенсивную изменчивость и непостоянство корреляционных систем развития дестабилизирующим отбором (Беляев, 1974). Данный тип отбора является важным фактором эволюции, приводящий к её значительному ускорению. Следует отметить, что чрезмерное влияние стресс-факторов может спровоцировать появление нежелательных для человека форм изменчивости, что в свою очередь может привести к совершенно новым направлениям селекционного отбора.

Заключение. Дикие американские норки не испытывают экстремальный уровень дестабилизирующих воздействий, поскольку в результате длительной коэволюции адаптировались к многообразию природных факторов (Трапезов, 2020). Дальнейшие исследования позволят уточнить причинно-следственные связи наблюдаемой латерализации морфологической изменчивости.

Список литературы

- Беляев Д.К. 1974. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора // История и теория эволюционного учения. Л., 1974.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г. 1967. Млекопитающие Советского Союза. М. Т. 2. Ч. 1. 1004 с.
- Гилев А.Н., Каренина Е. Б, Малашичев Е.Б. 2016. Асимметрия использования конечностей у млекопитающих. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 7.
- Калиновский А.Н., Лёвкин Г.Г. 2000. К вопросу асимметрии строения некоторых мышц глазодвигательного и подъязычного аппаратов у представителей семейства псовые. // Материалы Всерос. науч.-метод. конф. патологоанатомов ветеринарной медицины. Омск. С. 202–205.
- Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н. 2013. Популяционные аспекты полового диморфизма в гильдии куньих Mustelidae, на примере четырёх видов: *Mustela lutreola*, *Neovison vison*, *Mustela putorius*, *Martes martes* // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 70–78.
- Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П. 2014. Векторы влияния основных факторов на степень выраженности полового диморфизма краниометрических признаков у млекопитающих. // Успехи современной биологии, Т. 134. № 1, С. 73–80.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н., Кораблёв М.П., 2018. Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов: евроазиатский бобр, енотовидная собака, американская норка. М.: Т-во научных изданий КМК. 452 с.
- Лёвкин Г.Г. 2009. Билатеральная асимметрия у животных при содержании в неволе. // Журнал Асимметрия. Т. 3. № 1. С. 29–36.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г. 1973. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров. Т. 1. 536 с.
- Трапезов О.В. 2020. Д.К. Беляев о генетико-эволюционных аспектах стресса и стрессуемости // Кролиководство и звероводство. Т. 2. № 5 С. 19–22.
- Туманов И.Л. 1996. Проблема европейской норки (*Mustela lutreola* L.): причины исчезновения и стратегия охраны // Зоол. журн. Т. 75. № 9. С. 1394–1403.
- Туманов И.Л. 2003. Биологические особенности хищных млекопитающих России. СПб: Наука 448 с.

- Туманов И.Л.* 2009. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). СПб.: Бранко. 448 с.
- Харламова А.В., Фалеев В.И., Транезов О.В.* 1999. Изменения размеров и формы черепа американской норки (*Mustela vison* Schhreb.) при селекции на ручной и агрессивный тип поведения // Доклады РАН. Т. 367. № 2. С. 276–278.
- Харламова А.В., Фалеев В.И., Транезов О.В.* 2000. Влияние селекции по поведению на краниологические признаки американской норки (*Mustela vison*) // Генетика. Т. 36. № 6. С. 823–828.
- Ходусов А.А., Пономарева М.Е., Коноплев В.И., Диджикайте Н.А.* 2018. Морфометрические показатели норок в зависимости от породы // Вестник АПК Ставрополя. № 4(32). С. 79–83.
- Шварц С.С.* 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 277 с.
- Galef B.G., White D.J.* 2000. Evidence of social effects on mate choice in vertebrates // Behavioural Processes. V. 521. P. 167-175.
- Hammershøj M., Thomsen E.A., Madsen A.B.* 2004. Diet of freeranging American mink and European polecat in Denmark // Acta Theriol. V. 49. P. 337-347.
- Larivière S.* 1999. *Mustela vison* // Mammalian Species. V. 608. P. 1-9.
- Macdonald D.W., Sidorovich V.E., Anisomova E.I., Sidorovich N.V., Johnson P.J.* 2002. The impact of American mink *Mustela vison* and European mink *Mustela lutreola* on water voles *Arvicola terrestris* in Belarus // Ecography. V. 25. P. 295-302.
- Rogers L.J.* 2009. Hand and paw preferences in relation to the lateralized brain. // Phil. Trans. R. Soc. B. V.364. P. 943-954.
- MacNeilage P.F.* 2007. Present status of the postural origins theory // W.D. Hopkins (eds.) The evolution of hemispheric specialization in primates. Oxford, UK: Elsevier. P. 319-314
- Ströckens F., Güntürkün O., Ocklenburg S.* 2013. Limb preferences in non-human vertebrates. // Laterality. V.18. No.5. P.536-575.
- Thom M.D., Harrington L.A., Macdonald D.W.* 2004. Why are American mink sexually dimorphic? A role for niche separation // Oikos. V. 105. P. 525-535.
- Vallortigara G., Rogers L.J.* 2005. Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization. // Behav. Brain Sci. V. 28. P. 575-578.

**MORPHOMETRY OF THE LIMB SKELETON
OF THE WILD AND DOMESTICATED AMERICAN MINK
(*NEOVISION VISION*): GENDER FEATURES AND SYMMETRY
CHARACTERISTICS**

S.V. Dikarev¹, N.P. Korablev^{1,2}, 3 P.N. Korablev³

¹State Agricultural Academy of Velikie Luki, Velikie Luki

²Polistovsky National Nature Reserve, Pskov Region

³Central-Forest State Nature Biosphere Reserve, Tver Region

The index of sexual dimorphism and symmetry of the postcranial skeleton was analyzed for 20 morphometric traits in wild and domesticated American minks (*Neovision vision*). 204 American minks were used as material for the study, of which 99 wild individuals inhabited the Tver and Pskov regions, 46 were domesticated sapphire breeds, 32 belonged to silver-blue breeds, and 27 were standard brown breeds. The average values of the sexual dimorphism index of all groups of studied animals were established, and reliably directed asymmetry was revealed. On the basis of the received data assumptions about the nature of the observed phenomena are put forward. The present work is intended to expand the limited data available on the morphological variability of the postcranial skeleton of wild and domesticated American mink.

Keywords: *American mink, postcranial skeleton, directed asymmetry, morphological variability.*

Об авторах:

ДИКАРЕВ Станислав Вячеславович – аспирант, ФГБОУ ВО «Великолукская государственная сельскохозяйственная академия», 182112, Великие Луки, пр. Ленина, 2, e-mail: doc.veterinar@gmail.com.

КОРАБЛЁВ Николай Павлович – доктор биологических наук, доцент, директор ФГБУ «Полистовский государственный заповедник», 182845, Псковская область, Бежаницкий р-н, п.г.т. Бежаницы, ул. Советская, 9Б; профессор ФГБОУ ВО «Великолукская государственная сельскохозяйственная академия», 182112, Великие Луки, пр. Ленина, 2, e-mail: cranlab@gmail.com.

КОРАБЛЁВ Павел Николаевич – ведущий научный сотрудник, ФГБУ «Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник», 172521, Тверская область, Нелидовский р-н, п. Заповедный, e-mail: cranlab@gmail.com.

Дикарев С.В. Морфометрия скелета конечностей дикой и доместичированной американской норки (*Neovision vision*): гендерные особенности и характеристика асимметрии / С.В. Дикарев, Н.П. Кораблев, П.Н. Кораблев // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 1(65). С. 100-113.

БОТАНИКА

УДК [581.526.426.2 (285.3)] (470)
DOI: 10.26456/vtbio242

ТАВОЛГОВО-ВАХТОВЫЕ СФАГНОВЫЕ МЕЗОЭВТРОФНЫЕ ЕЛЬНИКИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ*

И.Б. Кучеров¹, С.А. Кутенков², А.В. Разумовская³

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

²Институт биологии КарНЦ РАН, Петрозаводск

³Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, Апатиты

На основе выборки из 67 геоботанических описаний, сделанных авторами в 1996–2019 гг. или взятых из литературы, проведена доминантно-детерминантная классификация мезоэвтрофных ельников (из *Picea abies* s.l.) таволгово-вахтовых сфагновых с *Menyanthes trifoliata*, *Filipendula ulmaria* s.l. и *Sphagnum warnstorffii* в таежной зоне Европейской России. В рамках ассоциации выделено 3 субассоциации, две из них с двумя вариантами (табл. 1). Ценолитическое разнообразие на уровне субассоциаций определяется топоэдафическими факторами. Ельники горцово-вахтовые, где *Menyanthes trifoliata* сопровождается *Bistorta major*, формируются на карбонатных породах или в условиях жестководного ключевого питания, тогда как типичные таволгово-вахтовые – в основном на силикатных породах, а таволгово-белокрыльниковые, где *Menyanthes trifoliata* замещается *Calla palustris*, – в условиях мезоэвтрофного подтопления или длительно-периодического затопления. Распространение вариантов горцовой и типичной субассоциаций определяется континентальностью климата, отчасти также теплообеспеченностью периода вегетации.

Ключевые слова: заболоченные еловые леса, мезоэвтрофное заболочивание, известняки, континентальность, классификация растительности, таежная зона, Европейская Россия.

Введение. Статья посвящена характеристике ценолитического разнообразия мезоэвтрофных ельников (из *Picea abies* s.l.) таволгово-вахтовых сфагновых с *Menyanthes trifoliata*, *Filipendula ulmaria* s.l. и

* Работа выполнена в рамках действующих государственных заданий БИН РАН (по теме 121032500047-1 «Растительность Европейской России и Северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации»), ИБ КарНЦ РАН (по теме АААА-А19-119062590056-0 «Оценка разнообразия болотных и луговых экосистем, их динамика и история формирования на Европейском Севере») и ИППЭС КНЦ РАН.

Sphagnum warnstorffii в таежной зоне Европейской России. Это наиболее сильно заболоченные сообщества из всех синтаксонов мезоэвтрофных ельников сфагновых (Кучеров, Кутенков, 2021 а). Ранее при характеристике разнообразия сфагновых ельников с доминированием *Menyanthes trifoliata* в Европейской России мезоэвтрофные сообщества с преобладанием *Sphagnum warnstorffii* в моховом ярусе не были разграничены с мезотрофными с господством *S. girgensohnii* (Рысин, Савельева, 2002).

Использованные данные и методы. Классификация мезоэвтрофных ельников таволгово-вахтовых сфагновых основана на выборке из 67 геоботанических описаний, из них 43 выполнены авторами в экспедициях 1996–2019 гг. При описаниях оценивались проективные покрытия (ПП) всех видов растений по ярусам на площади не менее 400 м² в естественных границах лесных сообществ, а также сомкнутость либо покрытие и средняя высота самих ярусов и (органолептически) гранулометрический состав почвы. Кроме того, замерялась мощность лесной подстилки (на стенке прикопки) или торфяной залежи (щупом). В деталях методика описана ранее (Кучеров, 2019). Еще 12 описаний взято из литературных источников (Самбук, 1927, 1930, 1932; Корчагин, 1929, 1941; Игошина, 1930; Шиманюк, 1931; Колесников, 1985; Коротков, 1991; Морозова, Коротков, 1999), 9 – из рукописи докторской диссертации Ю.П. Юдина (1948), хранящейся в библиотеке БИН РАН. Три описания из Костромской обл. предоставлены из фитоценоария ЦЭПЛ РАН (Заугольнова, Ханина, 1999); соответствующие данные ранее использованы в других публикациях (Браславская, Тихонова, 2006).

При классификации, как и ранее (Кучеров, 2019; Кучеров, Кутенков, 2021 а, 2021 б, и др.), применялся комплексный доминантно-детерминантный подход. Первоначально синтаксоны выделялись по доминантам господствующего и подчиненного ярусов (Сукачев, 1931), затем их объем и границы уточнялись с помощью детерминантных групп экологически или хорологически близких видов (Василевич, 1995; Кучеров, 2019), установленных при табличной обработке описаний (Becking, 1957; Westhoff, Maarel, 1978). К одной ассоциации отнесены описания с одинаковым набором доминантов и детерминантов на всем протяжении ее ареала. Для субассоциаций могут быть характерны собственные доминанты и детерминанты вдобавок к таковым ассоциации в целом. Варианты при отсутствии диагностических доминантов могут выделяться только по детерминантам (Кучеров, 2019). Сортировка строк и столбцов в таблицах проводилась с использованием интегрированной ботанической информационной системы IBIS 7.2 (Зверев, 2007).

В рамках ассоциации выделены три субассоциации, в двух из

них по два варианта. Все синтаксоны сведены в фитоценотическую таблицу (табл. 1) вместе со сведениями о ярусной структуре сообществ, а также экологическими и хорологическими характеристиками слагающих их видов. Названия синтаксонов даны согласно традиции школы В.Н. Сукачева (1931). Экологические предпочтения видов охарактеризованы по фитоиндикационным шкалам Л.Г. Раменского и др. (1956) и И.А. Цаценкина и др. (1978) с региональными уточнениями на основе полевого опыта авторов (Кучеров, 2019). Данные об ареалах сосудистых растений основаны на картографических материалах из атласа Э. Гультена и М. Фриза (Hultén, Fries, 1986) с уточнениями (Шмидт, 2005; Кучеров, 2016, 2019), мхов – на монографии М.С. и Е.А. Игнатовых (2003, 2004). Широтные геоэлементы сосудистых растений даны по М.Л. Раменской (1983) и В.М. Шмидту (2005) с уточнениями (Кучеров, 2019). Хориономические геоэлементы установлены путем соотнесения видовых ареалов с выделами системы флористического районирования Земли (Тахтаджян, 1978; Камелин, 2018).

Границы зон и подзон растительности приняты по Т.И. Исаченко и Е.М. Лавренко (Исаченко, Лавренко, 1980). Зональная обусловленность ареалов синтаксонов оценена с помощью сумм превышений среднесуточных температур воздуха над базовой температурой в 10°C («сумм градусо-дней выше 10°C», degree-days above 10°C) по данным глобальной сети спутниковой метеосъемки (NASA..., 2021). На основе этой же базы вычислены индексы континентальности Конрада (Tuhkanen, 1980) (табл. 2). Точечные ареалы синтаксонов (рис. 1) учитывают как совокупность анализируемых описаний, так и литературные сведения.

Номенклатура сосудистых растений дана по С.К. Черепанову (1995), листовых мхов – по М.С. Игнатову и др. (Ignatov et al., 2006), печеночных мхов – по А.Д. Потемкину и Е.В. Софроновой (2009). Европейские таежные популяции ели рассматриваются как единый комплекс *Picea abies* s.l. (Попов, 2005), березы пушистой – как *Betula pubescens* s.l. (incl. *B. subarctica*, *B. aurata* (Цвелев, 2004)).

Характеристика ассоциации в целом. Ельники, относящиеся к ассоциации *Piceetum* (P.) *warnstorffii-sphagnoso-filipenduloso-menyanthosum*, развиваются в условиях жестководного напорного подтопления либо периодического длительного затопления. Первый случай характерен для окраин мезоэвтрофных ключевых болот, в особенности при подстилании последних карбонатными почвообразующими породами, второй – для заболоченных долин лесных ручьев, в том числе и на силикатных породах – в распадках между сельг, моренных всхолмлений или увалов.

Именно этим сообществам свойственны наиболее мощные торфяные залежи, иногда достигающие 2 м и более. Мощность торфа при этом меняется в зависимости от субассоциаций и вариантов, существенно снижаясь к северу. В зависимости от этого почвы варьируют от торфянисто-подзолистых поверхностно-глееватых и торфяно-подзолистых поверхностно-глеевых до торфянистых перегнойно-глеевых и торфяно-глеевых (Скляр, Шарова, 1970). Характер нанорельефа также меняется в зависимости от синтаксона.

В почвах горцово-вахтовых ельников Вологодской обл. pH_{H_2O} составляет 5.0–6.0 (Гаврилов, Карпов, 1962). В травяно-сфагновых ельниках Архангельской обл. аналогичные значения могут достигать 6.3 и 5.8 соответственно в торфе и в минеральных горизонтах под ним, в среднем же в обоих случаях равны 5.1 (Чертовской, 1978).

Сомкнутость 1-го яруса древостоя меняется в сравнительно нешироких пределах – 0.4–0.5. Высота и бонитет древостоя при этом могут быть различны; в среднем для ассоциации они соответствуют 16–17 м и IV. Характерна значимая роль *Betula pubescens* s.l., которая сопутствует *Picea abies* s.l.: на нее приходится от 1/4 до почти половины по составу яруса. В большинстве субассоциаций выражена и незначительная примесь *Pinus sylvestris*, а также диффузно (0.15–0.25) развитый 2-й ярус древостоя, по составу близкий к первому.

Таблица 1

Фитоценотическая характеристика мезоэвтрофных ельников таволгово-вахтовых сфагновых таежной зоны Европейской России

| Вид | Эко | | Гео | | Ярус | Синтаксоны | | | | |
|--------------------------------|-----|----|-----|------|------------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|
| | Бг | Вл | Ш | Хор | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| Детерминантные виды | | | | | | | | | | |
| <i>Alnus glutinosa</i> | МЭ | МГ | Н | ЕСД | a ₁₊₂ | 15 ¹ | | | | |
| <i>Frangula alnus</i> | М | ГМ | БН | ЕСД | b | 60 ⁺ | 25 ² | 19 ⁺ | | |
| <i>Naumburgia thyrsiflora</i> | М | ГЛ | Б | Гол | c | 85 ³ | 30 ⁺ | 31 ⁺ | 25 ² | |
| <i>Carex canescens</i> | М | Г | Б | ПР | c | 65 ¹ | 10 ⁺ | 25 ⁺ | 25 ⁺ | |
| <i>Phegopteris connectilis</i> | МЭ | М2 | БН | Гол | c | 30 ¹ | 5 ⁺ | 19 ⁺ | | 1 ⁺ |
| <i>Calla palustris</i> | М | ГЛ | Б | Гол | c | 90 ¹⁰ | | | 38 ² | 1 ⁺ |
| <i>Ranunculus repens</i> | Э | ГМ | ПЛ | ЕА | c | 45 ¹ | | | 13 ⁺ | 1 ¹ |
| <i>Athyrium filix-femina</i> | М | ГМ | БН | ВАЕА | c | 60 ³ | 25 ⁺ | | | |
| <i>Carex elongata</i> | МЭ | Г | БН | ЕС | c | 40 ¹ | 10 ⁺ | | | |
| <i>Equisetum pratense</i> | М | М2 | Б | Гол | c | 30 ¹ | 10 ⁺ | | | |
| <i>Lysimachia vulgaris</i> | МЭ | МГ | ПЛ | ЕСД | c | 20 ⁺ | | | | |
| <i>Sphagnum centrale</i> | ОМ | Г | Б | Гол | d | 65 ⁴ | 15 ³ | 25 ³ | 25 ⁵ | 1 ¹ |
| <i>S. riparium</i> | М | МГ | Б | Гол | d | 15 ⁶ | | 6 ⁺ | | |

| | | | | | | | | | | |
|----------------------------------|-----------|-----------|----|------|-------------------|-----------------|------------------------|------------------------|-------------------------|-----------------------|
| <i>Padus avium</i> | МЭ | ГМ | БН | ЕСД | a ₂ +b | 35 ⁺ | 20 ⁺ | 6 ⁺ | | |
| <i>Alnus glutinosa</i> | МЭ | МГ | Н | ЕСД | b | 10 ¹ | 5 ⁺ | | | |
| <i>Galium palustre</i> | МЭ | Г | ПЛ | ВАЕА | c | 70 ⁺ | 65 ⁺ | 13 ¹ | 13 ⁺ | |
| <i>Phragmites australis</i> | Э | Г | ПЛ | ПР | c | 40 ¹ | 20 ² | | | |
| <i>Thyselium palustre</i> | М | ГМ | Б | ЕС | c | 15 ⁺ | 20 ⁺ | | | |
| <i>Picea abies</i> s.l. | М | М2 | Б | ЕС | a ₂ | 20 ³ | 55⁷ | 38⁶ | | 1 ² |
| <i>Betula pubescens</i> s.l. | М | М2 | Б | ЕС | a ₂ | 25 ² | 35 ² | 25 ⁴ | | 1 ² |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> | ОМ | М2 | Б | ЕА | c | 75 ¹ | 70 ² | 94 ⁴ | 13 ⁺ | 1 ² |
| <i>Oxalis acetosella</i> | М | М2 | Б | ЕА | c | 65 ¹ | 75 ¹ | 44 ⁺ | 25 ⁺ | 1 ⁺ |
| <i>Carex disperma</i> | М | ГМ | Б | Гол | c | 80 ² | 40 ¹ | 50 ⁺ | 13 ⁺ | |
| <i>Epilobium palustre</i> | М | МГ | Б | Гол | c | 30 ⁺ | 40 ⁺ | 44 ⁺ | 13 ⁺ | |
| <i>Dryopteris carthusiana</i> | М | М2 | БН | Амф | c | 80 ¹ | 45 ⁺ | 38 ⁺ | | |
| <i>Ptilium crista-castrensis</i> | ОМ | М2 | Б | Гол | d+z | 20 ⁺ | 25 ¹ | 50 ¹ | | |
| <i>Dicranum scoparium</i> | М | М2 | ПЛ | ПР | z+d | 55 ⁺ | 45 ¹ | 44 ⁺ | | 1 ⁺ |
| <i>D. fuscescens</i> | М | М2 | Б | Гол | z+d | 25 ⁺ | 20 ⁺ | 25 ⁺ | | 1 ¹ |
| <i>Brachythecium salebrosum</i> | МЭ | М2 | ПЛ | ПР | z+d | 35 ⁺ | 25 ⁺ | 25 ⁺ | | 1 ⁺ |
| <i>Sanionia uncinata</i> | М | М2 | АБ | ПР | z+d | 30 ⁺ | 35 ⁺ | 38 ⁺ | | |
| <i>Tetraphis pellucida</i> | ОМ | М2 | Б | Гол | z | 25 ⁺ | 20 ⁺ | 19 ⁺ | | |
| <i>Rosa acicularis</i> | М | М2 | Б | ЕА3А | b | 45 ¹ | 70 ⁺ | 75 ³ | 50 ¹ | |
| <i>Crepis paludosa</i> | МЭ | ГМ | БН | Е | c | 45 ⁺ | 75 ¹ | 69 ² | 38 ⁺ | |
| <i>Carex cespitosa</i> | МЭ | МГ | ПЛ | ЕА | c | 30 ¹ | 50 ¹ | 44 ¹ | 75 ⁵ | |
| <i>Rubus arcticus</i> | М | ГМ | ГА | ЕА3А | c | 50 ² | 35 ¹ | 25 ⁺ | 38 ¹ | |
| <i>Climacium dendroides</i> | М | ГМ | ПЛ | ПР | d+z | 65 ⁺ | 45 ¹ | 31 ⁺ | 38 ¹ | |
| <i>Menyanthes trifoliata</i> | М | Г | Б | Гол | c | 35 ² | 85¹¹ | 81¹⁴ | 100²³ | 3²⁷ |
| <i>Comarum palustre</i> | М | Г | Б | Гол | c | 90 ² | 85 ¹ | 88 ⁵ | 75 ⁵ | 2 ¹ |
| <i>Equisetum fluviatile</i> | МЭ | ГЛ | ПЛ | Гол | c | 45 ⁺ | 65 ¹ | 63 ¹ | 50⁶ | 1 ² |
| <i>Caltha palustris</i> | МЭ | Г | Б | Гол | c | 60 ¹ | 30 ⁺ | 50 ⁺ | 25 ⁺ | 1 ¹ |
| <i>Calliergon cordifolium</i> | М | МГ | ПЛ | Гол | d | 75 ³ | 40 ¹ | 69 ³ | 50 ³ | 2 ³ |
| <i>Pseudobryum cinclidioides</i> | МЭ | Г | Б | Гол | d | 45 ¹ | 10 ¹ | 69 ³ | 38 ² | 3 ³ |
| <i>Pinus sylvestris</i> | ОМ | М2 | Б | ЕС | a ₁₊₂ | 30 ¹ | 60 ⁵ | 44 ² | | 2 ¹ |
| <i>Juniperus communis</i> s.l. | ОМ; МЭ | М1; ГМ | Б | ВАЕА | b | 30 ⁺ | 80 ³ | 94 ³ | | 2 ⁵ |
| <i>Rubus saxatilis</i> | М | М2 | Б | ЕА | c | 50 ¹ | 70 ⁵ | 56 ¹ | 25 ⁺ | 2 ⁺ |
| <i>Equisetum palustre</i> | МЭ | МГ | ПЛ | Гол | c | 60 ¹ | 50 ⁴ | 63 ² | 13 ⁺ | 2 ¹ |
| <i>Geum rivale</i> | МЭ | ГМ | БН | ВАЕА | c | 35 ⁺ | 60 ² | 50 ¹ | | 3 ⁺ |
| <i>Luzula pilosa</i> | М | М2 | Б | ЕС | c | 30 ⁺ | 65 ⁺ | 63 ⁺ | | 1 ⁺ |
| <i>Plagiomnium ellipticum</i> | М | МГ | ПЛ | ПР | d | 60 ² | 60 ⁵ | 56 ² | 13 ¹ | 2 ² |

| | | | | | | | | | | |
|-----------------------------------|----|----|-----|------|------------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|----------------|
| <i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> | М | ГМ | АБ | Гол | d+z | 55 ⁺ | 40 ¹ | 56 ¹ | | 2 ² |
| <i>Sphagnum girgensohnii</i> | М | ГМ | АБ | Гол | d | 40 ⁶ | 5 ⁺ | 19 ⁸ | 38 ⁸ | 2 ⁸ |
| <i>S. squarrosum</i> | М | Г | ПЛ | ПР | d | 65 ⁷ | 10 ¹ | 31 ⁺ | 38 ³ | 2 ² |
| <i>Carex appropinquata</i> | МЭ | ГМ | Б | ЕС | с | 5 ¹ | 50 ² | 13 ⁺ | | |
| <i>Melampyrum sylvaticum</i> s.l. | М | М2 | Б | Е | с | 10 ⁺ | 35 ⁺ | 6 ⁺ | | |
| <i>Convallaria majalis</i> | М | М2 | БН | Е | с | 5 ⁺ | 35 ⁺ | | | |
| <i>Listera ovata</i> | МЭ | ГМ | БН | ЕСД | с | | 45 ⁺ | 6 ⁺ | | |
| <i>Lonicera pallasii</i> s.l. | М | М2 | Б | ЕС | b | 5 ⁺ | 45 ⁺ | 44 ¹ | 25 ⁺ | |
| <i>Angelica sylvestris</i> | МЭ | М2 | БН | ЕСД | с | 25 ⁺ | 85 ¹ | 81 ² | 25 ¹ | 1 ⁺ |
| <i>Galium uliginosum</i> | МЭ | ГМ | ПЛ | ВАЕА | с | 10 ⁺ | 65 ⁺ | 44 ¹ | 13 ⁺ | |
| <i>Dactylorhiza maculata</i> | М | ГМ | Б | ЕС | с | 5 ⁺ | 50 ⁺ | 38 ⁺ | 13 ⁺ | |
| <i>Oxycoccus palustris</i> | ОМ | МГ | Б | Гол | с | 10 ⁺ | 60 ⁺ | 25 ¹ | | 1 ⁺ |
| <i>Bistorta major</i> | МЭ | ГМ | Б | ЕА | с | 15 ⁺ | 95 ⁵ | 100 ⁴ | | |
| <i>Rumex acetosa</i> s.l. | МЭ | ГМ | БН | ЕА | с | 5 ⁺ | 35 ⁺ | 25 ⁺ | | |
| <i>Carex chordorrhiza</i> | ОМ | Г | Б | Гол | с | | 25 ⁺ | 25 ⁺ | | |
| <i>Vaccinium uliginosum</i> | О | ГМ | Б | Гол | с | | 25 ⁺ | 19 ⁺ | | |
| <i>Helodium blandowii</i> | МЭ | МГ | Б | Гол | d | | 25 ⁺ | 19 ⁺ | | |
| <i>Tomentypnum nitens</i> | МЭ | МГ | АБ | Гол | d | | 15 ⁺ | 25 ⁺ | | |
| <i>Bryum weigelii</i> | МЭ | МГ | АБ | Гол | d | | 5 ⁺ | 31 ⁺ | | |
| <i>Geranium sylvaticum</i> s.l. | М | М2 | Б | ЕСД | с | 25 ¹ | 40 ¹ | 94 ⁴ | 50 ² | 1 ⁺ |
| <i>Chamaenerion angustifolium</i> | М | М2 | Б | Гол | с | 10 ⁺ | 60 ⁺ | 38 ¹ | 50 ¹ | 2 ⁺ |
| <i>Paris quadrifolia</i> | МЭ | М2 | БН | ЕС | с | 20 ⁺ | 45 ⁺ | 44 ⁺ | 38 ⁺ | 2 ⁺ |
| <i>Pyrola rotundifolia</i> | М | М2 | Б | ЕСД | с | 15 ⁺ | 60 ¹ | 31 ⁺ | | 2 ⁺ |
| <i>P. minor</i> | М | М2 | Б | Гол | с | 15 ⁺ | 35 ⁺ | 25 ⁺ | | 2 ⁺ |
| <i>Chamaedaphne calyculata</i> | О | МГ | Б | Гол | с | 5 ⁺ | 25 ⁺ | 38 ¹ | | 1 ⁺ |
| <i>Moneses uniflora</i> | ОМ | М2 | Б | Гол | с | | 55 ⁺ | 13 ⁺ | | 2 ⁺ |
| <i>Ranunculus subborealis</i> | МЭ | ГМ | Б | ЕС | с | 5 ⁺ | 20 ⁺ | 63 ⁺ | 13 ⁺ | |
| <i>Rubus humulifolius</i> | М | ГМ | Б | ЕС | с | 20 ⁺ | 10 ⁺ | 50 ² | | |
| <i>Lathyrus vernus</i> | М | М2 | БН | ЕС | с | 10 ⁺ | 20 ⁺ | 50 ¹ | | |
| <i>Galium boreale</i> | МЭ | М2 | ПЛ | Гол | с | 5 ⁺ | | 44 ² | | |
| <i>Cypripedium guttatum</i> | М | М2 | Б | ЕА | с | | | 25 ⁺ | | |
| <i>Calliargon richardsonii</i> | М | ГЛ | ГАМ | Гол | d | 5 ⁺ | 5 ⁺ | 38 ¹ | | |
| <i>Pinus sibirica</i> | М | М2 | Б | ЕС | a ₁₊₂ | 5 ⁺ | | 31 ² | 25 ¹ | |
| <i>P. sibirica</i> | М | М2 | Б | ЕС | b | 5 ⁺ | | 31 ⁺ | 25 ¹ | |
| <i>Cirsium heterophyllum</i> | М | М2 | Б | ЕС | с | 5 ⁺ | 10 ⁺ | 38 ¹ | 25 ⁺ | |
| <i>Carex rostrata</i> | М | Г | Б | Гол | с | 5 ⁺ | 10 ⁺ | 31 ² | 25 ¹ | |

| | | | | | | | | | | |
|--|----|----|----|------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-----------------|
| <i>Warnstorfia exannulata</i> | МЭ | Г | АБ | ПР | d | 5 ⁺ | | 38 ¹ | 25 ³ | |
| <i>Plagiomnium affine</i> | М | ГМ | БН | ЕД | d+z | | | 19 ² | 38 ⁵ | |
| <i>Rubus chamaemorus</i> | ОМ | ГМ | ГА | Гол | c | 20 ⁺ | 25 ⁺ | 88 ² | 38 ¹ | 3 ⁵ |
| <i>Veratrum lobelianum</i> | МЭ | ГМ | Б | ЕА | c | 5 ⁺ | | 44 ² | 50 ¹ | 1 ⁺ |
| <i>Carex vaginata</i> | ОМ | ГМ | Б | ЕА | c | 20 ⁺ | 30 ⁺ | 44 ⁺ | | 2 ⁺ |
| <i>Aconitum septentrionale</i> | МЭ | М2 | Б | ЕА | c | 5 ⁺ | 10 ¹ | 19 ¹ | 38 ² | |
| <i>Ligularia sibirica</i> | МЭ | ГМ | Б | ЕС | c | 5 ⁺ | | 6 ⁺ | 25 ⁺ | |
| <i>Salix phylicifolia</i> | М | ГМ | ГА | ЕС | b | 10 ⁺ | 5 ⁺ | 25 ¹ | 13 ¹ | 3 ⁷ |
| <i>Carex globularis</i> | ОМ | ГМ | Б | ЕА | c | 10 ⁺ | 20 ⁺ | 19 ⁺ | 13 ⁺ | 2 ¹ |
| <i>Lycopodium annotinum</i> s.l. | ОМ | М2 | Б | Гол | c | 15 ⁺ | 20 ⁺ | 31 ¹ | 13 ⁺ | 2 ⁺ |
| <i>Solidago virgaurea</i> s.l. | М | М2 | Б | ЕС | c | 15 ⁺ | 15 ⁺ | 6 ⁺ | 13 ⁺ | 2 ⁺ |
| <i>Carex juncella</i> | М | МГ | Б | ЕС | c | 5 ⁺ | 15 ¹ | 19 ¹ | | 2 ⁺ |
| <i>Listera cordata</i> | М | М2 | Б | Гол | c | 5 ⁺ | 5 ⁺ | | | 3 ⁺ |
| <i>Ledum palustre</i> | О | ГМ | Б | ЕА | c | 5 ⁺ | 25 ⁺ | 25 ¹ | | 2 ⁺ |
| <i>Chamaepericlymenum suecicum</i> | М | ГМ | ГА | АО | c | | | | 13 ⁺ | 3 ⁴ |
| <i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i> | М | М2 | Б | Гол | d+z | 20 ¹ | | 6 ¹ | | 2 ⁵ |
| Константные виды | | | | | | | | | | |
| <i>Picea abies</i> s.l. | М | М2 | Б | ЕС | a ₁ | 100 ²⁹ | 100 ²⁷ | 100 ³² | 100 ³³ | 3 ²³ |
| <i>Betula pubescens</i> s.l. | М | М2 | Б | ЕС | a ₁ | 100 ¹⁷ | 100 ¹³ | 88 ¹⁴ | 100 ¹¹ | 3 ¹⁹ |
| <i>Alnus incana</i> | М | ГМ | БН | ЕС | a+b | 65 ⁵ | 50 ³ | 25 ¹ | 25 ³ | 3 ⁵ |
| <i>Sorbus aucuparia</i> s.l. | М | М2 | Б | ЕС | a ₂ +b | 70 ¹ | 65 ² | 50 ¹ | 63 ² | 2 ¹ |
| <i>Picea abies</i> s.l. | М | М2 | Б | ЕС | b | 95 ¹⁰ | 100 ⁶ | 100 ¹⁰ | 100 ² | 3 ⁴ |
| <i>Betula pubescens</i> s.l. | М | М2 | Б | ЕС | b | 50 ¹ | 70 ¹ | 56 ¹ | 100 ⁵ | 3 ³ |
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i> | ОМ | М2 | Б | ЕА | c | 100 ⁴ | 85 ³ | 88 ³ | 50 ¹ | 3 ⁴ |
| <i>Trientalis europaea</i> | ОМ | М2 | Б | ЕА3А | c | 90 ⁺ | 90 ¹ | 63 ¹ | 63 ¹ | 3 ⁺ |
| <i>Linnaea borealis</i> | ОМ | М2 | Б | ЕА3А | c | 65 ⁺ | 60 ¹ | 69 ² | 38 ⁴ | 3 ⁺ |
| <i>Filipendula ulmaria</i> s.l. | МЭ | ГМ | БН | ЕСД | c | 90 ¹⁰ | 55 ⁵ | 94 ⁵ | 88 ⁶ | 3 ⁶ |
| <i>Maianthemum bifolium</i> | ОМ | М2 | Б | ЕА | c | 80 ¹ | 80 ¹ | 56 ¹ | 63 ¹ | 3 ² |
| <i>Orthilia secunda</i> | ОМ | М2 | Б | Гол | c | 60 ⁺ | 70 ⁺ | 63 ⁺ | 50 ⁺ | 2 ⁺ |
| <i>Gymnocarpium dryopteris</i> | М | М2 | Б | Гол | c | 65 ¹ | 50 ⁺ | 69 ¹ | 50 ² | 3 ³ |
| <i>Calamagrostis purpurea</i> s.l. + <i>canescens</i> | М | ГМ | Б | ЕС | c | 95 ⁴ | 60 ² | 94 ³ | 75 ⁸ | 3 ² |
| <i>Viola epipsila</i> | М | ГМ | Б | ЕС | c | 75 ² | 55 ¹ | 50 ¹ | 38 ³ | 1 ⁺ |
| <i>Equisetum sylvaticum</i> | М | ГМ | Б | Гол | c | 50 ³ | 15 ⁺ | 63 ³ | 38 ² | 1 ² |
| <i>Hylocomium splendens</i> | ОМ | М2 | Б | ПР | d | 90 ⁴ | 80 ⁶ | 100 ⁴ | 38 ¹ | 3 ⁵ |
| <i>Pleurozium schreberi</i> | ОМ | М2 | Б | ПР | d | 90 ⁵ | 80 ⁶ | 94 ⁶ | 38 ¹ | 3 ² |
| <i>Sphagnum warnstorffii</i> | МЭ | МГ | АБ | Гол | d | 60 ¹² | 95 ⁴¹ | 81 ²⁴ | 75 ¹³ | 3 ²³ |

| | | | | | | | | | | |
|-----------------------------------|----|----|-----|------|-------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| <i>Aulacomnium palustre</i> | ОМ | ГМ | АБ | ПР | d | 40 ⁺ | 70 ¹ | 69 ² | 25 ¹ | 3 ¹ |
| <i>Rhytidadelphus triquetrus</i> | М | М2 | БН | Гол | d+z | 65 ³ | 65 ⁴ | 69 ³ | 50 ² | 3 ¹⁸ |
| Сопутствующие виды | | | | | | | | | | |
| <i>Salix caprea</i> | М | М2 | Б | ЕА | a+b | 15 ⁺ | | 6 ⁺ | | 1 ⁺ |
| <i>S. myrsinifolia</i> s.l. | МЭ | ГМ | Б | ЕС | a ₂ +b | 25 ¹ | 5 ⁺ | 19 ⁺ | | 1 ⁺ |
| <i>Pinus sylvestris</i> | ОМ | М2 | Б | ЕС | b | 20 ⁺ | 25 ⁺ | 19 ⁺ | | 1 ⁺ |
| <i>Ribes nigrum</i> | МЭ | МГ | БН | ЕСД | b | 25 ⁺ | 25 ⁺ | 13 ⁺ | | |
| <i>Lonicera xylosteum</i> | М | М2 | БН | ЕС | b | 5 ⁺ | 15 ⁺ | | 25 ⁺ | |
| <i>Salix cinerea</i> | МЭ | ГМ | ПЛ | ЕСД | b | 25 ⁺ | 5 ⁺ | | | 1 ² |
| <i>S. lapponum</i> | М | ГМ | ГАМ | ЕС | b | | 5 ⁺ | 6 ⁺ | 13 ⁺ | |
| <i>Carex dioica</i> | М | МГ | Б | ЕС | c | 5 ⁺ | 20 ⁺ | 25 ⁺ | 13 ⁺ | |
| <i>C. loliacea</i> | МЭ | ГМ | Б | Гол | c | 25 ⁺ | 20 ⁺ | 31 ⁺ | | 1 ⁺ |
| <i>Melica nutans</i> | М | М1 | Б | ЕА | c | 10 ⁺ | 25 ⁺ | 6 ⁺ | | 1 ⁺ |
| <i>Deschampsia cespitosa</i> | МЭ | ГМ | ПЛ | ЕА | c | 20 ⁺ | 10 ⁺ | 25 ⁺ | | 1 ¹ |
| <i>Carex paupercula</i> | ОМ | ГМ | Б | Гол | c | 15 ⁺ | 20 ⁺ | 31 ⁺ | | 1 ⁺ |
| <i>Cirsium oleraceum</i> | МЭ | ГМ | БН | ЕС | c | 10 ⁺ | 25 ² | 25 ¹ | | |
| <i>Carex rhynchophysa</i> | МЭ | Г | Б | ЕА3А | c | 20 ¹ | | 6 ⁺ | 13 ⁺ | |
| <i>C. aquatilis</i> | М | Г | Б | Гол | c | 10 ⁺ | | | 25 ¹ | 1 ² |
| <i>Melampyrum pratense</i> | ОМ | М2 | Б | ЕС | c | | 25 ⁺ | 31 ⁺ | | 1 ⁺ |
| <i>Epipactis helleborine</i> | МЭ | ГМ | БН | ЕА | c | 10 ⁺ | 20 ⁺ | | | |
| <i>Poa pratensis</i> | МЭ | М2 | ПЛ | Гол | c | 5 ⁺ | 20 ⁺ | | | |
| <i>Platanthera bifolia</i> | М | М2 | Б | ЕС | c | 5 ⁺ | | 25 ⁺ | | |
| <i>Scutellaria galericulata</i> | МЭ | Г | ПЛ | Гол | c | 25 ⁺ | | | 13 ⁺ | |
| <i>Cicuta virosa</i> | М | ГЛ | Б | ЕА | c | | 25 ⁺ | | 25 ⁺ | |
| <i>Sphagnum angustifolium</i> | О | МГ | АБ | Гол | d | 5 ⁺ | 10 ⁺ | 19 ³ | 13 ¹ | 1 ⁺ |
| <i>Brachythecium rivulare</i> | МЭ | МГ | БН | ПР | d | 30 ⁺ | 25 ⁺ | 13 ⁺ | | 1 ⁺ |
| <i>Straminergon stramineum</i> | ОМ | МГ | АБ | ПР | d | 10 ⁺ | 25 ⁺ | 31 ⁺ | | 1 ⁺ |
| <i>Calliergonella cuspidata</i> | М | Г | ПЛ | ПР | d | 25 ⁺ | 20 ⁺ | 6 ⁺ | | |
| <i>Campylium protensum</i> | Э | ГМ | ПЛ | ПР | d | 20 ⁺ | | 13 ⁺ | | |
| <i>Chiloscyphus polyanthos</i> | М | Г | Б | Гол | d | 5 ⁺ | | | | 2 ⁺ |
| <i>Rhodobryum roseum</i> | МЭ | М2 | БН | Гол | d+z | 25 ⁺ | 15 ⁺ | 19 ⁺ | 13 ⁺ | |
| <i>Plagiothecium denticulatum</i> | М | ГМ | ПЛ | ПР | d+z | 25 ⁺ | 5 ⁺ | 6 ⁺ | | 1 ⁺ |
| <i>Rhizomnium punctatum</i> | МЭ | ГМ | БН | Гол | d+z | 30 ¹ | 15 ⁺ | 6 ⁺ | | |
| <i>Pohlia nutans</i> s.l. | М | М2 | ПЛ | ПР | z+d | 25 ⁺ | 35 ⁺ | 13 ⁺ | | 2 ⁺ |
| <i>Dicranum majus</i> | М | М2 | АБ | Гол | z+d | 25 ⁺ | 10 ⁺ | 19 ⁺ | | 2 ² |
| <i>Plagiothecium laetum</i> s.l. | М | М2 | Б | ПР | z+d | 10 ⁺ | 15 ⁺ | 25 ⁺ | | 2 ⁺ |
| <i>Ptilidium pulcherrimum</i> | О | М2 | Б | Гол | z+d | 10 ⁺ | 5 ⁺ | 6 ⁺ | | 2 ⁺ |

| | | | | | | | | | | |
|---|----|----|----|------|-----|-----------------|-----------------|-----------------|------|----------------|
| <i>Sciuro-hypnum curtum</i> | М | М2 | БН | вАЕА | z+d | 20 ⁺ | 10 ⁺ | 19 ⁺ | | |
| <i>Dicranum fragilifolium</i> | М | М2 | Б | Гол | z | 20 ⁺ | 10 ⁺ | 6 ⁺ | | |
| <i>D. polysetum</i> | ОМ | М1 | Б | Гол | z | 15 ⁺ | 5 ⁺ | 25 ⁺ | | |
| <i>Breidleria pratensis</i> | М | ГМ | Б | Гол | z+d | 10 ⁺ | | 6 ⁺ | | 2 ⁺ |
| Средние сомкнутость или покрытие (%) ярусов | | | | | | | | | | |
| – 1-го яруса древостоя | | | | | | 0.5 | 0.45 | 0.50 | 0.45 | 0.40 |
| – 2-го яруса древостоя | | | | | | 0.15 | 0.15 | 0.25 | - | 0.15 |
| – подроста и подлеска | | | | | | 20 | 20 | 20 | 20 | 25 |
| – травяного | | | | | | 60 | 65 | 60 | 75 | 70 |
| – мохового | | | | | | 60 | 80 | 75 | 55 | 80 |
| Средняя высота ярусов, м | | | | | | | | | | |
| – 1-го яруса древостоя | | | | | | 16 | 19 | 17 | 11 | 17 |
| – 2-го яруса древостоя | | | | | | 12 | 11 | 12 | - | ? |
| – подроста и подлеска в целом | | | | | | 3.9 | 2.7 | 3.6 | 2.1 | 4.6 |
| – в том числе 1-го подъяруса | | | | | | 6.3 | 3.0 | ? | ? | ? |
| – 2-го подъяруса | | | | | | 2.3 | 1.5 | ? | ? | ? |
| – 3-го подъяруса | | | | | | 0.5 | 0.3 | ? | ? | ? |
| Бонитет древостоя | | | | | | IV | III | IV | V | IV |
| Средняя мощность торфа, см | | | | | | 103 | 232 | 164 | 39 | 87 |
| Число описаний | | | | | | 20 | 20 | 16 | 8 | 3 |

Примечание. Синтаксоны: 1–4 – Piceetum (P.) warnstorffii-sphagnoso-filipenduloso-menyanthosum: 1 – callosum palustris, 2–3 – bistortosum majoris: 2 – var. Carex appropinquata, 3 – var. Veratrum lobelianum; 4–5 – typicum: 4 – var. typica, 5 – var. Salix phylicifolia. Ярусы: а₁ и а₂ – 1-й и 2-й ярусы древостоя, b – подрост и подлесок, c – кустарничково-травяной, d – эпигейный моховой, z – эпифитные и эпиксильные мохообразные. Для видов приводятся постоянство (%) и (в надстрочном регистре) среднее проективное покрытие (ПП, %). При числе описаний менее 5 вместо постоянства приводится число описаний, в которых отмечен вид. Детерминантные группы выделены серым фоном и полужирной рамкой. Виды в пределах групп сортированы по ярусам, далее по убыванию встречаемости во всем массиве описаний таблицы. Для доминантов и субдоминантов (ПП > 5%) значения покрытия и постоянства даны полужирным шрифтом. ПП менее 0.5% отмечено плюсом «+». Прочерк «-» – отсутствие яруса или подъяруса, знак вопроса «?» – отсутствие данных. Исключены сопутствующие виды со встречаемостью 20% и менее в каждом из синтаксонов, всходы деревьев и кустарников.

Эко – экоэлементы по отношению к: Бг – богатству почвы / субстрата: О – олиготрофы, ОМ – олигомезотрофы, М – мезотрофы, МЭ – мезоэвтрофы, Э – эвтрофы; Вл – влажности почвы / субстрата: М1, М2 – мезофиты сухо- и влажнолугового увлажнения, ГМ – гигромезофиты, МГ – мезогигрофиты, Г – гигрофиты, ГЛ – гелофиты. Гео – геоэлементы: Ш – широтные: ГА – гипоарктический, ГАМ – гипоарктомонтанный, АБ – арктобореальный, Б – бореальный, БН – бореонеморальный, Н – неморальный, ПЛ – полизональный; Хор – хориономические: ПР – плюрирегиональный, Гол – голарктический, АО – амфиокеанический, вАЕА – восточноамериканско-евразийский, Амф – амфиатлантический, ЕАЗА – евразийско-западноамериканский, ЕА – евразийский, ЕС – евросибирский, ЕСД, ЕД – евросибирско- и европейско-древнесредиземноморский, Е – европейский.

ПП яруса подроста и подлеска сравнительно постоянно – около 20%. Основу яруса составляет подрост *Picea abies* s.l. и *Betula pubescens* s.l., тяготеющий к микроповышениям и в различной степени стратифицированный по высоте. К этим видам в незначительной степени примешиваются *Sorbus aucuparia* s.l. (incl. *S. × gorodkovii*, *S. sibirica*) и *Alnus incana*, в большинстве синтаксонов также *Juniperus communis* s.l. (incl. *J. sibirica* в северной тайге). Другие виды кустарников специфичны для отдельных вариантов.

Кустарничково-травяной ярус средней густоты (ПП 60–75%); его основным доминантом выступает *Menyanthes trifoliata* – мезотрофный гигрофит, растущий на сфагновых коврах и в обводненных западинах. В число субдоминантов всегда входит *Filipendula ulmaria* s.l. (мезоэвтрофный гигромезофит), в ельниках таволгово-белокрыльниковых (см. ниже) становящаяся доминантом вместо *Menyanthes trifoliata*. На микроповышениях обычны таежно-лесные олигомезотрофные (*Vaccinium vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*) и мезотрофные (*Gymnocarpium dryopteris*) мезофиты, входящие в число константных видов ассоциации. Константными являются и мезотрофные гигромезофиты, приуроченные к коврам: *Equisetum sylvaticum*, *Calamagrostis purpurea* s.ampl. (incl. *C. canescens*), *Viola epipsila*.

Таблица 2

Амплитуды среднемноголетних (1983–2004) значений метеопараметров в пределах ареалов синтаксонов мезоэвтрофных ельников таволгово-вахтовых сфагновых

| Синтаксоны | Метеопараметры | |
|---|--------------------|-------------|
| | <i>GDD</i> >10, °C | <i>K</i> |
| 1. Piceetum (P.) warnstorffii-sphagnoso-filipenduloso-menyanthosum subass. callosum palustris | 382–758 | 31.56–45.59 |
| 2. Subass. bistortosum majoris var. Carex appropinquata | 484–683 | 35.65–41.11 |
| 3. Var. Veratrum lobelianum | 357–589 | 40.19–44.73 |
| 4. Subass. typicum var. typica | 283–612 | 41.66–45.59 |
| 5. Var. Salix phylicifolia | 215–452 | 25.94–39.12 |

Примечание. *GDD*>10 – сумма градусо-дней выше 10°C, *K* – коэффициент континентальности Конрада. Амплитуды значений факторов рассчитаны с учетом имеющейся совокупности описаний и данных литературы.

Моховой ярус от пятнистого (ПП 50–55%) до почти сомкнутого (80%) в зависимости от синтаксона. Константным доминантом сфагновых ковров и оснований кочек выступает *Sphagnum warnstorffii* (мезоэвтрофный мезогигрофит), тогда как *S. girgensohnii* (мезотрофный гигромезофит) более характерен для приствольных

повышений. Здесь он растет совместно с таежно-лесными мезофильными зелеными мхами (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*); последние тоже относятся к числу констант ассоциации, общих с иными синтаксонами мезоэвтрофных ельников сфагновых (Кучеров, Кутенков, 2021 а). Состав и обилие видов западных мхов более изменчивы и варьируют в зависимости от субассоциации и варианта.

Детерминанты ассоциации – циркумбореальные болотно-лесные гигрофиты, мезотрофы (*Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Calliergon cordifolium*) либо мезоэвтрофы (*Equisetum fluviatile*, *Caltha palustris*, *Pseudobryum cinclidioides*; табл. 1), растущие в основном в западинах, первый вид также на коврах.

В рамках ассоциации выделяются три субассоциации, характеристика которых дана ниже.

Характеристика субассоциаций и вариантов. Subass. *callosum palustris* – ельник (е.) таволгово-белокрыльниковый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 1). Средне- и южнотаежная субассоциация с отдельными находками как в южной полосе подзоны северной тайги, так и в подтайге. Сообщества развиваются при подтоплении по краю мезоэвтрофных болот или периодическом затоплении в заболоченных долинах ручьев между моренными всхолмлениями. Почвы различного гранулометрического состава – от песков до тяжелых суглинков, могут формироваться и на силикатных, и на карбонатных породах. Иногда торф залегает непосредственно поверх известняковой плиты. Мощность торфа от 25–30 до 190–200 см. Нанорельеф чаще всего трехкомпонентный с небольшим преобладанием сфагновых ковров и весомой (20–45%) долей площади обводненных западин. Почти столь же обычны участки обводненного двухкомпонентного нанорельефа с господством западин и редкими микроповышениями. Высота последних 20–60 см.

Древостой березово-еловый с долей *Betula pubescens* до 1/3 по составу первого яруса и незначительной примесью *Pinus sylvestris* и *Alnus glutinosa*. Бонитет IV, типичный для ассоциации в целом. Имеется фрагментарный 2-й ярус древостоя с примесью *Alnus incana*. Подрост умеренно обильный, преимущественно еловый, выраженно стратифицирован по высоте на три подъяруса. В подлеске характерны *A. incana* и *Frangula alnus*, изредка также *Padus avium*.

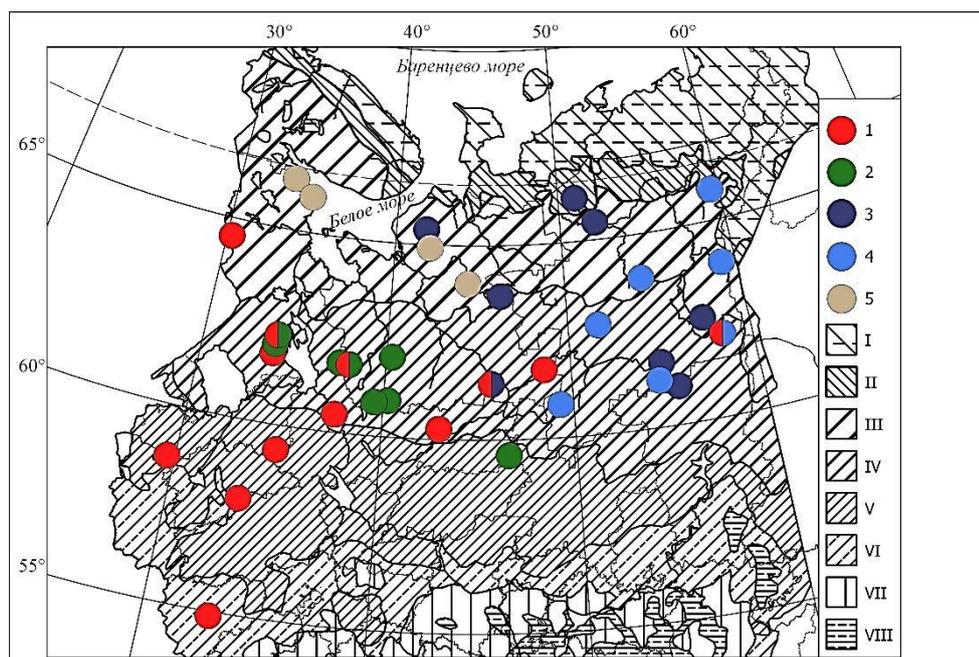


Рис. 1. Распространение ельников таволгово-вахтовых сфагновых белокрыльниковой субассоциации (1), кочкарноосокового (2) и высокотравного (3) вариантов горцовой субассоциации, типичного (4) и ивнякового (5) вариантов типичной субассоциации в таежной зоне Европейской России.

Зоны и подзоны: I – тундра; II – лесотундра и подгольцовые редколесья; III–VI – тайга: III – северная, IV – средняя, V – южная, VI – подтайга; VII – широколиственные леса; VIII – луговые степи. Картооснова (Исаченко, Лавренко, 1980) объединяет зональные выделы и их высотно-поясные аналоги.

В травяном ярусе обводненных западин доминирует *Calla palustris*, практически полностью замещающий малообильную здесь *Menyanthes trifoliata*; к нему примешиваются *Naumburgia thyrsoiflora* и *Comarum palustre*. На участках сфагновых ковров преобладает *Filipendula ulmaria* s.l. (incl. *F. denudata*); ей сопутствуют *Calamagrostis phragmitoides*, *Equisetum sylvaticum* и *Athyrium filix-femina*. На приствольных повышениях господствует *Vaccinium vitis-idaea* в сопровождении *Carex disperma*, *Rubus arcticus*, *Maianthemum bifolium*, *Dryopteris carthusiana*, *Oxalis acetosella*. Из мхов при стволах обилён *Sphagnum girgensohnii* с примесью *S. centrale*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus*. В моховых коврах и при основании микроповышений разрастается *Sphagnum warnstorffii*, а в западинах – *S. squarrosum* и *Calliergon cordifolium*, эпизодически также *Sphagnum riparium*.

Детерминанты субассоциации крайне разнородны. К ним

относятся одновременно циркумбореальные мезотрофные гигрофиты и мезогигрофиты западин (*Calla palustris*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Carex canescens*, *Sphagnum riparium*) и мезофиты микроповышений (*Phegopteris connectilis*, *Equisetum pratense*), евросибирско-древнесредиземноморские мезотрофные (*Frangula alnus*) и мезоэвтрофные мезогигрофиты свиты *Alnus glutinosa* (также *Lysimachia vulgaris*), мезоэвтрофные и эвтрофные евразиатские и евросибирские виды (*Athyrium filix-femina*, *Carex elongata*, *Ranunculus repens*). Неоднородный набор детерминантов, по всей видимости, указывает на многоэтапность формирования ценофлоры, в составе которой бореальные миграционные элементы сочетаются с атлантическими (Нейштадт, 1957; Миняев, 1966; Никифорова, 1982).

Мезоэвтрофные и эвтрофные виды, от гигромезофитов (*Padus avium*) до мезогигрофитов (подрост *Alnus glutinosa*) и гигрофитов (*Phragmites australis*, *Galium palustre*), объединяют синтаксон с западным вариантом горцовой субассоциации; к этой группе присоединяется также мезотрофный гигромезофит *Thyselium palustre*. Группа олигомезотрофных (*Vaccinium myrtillus*, *Ptilium crista-castrensis*, *Tetraphis pellucida*) и мезотрофных (*Picea abies* s.l. и *Betula pubescens* s.l. во 2-м ярусе древостоя, *Oxalis acetosella*, *Dryopteris carthusiana*, *Dicranum scoparium*, *D. fuscescens*, *Sanionia uncinata*, мезоэвтроф *Brachythecium salebrosum*) мезофитов микроповышений объединяет ельники таволгово-белокрыльниковые с обоими вариантами горцовой-вахтовой – как западным, так и восточным. К этой группе тяготеют также мезотрофные гигромезофиты и мезогигрофиты *Carex disperma* и *Epilobium palustre*. Одновременно мезотрофные гигромезофиты приствольных повышений (*Sphagnum girgensohnii*) и гигрофиты западин (*S. squarrosum*) сближают ельники таволгово-белокрыльниковые с типичными таволгово-вахтовыми в противовес горцовой-вахтовой (табл. 1). Стоит попутно заметить, что при дифференциации ельников таволгово-белокрыльниковых, в отличие от мезотрофных белокрыльниковых, вновь проявляется диагностическая роль эпифитных мхов, свойственная последним наряду с эпигейными видами.

От топких мезотрофных ельников белокрыльниковых сфагновых (Кучеров, Кутенков, 2021 б) мезоэвтрофные таволгово-белокрыльниковые отличаются высоким постоянством и обилием *Filipendula ulmaria* s.l., постоянством *Athyrium filix-femina*, *Carex elongata* и *Galium palustre* при одновременной нетипичности *Dryopteris expansa* s.l., *Carex canescens*, *C. globularis* и *Rubus chamaemorus*. Частично различается и набор сфагновых мхов. В ельниках таволгово-белокрыльниковых в число доминантов и субдоминантов мохового яруса входят *Sphagnum warnstorffii* и *S. riparium*, а в белокрыльниковых

– *S. fallax* вместе со *S. russowii*, *S. angustifolium* и *S. magellanicum* s.l. В то же время *S. girgensohnii* и *S. centrale* характерны для сообществ обоих синтаксонов.

Большая часть выделов ельников таволгово-белокрыльниковых описана в средней тайге Карелии и юга Архангельской обл. и в южной тайге Вологодской (*P. uliginosum* (Корчагин, 1929)), Новгородской (*Climacio-Piceetum typicum* var. *typica* К.Коротк. 1991 (Коротков, 1991)) и Ленинградской областей, в том числе в бассейне р. Луги («ключевое болото на месте елового леса» (Самбук, 1930)). С юго-запада к южнотаежной части ареала примыкает и подтаежная находка субассоциации в центральной части Смоленской обл. (Гроздов, 1950). Одно из описаний, однако, сделано в восточном отрыве от основной части ареала – на известняках в среднетаежных предгорьях Северного Урала.

В северной тайге ельники, флористически близкие к рассматриваемой субассоциации (хотя и почти без *Calla palustris*), отмечены в Костомукшском заповеднике. Здесь они включены в состав ассоциации *Carici Ioliaceae-Piceetum* Moroz. et V.Коротк. 1999 (Морозова, Коротков, 1999), как и все прочие типы заболоченных приручьевых еловых лесов.

В Финляндии таволгово-белокрыльниковые ельники с *Naumburgia thyrsoflora* и *Sphagnum warnstorffii* наряду с горцово-вахтовыми (см. ниже) отнесены к типу swampy (true) herb and grass birch-spruce mires (Eurola et al., 1994). В Скандинавии они входят в состав *Picea abies-Betula pubescens-Drepanocladus* spp.-*Sphagnum* spp.-тип'a (Påhlsson, 1994).

Subass. *bistortosum majoris* – е. горцово-вахтовый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 2–3). Характерные, крайне физиономичные заболоченные ельники карбонатных ландшафтов, наиболее обычные в Архангельской обл. Мощность торфа, как правило, более 1–2 м. Примесь *Betula pubescens* s.l. к *Picea abies* s.l. – не более 1/4 по составу 1-го яруса древостоя. Примесь *Pinus sylvestris* в древостое постоянна, но не слишком велика, *Alnus glutinosa* – полностью отсутствует. Как и в предыдущей субассоциации, фрагментарно выражен 2-й ярус древостоя, однако в нем большую роль играет ель. В подлеске на микроповышениях преобладает *Juniperus communis*, которому сопутствуют *Alnus incana* и *Sorbus aucuparia* s.l. Появляется также *Lonicera pallasii* s.l. (incl. *L. × subarctica*, *L. altaica*).

В травяном ярусе ковров и западин выражено господствует *Menyanthes trifoliata*; в число характерных субдоминантов при этом входит не только *Filipendula ulmaria* s.l., но и *Bistorta major*. Если начало цветения последнего вида совпадает по времени с концом цветения *Menyanthes trifoliata*, в июне в ельнике кратковременно

возникает красочный бело-розовый аспект. В числе сопутствующих видов на коврах обычны *Crepis paludosa*, *Carex cespitosa*, *Geum rivale*, *Calamagrostis purpurea* s.l., *Rumex acetosa* s.l., а в западинах – *Comarum palustre*, *Equisetum palustre* и *E. fluviatile*. При стволах преобладают *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* в сопровождении *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium* и других видов таежно-лесного мелкотравья, а также *Vaccinium uliginosum*.

В моховом ярусе всех элементов нанорельефа доминирует *Sphagnum warnstorffii*, к которому на приствольных повышениях примешиваются таежные зеленые мхи, на коврах – *Plagiomnium ellipticum* и *Rhizomnium pseudopunctatum*, а в западинах – *Calliergon cordifolium*, *Pseudobryum cinclidioides* и болотно-ключевые мхи типа *Helodium blandowii*.

В числе детерминантов субассоциации евразийские (в широком смысле) и евросибирско-древнесредиземноморские болотно-луговые мезоэвтрофные гигромезофиты (*Bistorta major*, *Rumex acetosa* s.l., *Angelica sylvestris*, *Galium uliginosum*) сочетаются с евросибирскими мезотрофными лесными (*Lonicera pallasii* s.l.) и болотно-лесными (*Dactylorhiza maculata*) и одновременно с циркумбореальными болотными видами. Среди последних представлены олиготрофные и олигомезотрофные гигромезофиты микроповышений (*Vaccinium uliginosum*) и гигрофиты ковров (*Carex chordorrhiza*, *Oxycoccus palustris*), а также мезоэвтрофные гигрофиты западин (*Helodium blandowii*, *Tomentypnum nitens*, *Bryum weigelii*).

Мезоэвтрофные лесные (*Paris quadrifolia*) и мезотрофные опушечно-лесные (*Geranium sylvaticum* s.l. (incl. *G. krylovii*), *Chamaenerion angustifolium*) мезофиты объединяют субассоциацию с типичной (собственно таволгово-вахтовой) в противовес белокрыльниковой. Другая группа видов сближает синтаксон лишь с северо-западным ивняковым вариантом типичной субассоциации (см. ниже). Ее формируют лесные (*Pyrola rotundifolia*, *P. minor*, *Moneses uniflora*) и болотно-лесные (*Chamaedaphne calyculata*) виды микроповышений, от олиготрофов до мезотрофов. Нетипичны сфагновые мхи из группы *Sphagnum girgensohnii*–*S. squarrosum*, а также *Sphagnum centrale* и *S. riparium*.

В составе субассоциации выделяются два варианта, замещающих друг друга с юго-запада на северо-восток.

Var. *Carex arproinquata* (табл. 1, рис. 1: № 2) Западный средне- и южнотаежный жестководный кочкарноосоковый вариант. Сообщества развиваются по окраинам, реже в центральной части облесенных мезоэвтрофных болот (при залегании торфа поверх известняковой плиты либо в местах разгрузки минерализованных грунтовых вод), также в долинах ручьев, логах, по дну лоцин, на

выходах ключей при основании склонов озов. Почвы от супесчаных до глинистых, очень редко песчаные, обычно на известняках или доломитах. Именно для ельников данного варианта характерны наиболее мощные торфяные залежи – от 2 до 5 м и более, – хотя встречаются и мелкозалежные почвы с мощностью торфа не более 20–30 см. Нанорельеф с преобладанием ковров, трехкомпонентный с редкими кочками и западинами до 30–40% от площади сообщества, иногда двухкомпонентный без западин вплоть до выположенного.

Средняя высота 1-го яруса древостоя возрастает до 19 м, а бонитет – до III. Примесь *Pinus sylvestris* – до единицы в формуле древостоя. Сравнительно с ельниками таволгово-белокрыльниковыми, подрост ели ниже и не столь обилён; доля подроста березы при этом остается постоянной. В подлеске все еще изредка встречается *Padus avium*, а в травяном покрове приствольных повышений – *Oxalis acetosella*. Характерны отдельные высокие плотные кочки *Carex appropinquata*. *Sphagnum girgensohnii* редок и малообилён; всегда безраздельно господствует *S. warnstorffii*.

Детерминанты варианта – европейские мезотрофные мезофиты микроповышений (*Convallaria majalis*, *Melampyrum sylvaticum* s.l.) одновременно с евросибирскими (*Carex appropinquata*) и евросибирско-горнозападноазиатскими (*Listera ovata*) мезоэвтрофными гигромезофитами, приуроченными к участкам сфагновых ковров. Все эти виды (возможно, за вычетом *Carex appropinquata*), можно отнести к атлантическому миграционному элементу (Нейштадт, 1957; Миняев, 1966, и др.; Никифорова, 1982).

Основная часть описаний выполнена на известняках, перекрытых тонким и прерывистым чехлом плейстоценовых отложений, в средней тайге Пудожского р-на Карелии («ельник сфагнуво-вахтовый» (Кутенков, Кузнецов, 2013)) и Каргопольского р-на Архангельской обл. (*Menyantho-Piceetum filipendulosum* из национального парка «Кенозерский» (Кучеров и др., 2010)). В Карелии отдельные описания сделаны и западнее, по окраинам ключевых болот в Кондопожском р-не. Аналогично, в средней тайге Архангельской обл. сообщества встречаются и к востоку от территории парка – в Няндомском, а также Коношском (*P. herboso-caricosum* (Самбук, 1927), *P. sphagnosum* (Шиманюк, 1931)) районах. К югу и юго-востоку от этих находок ареал синтаксона продолжается в южную тайгу. В Вологодской обл. ельники горцово-вахтовые отмечены на карбонатной морене на водоразделе рек Вожега и Сить («ельник травяно-сфагновый» с *Menyanthes trifoliata* и *Bistorta major* (Гаврилов, Карпов, 1962)). На северо-востоке Костромской обл. аналогичные сообщества описаны по заболоченным долинам ручьев в верхнем течении р. Вохмы, тоже на известняках (Браславская, Тихонова, 2006). С

геологической точки зрения, преобладающая часть описаний синтаксона сделана в области залегания карбоновых отложений по верхней бровке западного склона Главного прогиба Русской платформы, отчасти также на пермских отложениях в пределах упомянутого склона (Геология СССР, 1963; Атлас..., 1976).

Судя по участию в травяном ярусе *Carex cespitosa* и *Galium palustre* одновременно с *Filipendula ulmaria*, *Menyanthes trifoliata* и *Equisetum fluviatile* (табл. 1), аналогичные либо близкие к ним ельники могут встречаться и в Южной Фенноскандии. Здесь они произрастают по окраинам мезоэвтрофных болот на известняках либо перемещенной карбонатной морене (swampy (true) herb and grass birch-spruce mires (Eurola et al., 1984), *Picea abies*-*Betula pubescens*-*Drepanocladus* spp.-тип (Påhlsson, 1994)). Однако описаний из этого региона мы не видели. Возможно, речь идет о ельниках таволгово-болотнохвощовых (Кучеров, Кутенков, 2021 а) либо вновь о таволгово-белокрыльниковых (см. выше) – тем более, что указания на *Bistorta major* отсутствуют.

Var. *Veratrum lobelianum* (табл. 1, рис. 1: № 3) – восточный средне- и северотаежный высокотравный вариант, не проникающий в южную тайгу. Сообщества развиваются по краю мезоэвтрофных болот, вдоль ручьев в логах и на надпойменных террасах, как на карбонатных породах, так и на силикатах в условиях ключевого питания. Почвы от песчаных до легко- и среднесуглинистых, очень редко тяжелосуглинистые. Мощность торфа 0.5–3.8 м. Нанорельеф обычно трехкомпонентный с незначительным преобладанием ковров над кочками и долей западин до 10–20% от площади сообщества, реже двухкомпонентный с выраженным господством западин и без ковров. Высота кочек 20–50 см. Грунтовые воды стоят на глубине 20–60 см, в западинах часто с поверхности.

Средняя высота и бонитет древостоя близки к таковым ассоциации в целом. Примесь *Pinus sylvestris* незначительна; в Предуралье появляется примесь *P. sibirica*, присутствующая также в составе подроста. Елового подроста больше, чем в лесах предыдущего варианта, и примерно столько же, сколько и в ельниках таволгово-белокрыльниковых. Стратификация подроста по высоте не изучалась. В подлеске возрастает роль *Rosa acicularis*, тогда как *Alnus incana* становится редкой, а *Padus avium* исчезает окончательно. При стволах в травяно-кустарничковом ярусе возрастают постоянство и обилие *Rubus chamaemorus* и *R. humulifolius* одновременно с *Galium boreale* и *Lathyrus vernus*. Последние два вида, видимо, можно отнести к евросибирскому бетулярному флорозлементу, судя по их постоянству в подгольцовых травяных березняках Среднего Урала (Камелин и др., 1999; Кучеров и др., 2022). На коврах к числу субдоминантов травяного яруса добавляется *Geranium sylvaticum* s.l., а к свите

сопутствующих видов – *Veratrum lobelianum*, *Cirsium heterophyllum* и *Ranunculus subborealis*. В травяном покрове западин возрастает ПП *Comarum palustre*, встречается и *Carex rostrata*. При этом *C. appropinquata* нехарактерна.

В моховом ярусе *Sphagnum girgensohnii* изредка достигает значимого обилия, существенно примешиваясь к *S. warnstorffii*. В западинах появляются *Calliergon richardsonii* и *Warnstorfia exannulata*.

Детерминанты варианта – по большей части мезотрофные, лишь отчасти мезоэвтрофные (*Ranunculus subborealis*, *Galium boreale*) виды, как мезофиты (*Lathyrus vernus*, *Galium boreale*, *Cypripedium guttatum*), так и гигромезофиты (*Ranunculus subborealis*, *Rubus humulifolius*). Присоединение к этой же группе гелофита *Calliergon richardsonii*, видимо, закономерно: данный вид также служит дифференциатором восточного варианта ельников аконитово-таволговых со *Sphagnum warnstorffii* (Кучеров, Кутенков, 2021 а). Собственно темнохвойно-таежные евросибирские виды (*Rubus humulifolius*) в составе группы произрастают совместно с чернево-таежными (*Ranunculus subborealis*, *Cypripedium guttatum*) и бетулярными (*Lathyrus vernus*, *Galium boreale*) (Клеопов, 1941; Камелин и др., 1999). С ценогенетической точки зрения все эти виды относятся к единому комплексу сибирских мигрантов, проникших в Двино-Печорский регион предположительно в пребореальном или (скорее) бореальном периоде голоцена (Нейштадт, 1957; Никифорова, 1982).

Другая группа мезотрофных видов, в числе которых евросибирские мезофиты (*Pinus sibirica* в древостое и подросте, *Cirsium heterophyllum*) сочетаются с циркумбореальными западными гигрофитами (*Carex rostrata*, также мезоэвтрофный *Warnstorfia exannulata*), объединяет вариант с типичным (восточным) вариантом типичной таволгово-вахтовой субассоциации в противовес западному варианту ельников горцово-вахтовых, а также ельникам белокрыльниковым. Гигромезофиты *Rubus chamaemorus* и *Veratrum lobelianum* сближают вариант с таволгово-вахтовой субассоциацией в целом, а *Carex vaginata* – только с ее северо-западным ивняковым вариантом (см. ниже).

Ельники высокотравного варианта распространены к востоку от р. Северной Двины. В северной тайге Архангельской обл. они отмечены в долинах рек Кепины и Котуги на Беломорско-Кулойском плато (Браславская и др., 2017), а также южнее в бассейне р. Нюхчи (притока р. Пинеги), в средней – в окрестностях оз. Чурозеро в Красноборском р-не, повсюду тяготея к известнякам. На территории Республики Коми сообщества проникают и в крайнесеверную тайгу. Здесь они описаны на береговых выходах ключей близ п. Усть-Цильма (*P. fontinale* (herbosum) (Самбук, 1932)) и на междуречье Тобыша и

Ропчи (*P. mixto-herboso-sphagnosum* (Юдин, 1948)). В «типичной» северной тайге аналогичные леса отмечены в предгорьях Северного Урала по р. Илыч, на мощных (свыше 2 м) торфах (*Sembreto-Piceeto-Betuletum menyanthosum* (Корчагин, 1940)). В средней тайге ельники высокотравного варианта многократно описаны на надпойменных террасах р. Нем и ее притоков в Усть-Куломском р-не, на силикатных аллювиях при близком залегании грунтовых вод (*P. herboso-turfosum*, *P. riparioso-sphagnosum*, *P. menyanthi-turfosum* (Колесников, 1985)). Сообщества отмечены и в Гайнском р-не на среднетаежном северо-западе Пермской обл. (*P. sphagno-herbosum* (Игошина, 1930)).

Subass. *typicum* – собственно е. таволгово-вахтовый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 4–5). Сообщества силикатных, отчасти также сульфатных ландшафтов, распространенные севернее либо восточнее западного варианта ельников горцово-вахтовых. Мощность торфа в среднем менее 1 м. В отличие от субассоциаций, описанных выше, 2-й ярус древостоя, как правило, отсутствует. В составе подроста доля *Betula pubescens* s.l. примерно равна таковой *Picea abies* s.l. или даже превышает ее. Еловый подрост малочислен; стратификация подроста по высоте не изучена.

В травяном ярусе ковров и западин доминантом 1-го порядка выступает *Menyanthes trifoliata*, 2-го (на коврах) – *Filipendula ulmaria* s.l. *Bistorta major* отсутствует. На приствольных повышениях постоянно сочетание *Rubus chamaemorus* с *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* и *Vaccinium vitis-idaea* на фоне редкости и нетипичности *V. myrtillus* и тем более *Oxalis acetosella*. Нет, однако, и *Vaccinium uliginosum*. На коврах к *Filipendula ulmaria* примешиваются *Veratrum lobelianum* и *Geranium sylvaticum* s.l. В моховом покрове *Sphagnum warnstorffii* сохраняет доминирование лишь на коврах. На приствольных повышениях вновь появляется *S. girgensohnii*, а в западинах – *S. squarrosum*. Одновременно исчезают эвтрофные болотно-ключевые зеленые мхи; сравнительно постоянны лишь *Calliergon cordifolium* и *Pseudobryum cinclidioides*.

Собственная дифференциация субассоциации негативная – по отсутствию видов, диагностических для белокрыльниковой и горцовой субассоциаций. Выделяются два варианта, разобщенных географически.

Var. *typica* (табл. 1, рис. 1: № 4) – типичный восточный вариант, ареал которого перекрывается с таковым восточного варианта ельников горцово-вахтовых (рис. 1). Сообщества замкнутых плоских депрессий по окраинам болот. Почти всегда формируются на силикатных породах, лишь в предгорьях Северного Урала на известняках. Мощность торфяной залежи от 20 до 80 см. Данных о нанорельефе нет, кроме как о наличии приствольных повышений.

Примесь *Betula pubescens* s.l. к *Picea abies* s.l. – около 1/4 по составу 1-го яруса древостоя, как и в ельниках горцово-вахтовых. Наблюдается и примесь *Pinus sibirica*, но полностью отсутствует *P. sylvestris*. Высота 1-го яруса, а также подроста снижена; бонитет не выше V; 2-й ярус древостоя не выражен. Возможно, замедленный ход роста древостоя следует напрямую связать с меньшим богатством почвообразующей породы, что ухудшает условия минерального питания. В подлеске, помимо *Sorbus aucuparia* s.l., постоянно встречается *Rosa acicularis*, но *Lonicera pallasii* s.l. нетипична, а *Juniperus communis* s.l. отсутствует. На приствольных повышениях спорадически может быть особенно обильной *Linnaea borealis*. На коврах доминантами 2-го порядка, помимо *Filipendula ulmaria*, выступают *Calamagrostis purpurea* s.l. (прежде всего *C. langsdorffii*) и *Carex cespitosa*, а в западинах – *Equisetum fluviatile* и *Comarum palustre*. Иногда в покрове последних вновь появляется *Calla palustris*. *Rubus humulifolius* и *Ranunculus subborealis* всегда отсутствуют. В моховом ярусе западин иногда бывает обильна *Warnstorfia exannulata*, а на микроповышениях и коврах – *Plagiomnium affine*; последнее – характерная черта ельников Предуралья (Игнатов, Игнатова, 2003).

Маловидовую диагностическую группу варианта формируют евразийские и евросибирские бореальные мезоэвтрофные виды (*Aconitum septentrionale*, *Ligularia sibirica*) из состава бетулярного флороценологического комплекса (Клеопов, 1941; Камелин и др., 1999). Одновременно вариант дифференцируется по отсутствию или редкости видов, свойственных всем остальным рассматриваемым синтаксонам, а также болотно-ключевым соснякам (Кучеров, 2019) и березнякам: *Pinus sylvestris*, *Juniperus communis* s.l., *Equisetum palustre*, *Geum rivale*, *Plagiomnium ellipticum*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, также *Rubus saxatilis* и *Luzula pilosa*. Нехарактерны и виды из группы *Pyrola rotundifolia*–*P. minor*.

Ельники типичного варианта на данный момент отмечены только в пределах Республики Коми. В крайнесеверной тайге они известны с р. Кожим, в южной полосе северной тайги – с правобережья р. Щугор напротив г. Тельпос-Из (*P. menyanthoso-sphagnosum*), а также с водораздела в 140 км от устья р. Айювы (*P. calamagrostioso-filipenduloso-sphagnosum*). Больше всего описаний сделано в средней тайге. Здесь ельники рассматриваемого варианта отмечены на междуречьях Вишеры, Симвы и Весляны (*P. caespitosi-caricoso-herbo-sphagnosum*), Вычегды, Сысолы и Лузы (*P. mixto-herboso-sphagnosum*) и в среднем течении р. Северной Кельтмы (*P. caricoso-herbo-hypno-sphagnosum* (Юдин, 1948; Мартыненко, 1999)). В предгорьях Северного Урала они описаны также на Верхней Печоре ниже устья р. Большой Шижим, напротив выхода к реке гряды Высокая Парма.

Var. *Salix phylicifolia* (табл. 1, рис. 1: № 5) – ивняковый северо-западный вариант с ареалом к северу от такового западного варианта ельников горцово-вахтовых (рис. 1). Сообщества встречаются по берегам ручьев или вдоль протоков между болотами. Почвы песчаные, щебнистые или илистые, развиваются на силикатах либо гипсах. Мощность торфа 50–140 см. Нанорельеф выровненный: высота кочек не более 15 см, западин нет.

Высота 1-го яруса древостоя – как у ассоциации в целом, подроста – скорее выше, чем в целом по ассоциации (видимо, случайно). Примесь *Betula pubescens* s.l. к *Picea abies* s.l. достигает почти половины по составу 1-го яруса, *Pinus sylvestris* – незначительна. 2-й ярус древостоя представлен лишь в отдельных описаниях. Бонитет в карельских сообществах IV, на гипсах Беломорско-Кулойского плато скорее V. В подлеске появляются *Salix phylicifolia*, а также – вновь – *Juniperus communis* s.l. и *Alnus incana*; одновременно исчезает *Rosa acicularis*. На приствольных повышениях возрастает ПП *Rubus chamaemorus*, отчасти также *Vaccinium vitis-idaea*, появляется *Chamaepericlymenum suecicum*; прочие виды малообильны. В травяном ярусе ковров у *Menyanthes trifoliata* и *Filipendula ulmaria* нет выраженных спутников. В частности, существенно изреживается *Calamagrostis purpurea* s.l. и исчезает *Carex cespitosa*, замещаясь не столь обильной *C. juncella*. В западинах к *Comarum palustre* и *Equisetum fluviatile* добавляется *E. palustre*. В составе моховых ковров в примеси к *Sphagnum warnstorffii* снова встречаются *Plagiomnium ellipticum* и *Rhizomnium pseudopunctatum*, добавляется также *Rhytidiadelphus subpinnatus*.

«Ядро» детерминантной группы варианта составляют гипоарктические (*Chamaepericlymenum suecicum*) и гипоаркто-бореальные (в смысле М.Л. Раменской (1983): *Salix phylicifolia*, *Lycopodium annotinum* s.l. (incl. *L. pungens*), *Listera cordata*, *Ledum palustre*, *Solidago lapponica* (*S. virgaurea* s.l.)) виды, характерные для ценогенетически пребореальных ценофлор современной Северной Фенноскандии (Миняев, 1966; Филимонова, Еловичева, 1998; Елина и др., 2000; Кучеров и др., 2006). Среди этих видов есть как мезотрофы, так и олиготрофы, однако мезоэвтрофы отсутствуют. В состав группы входят также евросибирские бореальные олигомезотрофы и мезотрофы – *Carex globularis* и *C. juncella*, – и циркумбореальный мезотрофный мох *Rhytidiadelphus subpinnatus*.

Вместе с тем для варианта нехарактерен ряд евразийских (*Rosa acicularis*, *Carex cespitosa*, *Rubus arcticus*) и европейских (*Crepis paludosa*) и плюрирегиональных (*Climacium dendroides*) видов, свойственных всем прочим рассмотренным синтаксонам. Учитывая малое число описаний, это, скорее всего, случайность (Сабуров, 1972),

особенно в случае *Rubus arcticus*.

Ельники ивнякового варианта описаны только из южной полосы подзоны северной тайги в пределах Беломорской Карелии (на силикатах), Беломорско-Кулойского плато и прилегающих территорий Пинежья (на эвтрофных торфяниках поверх гипсов). В последнем случае они приводятся из Карпогорского и Келдинско-Полтинского ландшафтов как *R. menyanthosum* с древостоями V–Va бонитета. Иногда в них наблюдаются *Calla palustris* и *Cirsium heterophyllum* (Сабуров, 1972).

Заключение. В рамках ассоциации ельников таволгово-вахтовых сфагновых в Европейской России нами выделено три субассоциации, две из них с двумя вариантами, всего пять подчиненных синтаксонов (табл. 1). Распространение субассоциаций определяется преимущественно топоэдафическими условиями. Ельники горцово-вахтовые, как правило, формируются на карбонатных почвообразующих породах либо в условиях жестководного ключевого заболачивания, тогда как типичные таволгово-вахтовые – в основном на силикатных породах, а таволгово-белокрыльниковые – на породах разного состава, но всегда в условиях мезоэвтрофного подтопления или длительно-периодического затопления.

Распространение вариантов в большей степени зависит от макроклимата (табл. 2). Распространение ивнякового варианта типичной таволгово-вахтовой субассоциации ограничено северной тайгой. Сообщества типичного варианта данной субассоциации и высокотравного (восточного) варианта горцовой субассоциации встречаются в северной и средней тайге, кочкарноосокового (западного) варианта последней – в средней и южной тайге. Ельники таволгово-белокрыльниковые встречаются от южной полосы подзоны северной тайги до подтайги.

Более южно распространенные субассоциации и варианты в основном являются и более западными, субокеаническими, со свойственными их местонахождениям значениями коэффициента Конрада $K < 40$. Субокеаническим, однако, оказывается и северотаежный ивняковый вариант типичной субассоциации. Варианты, обогащенные высокотравьем бетулярного флороэлемента, закономерно оказываются восточными, субконтинентальными ($K > 40$ (табл. 2)).

Авторы признательны к.б.н. М.А. Бойчук, к.б.н. А.И. Максимова (ИБ КарНЦ РАН), к.б.н. Е.Ю. Чураковой (ФИЦКИА РАН) и А.Г. Безгодову (АО «КамНИИКИГС») за определение критических сборов мхов.

Список литературы

- Атлас* Архангельской области. 1976. М.: ГУГК. 72 с.
- Браславская Т.Ю., Горячкин С.В., Кутенков С.А., Мамонтов В.Н., Попов С.Ю., Пучнина Л.В., Сидорова О.В., Торхов С.В. Чуракова Е.Ю.* 2017. Флора и растительность Беломорско-Кулойского плато. Архангельск: САФУ. 302 с.
- Браславская Т.Ю., Тихонова Е.В.* 2006. Оценка биоразнообразия южнотаежных лесов на северо-востоке Костромской области // *Лесоведение*. № 2. С. 34-50.
- Василевич В.И.* 1995. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // *Бот. журн.* Т. 80. № 6. С. 28-39.
- Гаврилов К.А., Карпов В.Г.* 1962. Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены // *Тр. ин-та леса и древесины*. Т. 52. С. 5-119.
- Геология СССР*. 1963. Т. 2: Архангельская, Вологодская области и Коми АССР. Ч. 1.: Геологическое описание. М.: ГНТИ лит-ры по геологии и охране недр. 1080 с.
- Гроздов Б.В.* 1950. Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. Брянск: БЛХИ. 55 с.
- Елина Г.А., Лукашев А.Д., Юрковская Т.К.* 2000. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск: КарНЦ РАН. 242 с.
- Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г.* 1996. Опыт разработки и использования баз данных в лесной фитоценологии // *Лесоведение*. № 1. С. 76–83.
- Зверев А.А.* 2007. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск: Изд-во Томск. ун-та. 304 с.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А.* 2003. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1: *Sphagnaceae–Hedwigiaceae*. М.: КМК. С. 1–608. (Arctoa: Бриологический журнал. Т. 11, прилож. 1.) – 2004. Т. 2: *Fontinalaceae–Amblystegiaceae*. М.: КМК. С. 609–944. (Arctoa: Бриологический журнал. Т. 11, прилож. 2.)
- Игошина К.Н.* 1930. Растительность северной части Верхне-Камского округа Уральской области // *Тр. биол. ин-та Перм. ун-та*. Т. 3. Вып. 2. С. 73-176.
- Исаченко Т.И., Лавренко Е.М.* 1980. Ботанико-географическое районирование // *Растительность европейской части СССР*. Л.: Наука. С. 10-22.
- Камелин Р.В.* 2018. География растений. СПб.: Изд-во СПбГУ. 306 с.
- Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И.* 1999. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь: Изд-во ПГНИУ. 83 с.
- Клеопов Ю.Д.* 1941. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // *Материалы по истории флоры и растительности СССР*. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Вып. 1. С. 183-256.
- Колесников Б.П.* 1985. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л.: Наука. 216 с.
- Коротков К.О.* 1991. Леса Валдая. М.: Наука. 160 с.
- Корчагин А.А.* 1929. К вопросу о типах леса по исследованию в Тотемском уезде Вологодской губернии // *Очерки по фитосоциологии и*

- фитогеографии. М.: Новая деревня. С. 287-327.
- Корчагин А.А.* 1940. Растительность северной половины Печорско-Ыльчского заповедника // Тр. Печорско-Ыльчского заповедника. Вып. 2. С. 5-415.
- Кутенков С.А., Кузнецов О.Л.* 2013. Разнообразие и динамика заболоченных и болотных лесов Европейского Севера России // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. М.: КМК. Кн. 2. С. 152-206.
- Кучеров И.Б.* 2016. О подразделении типов ареалов полизональных и плюрирегиональных видов для целей сопряженного анализа флор сосудистых растений, мохообразных и лишайников // Комаровские чтения (Владивосток). Вып. 64. С. 138-197.
- Кучеров И.Б.* 2019. Ценотическое и экологическое разнообразие светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб.: Марафон. 568 с.
- Кучеров И.Б., Кутенков С.А.* 2021 а. Мезоэвтрофные ельники таволгово-дернистоосоковые и аконитово-таволговые сфагновые Европейской России и Урала // Самарская Лука: Проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 30. № 2. С. 5–24. DOI 10.24412/2073-1035-2021-10387.
- Кучеров И.Б., Кутенков С.А.* 2021 б. Топкие мезотрофные сфагновые ельники Европейской России и Урала // Вестник Тверского государственного университета. Серия биология и экология. № 2. С. 74-106. DOI: 10.26456/vtbio200
- Кучеров И.Б., Новикова Л.А., Сенатор С.А.* 2022. Ценотические позиции полизональных луговых видов растений в луговых степях // Растительный мир Азиатской России. № 1. С. 35–59. DOI: 10.15372/RMAR20220103
- Кучеров И.Б., Разумовская А.В., Чуракова Е.Ю.* 2010. Еловые леса национального парка «Кенозерский» (Архангельская область) // Бот. журн. Т. 95. № 9. С. 1268-1301.
- Кучеров И.Б., Филимонова Л.В., Кутенков С.А., Максимов А.И., Максимова Т.А.* 2006. Географическая структура лесных ценофлор заповедника «Кивач» // Тр. КарНЦ РАН. Петрозаводск. Вып. 10: Природа государственного заповедника «Кивач». С. 71-84.
- Мартыненко В.А.* 1999. Темнохвойные леса // Леса Республики Коми. М.: ИПЦ «Дизайн. Информация. Картография». С. 133-184.
- Миняев Н.А.* 1966. История развития флоры северо-запада европейской части СССР с конца плейстоцена: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЛГУ. 38 с.
- Морозова О.В., Коротков В.Н.* 1999. Классификация лесной растительности Костомукшского заповедника // Заповедное дело. Т. 5. С. 56-78.
- Нейштадт М.И.* 1957. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР. 405 с.
- Никифорова Л.Д.* 1982. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока Европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука. С. 154-162.
- Попов П.П.* 2005. Ель европейская и сибирская: структура, интерградация и дифференциация популяционных систем. Новосибирск: Наука. 231 с.

- Потемкин А.Д., Софронова Е.В.* 2009. Печеночники и антоцеротовые России. СПб.; Якутск: Бостон-Спектр. Т. 1. 368 с.
- Раменская М.Л.* 1983. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука. 203 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.* 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз. 472 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И.* 2002. Еловые леса России. М.: Наука. 335 с.
- Сабуров Д.Н.* 1972. Леса Пинеги. Л.: Наука. 173 с.
- Самбук Ф.В.* 1927. Растительные ассоциации на желто-подзолистых почвах Коношской дачи Вологодской губернии // Журн. Русск. Бот. о-ва. Т. 12. № 1–2. С. 33–58.
- Самбук Ф.В.* 1930. Наблюдения над сосновыми борами и ключевыми болотами долины и бассейна р. Облы, притока р. Луги // Тр. Бот. музея АН СССР. Т. 22. С. 277–310.
- Самбук Ф.В.* 1932. Печорские леса // Тр. Бот. музея АН СССР. Т. 24. С. 63–245.
- Скляр Г.А., Шарова А.С.* 1970. Почвы лесов Европейского Севера. М.: Наука. 272 с.
- Сукачев В.Н.* 1931. Руководство к исследованию типов леса. 3-е изд. М.: Сельхозгиз. 328 с.
- Тахтаджян А.Л.* 1978. Флористические области Земли. Л.: Наука. 248 с.
- Филимонова Л.В., Еловичева Я.К.* 1988. Основные этапы развития растительности лесов и болот в голоцене на территории заповедника «Кивач» // Болотные экосистемы Европейского Севера. Петрозаводск: ИБ КарНЦ АН СССР. С. 94–109.
- Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И.* 1978. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса. 302 с.
- Цвелев Н.Н.* 2004. Род Береза – *Betula* L. // Флора Восточной Европы. М.; СПб.: КМК. Т. 11. С. 65–85.
- Черепанов С.К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: «Мир и семья–95». 991 с.
- Чертовской В.Г.* 1978. Еловые леса европейской части СССР. М.: Лесн. пром-сть. 176 с.
- Шиманюк А.П.* 1931. Опыт изучения северных лесов. М.; Л.: Сельхозгиз. 104 с.
- Шмидт В.М.* 2005. Флора Архангельской области. СПб.: Изд-во СПбГУ. 346 с.
- Юдин Ю.П.* 1948. Темнохвойные леса Коми АССР (геоботаническая характеристика): дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР. 323 с. (Рукопись в библиотеке БИН РАН.)
- Becking R.W.* 1957. The Zürich-Montpellier school of phytosociology // Bot. Rev. V. 23. № 7. P. 411–488.
- Eurola S., Hicks S., Kaakinen E.* 1984. Key to Finnish mire types // European Mires. L.: Acad. Press. 117 p.
- Hult E., Fries M.* 1986. Atlas of North European vascular plants, north of the

- Tropic of Cancer: In 3 t. Koenigstein: Koeltz Sci. Publ. 1172 p.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa: Бриологический журнал*. Т. 15. С. 1–130.
- NASA prediction of worldwide energy resources. 2021. <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> (accessed on Nov. 06, 2021).
- Påhlsson L. (ed.) 1994. *Vegetationstyper i Norden*. Köpenhamn: Nordiska Ministerrådet. 627 s.
- Tuhkanen S. 1980. Climatic parameters and indices in plant geography // *Acta Phytogeogr. Suec.* V. 67. P. 1-105.
- Westhoff V., Maarel E. 1978. The Braun-Blanquet approach // *Handb. Vegetation Science*. The Hague: Kluwer. T. 9: Classification of plant communities. P. 287-399.

MESOEUTROPHIC MEADOWSWEET-TREFOIL PEATMOSS SPRUCE FORESTS OF EUROPEAN RUSSIA

I.B. Kucherov¹, S.A. Kutenkov², A.V. Razumovskaya³

¹Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg

²Institute of Biology, Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk

³Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Science Centre RAS, Apatity

Mesoeutrophic peatmoss spruce forests, dominated by *Picea abies* s.l., *Menyanthes trifoliata*, *Filipendula ulmaria* s.l., and *Sphagnum warnstorffii*, have been classified in boreal-forest European Russia using the dominant-determinant approach to vegetation. The data set involves 67 relevés made by the authors in 1996–2019 or taken from the published sources. 3 subassociations, 2 of them both with the 2 variants, are recognized within the association *Piceetum warnstorffii-sphagnoso-filipenduloso-menyanthosum* (see Table 1). The subassociation diversity is controlled by edaphic factors. Forests of subass. *bistortosum majoris* where *Menyanthes trifoliata* is accompanied by *Bistorta major* are usually formed on deep peat over limestone bedrock or under hardwater spring paludification. On the other hand, forests of subass. *typicum* grow on shallow peat over silicate bedrock, and those of subass. *callosum palustris*, where *Menyanthes trifoliata* is being mainly replaced by *Calla palustris*, occur under mesoeutrophic inundation or long-periodical flooding. Variants of the first two subassociations are being controlled by climate continentality and (partly) summer warmth supply in their distribution.

Keywords: *spruce mires, mesoeutrophic paludification, limestone, continentality, classification of vegetation, boreal-forest zone, European Russia.*

Об авторах:

КУЧЕРОВ Илья Борисович – доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории общей геоботаники, ФГБУН «Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН», 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2, e-mail: atragene@mail.ru, IKucherov@binran.ru.

КУТЕНКОВ Станислав Анатольевич – кандидат биологических наук, заведующий лабораторией болотных экосистем, ФГБУН «Институт биологии Карельского научного центра РАН», 185910, Республика Карелия, Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11, e-mail: effort@krc.karelia.ru.

РАЗУМОВСКАЯ Анна Владимировна – научный сотрудник ФГБУН «Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН», 184209, Мурманская область, Апатиты, мкр. Академгородок, 14А, e-mail: anna-lynx@mail.ru.

Кучеров И.Б. Таволго-вахтовые сфагновые мезоэвтрофные ельники Европейской России / И.Б. Кучеров, С.А. Кутенков, А.В. Разумовская // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 1(65). С. 114-140.

УДК 581.9 +581.527.7 (470.331)

DOI: 10.26456/vtbio243

ОСОБЕННОСТИ НАТУРАЛИЗАЦИИ НЕКОТОРЫХ ПОЛЕМОХОРОВ В ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ*

**А.А. Нотов¹, В.А. Нотов^{2,1}, Л.В. Зуева¹, Л.В. Петухова¹,
С.А. Иванова¹, Е.А. Андреева¹**

¹Тверской государственный университет, Тверь

²МБОУ СОШ № 3, пос. Редкино (Тверская область)

Выявлены особенности натурализации 18 видов растений-полемохоров в Тверской области. Проанализировано распространение этих видов в основных районах бывшего Ржевско-Вяземского плацдарма, который был ключевым стратегическим объектом Великой Отечественной войны. Специфика биотопов охарактеризована с учетом встречаемости сопутствующих видов полемохоров. В результате интегральной оценки особенностей экологии, ценотической приуроченности и устойчивости в региональных растительных сообществах определены группы видов по степени натурализации. Рекомендуется осуществлять мониторинг динамики дальнейшей натурализации.

Ключевые слова: *полемохоры, адвентивные растения, натурализация, биологические инвазии, инвазионная биология, экология, Тверская область, Великая Отечественная война, Ржевская битва.*

Введение. Полемохоры представляют очень оригинальный и недостаточно изученный объект инвазионной биологии (Решетникова и др., 2021; Tokhtar et al., 2021; Vinogradova et al., 2021). Результаты проводимых в последнее время исследований быстро расширяют спектр проблем и вопросов, связанных с полемохорными заносами (Сенников, 2012; Решетникова, 2015; Alm, 2015; Wearn, 2016; Решетникова и др., 2018, 2019, 2020, 2021; Нотов А., Нотов В., 2019; Нотов и др., 2019а, 2020а, в, г; Петухова и др., 2021). Все это позволяет рассматривать анализ разных аспектов биологии и экологии растений-полемохоров в качестве перспективного направления комплексного изучения фитоинвазий (Tokhtar et al., 2021; Vinogradova et al., 2021). Его ключевая задача – разработка подходов к выяснению динамики натурализации. Для ее решения применительно к полемохорам нужны специальные исследования на крупных модельных территориях.

* Работа А.А. Нотова осуществлялась при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-04-01206).

В этом отношении особенно интересна Тверская (бывшая Калининская) область. К ее территории были приурочены основные районы Ржевско-Вяземского плацдарма, который стал ключевым стратегическим объектом в период реализации наступательных операций Ржевской битвы (1942–1943 гг.) (Сандалов, 1960; История..., 1976; Герасимова, 2007, 2016; Мягков, 2013; Калашников, 2018). Продолжительная оккупация, концентрация колоссальных сил немецкой армии, масштабные транспортировки, строительство новых дорог, активные боевые действия способствовали массовому заносу семян чужеродных растений. Некоторые полемохоры сохранились до настоящего времени и играют существенную фитоценотическую роль в сообществах (Нотов и др., 2019а, б; 2020а–в, 2021б, в; Решетникова и др., 2021). Актуальна разработка подхода к оценке инвазионного потенциала этих видов, а также выяснение возможностей дальнейшего распространения.

Цель работы – анализ степени натурализации некоторых полемохоров в районах Тверской области, на территории которых были стратегические объекты Ржевско-Вяземского плацдарма.

Методика. Полевые исследования проведены в 2018–2021 гг. в Зубцовском, Оленинском и Ржевском районах Тверской области. Во время войны самостоятельными административными единицами были Молодотудский и Погорельский районы, но позднее их включили в состав Оленинского и Зубцовского. На значительной части модельной территории оккупация продолжалась около 17 месяцев – с октября 1941 по март 1943 гг. (Тверские..., 2001), в 1942–1943 гг. реализованы масштабные наступательные операции (Сандалов, 1960; История ..., 1976; Герасимова, 2007, 2016; Мягков, 2013). Они были направлены на ликвидацию Ржевско-Вяземского плацдарма, в пределах которого концентрировались главные силы вермахта, активно использовались имеющиеся железнодорожные и автодорожные магистрали, строились дополнительные пути, велись затяжные и кровопролитные бои.

Большая часть территории подверглась сильным разрушениям. Они существенно трансформировали ландшафты. Многие населенные пункты были уничтожены и после войны не восстанавливались. Зброшенные и заросшие в настоящее время лесом участки остались в Оленинском, Ржевском и Зубцовском районах (Нотов и др., 2019б, 2020б, в). Около отстроенных заново деревень и поселков ландшафты военного времени преобразованы в ходе их сельскохозяйственного освоения. В целом на модельной территории преобладают вторичные мелколиственные леса, много сырых сероольшаников, низинных болот, зарастающих залежей и пустошей. Устойчивость полемохоров в подобных биотопах часто бывает низкой (Щербаков, Решетникова, 2017; Решетникова и др., 2021).

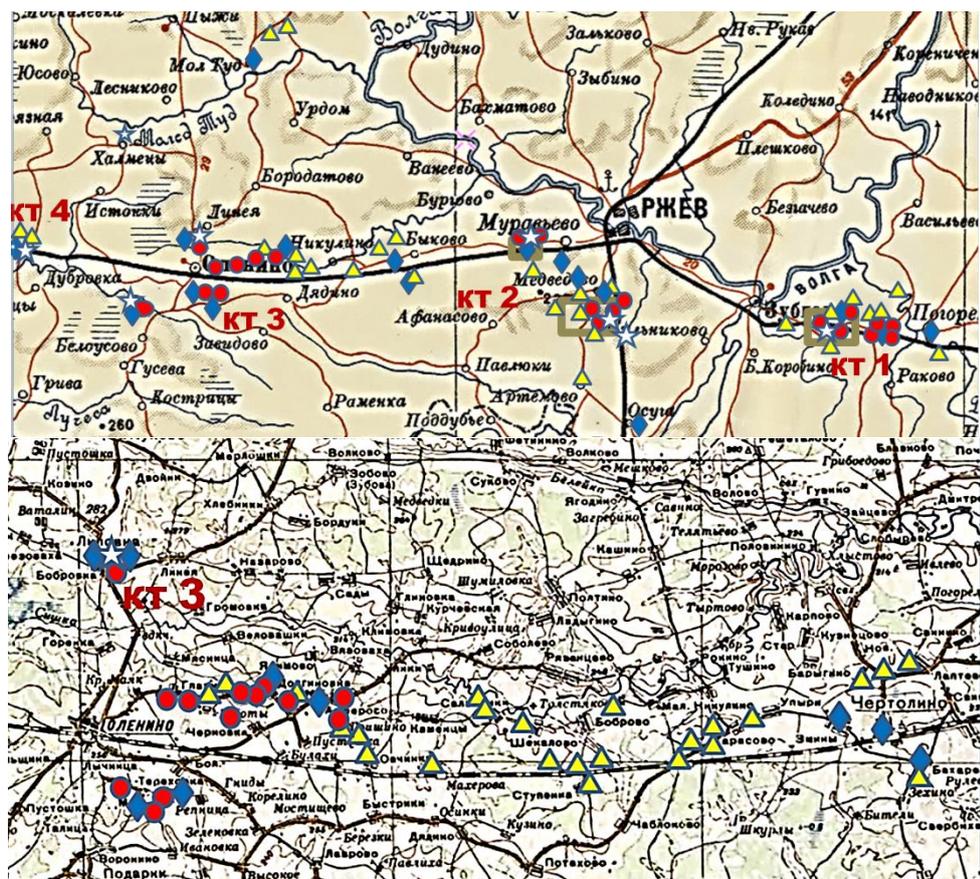


Рис. 1. Местонахождения некоторых полемохоров в районах боевых действий Ржевской битвы (1942–1943 гг.):

КТ – ключевая территория; КТ 4 – Мостовая; КТ 3 – Оленино – Чертолино; КТ 2 – Рождествено – Мончалово; КТ 1 – пл. 208 км – Ревякино; ромб – *Heracleum sphondylium*; круг – *Pimpinella major*; звезда – *Primula elatior*; треугольник – *Ptarmica vulgaris*; контур – значительное разнообразие видов полемохоров

Особое внимание при сборе материалов о распространении и натурализации полемохоров мы уделяли наиболее перспективным для их сохранения участкам, которые были связаны со стратегически значимыми объектами. Большая часть таких участков приурочена к основным транспортным магистралям военного времени – Московско-Виндавской и Ржево-Вяземской железным дорогам, Зубцовскому и Бельско-Ржевскому трактам (рис. 1). Через них осуществлялась связь с большинством населенных пунктов и военных объектов (Карта..., 1935–1940; Rußland..., 1942; Osteuropa..., 1943a, b; СНМ..., 2011a, б; Нотов и др., 2019б). В 1942 г. войсками вермахта была построена ветка железной дороги Рождествено – Медведево – Мончалово. Она связала Ржево-Вяземскую магистраль со станцией Мончалово (рис. 1, КТ 2), рядом с которой располагались крупные комплексы военных складов (Osteuropa..., 1943b; Герасимова, 2016; Калашников, 2018).

Общая площадь модельной территории около 6,5 тысяч км². На ней выявлены и изучены участки с достаточной для встречаемости полемохоров степенью сохранности прежних ландшафтов и объектов военного времени. Местонахождения полемохоров приурочены к 72 населенным пунктам, в которых продолжительное время проживали оккупанты (в их числе утраченные и нежилые в настоящее время деревни), к многочисленным участкам у железных, грунтовых дорог, подъездных путей к окопам и военным складам (табл. 1, рис. 1). Полемохоры обнаружены в деревнях и поселках с сохранившимися старыми домами и хозяйственными постройками, довоенными каменными зданиями, которые активно использовались немцами в качестве казарм, госпиталей, конюшен, складских помещений (Нотов и др., 2019а, б, 2021а). Значительная часть этих населенных пунктов примыкает к двум участкам Московско-Виндавской железной дороги: Оленино – Чертолино (КТ 1) и Зубцов – Погорелое Городище (КТ 1).

Выделено четыре ключевых территории (КТ) со значительным числом находок полемохоров (рис. 1, табл. 1). Две из них связаны с крупными перевалочными пунктами около магистральных железных дорог. На КТ 1 такой пункт располагался в месте пересечения старого Зубцовского тракта и Московско-Виндавской железной дороги рядом с платформой 208 км, на КТ 2 – у платформы Рождествено, около которой начиналась построенная немцами ветка железной дороги к станции Мончалово (Нотов и др., 2019б, 2020а–г, 2021в). КТ 2 включает также крупные комплексы военных складов около станции Мончалово (Нотов и др., 2021а). Они вместе с железнодорожной веткой и перевалочным пунктом около Рождествено образуют самый значительный по площади район массового заноса семян полемохоров. После войны дорога была демонтирована (Топографические..., 1989; Нотов и др., 2019б), а фрагменты ее насыпи заросли вторичными лесными сообществами и кустарниками (Нотов и др., 2019б, 2020б).

Интересными в отношении видового разнообразия полемохоров являются еще два участка, расположенных в Оленинском районе. Один приурочен к станции Мостовая (КТ 4), другой – к деревне Бобровка (КТ 3). На них отмечены редкие виды полемохоров. Около Мостовой на участке между Московско-Виндавской железной дорогой и грунтовой дорогой к деревням Артеменки – Рогово в период оккупации был важный перевалочный пункт (Нотов и др., 2021а, б). В Бобровке сохранился усадебный парк середины XIX в., через который проходила дорога к районному центру Молодой Туд (Нотов А., Нотов В., 2020б). Рядом с ней располагались заселенные немцами дома и здание школы, в котором размещался немецкий госпиталь. По всей деревне сейчас встречается *Primula elatior*, а вдоль дороги вместе с другими полемохорами растет *Carex brizoides* (рис. 2).

Более детальные исследования проведены на территориях, приуроченных к стратегически значимым магистралям и объектам военного времени. Особое внимание уделено широко используемым во время оккупации участкам Московско-Виндавской и Ржево-Вяземской железных дорог, утраченным или потерявшим свое значение после строительства федеральной трассы М-9 «Балтия» фрагментам Зубцовского и Бельско-Ржевского трактов, которые были основными автомобильными дорогами довоенного периода (СНМ..., 2011а, б). Специальные стационарные исследования проведены на КТ 1 и КТ 2 около пл. 208 км, а также в районе железнодорожной ветки Папино – Медведево – Мончалово и на территории комплекса военных складов около станции Мончалово (Нотов и др., 2019а, б, 2020а–г, 2021а–в).

При выяснении характера связи со стратегическими объектами, транспортными путями и населенными пунктами использованы карты периода Великой Отечественной войны, довоенного и послевоенного времени (Топографическая..., 1853; Карта..., 1935–1940; Rußland..., 1942; Osteuropa..., 1943а, б; Топографические..., 1989; Нотов и др., 2019б). Изучена литература и документальные материалы по боевым действиям и событиям Ржевской битвы (Сандалов, 1960; История..., 1976; Тверские..., 2001; Герасимова, 2007, 2016; Мягков, 2013; Калашников, 2018 и др.).

На модельной территории закартированы все местонахождения полемохоров (954 пункта мониторинга) и все ценопопуляционные локусы каждого модельного вида (всего более 1500), что позволило уточнить пространственную структуру сообществ с полемохорами. Географические координаты определяли навигатором Garmin GPSmap 60CSx. Средствами программы GPS TrackMaker все полевые материалы конвертированы и преобразованы в формат Microsoft Excel. Электронная таблица содержит информацию обо всех пунктах мониторинга и пространственном распределении полемохоров. Для представления и анализа данных задействованы стандартные методы геоинформационных исследований в среде программ ESRI ArcGIS Desktop 10.6 и облачной ГИС-платформы ArcGIS Online. В результате создана серия электронных карт местонахождений полемохоров, картографированных способом значков (Нотов и др., 2019б, 2020б, в).

В каждом местообитании мы описывали особенности экотопа, почвенного и растительного покрова, оценивали численность и обилие полемохоров. Выяснена возможность семенного и вегетативного возобновления, оценен уровень жизнестойкости особей. Были изучены особенности экологии и биологии *Colchicum autumnale*, *Cruciata laevipes*, *Heracleum sphondylium*, *Meum athamanticum*, *Phyteuma nigrum*, *Pimpinella major*, *Primula elatior*, *Ptarmica vulgaris* (Нотов и др., 2019а, б, 2020а–г; 2021б, в; Петухова и др., 2021).

Таблица 1
Особенности распространения некоторых полемохоров
в районах боевых действий Ржевской битвы (1942–1943 гг.)

| № | Вид | Местонахождения | Военные объекты | Сообщества |
|----|--|--|---------------------------------------|--|
| 1 | <i>Carex brizoides</i> L. 7, 12, 16, 17* | КТ 1, 3; З: Ревякино ; О: Бобровка | Д, НП ПП | Ле, Ле–Па |
| 2 | <i>Carex disticha</i> Huds. 0, 3, 6, 12, 15–18 | КТ 1, 2; З: 208 км; Р: Папино, Мончалово | С, ПП | Лу, Лу–Ру, Лу–Нб |
| 3 | <i>Carex flacca</i> Schreb. 0, 2, 4, 5, 16–18 | КТ 2; Р: Мончалово, Папино, Рождествено | ЖДВ, С | Ле, Лу |
| 4 | <i>Carex hartmanii</i> Cajand. 3, 5, 16, 18 | КТ 2; Р: Папино | ЖДВ | Лу |
| 5 | <i>Carex tomentosa</i> L. 0, 3, 4, 7, 9, 12, 16, 18 | КТ 2; Р: Папино, Рождествено | ЖДВ, ПП | Лу, Нб, Ру |
| 6 | <i>Chaerophyllum aureum</i> L. 0, 2, 12, 13, 15–17 | КТ 1; З: 208 км | ПП | Лу–Ру |
| 7 | <i>Colchicum autumnale</i> L. 0, 1, 5, 9, 10, 12, 13–17 | КТ 1, 2; З: 208 км, Ревякино; Р: Мончалово, Папино, Рождествено | ПП, С | Лу, Нб Оп, Ру |
| 8 | <i>Cruciata glabra</i> (L.) Ehrend. 16, 17 | КТ 2; Р: Мончалово; | Д, С | Лу–Ру |
| 9 | <i>Cruciata laevipes</i> Opiz 0, 5, 7, 10, 12, 16, 17 | КТ 2; Р: Папино, Рождествено, Шипулино | МЖД, НП, ПП | Ки, Ле, Лу, Нб, Оп, Ру |
| 10 | <i>Festuca heterophylla</i> Lam. 0, 7, 9, 12, 13, 15–17 | КТ 1, 2; З: 208 км, Ревякино; Р: Мончалово, Рождествено | ПП, С | Ле, Лу–Оп |
| 11 | <i>Festuca nigrescens</i> Lam. 0, 12, 13, 18 | КТ 4; О: Артеменки | ПП | Лу |
| 12 | <i>Heracleum sphondylium</i> L. 0, 1, 2, 5, 6, 7, 9–11, 13–18 | КТ 1, 2, 3, 4; З: 208 км, Аполево, Бартенево, Князьи Горы, Погорелое Городище, Ревякино, Ровное; О: Артеменки, Бобровка , Глазки, Долгиновка, Дубровка, Карелино, Козино, Молодой Туд, Татево, Тереховка; Р: Бахареве, Дубакино, Змины, Медведево, Мончалово–Петуново, Осуга, Папино, Рождествено, Чертолино | ЖДВ, НП, ПП, С | Ки, Ле, Лу, Оп, Па, Ру |
| 13 | <i>Meum athamanticum</i> Jacq. 0, 6, 7, 10–12, 15–18 | КТ 1, 4; З: 208 км; О: Артеменки ; | ПП | Лу, Оп |
| 14 | <i>Muscari botryoides</i> (L.) Mill. 0, 7, 12, 15–17 | КТ 1; З: 208 км | ПП | Лу–Оп |
| 15 | <i>Phyteuma nigrum</i> F.W.Schmidt 0, 2, 6, 7, 10, 12–14, 16–18 | КТ 1; З: 208 км | ПП | Ле, Лу, Оп, Ру |
| 16 | <i>Pimpinella major</i> (L.) Huds. 0, 1–10, 12–15, 17, 18 | КТ 1, 2, 3; З: 208 км, Аполево, Каргашино, Никольское, Ревякино, Ровное, Старое, Чичаково; О: Алферово, Бобровка, Глазки, Долгиновка, Ревоты, Татево, Тереховка; Р: Дубакино, Медведево, Мончалово, Папино, Рождествено | Д, ЖДВ, МЖД, НП, ПП, С | Ки, Ле, Лу, Нб, Оп, Па, Ру |

Окончание табл. 1

| № | Вид | Местонахождения | Военные объекты | Сообщества |
|----|---|---|---------------------------------|--|
| 17 | <i>Primula elatior</i> (L.) Hill 0, 1–3, 6–10, 12–16, 18 | КТ 1, 2, 3, 4; З: 208 км, Губинка, Ревякино; О: Бобровка, Гусево, Дубровка, Козино, Ильмановка, Махерово, Мирный, Мостовая, Никитино, Рогово, Татево, Холмец; Р: Мончалово, Папино, Рождествено; | Д, ЖДВ, НП, ПП, С | Ле, Лу, Нб, Оп, Па, Ру |
| 18 | <i>Ptarmica vulgaris</i> Hill. 0, 2–5, 11–13, 15–17 | КТ 1, 2, 3, 4; З: 208 км, Александровка, Аполево, Карганово, Корчмидово, Можжарино, Никольское, Носово, Почурино, Ревякино, Ровное, Старое; О: 273 км, Алферово, Артеменки, Бобровка, Глазки, Долгиновка, Каменцы, Лошаки, Махерово, Мостовая, Никулино, Овчинки, Привалье, Ревоты, Рогово, Сальники, Ступенка, Тарасово, Толстиково, Упыри, Шеколово; Р: Алешево, Бахарово, Дубакино, Дубровка, Курьяново, Лаптево, Лигостаево, Медведево, Никулино, Овсянники, Папино, Рождествено, Толстиково | Д, ЖДВ, МЖД, НП, ПП | Ки, Ле, Лу, Нб, Оп, Па, Ру |

Примечание. * – сопутствующие виды полемохов, которые отмечены вместе с данным видом; 0 – *Arrhenatherum elatius* (L.) P.Beauv. ex J.Presl et C.Presl – вид, часто доминирующий в сообществах с полемохорами (Нотов и др., 2019а, 2020а, в, 2021б, в), но во многих районах Тверской обл. его распространение и расселение не связано с военными событиями (Виноградова и др., 2011).

Жирным шрифтом выделены названия полемохов, которые могут быть в фитоценозах ценотически значимыми видами, а также ключевые территории (КТ), местонахождения, типы военных объектов и сообщества, в которых вид хотя бы один раз встречен с большим обилием на площади более 100 м².

Подчеркнуты типы военных объектов и сообществ, в которых вид хотя бы один раз отмечен в качестве доминанта или содоминанта, а также названия таких видов.

Административные районы Тверской обл.: **З** – Зубцовский, **О** – Оленинский, **Р** – Ржевский районы; *курсивом* выделены утраченные или нежилые населенные пункты. Ключевые территории: КТ 1 – пл. 208 км – Ревякино (Зубцовский р-н); КТ 2 – Рождествено – Мончалово (Ржевский р-н); КТ 3 – Оленино – Чертолино (Оленинский и Ржевский районы); КТ 4 – Мостовая (Оленинский р-н) (см. рис. 1).

Военные объекты: Д – военные дороги и подъездные пути к окопам и складам; ЖДВ – построенная немцами ветка железной дороги Папино – Мончалово; МЖД – магистральные железные дороги; НП – длительно оккупированные населенные пункты; ПП – крупные перевалочные пункты около стратегических транспортных путей; С – комплексы военных складов у ст. Мончалово.

Сообщества: Ки – кустарниковые ивняки, Ле – лесные, Лу – луговые, Нб – низинные травяные болота, Оп – опушечные, Па – парковые, Ру – рудеральные и придорожные. Для местообитаний на границе двух разных фитоценозов, приведены соединенные знаком тире символы, обозначающие типы смежных сообществ.

Модельные виды

К настоящему времени выявлено не менее 30 видов и форм, хотя бы часть местонахождений которых в Тверской области могла быть связана с полемохорным заносом (Нотов А., Нотов В., 2019; Нотов и др., 2020а, 2021а, в; Решетникова и др., 2021; MW; МНА). Однако при анализе особенностей натурализации в данной статье отобрано только 18 полемохоров (табл. 1). Это, прежде всего, виды, имеющие преимущественно средневропейские ареалы или широко распространенные в Центральной Европе, все местонахождения которых на модельной территории связаны с военными действиями. Не рассматриваются виды, распространение которых в районах боевых событий Ржевской битвы могло быть обусловлено не только полемохорными заносами, но и другими факторами (Нотов А., Нотов В., 2019, 2020б; Нотов и др., 2019а). В этой связи из анализа исключен, например, *Arrhenatherum elatius*. Хотя он в значительных объемах попадал на модельную территорию вместе с другими полемохорами и доминирует в сообществах с их участием (Нотов и др., 2019а, 2020а, в, 2021в), его активное расселение в Тверской области связано с разными путями и способами заноса (Виноградова и др., 2011). Однако учтена информация о совместной встречаемости этого вида с другими полемохорами (см. табл. 1). Различное происхождение на разных участках модельной территории могут иметь и популяции *Trisetum flavescens* (L.) Beauv., который является важным диагностическим видом в сообществах с участием полемохоров (Нотов и др., 2019а, 2020а, в–г, 2021б, в). В связи с обнаружением единичных особей *Phyteuma spicatum* L. (Нотов А., Нотов В., 2020а; Нотов и др., 2021в; МНА0450510), малочисленностью полевых наблюдений по причине уничтожения его местообитания черными копателями, этот полемохор также исключен из анализа. Не учтены недостаточно обособленные и сложно идентифицируемые виды и формы (см. Решетникова и др., 2021), например, *Veronica vindobonensis* (M.A.Fisch.) M.A.Fisch.

Подходы к анализу

Мы ориентировались на систему терминов и понятий, которая в настоящее время широко используется при изучении инвазий растений (Гельтман, 2006; Баранова и др., 2018; Панасенко, 2021 и др.). Однако последовательно применить к полемохорам традиционный подход к выделению основных групп по степени натурализации не всегда удается. Эти виды сохраняются в местах заноса уже 80 лет, что дает основание считать их колонофитами. Только немногие полемохоры проявили способность к расселению и стали распространяться в расположенных рядом сообществах (Нотов и др., 2019а, б, 2021а; Решетникова и др., 2021). Разделить такие виды на агриофиты и эпекофиты в зависимости от типа осваиваемых местообитаний бывает

сложно. С одной стороны полемохоры часто сразу попадали в луговые и лесные фитоценозы, в которых могли постепенно распространяться по мере натурализации (Щербаков, Решетникова, 2017; Решетникова и др., 2018, 2019, 2020, 2021; Нотов и др., 2020а–г, 2021б, в; Панасенко, Решетникова, 2021). С другой стороны в пределах перевалочных и оккупированных населенных пунктов луговые сообщества изначально были сильно трансформированы, а их антропогенная нарушенность нередко возрастала в послевоенный период, что не позволяет четко разделить естественные и вторичные, антропогенные местообитания. На противоречивость традиционного подхода к выделению групп по степени натурализации обращали внимание и раньше (Игнатов и др., 1990; Нотов А., Нотов В., 2009). Применительно к полемохорам ситуацию усложняет большая неоднородность группы колонофитов. Она объединяет почти все разнообразие этих чужеродных видов. В этой связи при анализе особенностей натурализации полемохоров целесообразно специальное внимание уделять подходам к выявлению специфики ценотического поведения видов, оценке широты эколого-фитоценотической амплитуды и устойчивости их в сообществах.

Нами использованы широко применяемые в последнее время представления о ценотических позициях видов (Волкова, 2011; Писаренко и др., 2011; Тищенко, Королюк, 2014; Шатохина, 2015; Леонова, Горяинова, 2018; Кучеров, Зверев, 2021; Широких и др., 2021). При оценке уровня инвазионности мы пытались выяснять степень воздействия чужеродного вида на структуру растительных сообществ и ее динамику (Панасенко, 2013, 2021).

Сложная мозаичность КТ, существенные различия модельных полемохоров по числу местонахождений, по площадям занимаемых участков, ценотическим особенностям, численности ценопопуляций пока не позволяют корректно сравнивать все виды с учетом точных количественных характеристик. В перспективе представляет интерес определение коэффициента участия (Лебедева и др., 2016), оценка фитоценотической активности (Селедец, 2000; Булохов, 2005; Семенищенков, 2005; Булохов, Садик, 2015; Шатохина, 2015). На данном этапе сделано ориентировочное сопоставление видов по их ценотическим позициям в разных сообществах и выделено три уровня интегральной фитоценотической активности (табл. 2).

Исследованные нами в разной степени обособленные участки с полемохорами существенно различаются по площади (от 0,5 до 300 га). На двух ключевых территориях (КТ 1 и 2) такие участки образуют сложные комплексы трансформированных во время военных действий ландшафтов с очень мозаичным и гетерогенным растительным покровом (Нотов и др., 2019а, б, 2020б–г, 2021а–в). На КТ 1 их общая площадь более 1000 га, а на КТ 2 – более 2000 га. Нами выявлены

основные ассоциации и типы растительности. Их геоботанические описания выполняли по традиционным методикам (Полевая..., 1964; Воронов, 1973; Ипатов, 1998). Группировка основных вариантов сообществ с полемохорами произведена с учетом структуры изученных комплексов и типов пограничных местообитаний (табл. 1). Предлагаемая схема взята за основу при оценке широты эколого-фитоценотической амплитуды полемохоров на модельной территории. Данные о фитоценотической приуроченности в Центральной Европе (Mucina, 1997; Préservons..., 2010–2022; Mucina et al., 2016; Velev, 2018) позволили оценить степень реализации во вторичном ареале ценоценотического потенциала видов (Нотов и др., 2020а, б, г, 2021в).

Специальное внимание было уделено характеру совместной встречаемости полемохоров в фитоценозах на модельной территории (табл. 1), а также сопоставлению с аналогичными данными по средневропейским сообществам. Такой подход особенно актуален для луговых фитоценозов, в которых влияние на структуру сообщества взаимоотношений между видами бывает больше по сравнению с факторами биотопа (Лебедева и др., 2012). В перспективе подобный анализ может быть полезен для активно развивающихся в настоящее время исследований инвазибельности разных сообществ (Наумова, 2001; Акатов и др., 2009, 2012; Акатов, Акатова, 2012; Виноградова, Решетникова, 2016; Баранова и др., 2018; Tokhtar et al., 2020, 2021; Гусев, Соколов, 2021).

Результаты и обсуждение. Модельные виды полемохоров существенно различаются по характеру распространения и частоте встречаемости (табл. 1). Часть видов известна лишь из единичных местонахождений, которые приурочены только к одной или двум КТ. Больше всего специфических видов на КТ 1 и КТ 2. Только в пределах КТ 1 обнаружены *Carex flacca*, *C. hartmanii*, *C. tomentosa*, *Cruciata glabra*, *C. laevipes* (табл. 1). Огромные размеры этой КТ, ее исключительное стратегическое значение, колоссальные масштабы транспортных перевозок и интенсивности использования войсками вермахта позволяют предположить возможность находок еще не отмеченных редких полемохоров при более детальном изучении комплекса военных складов около Мончалово. Специфическими для КТ 2 видами являются *Chaerophyllum aureum*, *Muscari botryoides*, *Phyteuma nigrum*. Ранее здесь встречался и *Phyteuma spicatum* (см. выше). В этом крупнейшем перевалочном пункте обнаружено также много полемохорно занесенных видов, распространенных не только в Центральной, но и в Восточной Европе (Нотов А., Нотов В., 2019, 2020а, б; Нотов и др., 2020в, г, 2021б, в). Только в пределах КТ 4 отмечена *Festuca nigrescens* (рис. 2, табл. 1). Однако нельзя исключить ее возможные находки на КТ 2.

Ценопопуляции специфических видов, как правило, занимают очень ограниченные по площади участки и характеризуются низкой численностью (табл. 2). Только *Cruciata laevipes* является важным компонентом различных сообществ КТ 2 в окрестностях платформы Рождествено (рис. 2, табл. 2) (Нотов и др., 2020б).

Отмечено три общих для КТ 1 и КТ 2 редких вида полемохоров – *Carex disticha*, *Colchicum autumnale* и *Festuca heterophylla*. Среди них более прочные позиции в сообществах имеет *Colchicum autumnale* (Нотов и др., 2020г).

Очень широко распространены в пределах большей части модельной территории *Heracleum sphondylium*, *Pimpinella major*, *Ptarmica vulgaris* (рис. 1, табл. 1) (Нотов и др., 2019а, б, 2020а). Максимальное число местонахождений выявлено для *Ptarmica vulgaris* (табл. 1). Они не только четко ограничивают контуры всех КТ, но и существенно удаляются за их пределы (рис. 1). Находки этого вида свидетельствуют о высокой целостности территорий вдоль участков Московско-Виндавской железной дороги и ее существенном влиянии на распространение полемохоров. С ключевыми участками железной дороги были тесно связаны и далеко отстоящие от нее населенные пункты. В пределах КТ 3 это деревни Алферово, Бахарево, Глазки, Долгиновка, Лаптево, Никулино, Ревоты, Тарасово, Толстиково, Упыри, Шеколово, а в районе КТ 1 – Аполево, Чичаково, Каргашино, Карганово, Ровное, Старое (рис. 1). При широком распространении *Pimpinella major* практически все ее местонахождения локализованы в пределах границ КТ и более четко приурочены к их основным стратегическим объектам (рис. 1). Находки *Heracleum sphondylium* рассеянно распределяются на значительной по площади территории и связаны, прежде всего, с населенными пунктами. В районе КТ 1, КТ 2 и КТ 3 много находок *Primula elatior* (табл. 1, рис. 1, 2).

Распределение местонахождений модельных полемохоров по основным типам военных объектов неравномерное. Максимальное таксономическое разнообразие выявлено в окрестностях важнейших перевалочных пунктов КТ 1 и КТ 2 (рис. 1, табл. 1) и у примыкающих к ним транспортных путей, что свидетельствует об исключительном стратегическом значении этих объектов в военное время.

В отличие от результатов по другим регионам Центральной России, в которых специально изучали полемохоры (Щербаков, Решетникова, 2017; Решетникова и др., 2018, 2019, 2020, 2021; Панасенко, Решетникова, 2021 и др.) в Тверской области на территории бывшего Ржевско-Вяземского плацдарма выявлено много деревень с большим числом находок полемохоров. Во многих населенных пунктах полемохоры играют ценотически значимую роль (Нотов и др., 2019а, б, 2020а, 2021а, б) (рис. 2).

Таблица 2

Эколого-ценотические особенности некоторых полемохоров в районах боевых действий Ржевской битвы (1942–1943 гг.)

| Вид | Пл тах, м ² | Ценотические позиции вида в сообществах | | | | | | | | ИФА | |
|------------------------------|------------------------|---|---------|--------|--------|---------|-------|------|-----------------------------|----------|------|
| | | Луг ст | Руд ст | Ле защ | Ле луг | Ле парк | Ле уч | Нб | С конкурент | | |
| <i>Carex brizoides</i> | В | | | 2 | | 3 | | | | | II |
| <i>Carex disticha</i> | А | 1 | 1 | | | | | 1 | | | I |
| <i>Carex flacca</i> | Б | 2 | | | 2 | | | | | 1 Ce | II |
| <i>Carex hartmanii</i> | А | 1 | | | | | | | | 1 Ce | I |
| <i>Carex tomentosa</i> | В | 2 | | | | | | 1 | | 1 Ce | II |
| <i>Chaerophyllum aureum</i> | А | 1 | 1 | | | | | | | | I |
| <i>Colchicum autumnale</i> | Г | 2 | 2 | 1 | | | | 1 | | 1 Ca, Ce | II |
| <i>Cruciata glabra</i> | А | 1 | | | | | | | | | I |
| <i>Cruciata laevipes</i> | В | 2, 3 | 2, 3 | 2 | | | 1 | 1 | | 1 Ap, Ca | II |
| <i>Festuca heterophylla</i> | Б | 1 | | 1 | 1 | | | | | | I |
| <i>Festuca nigrescens</i> | Б | 2 | | | | | | | | | I |
| <i>Heracleum sphondylium</i> | Г | 2 | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 | | | 1 Ap, Ud | II |
| <i>Meum athamanticum</i> | В | 1, 2 | | | 1 | | | | | | I–II |
| <i>Muscari botryoides</i> | Б | 1 | | | | | | | | | I |
| <i>Phyteuma nigrum</i> | Г | 2 | 1 | 1 | 1 | | | | | | II |
| <i>Pimpinella major</i> | Г | 2, 3 | 2, 3 | 2, 3 | 2 | 1, 2 | 2 | 2, 3 | 1, 2 Ap, Av, Bi, Ca, Ce, Ud | | III |
| <i>Primula elatior</i> | Г | 2 | 2, 3 | 2 | 2, 3 | 2, 3 | 2 | 1 | 1, 2 Ap, Ca, Ce, Ud | | III |
| <i>Ptarmica vulgaris</i> | Г | 1, 2, 3 | 1, 2, 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1, 2 Av, Bi, Ca, Ce | | III |

Примечание. Пл тах – максимальная площадь территории, занимаемая ценопопуляциями (ЦП) вида в одном местонахождении (в м²): А – менее 50, Б – 50–100, В – более 100–1000, Г – более 1000.

Ценотические позиции: 1 – вид удерживается при небольшой численности ЦП, 2 – успешно сохраняется при высокой численности ЦП, 3 – доминирует или выступает в качестве содоминанта (рис. 2).

Фитоценозы: Луг ст – луговые и Руд ст – рудеральные сообщества, сохраняющие стабильность в течение продолжительного времени;

Ле защ – лесные сообщества на основе защитных лесонасаждений вдоль железных дорог, Ле луг – мелколиственные леса на месте луговых сообществ, Ле парк – лесные сообщества на основе заросших старых парков, Ле уч – участки приграничных лесных массивов смежных территорий, Нб – низинные травяные болота, как правило, на границе с луговыми сообществами;

С конкурент – сообщества с доминированием высококонкурентных видов: Ap – *Aegopodium podagraria* L., Av – *Artemisia vulgaris* L., Bi – *Bromopsis inermis* Holub, Ca – *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., Ce – *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, Ud – *Urtica dioica* L.

ИФА – интегральная фитоценотическая активность: I – виды удерживаются при небольшой численности ЦП преимущественно в луговых сообществах, сохраняющих стабильность в течение продолжительного времени, в ходе сукцессий выпадают; II – сохраняются при достаточно высокой численности ЦП в незональных сообществах, устойчивы к некоторым сукцессионным изменениям; III – благодаря высокой численности ЦП становятся ценотически значимыми видами, способны быть доминантами и содоминантами в незональных сообществах, устойчивы в сообществах аборигенных высококонкурентных видов и при сукцессионных сменах, способны к расселению в смежные фитоценозы, включая фрагменты зональных сообществ.



Рис. 2. Фитоценозы со значительным участием некоторых полемохов:
Pimpinella major в дер. Ровное и около дер. Ревякино, 2019 г. (1-й ряд),
Ptarmica vulgaris в окрестностях дер. Новое и Папино, 2019 г. (2-й ряд),
Heracleum phondylium и *Carex brizoides* в дер. Бобровка, 2020 г. (3-й ряд),
Primula elatior (дер. Бобровка) и *Cruciata laevipes* (ст. Рождествено), 2021 г. (4-й ряд),
фото В.А. Нотова

Эколого-ценотические особенности видов и динамика натурализации

Значительные размеры модельной территории, колоссальные масштабы оказанного в военное время воздействия, огромные объемы заносимых семян чужеродных растений и наличие сохранившихся крупных фрагментов трансформированных в оккупационный период ландшафтов определяют ее уникальность с точки зрения выявления динамики натурализации полемохоров (Нотов А., Нотов В., 2019; Нотов и др., 2020а, г). Существенные преобразования растительного покрова за прошедшие 80 лет дают возможность выяснять степень устойчивости разных видов к сукцессионным изменениям. Регулярное выкашивание некоторых наиболее интересных луговых сообществ с участием полемохоров позволяет оценивать динамику их структуры в относительно стабильных экотопах (Нотов и др., 2020а–г, 2021б, в; Решетникова и др., 2021). Широкий спектр сообществ и мозаичность ландшафтов облегчают анализ эколого-фитоценотических амплитуд видов во вторичном ареале (Нотов и др., 2019б, 2020б–г, 2021б, в). Решетникова и др., 2021). Возможно сопоставление полученных результатов с данными по средневропейским сообществам (Mucina, 1997; Pr servons..., 2010–2022; Mucina et al., 2016; Velev, 2018).

Некоторые эколого-ценотические особенности модельных полемохоров охарактеризованы в табл. 2. На важнейших КТ большая часть видов исходно попадала в луговые и рудеральные сообщества, поэтому особое внимание мы уделили анализу луговых и рудеральных фитоценозов, которые длительное время сохраняют стабильность структуры и состава благодаря выкашиванию (Нотов и др., 2020б, в, 2021б, в). Разнообразие современного растительного покрова КТ позволило оценить устойчивость видов при различных сукцессионных сменах. Изучены разные варианты образовавшихся в послевоенное время вторичных лесных фитоценозов, низинные травяные болота на избыточно увлажненных участках лугов, наземновейниковые и иван-чаевые ассоциации на месте злаково-разнотравных (табл. 2) (Нотов и др., 2020а–г, 2021б, в). Оценена возможность сохранения полемохоров в сообществах высококонкурентных аборигенных видов, в том числе и монодоминантных (табл. 2).

Широкие эколого-фитоценотические амплитуды выявлены у наиболее обычных на модельной территории полемохоров. Среди них *Pimpinella major*, *Primula elatior*, *Ptarmica vulgaris*, *Heracleum sphondylium* (табл. 2). Они смогли полно реализовать ценотический потенциал, который проявляется в растительном покрове Центральной Европы (Нотов и др., 2019а, б, 2020а, в, г). Для этих видов отмечены также и наиболее широкие спектры сопутствующих полемохоров (см. табл. 1), многие из которых представляют диагностический компонент класса *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937 и соподчиненных синтаксонов,

прежде всего, союза *Trisetum flavescens*-*Polygonum bistorta* Br.-Bl. et Tx. ex Marschall 1947 (Mucina, 1997; Préservons..., 2010–2022; Mucina et al., 2016; Velev, 2018). Ценотически значимая роль *Pimpinella major* и *Arrhenatherum elatius* в фитоценозах модельной территории, совместная встречаемость их с другими среднеевропейскими диагностическими видами определяет сходство ассоциаций КТ с луговыми сообществами Центральной Европы (Нотов и др., 2020а, г, 2021в; Решетникова и др., 2021). Фитоценозы, сформировавшиеся в местах полемохорного заноса, при периодическом выкашивании могут быть достаточно устойчивы. В них сохраняются характерные для областей первичного ареала связи между занесенными чужеродными видами. Анализ стабильности таких связей заслуживает внимания при дальнейшем изучении динамики натурализации полемохоров.

Из видов, обнаруженных только на одной из КТ, относительно широкие эколого-фитоценотические амплитуды характерны для *Cruciata laevipes* и *Phyteuma nigrum* (табл. 2) (Нотов и др., 2020б, 2021в). Однако в большинстве отмеченных вариантов сообществ с их участием ценотические позиции более прочные у *Cruciata laevipes*. Значимую ценотическую роль *Phyteuma nigrum* играет лишь в луговых фитоценозах (Нотов и др., 2021в). Почти все редко встречающиеся полемохоры приурочены к луговым фитоценозам, сохраняющим стабильность в течение продолжительного времени (табл. 2). В них эти виды удерживаются, как правило, при небольшой численности особей.

Даже при сохранении высокой численности ценопопуляций большинство полемохоров не проявили способности к активному расселению (Нотов и др., 2020б, г, 2021б, в). Распространение за пределы пунктов первичного заноса отмечено у *Pimpinella major*, *Ptarmica vulgaris* (Нотов и др., 2019а, б, 2020а). Эти виды могут попадать в смежные фитоценозы, расположенные рядом с их местообитаниями или вдоль отходящих дорог. Как правило, это луговые, рудеральные или придорожные сообщества, реже вторичные относительно молодые мелколиственные леса. Случаи появления *Pimpinella major* в лесных фитоценозах довоенного возраста единичны. *Ptarmica vulgaris* более активно распространяется вдоль дорог и лесных троп (Нотов и др., 2019а, б). Нередко это пути к немецким блиндажам, складам, населенным пунктам, подвергавшимся продолжительной оккупации. Многочисленные находки этого вида сделаны на КТ 2 в пределах демонтированной ветки немецкой железной дороги Рождествено – Мончалово и в окрестностях Московско-Виндавской железной дороги на КТ 3 (рис. 1, табл. 1). На этих территориях местонахождения *Ptarmica vulgaris* четко маркируют дорожную и тропинопную сеть. Выявлена также тенденция к его расселению на новых тропах и дорогах (Нотов и др., 2019б). В отличие

от *Pimpinella major*, он обычно не доминирует в сообществах. Ассоциации с его значительным участием встречаются редко (рис. 2). Однако оба этих вида устойчивы в крупнотравных травостоях с доминированием высококонкурентных аборигенных растений (табл. 2) (Нотов и др., 2019а, б).

В окрестностях пунктов массового заноса может расселяться *Primula elatior*. Этот вид широко распространен в Мончалово, обычен в рудеральных фитоценозах в деревнях Оленинского района (рис. 2, табл. 1, 2). В мелколиственных лесных сообществах он отмечен на КТ 1, КТ 2, КТ 3, а у Мончалово стал в них ценотически значимым видом.

Разделение полемохоров, в разной степени способных к распространению, на агрофиты и эпекофиты вызывает определенные трудности. В ряде пунктов заноса модельные виды исходно попадали в природные ненарушенные биотопы. Осваиваемые ими новые типы местообитаний имеют разный уровень антропогенной трансформации. При анализе особенностей их натурализации мы выделили три группы, различающиеся по уровню интегральной фитоценотической активностью. Мы учитывали широту эколого-фитоценотической амплитуды видов, ценотические позиции и ценотическую значимость в разных сообществах, устойчивость к сукцессионным изменениям и воздействию высококонкурентных аборигенных видов, способность к расселению (табл. 2).

Такой подход позволил выделить группы с относительно низкой, средней и высокой интегральной фитоценотической активностью, соответствующей I, II и III баллам предложенной шкалы (табл. 2). Среди полемохоров I группы *Carex disticha*, *C. hartmanii*, *Chaerophyllum aureum*, *Cruciata glabra*, *Festuca heterophylla*, *F. nigrescens*, *Muscari botryoides*. Дальнейшее удержание в местах заноса этих видов возможно при сохранении достаточно высокой стабильности биотопа и структуры сообщества.

II группу представляют *Carex brizoides*, *C. flacca*, *C. tomentosa*, *Colchicum autumnale*, *Cruciata laevipes*, *Phyteuma nigrum*. Эти виды более устойчивы к сукцессионным сменам фитоценозов и обладают большей конкурентной способностью по сравнению с первой группой полемохоров. Однако тенденции к расселению они не проявляют.

К III группе отнесены *Pimpinella major*, *Primula elatior*, *Ptarmica vulgaris*. Наряду с высокой устойчивостью и ценотической значимостью они в разной степени способны к расселению, которое осуществляется в основном в окрестностях пунктов их массового заноса, где еще в военное время сформировались значительные по численности и площади занимаемой территории популяции (Нотов и др., 2019а, б; Решетникова и др., 2021).

Созданная нами база данных с точными географическими координатами всех местонахождений полемохоров позволяет изучать динамику натурализации видов с учетом дальнейших сукцессионных изменений растительного покрова (Нотов и др., 2019а, б, 2020б, в, г, 2021б, в и др.). Актуален поиск новых местонахождений и видов, а также продолжение комплексных исследований биологии, экологии и биоморфологии полемохоров (Петухова и др., 2021).

Заключение. Районы боевых действий Ржевской битвы (1942–1943 гг.), охватывающие наиболее стратегически значимую часть бывшего Ржевско-Вяземского плацдарма, представляют уникальную модельную территорию для исследования динамики натурализации полемохоров.

При анализе особенностей натурализации полемохоров учтены ценоотические позиции видов в разных сообществах, характер совместной встречаемости, широта их эколого-фитоценоотической амплитуды, устойчивость к сукцессионным изменениям растительного покрова. Оценка интегральной фитоценоотической активности 18 модельных видов позволила выяснить вероятность их дальнейшего сохранения и распространения. К расселению в районах массового заноса способны *Pimpinella major*, *Primula elatior*, *Ptarmica vulgaris*. Прочие виды удерживаются в отмеченных пунктах с различной степенью устойчивости.

Необходимы дальнейшие мониторинговые исследования и наблюдения. Актуально использование предложенного подхода при изучении полемохоров на других модельных территориях.

Авторы выражают глубокую благодарность А.В. Халиманчуку (Военно-исторический поисковый центр «Память 29 армии»), руководителю поискового отряда «Звезда» В.В. Стрельникову за ценные консультации и Е.А. Лубниной (ГБУЗ ГKB им. М.П. Кончаловского ДЗМ) за помощь в организации полевых исследований. Мы очень признательны профессору Л.А. Жуковой за продуктивное обсуждение результатов исследований и подходов к их анализу.

Список литературы

- Акатов В.В., Акатова Т.В. 2012. Видовой пул, видовое богатство, эффект компенсации плотностью и инвазибельность растительных сообществ // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 5. № 3. С. 2-19.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Загурная Ю.С. 2012. Относительная конкурентоспособность адвентивных видов растений в травяных сообществах Западного Кавказа // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 5. № 2. С. 2-15.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Загурная Ю.С., Шадже А.Е. 2009. Инвазибельность растительных сообществ: прогноз на основе анализа ценоотических

- параметров // Новые технологии. № 3. С. 112-119.
- Баранова О.Г., Щербаков А.В., Сенатор С.А., Панасенко Н.Н., Сагалаев В.А., Саксонов С.В. 2018. Основные термины и понятия, используемые при изучении чужеродной и синантропной флоры // Фиторазнообразии Восточной Европы. Т. 12. № 4. С. 4-22.
- Булохов А.Д. 2005. Синтаксономия и флористика: анализ фитоценотической активности вида в синтаксономическом пространстве // Юбилейный сборник статей профессоров БГУ. Брянск: РИО БГУ. С. 74-80.
- Булохов А.Д., Садик О.Н. 2015. Фитоценотическая активность *Solidago cabnadensis* L. в сообществах залежей и суходольных лугов // Вестн. Брянск. гос. ун-та. № 2. С. 383-387.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. 2011. Черная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М.: КМК. 292 с.
- Виноградова Ю.К., Решетникова Н.М. 2016. Инвазительность местообитаний, в которые внедряются чужеродные растения // Флористические исследования в Средней России 2010–2015: материалы VIII науч. совещ. по флоре Средней России. М.: Галлея-Принт. С. 25-27.
- Волкова Л.В. 2011. *Conioselinum tataricum* Hoffm. (Apiaceae) и его ценоцические позиции в черневых лесах Салаирского кряжа // Журнал Сибирского федерального университета. Сер. Биология. Т. 4. № 2. С. 107-116.
- Воронов А.Г. 1973. Геоботаника. М.: Высшая школа. 384 с.
- Гельтман Д.В. 2006. О понятии «инвазионный вид» в применении к сосудистым растениям // Бот. журн. Т. 91. № 8. С. 1222-1232.
- Герасимова С.А. 2007. Ржев 42. Позиционная бойня. М.: Яуза. 320 с.
- Герасимова С.А. 2016. «Я убит подо Ржевом»: трагедия Мончаловского «котла». М.: Яуза. 377 с.
- Гусев А.П., Соколов А.С. 2021. Оценка инвазительности лесных формаций и типов леса юго-востока Белоруссии // Среда, окружающая человека: природная, техногенная, социальная: материалы X Междунар. науч.-практ. конф. Брянск: БГУ. С. 30-34.
- Игнатов М.С., Макаров В.В., Чичёв А.В. 1990. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М.: Наука. С. 5-105.
- Ипатов В.С. 1998. Описание фитоценоза: Метод. рекомендации. СПб. 93 с.
- История второй мировой войны 1939–1945 гг. 1976. Т. 6. Коренной перелом в войне. М.: Воениздат. 520 с.
- Калашников А.С. 2018. 77-я годовщина начала первой Ржевско-Вяземской операции. Ч. 1: Первая Ржевско-Вяземская наступательная операция на берегах реки Осуга. Ч. 2: Бои за Медведево, Курьяново // Ржевград: [электрон. ресурс]. Режим доступа: <https://ok.ru/osugagrapp/topic/68643282679231>; <https://ok.ru/osugagrapp/topic/68643340285375> (дата обращения: 22.02.2022).
- Карта РККА Европы и Европейской части СССР, десятикилометровка 1935–1940: [электрон. ресурс]. URL: http://www.etomesto.ru/map-rkka_europe/ (дата обращения: 26.02.2022).
- Кучеров И.Б., Зверев А.А. 2021. Ценоцические позиции бореальных видов растений в сообществах широколиственно-лесной зоны // Turczaninowia. Т. 24. № 3. С. 89-110.

- Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. 2012. О функциональной структуре луговых и лесных сообществ // Бот. журн. Т. 97. № 4. С. 496-511.
- Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. 2016. О неоднородности растительного покрова лугов и лесов. // Бот. журн. Т. 101. № 4. С. 358-376.
- Леонова Н.Б., Горяинова И.Н. 2018. Эколого-ценотические позиции *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt и *Linnaea borealis* L. на северной периферии ареала. // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 43. С. 89-110.
- Мяжков М. 2013. Операция «Марс». Наступление под Ржевом и Сычевкой в конце 1942 года // Родина. № 2. С. 142-146.
- Наумова Л.Г. 2001. Адвентизация растительности: инвазивные виды и инвазительность сообществ // Успехи соврем. биол. Т. 121. № 6. С. 550-562.
- Нотов А.А., Нотов В.А. 2009. Основные направления изучения генезиса адвентивного компонента флор // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 14. С. 127-141.
- 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. 2020а. Новые данные о флоре Тверской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 125. Вып. 3. С. 38-41.
- Нотов А.А., Нотов В.А. 2020б. Дополнения к флоре Тверской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 125. Вып. 6. С. 40-45.
- 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., Андреева Е.А. 2019а. Полемохоры Тверской области и проблема биологических инвазий // Разнообразии растительного мира. № 3(3). С. 22-27.
- 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. 2020а. Сукцессионная динамика фитоценозов с участием полемохоров // Полевой журнал биолога. Т. 2. № 4. С. 260-271.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В., Мидоренко Д.А. 2020б. *Cruciata laevipes* в экосистемах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3(59). С. 74-85.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В., Мидоренко Д.А. 2020в. 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. 2020г. О полемохорных популяциях *Colchicum autumnale* // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(60). С. 95-105.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Петухова Л.В., Мейсурова А.Ф., Зуева Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А. 2021в. *Phyteuma nigrum* в экосистемах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2(62). С. 134-147.
- Панасенко Н.Н. 2013. Растения-«трансформеры»: признаки и особенности выделения // Вестн. УдмГУ. Сер. Биология. Науки о Земле. № 2. С. 17-22.

- Панасенко Н.Н.* 2021. Роль инвазионных растений в современных процессах преобразования растительного покрова: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Брянск. 38 с.
- Панасенко Н.Н., Решетникова Н.М.* 2021. Находки растений-полемохоров в урочище «Зеленинский лес» (Брянская область) // Бот. журн. Т. 106. № 7. С. 665-675.
- Петухова Л.В., Степанова Е.Н., Нотов А.А.* 2021. Особенности анатомического строения осевых органов *Phyteuma nigrum* // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(64). С. 123-130.
- Писаренко О.Ю., Лапшина Е.Д., Мульдьяров Е.Я.* 2011. Ценоотические позиции и экологические амплитуды мхов в растительных сообществах большого васюганского болота // Сиб. экол. журн. Т. 18. № 3. С. 379-393.
- Полевая геоботаника.* 1964. Т. 3 / Под. ред. А.А. Корчагина, Е.М. Лавренко, В.М. Понятовской. М.; Л.: Изд. АН СССР. 530 с.
- Решетникова Н.М.* 2015. Путь появления некоторых западноевропейских видов растений в Калужской области – путь следования немецкой армии в 1941–1943 гг. // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 8. № 4. С. 95-104.
- 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.
- Решетникова Н.М., Щербаков А.В., Королькова Е.О.* 2019. Центрально-европейские виды в окрестностях д. Кобелево (Смоленская область) как следы Великой Отечественной войны // Бот. журн. Т. 104. № 7. С. 1122-1134.
- 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., Щербаков А.В., Фадеева И.Ф.* 2018. Материалы к флоре «Красного бора» – уникальной охраняемой территории Смоленской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4. С. 160-190.
- Сандалов Л.М.* 1960. Погорело-Городищенская операция. М.: Воениздат. 150 с.
- Селедец В.П.* 2000. Антропогенная динамика растительного покрова Российского Дальнего Востока. Владивосток: ТИГ ДВО РАН. 148 с.
- Семеновичев Ю.А.* 2005. Фитоценоотическая активность травянистых растений широколиственных лесов Судость-Деснянского междуречья // Современные наукоемкие технологии. № 10. С. 103-104.
- 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, 4–7 дек. 2012 г.). Ижевск: Ижевск. ин-т компьютерных исследований. С. 182-185.
- СНМ Зубцовского уезда 2011а // Архивные карты: [электрон. ресурс]. Режим доступа: <http://boxpis.ru/svg/?p=1671> (дата обращения: 26.02.2022).
- СНМ Ржевского уезда 2011б // Архивные карты: [электрон. ресурс]. Режим доступа: <http://boxpis.ru/svg/?p=1681> (дата обращения: 26.02.2022).
- Тверские архивы в годы Великой Отечественной войны 1941–1945: К 60-летию освобождения г. Калинина.* 2001. Тверь: Арх. отд. адм. Твер. обл. 2001. 56 с.
- Тищенко М.П., Корольков А.Ю.* 2014. Эколого-ценоотические позиции молинии

- голубой (*Molinia caerulea* (L.) Moench., Poaceae) на восточной границе ареала // Экология. № 4. С. 313-316.
- Топографическая* межевая карта Тверской губернии Ржевского уезда 1853. М.: Изд. Рус. Геогр. о-ва. 12 л.
- Топографические* карты СССР 1989. Лист О-36-141 Ржев // Топографические карты СССР 1:100000: Ленинградская, Новгородская, Вологодская и Тверская области. 1975–1990. Квадрат О-36.
- Шатохина А.В.* 2015. Эколого-ценотические позиции видов растений техногенных ландшафтов (Ерковецкий угольный разрез, Амурская область) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. № 14. С. 461-465.
- Широких П.С., Мартыненко В.Б., Башиева Э.З., Федоров Н.И., Мулдашев А.А., Наумова Л.Г.* 2021. Разнообразие широколиственных и сосново-широколиственных лесов на восточной границе их распространения // Растительность России. № 42. С. 63-117.
- Щербаков А.В., Решетникова Н.М.* 2017. Где искать растения-полемохоры в Смоленской области? // Изучение адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: итоги, проблемы, перспективы: материалы V междунар. науч. конф. (Ижевск, 6–8 сентября 2017 г.). Ижевск: Ижевский ин-т компьютерных исследований. С. 134-137.
- Alm T.* 2015. Plant species introduced by foreigners according to folk tradition in Norway and some other European countries: Xenophobic tales or not? // J. Ethnobiol. Ethnomed. V. 11. Art. 72.
- Mucina L.* 1997. Conspectus of classes of the European vegetation // Folia Geobotanica et Phytotaxonomica. V. 32. № 2. P. 117-172.
- Mucina L., Buelmann H., Dierssen K., Theurillat J.P., Raus T., Carni A., Sumberova K., Willner W., Dengler J., Garcia R.G., Chytry M., Hajek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniels F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovic M., Schaminee J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichy L.* 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Applied Vegetation Science. V. 19. Supp. 1. P. 3-264.
- Rußland 1: 25000: Truppenaufgabe.* 1942. Grundmaterial: Russische Karte 1:50000. Stand 1938. Berichtigt 1941. Maßstab 1: 25000. Bearbeitung: Verm. u. Kart. Arb. (mot) 618 u. K.K.St. 427. Durch Armeekartenstelle 600. Kartenblatt 0-36-141-D-a Rshew.
- Osteuropa 1: 300000: Deutsche Heereskarte.* 1943a. Blatt Nr. Y 57 Kalinin. Grundkartenwerk: Russische Karte 1: 10000. Weitere Grundlagen: Rußland 1: 25000. Herausgegeben vom OKH GenStdH. Chef des Kriegskarten und Vermessungswesens 1941. Überarbeitet IV. 1943. [Electronic resource]. URL:http://maps.mapywig.org/m/German_maps/series/300K_UvM/Y57_Kalinin_VI.1943.jpg. (дата обращения: 26.02.2022).
- Osteuropa 1: 300000: Deutsche Heereskarte.* 1943b. Blatt Nr. X 57 Rshew. Grundkartenwerk: Russische Karte 1: 10000. Weitere Grundlagen: Rußland 1: 25000. Herausgegeben vom OKH GenStdH. Chef des Kriegskarten und Vermessungswesens 1941. Überarbeitet VI. 1943. [Electronic resource]. URL: http://maps.mapywig.org/m/German_maps/series/300K_UvM/X57_Rshew_VI.1943.jpg. (дата обращения: 26.02.2022).
- Préservons la Nature* 2010–2022. Site Internet non-commercial: [electronic resource].

URL: <https://www.preservons-la-nature.fr/flore/famille/index.html>. (дата обращения: 26.02.2022).

- 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. № 4. P. 45-56.
- Tokhtar V.K., Vinogradova Yu.K., Zelenkova V.N., Kurskoy A.Yu.* 2020. Can invasive plant species «differentiate» colonized ecotopes? // *EurAsian J. BioSciences*. V. 14. P. 2285-2292.
- Velev N.* 2018. *Arrhenatheretalia elatioris* uncritical checklist of Europe // *Phytologia Balcanica*. V. 24. № 1. P. 99-147.
- 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. № 7. Art. 1477.
- Wearn J.A.* 2016. Seeds of change – polemobotany in the study of war and culture // *J. War Cult. Stud.* V. 9. № 3. P. 271-284.

NATURALIZATION FEATURES OF SOME POLEMOCHORES IN THE TVER REGION

**A.A. Notov¹, V.A. Notov^{2,1}, L.V. Zueva¹, L.V. Petukhova¹,
S.A. Ivanova¹, E.A. Andreeva¹**

¹Tver State University, Tver

²Secondary School № 3, Redkino Settlement, Tver Region

Peculiarities of naturalization of 18 species of polemochore plants in the Tver region have been clarified. The distribution of these species in the main areas of the former Rzhev-Vyazemsky bridgehead, which was a key strategic object of the Great Patriotic War, is analyzed. The specificity of biotopes is characterized taking into account the occurrence of concomitant species of polemochors. As a result of an integrated assessment of the peculiarities of ecology, coenotic features and sustainability in regional plant communities, groups of species according to the degree of naturalization have been identified. It is recommended to monitor the dynamics of further naturalization.

Keywords: *polemochores, alien plants, naturalization, biological invasions, invasive biology, ecology, Tver region, Great Patriotic War, Battles of Rzhev.*

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.

НОТОВ Валерий Александрович – кандидат биологических наук, учитель биологии МБОУ СОШ № 3 пос. Редкино, доцент кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 171260, Тверская обл., Конаковский р-н, пгт. Редкино, Диева, д. 33а, e-mail: vnotov123@mail.ru.

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

ПЕТУХОВА Людмила Владимировна – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33; e-mail: petuchova.lv@mail.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.

АНДРЕЕВА Елена Александровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33; e-mail: el-an72@yandex.ru.

Нотов А.А. Особенности натурализации некоторых полемохоров в Тверской области / А.А. Нотов, В.А. Нотов, Л.В. Зуева, Л.В. Петухова, С.А. Иванова, Е.А. Андреева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 1(65). С. 141-163.

УДК 581.91; 502.75; 58.009
DOI: 10.26456/vtbio244

ДАННЫЕ О ДИНАМИКЕ ФЛОРЫ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «СМОЛЕНСКОЕ ПООЗЕРЬЕ»*

А.В. Титовец¹, Н.М. Решетникова²

¹Институт лесоведения РАН, п/о Успенское, Московская область

²Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

В статье приводятся новые данные о численности редких, а также расселяющихся аборигенных и адвентивных видов растений во флоре национального парка «Смоленское Поозерье», полученные после издания аннотированного списка (Решетникова, 2002).

Ключевые слова: флора Смоленской области, динамика флоры, Смоленское Поозерье, охрана растений, Красная книга Смоленской области, адвентивная флора, чужеродная флора, региональная флора.

Национальный парк «Смоленское Поозерье», организованный в 1992 г., расположен на западе Среднерусской возвышенности, в Смоленской области на территории двух районов: Демидовского и Духовщинского, и принадлежит к подзоне хвойно-широколиственных лесов. Площадь парка составляет 146237 га.

Со времени издания списка сосудистых растений «Смоленского Поозерья» (Решетникова, 2002) прошло уже почти 20 лет. Продолжающиеся исследования флоры и растительности парка дополнили сведения о численности ряда аборигенных видов и о расселении ранее выявленных чужеродных видов (Титовец, 2012, 2019; Судник и др., 2014; Анализ..., 2015; Виляева, 2015, 2016; Тихонова и др., 2019; Телеганова, Семенищенков, 2020). В публикации мы обобщаем данные, преимущественно оригинальные, полученные в ходе флористических и геоботанических исследований в парке в 2006–2021 гг.

* Работа была выполнена в ходе плановых работ по мониторингу растительности национального парка «Смоленское Поозерье» в 2006-2013, 2019, 2020 гг. и государственного задания ГБС РАН «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения» № 122011400178-7; в рамках проекта по изучению растений-полюмохоров при поддержке РФФИ 1804-01206-а в 2017 г., в ходе экспедиций ЦЭПЛ РАН в 2019 и 2020 гг. (проект РФФИ №18-54-00029 и 17-05-01129) и в рамках проекта РНФ № 21-74-20171 в 2021 г.

Названия и сведения о распространённости видов приведены в соответствии с данными из «Флоры Средней полосы европейской части России» (Маевский, 2014). Порядок семейств в списке соответствует системе Энглера с дополнениями Далла-Торре (так расположены виды в основных гербариях и в аннотированном списке парка (Решетникова, 2002); внутри семейств рода и виды – по алфавиту).

Мы цитируем этикетку, наблюдение или указание из литературы, поэтому форма указаний иногда отличается. Наблюдения в основном приведены в формате этикетки.

Сокращения. Места хранения гербария обозначены общепринятыми акронимами: MW – гербарий биофака МГУ; МНА – гербарий ГБС РАН; MSK – гербарий института экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси. Фамилии коллекторов (в случае, если они упомянуты более 3 раз): **А.Т.** – А. Титовец, **Д.Д.** – Д. Дубовик, **Е.Т.** – Е. Тихонова, **И.Ф.** – И. Фадеева, **Н.Р.** – Н. Решетникова; стороны света: С – север, Ю – юг, З – запад, В – восток.

Аборигенные виды. Приводятся находки редких аборигенных видов, которые на территории парка были зарегистрированы менее чем в 5 точках (и для них в списке приведены точные местонахождения), а также редких на территории Средней России видов (Маевский, 2014). Отмечаются также факты сокращения или утраты известных популяций в случае, если были предприняты специальные поиски вида в известном местонахождении и вид не обнаружен.

Охраняемые в Смоленской области растения (Перечень..., 2012) обозначены буквами «**КК**» перед названием.

КК *Botrychium lunaria* (L.) Sw. – Гроздовник полулунный: был известен из 3 точек. В 2010 г. обнаружено новое местонахождение на окраине д. Петраково. В 2010-2014 гг. его численность здесь колебалась от 3 до 1 экземпляров (Виляева, 2016); в 1 км на Ю от д. Петраково на сыроватом лугу, 2 генеративных экземпляра, Е.Т., 28.VI 2021 (наблюдение). В то же время ранее известная многочисленная популяция на склоне холма у старого кладбища между дд. Бахово и Агеевщина, вероятно, утрачена: открытые участки заросли высоким кустарником и травостоем. В том же местонахождении рос более малочисленный *B. matricarifolium* A. Br. ex Koch – и также не встречен, несмотря на специальные поиски в 2017 г.

КК *Botrychium multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr. – Гроздовник многораздельный: популяция между дд. Бахово и Агеевщина, вероятно, утрачена. Были обнаружены две новых точки произрастания вида: на моренной гряде в зеленомошном сосняке в окрестностях оз.

Окнище (Телеганова, Семенищенков, 2020); в 6,5 км на З от д. Земцово, на вейниковом лугу в урочище Городок, 2 генеративных экземпляра, 02.VII 2019, А.Т. (наблюдение; Титовец, 2019).

КК *Ophioglossum vulgatum* L. – Ужовник обыкновенный: на В от д. Гласково (окрестности бывшей д. Шевелево), на лугу у р. Сермятки, 4.VIII 2017, Н.Р. (наблюдение). Рос на площади несколько десятков метров, обильно.

КК *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb. – Цинна широколистная: редкий вид в Средней России, но в национальном парке спорадически распространённый по сырым участкам широколиственных лесов (в 2000-х годах была отмечена на 13 маршрутах, преимущественно в центральной части парка). Новые точки: к юго-востоку от д. Петраково, 29.VII 2017, Н.Р.; на В от оз. Дго, 30.VII 2017, Н.Р.; в 4 км на В от д. Гласково (около 2 км к В от бывшей д. Шевелево), в долине р. Сермятки, Н.Р., 4.VIII 2017; южный берег оз. Сапшо, к З от р. Сапшанка, в старом ельнике, 6.VIII 2017, Н.Р. (наблюдения).

Glyceria striata (Lam.) Hitchc. – Манник полосатый: в 1,9 км на С-В от д. Устиново, в сыром сероольшанике на краю ямы от выворотня, 26.VII 2010, А.Т. (MW; Титовец, 2012); полосой вдоль северного берега оз. Вервижское, 2019, Ю.А. Семенищенков (наблюдение; Телеганова, Семенищенков, 2020). Происхождение этого вида в Смоленской области неочевидно: он распространён в Северной Америке, в Европе был найден только как заносное во Франции, Швейцарии, Швеции, найден в Киевской области как одичавшее растение из культуры (Цвелев, 1976). Ранее был известен на территории только у оз. Рытое, где наблюдался в большом числе и производил впечатление аборигенного (Майоров, Решетникова, 2001). Как он попал в парк, не ясно, но новые местонахождения свидетельствуют о его расселении.

Festuca trachyphylla (Hack.) Krajina – Овсяница шершаволистная: была известна из двух точек в парке. Собрана в 0,6 км на С-З от ур. Климьяты, 25.VI 2021, А.Т. (МНА).

Carex atherodes Spreng. – Осока прямоколосая: ранее известна из 4 местонахождений. Отмечена: в 2,5 км на С от д. Петровское, в сыром сероольшанике, приуроченному к понижению, 02.VII 2010, А.Т.; в 0,7 км на С от ур. Курилы, в заболоченном черноольшанике, 08.VII 2011, А.Т.; в 0,9 км на Ю от ур. Курилы, в заболоченном черноольшово-еловом лесу, 3.VII 2012, А.Т.; в 3,3 км на С от ур. Городок, в сыром понижении среди смешанного елового леса с осиной и липой, 02.VII 2019, А.Т. (наблюдения); в 1,3 км на С от д. Шугайлово, в заболоченной пойме р. Вилейки, крупная популяция, 02.07.2020, А.Т. (MW, МНА). Не ясно, связаны ли новые находки с расселением вида, так как растение малозаметное, однако в Калужской

обл. в последнее время тоже регистрируется чаще (наблюдения авторов и М.И. Попченко).

Carex dioica L. – Осока двудомная: в 2 км на С-В от д. Побоище, на окраине болота, 2.VIII 2017, Н.Р. (наблюдение). Редкий вид, до этого отмеченный на берегу оз. Вервижское и оз. Мутное (Решетникова, 2002).

Carex montana L. – Осока горная: была известна в 3 местонахождениях. Найдена в 2,5 км на Ю от д. Бакланово, у южного берега оз. Баклановское, вблизи базы отдыха, на опушке сосняка мшисто-орлякового по склону, 29.VII 2015, Д.Д. (MSK; Судник и др., 2014). Этот вид в Средней России в последние десятилетия стал встречаться чаще и численность его в известных местонахождениях выросла.

КК *Carex paniculata* L. – Осока метельчатая: редкий вид, ранее отмеченный у двух озер – Мохань и Глубокое. Найдена в 0,9 км на Ю от д. Шугайлово, осоковое болото, вблизи русла р. Вилейки, 30.VI 2020, А.Т. (MW).

КК *Trichophorum alpinum* (L.) Pers. – Пухонос альпийский: в 1,2 км на Ю от д. Шугайлово, на травяном минеротрофном болоте, 8.VII 2019, А.Т. (МНА). Здесь он обилен и занимает с неравномерной частотой площадь не менее 200×200 м. Редкий вид, ранее отмеченный у оз. Мутное (Алексеев, Новожилова 2004), где, по наблюдениям 2017 г., численность популяции сократилось и нами, несмотря на специальные поиски, не встречен. Впрочем, вид малозаметный и некоторые экземпляры могли сохраниться. В Средней России прогрессирует.

КК *Iris sibirica* L. – Касатик сибирский: отмечен на Ю-З берегу оз. Сапшо, на опушке сосняка, выходящего к берегу озера (Виляева, 2016). Редкий вид, ранее отмеченный в 4 точках (Решетникова, 2002).

КК *Corallorhiza trifida* Chatel. – Ладьян трёхнадрезанный: был отмечен в 4 местонахождениях. Найден в 2,1 км на Ю-З от д. Петраково, в 150 м от р. Сапшанка в смешанном лесу, 10 генеративных экземпляров, 2.VII 2020, Е.Т. (наблюдение); в 3,7 км на С от д. Таковное, на сплавинном берегу оз. Глисное, на границе молодого черноольшаника, несколько генеративных особей, 5.VII 2021, А.Т. (наблюдение).

КК *Dactylorhiza baltica* (Klinge) N. I. Orlova – Пальчатокоренник балтийский: в списке сосудистых растений (Решетникова, 2002) указано, что распространение этого вида, занесенного в Красную книгу РФ, недостаточно выявлено, регистрировался изредка. По итогам исследований можно заключить, что это нередко встречающийся вид, новые популяции которого регулярно фиксируются в отчетах и статьях по флористической и

геоботанической тематике (Титовец, 2010; Виляева, 2016; Тихонова и др., 2019). За прошедшее время было выявлено не менее 15 ранее неизвестных местонахождений. Н.А. Виляева в своей работе, посвящённой редким растениям парка, отмечает, что популяции *D. baltica* на территории многочисленны и удовлетворительно поддерживают свою численность (Виляева, 2016). *D. baltica* в парке встречается на свежих лугах и их окраинах, примыкающих к заболоченным участкам, вдоль дорог по сыроватым местам, на травяных болотах, иногда в массе.

КК *Epipactis helleborine* (L.) Crantz – Дремлик широколистный: на территории вид ранее отмечался в 5 точках (Решетникова, 2002). В настоящее время известно еще несколько местонахождений: в 1,9 км на С-В от д. Побоище, на краю леса рядом с болотом, около 10 экземпляров, 2.VIII 2017, Н.Р.; южный берег оз. Дго, по дороге к р. Сапшанка, 6.VIII 2017, Н.Р.; в 1,3 км на Ю-В от д. Шугайлово, в елово-берёзовом лесу на склоне к заболоченному понижению, несколько экземпляров с очень широкими листьями, 8.VII 2019, А.Т.; в 0,6 км на Ю-В от юго-восточной оконечности оз. Баклановское, у подножья оза, на краю дороги в сухом сосняке, около 27 экземпляров, 17 из которых генеративные, 5.VII 2020, А.Т. (наблюдения; Титовец, 2019). По сведениям Н.А. Виляевой, численность особей в одной из ранее известных популяций на берегу оз. Мутного сокращается в связи с засушливыми летними сезонами. Предположительно, растения могли перейти ко вторичному покою (Виляева, 2015). В 2017 г. у оз. Мутное наблюдалось несколько десятков особей. В Средней России численность этого вида в последние десятилетия растёт. Это одно из немногих орхидных, выдерживающее антропогенную нагрузку и встречающееся в городах.

КК *E. palustris* L. – Дремлик болотный: ранее для парка было отмечено четыре малочисленных популяции (Решетникова, 2002). Обнаруженная в 2006 г. популяция *E. palustris* на травяном болоте в 1 км на Ю-В от д. Шугайлово к 2019 и 2020 гг. существенно увеличила свои размеры и теперь её площадь составляет не менее 200×200 м, с проективным покрытием вегетативных особей местами достигающим 60% (Титовец, 2019). Другое новое местонахождение обнаружено в 2007 г., в 1,3 км на Ю-В от д. Сокарево, у дороги на свежем разнотравном лугу. Однако по наблюдениям Н.А. Виляевой в 2008 и 2010 гг. и А.В. Титовец в 2020 г., особей *E. palustris* обнаружить не удалось и облик луга сменился на иной, более ксерофитный. Также не увенчались успехом поиски *E. palustris* в местонахождении в окрестностях д. Рыковщина, которое в 2007 г. характеризовалось как многочисленное (Виляева, 2015). В литературе отмечается, что занятую территорию *E. palustris* обычно удерживает хорошо, но

чувствителен к осушению (Вахрамеева и др., 2014). Так как для *E. palustris* способность ко вторичному покою не известна, эти популяции, вероятно, утрачены.

КК *Listera cordata* (L.) R. Br. – Тайник сердцевидный: ранее отмечен в 2 местонахождениях – рядом с оз. Лошамье и к В от оз. Мохань. В 1 км на С-В от д. Выставки, в заболоченном ельнике, 3 цветущих экземпляра, 25.V 2021, Е.Т. (наблюдение).

КК *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. – Гнездовка настоящая: в списке указан как редкий, но вероятно распространённый шире вид (Решетникова, 2002). По-видимому, просматривался. На территории административного центра «Бакланово», в смешанном разнотравном липово-елово-березовом лесу, 2009, Н.А. Виляева (Виляева, 2016); на Ю-В от д. Петраково, 29.VII 2017, Н.Р.; на В от д. Гласково (окрестности д. Шевелево); на берегу р. Сермятки, 4.VIII 2017, Н.Р.; в старом ельнике в 2 км к В от д. Боровики, 6.VIII 2017, Н.Р. (наблюдения); в 1,8 км на Ю от оз. Сапшо (Тихонова и др., 2019); 3 км на С от ур. Городок, на квартальной просеке, 2.VII 2019, А.Т., Е.Т.; рассеяно, но регулярно (местами по 5-8 генеративных особей на площадке 20×20 м) на значительной площади на С-З от д. Ярилово в распадающихся старых осинниках, средневозрастных липняках, липово-елово-осиновых лесах с кленом и вязом, местами с примесью ясеня, 04.VII 2020, А.Т., Е.Т. (наблюдения). Изменения численности могут быть связаны с чередованием засушливых и влажных периодов (Вахрамеева и др., 2014).

КК *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb. – Любка зеленоцветковая: в 4,5 км на С-З от д. Ярилово, на дороге среди липово-елового с осиной леса в 2 точках на расстоянии 0,6 км друг от друга, 04.VII 2020, А.Т. (наблюдение). Редкий вид, в Смоленской области малочислен, ранее в парке был указан лишь в одной точке (Решетникова, 2002).

КК *Betula humilis* Schrank – Берёза приземистая: редкий вид, были отмечены 2 небольшие популяции по берегу оз. Вервижское (Решетникова, 2002), площадь которых не превышала нескольких десятков метров. По наблюдениям 2012 г., вдоль южной стороны мелиорационной канавы, отходящей на В от озера, *B. humilis* разрослась не менее чем на 200 м в длину, А.Т (наблюдение).

Rumex hydrolapathum Huds. – Щавель прибрежный: редкий вид в парке, был отмечен в 3 точках в западной части (Решетникова, 2002). Обнаружены новые местонахождения (также на западе): в 1,1 км на С-В от д. Копанево, в заболоченном березняке в истоках р. Сенокосицы, 14.VII 2010, А.Т. (наблюдение); в 2 км на С-В от д. Побоище, на окраине болота, 2.VIII 2017, Н.Р. (наблюдение).

КК *Aconitum lasiostomum* Rchb. ex Besser. – Борец шерстистоустый: в списке сосудистых растений (Решетникова, 2002) был отмечен в двух точках. В период с 2006 по 2009 год были обнаружены следующие местонахождения: *A. lasiostomum*: в 3 км на С от д. Куминово на границе вязово-кленово-осинового леса и заболоченного черноольшаника; в 2 км на С-З от д. Буболево в сыром осиннике; в 1,2 км на С-З от д. Устиново в приручьевой дубраве на берегу р. Сенокосица; в 1,4 км на С от д. Копанево в сырых осветлениях, на границах заболоченных черноольшаников и неморальнотравных берёзово-осиновых лесов и по берегам ручьёв-притоков р. Сенокосица; в 1,6 км на С от д. Бакланово в лентовидных заболоченных черноольшаниках среди берёзово-осиновых снытево-разнотравных лесов; в 0,9 км на С от д. Бакланово в приручьевом сероольшанике с вязом; в 1-2 км С от д. Шугайлово на околопойменных заболоченных до топкости участках к р. Вилейка, среди сероольшаников крапивно-таволгово-огороднободяковых и сырых березняков; в 1,7 км на Ю-В от д. Саки на берегу ручья, среди сероольшаника с осинкой, всюду не менее 7-10 генеративных экземпляров, местами в массе, А.Т. (наблюдения). В 2014 г. новая популяция была описана в 1 км от д. Никитенки на берегу оз. Рытое в березняке сероольшаново-приручьево-травяном (Судник и др., 2014).

КК *Dentaria bulbifera* L. – Зубянка клубневая: новая популяция обнаружена в 4 км на С-З от д. Ярилово, в елово-широколиственных лесах на богатых почвах. Здесь на обширной площади (не менее 2 км²) *D. bulbifera* встречается регулярно, местами достигая обилия более 50 экземпляров на площадке 20×20 м, 04.VII 2020, А.Т., Е.Т. (наблюдение); крупная популяция вдоль склона правого берега р. Василёвки, длиной не менее 100 м, 28.V 2021, Е.Т. (наблюдение). Ранее была известна на трех участках – на острове на оз. Баклановское, к В от д. Площадка и в окрестностях оз. Щучье (Решетникова, 2002).

КК *Lunaria rediviva* L. – Лунник оживающий: в 1 км на Ю от ур. Климаты, на берегу р. Папоротня, 3.VIII 2017, Н.Р. (наблюдение). Редкий вид, отмечался по поймам рек Сапшанка и Гобза (Решетникова, 2002).

КК *Rubus chamaemorus* L. – Морошка: редкий вид на южной границе ареала, ранее был найден в одной точке у оз. Лошамьё (мужской клон), отдалённой от новых местонахождений. Новые популяции: северная часть болота «Вервижский мох» (Телеганова, Семенищенков, 2020); 5 км на З от д. Таковное, «Шахинское» болото, переходное кустарничковое болото, мужской клон на площади более 5000 м² с обилием 30-70 экземпляров на площадке 1 м², 29.VI 2020, А.Т. (MW).

Anthyllus macrocephala Wend. – Язвенник крупноголовый. Обнаружен в д. Маклаково и вдоль дороги среди сосняка на Ю-В от нее, 4 VII 2021, А.Т. (наблюдение). Ранее был известен из окрестностей пос. Пржевальского и д. Холм.

КК *Lathyrus palustris* L. – Чина болотная: прежде отмечалась только у р. Ельша и оз. Петраковского (Решетникова, 2002). Собрана в 0,3 км на З от д. Холм, левобережная пойма р. Половья, заболоченный осоково-злаковый луг в притеррасной части поймы, Д.Д., С. Терещенко, И.Ф., 23.VII 2014 (MSK). Довольно редкий в регионе вид сырых лугов.

Euphorbia helioscopia L. – Молочай солнцегляд: был отмечен в 2 точках. Найден в 1,4 км на С-В от д. Приставки, на залежи, единично, 2.VII 2021, А.Т., Е.Т.; в 0,8 км на З от д. Шугалово, на залежи, 3.VII 2021 (наблюдения).

Viola hirta L. – Фиалка опушенная: ранее наблюдалась только в одной точке у оз. Баклановское. Собрана в 0,5 км к С от д. Покровское, у южного берега оз. Рытое, у тропы в березняке с елью орляково-кисличном, 22.VII 2014, Д.Д., И.Ф. (MSK; Анализ..., 2015).

Conium maculatum L. – Болиголов пятнистый: был указан у д. Холм (Решетникова, 2002). Отмечен у д. Беяны, на обочине заросшей дороги; на окраине заброшенной фермы у д. Бакланово, 30.VI 2020, А.Т. (наблюдение).

КК *Monenses uniflora* (L.) A. Gray – Одноцветка одноцветковая: ранее была известна из 2 точек (Решетникова, 2002), позднее найдена на берегу оз. Мутное, в ельнике с березой костянично-кисличном, совместно с *Cyripedium calceolus* (Виляева, 2016); наблюдалась там же и в 2017 г., Н.Р. Возможно, просматривалась как малозаметный вид.

Thymus pulegioides L. – Тимьян блошиный: в начале 2000-х годов встречался изредка, в основном в центральной части. Численность известных популяций быстро сокращается в связи с зарастанием лугов.

Utricularia minor L. – Пузырчатка малая: в 2000-х годах была найдена только в 2 точках; позднее отмечена в 2 км на С-В от д. Побойще, на переходном болоте, 2.VIII 2017, Н.Р. (наблюдение); в 1,3 км на Ю-З от д. Синяки, оз. Синяковское, в воде рядом со сплавиной, 5.VII 2020, А.Т. (MW, MHA).

Utricularia intermedia Haune – Пузырчатка промежуточная: была отмечена в 3 местонахождениях (Решетникова, 2002). Найдена в 2 км на С-В от д. Побойще, на переходном болоте, обильно, на большой площади не менее нескольких сотен побегов, 2.VIII 2017, Н.Р. (наблюдение).

Campanula cervicaria L. – Колокольчик жестковолосистый: был

указан в трёх точках. Новые местонахождения на В от д. Глазково (окрестности д. Шевелево), на обочине дороги, 4.VIII 2017, Н.Р.; на Ю от ур. Курилы, на свежем лугу, 03.VII 2012, А.Т. (наблюдения); в 1,2 км на С от д. Куминово, на суховатом лугу, 04.VII 2010, А.Т. (MW). Вид встречается спорадически и подвержен изменениям численности.

Helichrysum arenarium (L.) Moench – Цмин песчаный: повсеместно на территории сокращает свою численность, что связано с остановкой хозяйственной деятельности и зарастанием лугов. Например, большинство известных популяций в Баклановском лесничестве в настоящее время исчезли.

Inula salicina L. – Девясил иволистный: был отмечен только по северному берегу оз. Сапшо и юго-западном берегу оз. Рытого (Решетникова, 2002). Найден в 3,7 км на С от д. Устиново, на краю лесной поляны, 15.VII 2009, А.Т. (наблюдение).

Trapogonon pratensis L. – Козлобородник луговой. Приводится из двух точек. Найден в 1,6 км на Ю-З от д. Холм (ур. Большие Закустища) на обочине дороги на сухом лугу, 27 VI 2021, А.Т. (наблюдение).

Чужеродные виды. Изменения численности популяций касается не только аборигенных, но и чужеродных видов. Некоторые ранее отмеченные адвентивные виды заметно расселились по территории, увеличив свое участие в фитоценозах.

Lolium perenne L. – Плевел многолетний: был известен из 3 точек. Отмечен в 0,7 км на З от д. Шугайлово, на залежи и среди посевов кукурузы, 01.VII 2021, А.Т. (МНА).

Puccinellia distans (Jacq.) Parl – Бескильница расставленная: ранее отмечалась на обочине дороги в песчаном карьере к западу от оз. Баклановское, у шоссе Демидов – Пржевальское (MW). Численность её у дорог возросла, найдена ещё в окрестностях пос. Лесной, в 0,2 км на З у моста через р. Ельша, на обочине дороги, 23.07.2014, Д.Д., И.Ф. (MSK; Анализ..., 2015).

Ribes rubrum L. – Смородина красная: ранее отмечалась как культивируемая в деревнях и поселках и не возобновляющаяся (Решетникова, 2002). Была обнаружена одичавшей в сосняке на северном берегу оз. Сапшо, 27.VII 2017, Н.Р. (наблюдение).

Fragaria moschata (Duchesne) Weston – Земляника мускусная: в начале XX века этот вид был редок на территории Средней России. Его культивировали в усадебной культуре и в огородах (до сих пор наблюдается в д. Петраково). Во второй половине XX века вид начал встречаться чаще, что возможно связано с дополнительным заносом во время Второй мировой войны. *F. moschata* нередко можно встретить вблизи окопов или на месте старых усадеб. В парке отмечается

изредка: на опушках, в широколиственных участках леса в центральной и в небольшом числе в В части (Решетникова, 2002). Обнаружено ещё несколько популяций: в 0,5 км на Ю-В от д. Саки в осиново-берёзовом лесу, 18.VI 2006; в 1,3 км на С от д. Михайловское, в молодом сероольшанике рядом с ЛЭП, 6.VII 2010; в 0,3 км на С от оз. Букино, в нарушенном ельнике, 5.VII 2020, А.Т. (наблюдения).

Aronia mitschurinii A. Skvorts. et Maytulina [*A. melanocarpa* auct. non (Michx.) Nutt.; × *Sorbaronia mitschurinii* (A. Skvorts. et Maytulina) Sennikov] – Арония Мичурина: ранее регистрировалась только в культуре – была распространена в поселках и деревнях, но не возобновлялась в естественных местообитаниях. Отмечена в сосняке-зеленомошном на 3 от пос. Петраково, 26.VII 2017, Н.Р. (наблюдение).

Lupinus polyphyllus Lindl. – Люпин многолистный: продолжает расселяться. Ранее он встречался часто по всей территории парка, рос обильно на залежах, по обочинам дорог. В настоящее время численность и обилие его возросло. Он отмечен и в новых местообитаниях: на зарастающих лугах (ранее многие из них были залежами), по светлым берёзовым лесам, в сухих светлых сероольшаниках.

Medicago sativa L. – Люцерна посевная: отмечалась около дороги у оз. Баклановское, единично (Решетникова, 2002). Вновь отмечена в 1,1 км на Ю-З от д. Шугайлово на обочине дороги, в числе около 30 экземпляров, 14.VII 2006, А.Т. (наблюдение). Вероятно, разносится с сельскохозяйственной техникой.

Oenothera rubricaulis Kleba – Энотера красностебельная: ранее встречалась только по сухим пастбищам и опушкам у д. Холм, 10.VII 2000, Н.Р. (MW). В настоящее время расселяется по сухим залежам. Массово встречается на Ю-В от д. Сокарево; на лугах в радиусе 1-3 км от д. Холм: в урачищах Закустище, Космовское, в окрестностях д. Побойще, 2021, А.Т. (наблюдение).

Impatiens glandulifera Royle – Недотрога желёзконосная: была известна только в д. Подосинки у ручья, в небольшом числе. Обнаружена на юго-западной окраине д. Корево, на краю сбитого луга рядом с прудами, несколько десятков экземпляров, 20.VII 2010, А.Т. (наблюдение).

Impatiens parviflora DC. – Недотрога мелкоцветковая: если в 2000-х гг. недотрога мелкоцветковая встречалась только в небольшом числе на юго-западном берегу оз. Рытое, то сейчас (после 2015 г.) её численность значительно увеличилась: недотрога образует здесь сплошные заросли. Кроме того, обнаружено несколько новых местонахождений: в 2017 г. зарегистрирована в большом числе в пос. Пржевальское в сосняках на северном берегу оз. Сапшо и в лесах в окрестностях оз. Баклановское, Н.Р. (наблюдения).

Tilia platyphyllos Scop. – Липа крупнолистная: ранее была известна только в посадках в пос. Пржевальское. В настоящее время молодые деревья высотой около человеческого роста или немного выше неоднократно встречены в сосновых лесах между д. Петраково и пос. Пржевальское. Собрана к Ю от д. Петраково в сосновом лесу вблизи старых окопов на склоне озовой гряды, 26.VII 2017, Н.Р. (МНА).

Parthenocissus inserta (A. Kern.) Fritsch – Девичий виноград прикреплённый: ранее был отмечен как интродуцированный в пос. Пржевальское (приведен под неточным названием *P. quinquefolia* (L.) Planch.). Обнаружен одичавшим в сосняке-зеленомошном к западу от пос. Петраково, 26.VII 2017, Н.Р. (наблюдение).

Heracleum sosnowskyi Manden. – Борщевик Сосновского: по сравнению с прошлыми наблюдениями (Титовец, 2010; Фадеева, Хохлаков, 2016) популяция борщевика продолжает увеличиваться. Число точек, где на территории этот интродуцент начал встречаться, стало больше. Ранее был отмечен по дорогам в окрестностях д. Корево и д. Баклановское, в большом числе (наблюдается и в настоящее время), единично у обочины дороги в окрестностях д. Синяки и д. Юдино (Решетникова, 2002), несколько экземпляров в д. Беяны (Титовец, 2010). Сейчас единичные экземпляры превратились в сомкнутые популяции. *H. sosnowskyi* осваивает обочины дорог, берега ручьев, заходит под полог сероольшаников. Одиночные растения и их небольшие группы обнаружены на полях вдоль дороги к д. Беяны, в д. Саки на берегу ручья, по дороге к д. Копанево, вдоль дороги у оз. Петровское, к д. Михайловское, на лугу на С от д. Устиново и даже в пос. Пржевальское, 2020, 2021, А.Т. (наблюдения).

Swida alba (L.) Rafin. – Свидина белая: отмечена одичавшей в единственной точке у оз. Рытое в пойме р. Половья (Решетникова, 2002). Найдена на опушке черноольшаника у оз. Мутное, 28.VII 2017, Н.Р. (наблюдение).

Symphytum asperum Lerpesh. – Окопник жесткий: ранее отмечен в 4 местонахождениях. По современным наблюдениям, в одном из них – в окрестностях д. Саки – окопник увеличил занимаемую площадь и растет вдоль двух старых дорог на протяжении 200 и 150 м; новое местонахождение отмечено в д. Шугайлово, в массе, 22.VI 2021, А.Т. (наблюдение).

Bidens frondosa L. – Череда облиственная: североамериканский заносный вид, который ранее был отмечен единично лишь в 3 точках в парке (Решетникова, 2002). Отмечен на южном берегу оз. Дго, рос на протяжении нескольких метров, 1.VIII 2017, Н.Р. (наблюдение).

Erigeron annuus (L.) Pers. (*Phalacrolooma annuum* (L.) Dumort.) – Мелколепестник однолетний: ранее был редок, отмечался в

окрестностях пос. Лесной, в поселке местами в большом числе и у д. Петрочаты, по обочинам дорог, единично (Решетникова, 2002). Обнаружен в окрестностях пос. Низы, на разнотравных лугах вдоль р. Гобза, 25.VII 2007, Н. Шведчикова (MW). В настоящее время аспектирует (дает цветовой фон) в окрестностях оз. Баховское, 31.VII 2017, Н.Р.; на полях между дд. Тиновка и Выставка, в массе, 3.VIII 2017, Н.Р.; на лугах вдоль р. Сапшанка и в окрестностях д. Боровики, 6.VIII 2017, Н.Р. (наблюдение), на лугах вдоль дороги от пос. Пржевальское к д. Аносинки, на лугу в 2,3 км на Ю-З от д. Холм, на лугу в 0,7 км на С-В от ур. Зальново, 3. VII 2021, А.Т. (наблюдение). Очевидно распространён шире.

Petasites hybridus (L.) Gaertn., В. Mey. & Scherb. – Белокопытник гибридный: 0,7 км на Ю от д. Шугайлово, берег р. Вилейка, приручьевой сероольшаник с вязом, 12.VII 2006, А.Т.; восточная окраина д. Михайловское, обочина дороги, 14.VII 2010, А.Т.; у деревенского колодца в д. Корево, 20.VII 2010, А.Т. (наблюдения). Редкий вид, ранее известный из 2 точек, но образующий в них большие заросли. Вид распространён в старой усадебной культуре, но на территории парка, возможно, расселяется.

Заключение. Выявление новых популяций редких видов связано в основном с большей изученностью территории, но в ряде случаев обусловлено расселением растений, что отражает как общие тенденции для некоторых видов в Средней России, так и случаи реального расселения на участках с благоприятными для конкретного вида условиями.

К аборигенным видам, расселяющимся в парке, можно отнести *Glyceria striata*, *Trichophorum alpinum*, *Carex athrodes*, *Dactylorhiza baltica*, *Epipactis helleborine*, *E. palustris*, *Euphorbia helioscopia*, и возможно *Aconitum lasiostomum*.

Некоторые виды, прогрессирующие в Средней России, как например, *Epipactis helleborine*, *Trichophorum alpinum*, одновременно с обнаружением новых популяций исчезают из ранее известных местонахождений из-за изменения условий.

Основной причиной уменьшения численности является трансформация биоценозов, вызванная сокращением сельскохозяйственной деятельности и исчезновением деревень. Прекращение выпаса, сенокосения, обработки земли приводит к зарастанию лугов кустарниками и постепенному их облесению. При этом происходит изменение освещённости, гидрологического режима, повышение корневой конкуренции, завершающееся сменой видового состава фитоценоза. Этот процесс, за небольшим исключением, наблюдается по всей территории парка. На основе анализа

спутниковых снимков Landsat показано, что процесс зарастания нелесных земель для территории парка к 2015 г. составил почти 60% от всех нелесных земель (Королёва и др., 2018). Изменения численности свойственны прежде всего видам с узкой экологической амплитудой, например, для *Botrychium lunaria*, *B. multifidum*, *Epipactis palustris*, *Thymus pulegioides*, *Helichrysum arenarium*. Специальные исследования по изменению численности не проводились, вероятно, подобных видов значительно больше.

Одновременно с этим, переход от пашни и сенокоса к залежи способствует дальнейшему расселению адвентивных видов *Oenothera rubricaulis*, *Lupinus polyphyllus*, *Erigeron annuus*.

Всего увеличение численности зарегистрировано для 18 чужеродных видов, из которых 11 включены в «Черную книгу» флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) в основной список – *Puccinella distans*, *Lupinus polyphyllus*, *Impatiens glandulifera*, *I. parviflora*, *Heracleum sosnowskyi*, *Bidens frondosa*, *Erigeron annuus* или в список растений, находящихся на первых стадиях инвазионного процесса – *Aronia mitchurinii*, *Oenothera rubricaulis*, *Parthenocissus inserta*, *Swida alba*.

Значительная доля адвентивных растений (9 видов), увеличивающих свою численность, расселяется из культуры *Ribes rubrum*, *Fragaria moschata* (?), *Aronia mitchurinii*, *Lupinus polyphyllus*, *Impatiens glandulifera*, *Petasites hybridus*, *Symphytum asperum*, *Parthenocissus inserta*, *Tilia platyphyllos*.

Заключение. Изменения во флоре, произошедшие за прошедшие годы (с 2002 г.), являются свидетельством не только лучшей изученности территории, но и интегральным показателем происходящих в парке перемен и связанных с прекращением хозяйственной деятельности, зарастанием лугов и урочищ, а также отражают общую тенденцию увеличения участия чужеродных растений в составе фитоценозов.

На основании наших данных рекомендуется умеренное сенокосение на лугах и лесных полянах, способствующее сохранению популяций редких аборигенных видов и уменьшить распространение чужеродных. Кроме того, необходимо продолжать мониторинг флоры парка, позволяющий отразить динамику изменения растительного покрова.

Благодарим за поддержку и помощь в организации работы директора национального парка Смоленское Поозерье Александра Семеновича Кочергина и заместителей директора по научной работе:

Геннадия Леонидовича Косенкова, Владимира Рафаэлевича Хохрякова; за помощь в определении видов Юрия Евгеньевича Алексеева, за помощь в работе Елену Владимировну Тихонову, Марию Геннадьевну Гурьеву, Екатерину Олеговну Королькову, Нину Михайловну Нестерову, Викторию Владимировну Телеганову, Андрея Викторовича Щербакова, Юрия Борисовича Бачинского.

Список литературы

- Алексеев Ю.Е., Новожилова В.Н. 2004. Ареал и особенности экологии *Trichophorum alpinum* (L.) Pers. в Средней России. // Бюлл. ГБС. Вып. 188. С. 103-107.
- Анализ текущего состояния растительности, отдельных популяций охраняемых и инвазивных видов растений на заложенных в 2015г. пунктах наблюдения мониторинга растительного мира национального парка «Смоленское Поозерье» [Электронный ресурс] // Отчет о научно-исследовательской работе; рук: Судник А.В.; исполн: Судник А.В., Масловский О.М., Вознячук И.П., Дубовик Д.В., Терещенко С.С., Голушко Р.М., Рудаковский Ф.О. 2015. Т. 1. 257 с. Режим доступа: <http://oopt.aari.ru/ref/1678> (дата обращения: 15.03.2021)
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. 2014. Орхидные России (биология, экология, охрана). М: Товарищество науч. изд. КМК. 355 с.
- Виляева Н.А. 2015. Состояние ценопопуляций двух видов рода *Epipactis* Zinn. (*Orchidaceae*) в национальном парке «Смоленское Поозерье» // Охрана и культивирование орхидей: материалы X Международной научно-практической конференции (1-5 июня 2015 г. Минск, Беларусь) / ред. колл. В.В. Титок и др. – Минск: А.Н. Вараксин. С. 57-59.
- Виляева Н.А. 2016. Редкие растения национального парка «Смоленское Поозерье»: биология, экология, вопросы охраны. Диссертация на соискание научной степени кандидата биологических наук. 03.02.01. М. 169 с.: Рукопись.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. 2009. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС. 502 с.
- Королёва Н.В., Тихонова Е.В., Ершов Д.В., Салтыков А.Н., Гаврилюк Е.А., Пугачевский А.В. 2018. Оценка масштабов зарастания нелесных земель в национальном парке «Смоленское Поозерье» за 25 лет по спутниковым данным Landsat // Лесоведение. № 2. С. 83–96.
- Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК. 635 с.
- Майоров С.Р., Решетникова Н.М. 2001. О находке *Glyceria striata* (*Gramineae*) в Смоленской области // Бот. журн. Т. 86. № 12. С. 91-93.
- Перечень объектов растительного мира, занесённых в Красную книгу Смоленской области // Об утверждении перечней (списка) видов грибов, лишайников и растений, занесённых в Красную книгу Смоленской области и исключённых из Красной книги Смоленской области (по состоянию на 1 марта 2012г). Приказ департамента Смоленской области по охране и регулированию объектов животного мира и среды их обитания от 29.05.2012. [Электронный ресурс]. Режим доступа:

- <http://oopt.aari.ru/rbdata/2409/plant> (дата обращения: 15.03.2021).
- Решетникова Н.М. 2002. Сосудистые растения национального парка «Смоленское Поозерье» (Аннотированный список видов) // Флора и фауна национальных парков. М. Вып. 2. 93с.
- Судник А.В., Фадеева И.А., Дубовик Д.В., Терещенко С.С. 2014. О постоянных пунктах наблюдения в некоторых наземных фитоценозах национального парка «Смоленское Поозерье» // Творческое наследие Н.М. Пржевальского и современность. Четвёртые международные научные чтения памяти Н.М. Пржевальского (материалы конференции). Смоленск: Маджента. С. 241-245.
- Телеганова В.В., Семенщицков Ю.А. 2020. Рекогносцировочное обследование верхового болота «Вервижский мох» и сплавин оз. Окнище национального парка «Смоленское Поозерье» [Электронный ресурс] //Летопись природы национального парка «Смоленское Поозерье» за 2019 год. П. Пржевальское. Кн. 14. С. 169-178. Режим доступа: <http://www.poozerie.ru/files/397/letopis-prirody-2019-god.pdf> (дата обращения: 15.03.2021).
- Титовец А.В. 2010. Борщевик Сосновского *Heracleum sosnowskyi* Manden. В национальном парке «Смоленское Поозерье»: инвазии и рекомендации по контролю за популяцией // Экспедиционные исследования: состояние и перспективы. Вторые международные научные чтения памяти Н.М. Пржевальского (материалы конференции). Изд-во «Смоленская городская типография», С. 132-139.
- Титовец А.В. 2012. Некоторые дополнительные данные о флоре национального парка «Смоленское Поозерье» // Экспедиционные исследования: история, современность, перспективы. Третьи международные чтения памяти Н.М. Пржевальского (материалы конференции). Смоленск: Маджента. С. 99-102.
- Титовец А.В. 2019. Некоторые новые данные о популяциях редких и охраняемых растений на территории национального парка «Смоленское Поозерье» // «Научные исследования: от истоков к вершинам»: Шестые международные чтения памяти Н.М. Пржевальского (материалы конференции). Смоленск: Маджента. С. 124-126
- Тихонова Е.В., Гаврилюк Е.А., Ершов Д.В., Бавшин И.М., Семенцова М.В., Нарыкова А.Н., Гераськина А.П., Васенкова Н.В., Аксенов А.М. 2019. Пробные и учётные площади, ключевые участки, постоянные (временные) маршруты. Полевые исследования ЦЭПЛ РАН в июне и июле 2018 г. [Электронный ресурс] // Летопись природы национального парка «Смоленское Поозерье» за 2018 год. П. Пржевальское. Кн. 13. С. 49-57. Режим доступа: <http://www.poozerie.ru/files/397/letopis-prirody-2018.pdf> (дата обращения: 15.03.2021)
- Фадеева И.А., Хохряков В.Р. 2016. О влиянии борщевика Сосновского *Heracleum sosnowskyi* Manden. на фитоценозы национального парка «Смоленское Поозерье» и опыте борьбы с ним. // Природа и общество: в поисках гармонии. СмолГУ. Смоленск. №2. С. 163-170.
- Цвелев Н.Н. 1976. Злаки СССР. Л.: Наука. 788 с.

DATA ON FLORA DYNAMICS OF THE NATIONAL PARK "SMOLENSKOE POOZER'E"

A.V. Titovets¹, N.M Reshetnikova²

¹Institute of Forest Science, RAS, Uspenskoe, Moscow region

²Tsitsin Main Botanic Garden RAS, Moscow

The article presents new data on the number of rare and migratory aboriginal and adventitious plant species in the flora of the Smolensk Lake National Park, obtained since the publication of the annotated checklist (Reshetnikova, 2002).

Keywords: *Flora of the Smolensk region, flora dynamics, Smolenskoe Poozer'e, protection of plants, Red Book of the Smolensk region, adventive flora, alien flora, regional flora.*

Об авторах:

ТИТОВЕЦ Анастасия Васильевна – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории лесной геоботаники и лесного почвоведения, Институт лесоведения РАН, 143030, Московская область, п/о Успенское, ул. Советская, д. 21, e-mail: anastasia.titovets@gmail.com.

РЕШЕТНИКОВА Наталья Михайловна – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории Гербарий, ФГБУН «Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН», 127276, Москва, ул. Ботаническая, д. 4, e-mail: n.m.reshet@yandex.ru.

Титовец А.В. Данные о динамике флоры национального парка «Смоленское поозерье» / А.В. Титовец, Н.М. Решетникова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 1(65). С. 164-179.

МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

УДК 504.064+51-76+581.45(470.331)
DOI: 10.26456/vtbio245

АНАЛИЗ ФРАКТАЛЬНЫХ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТЬЕВ СНЫТИ ОБЫКНОВЕННОЙ (*AEGOPODIUM PODAGRARIA*) В РЕКРЕАЦИОННЫХ ЗОНАХ ГОРОДА ТВЕРИ МЕТОДАМИ МУЛЬТИФРАКТАЛЬНОЙ ТЕРМОДИНАМИКИ

А.Ф. Мейсурова, В.П. Цветков, И.В. Цветков, А.А. Нотов

Тверской государственной университет, Тверь

Фрактальный анализ листьев сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) в рекреационных зонах г. Твери с разным уровнем антропогенной трансформации показал высокую степень сходства структуры поверхности листьев с фракталами. Степень уклонения δ в интервале 0,011–0,024. Проанализированы параметры мультифрактальной термодинамики A и γ . Значения γ индексов фрактальных уравнений состояния листьев коррелируют с уровнем антропогенной трансформации биотопов и загрязнением почв тяжелыми металлами и металлоидами. Индекс γ возрастает при увеличении степени преобразования биотопа и степени загрязнения почв. Минимальные значения γ выявлены в зонах с крупными фрагментами лесных фитоценозов, а минимальные – в посадках деревьев в центре города. Полученные результаты представляют интерес для выяснения перспектив использования данного подхода в биомониторинге.

Ключевые слова: сныть обыкновенная, *Aegopodium podagraria*, фрактальный анализ, Тверь, загрязнение, рекреационные зоны, биомониторинг, окружающая среда, индекс ФУСа, мультифрактальная термодинамика.

Введение. Модульная организация растений определяет значительный интерес к моделированию их строения и развития на основе теории фракталов (Tatsumi et al., 1989; Campbell, 1996; Нотов, 2008; Collin et al., 2011; Notov, 2011; Du et al., 2013; Gazda, 2013; Oncevay-Marcos et al., 2015; Галицкий, 2016; Brym, Ernest, 2018; Tao et al., 2021). Пластичность структуры обуславливает также широкое использование фрактального анализа формы их органов для оценки состояния среды и функционирования экосистем (McAbendroth et al., 2005; Bialowiec et al., 2010; Ferreira et al., 2013; Cojocar et al., 2016; Li et al., 2019, 2022; Кульнев и др., 2020; Arseniou, MacFarlane, 2021).

Фрактальная геометрия живого объекта позволяет оценивать его размерность или развитость структуры в изменяющихся условиях

внешней и внутренней среды, определяя актуальность применения подхода в биоиндикации (Исаева и др., 2004; Насонов, Цветков, 2018; Розенберг, 2018; Кульнев и др., 2019, 2020). Например, фрактальность смешанных насаждений водных макрофитов изучали при оценке влияния сложности их структуры на сообщества свободноживущих беспозвоночных (McAbendroth et al., 2005; Ferreira et al., 2013). Были установлены биологически значимые показатели структурной сложности макрофитов, которые не выявляются традиционными морфометрическими методами. Фрактальные параметры формы листьев и жилкования изучали у разных видов растений (Campbell, 1996; De Oliveira et al., 2005; Du et al., 2013; Gao et al., 2015; Oncevay-Marcos et al., 2015). На основе фрактальных характеристик проводили биотестирование почв (Кульнев и др., 2020). Фрактальные параметры позволили судить о степени развитости растений и о том, насколько благоприятны условия внешней среды для их роста. Загрязнение атмосферного воздуха исследовали с помощью анализа фрактальной размерности, структуры и морфометрических показателей различных древесных растений (Молчатский и др., 2016). Методы фрактальной геометрии применяли в лишеноиндикации техногенного загрязнения (Кульнев и др., 2019; Насонов и др., 2019).

Морфологическая изменчивость листьев облегчает адаптацию в условиях антропогенного стресса и косвенно свидетельствует о трансформации процесса развития растения вследствие воздействия различных факторов, в том числе и антропогенных. Это определило особый интерес к анализу морфометрических показателей в экологическом мониторинге (Биологический..., 2007; Груздев, 2008; Выходцев, Рыхлова, 2015). Фрактальный анализ – перспективный способ изучения морфологической пластичности (Молчатский и др., 2016).

Фрактальный анализ изменчивости листьев особенно актуален на территории с модельными биотопами с различным уровнем антропогенной трансформации и загрязнения. В этом отношении интересен административный центр Тверской области – Тверь. Город имеет развитую промышленную инфраструктуру и широкий спектр рекреационных зон (РЗ). Он включает крупные лесопарки с большими фрагментами лесных фитоценозов, которые являются памятниками природы регионального значения, а также парки и скверы разных размеров с посадками деревьев вдоль автострад и около предприятий. РЗ в различной степени удалены от источников загрязнения.

Цель работы: анализ фрактальных параметров листьев сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) в разных типах РЗ и выяснение связи полученных показателей с уровнем антропогенной трансформации биотопов.

Методика. Листья сныты обыкновенной собраны в г. Твери, в рекреационных зонах (РЗ) с разной антропогенной нагрузкой и уровнем техногенного загрязнения (табл. 1).

Таблица 1
Характеристика мест сбора листьев сныты обыкновенной в г. Твери
(по: Мейсунова, Нотов, 2020; Савинов и др., 2021)

| ПО | Модельные РЗ | Тип РЗ | Координаты | Потенциальные источники загрязнения | Z _c , отн. ед. |
|----|--------------------------------------|------------|----------------------------------|--|---------------------------|
| 1 | Первомайская роща (Пролетарский р-н) | е ППП | 56°50'38" с.ш. 35°49'40" в.д. | <i>энергетика:</i> Тверская ТЭЦ-1; <i>машиностроение:</i> ООО «Тверьстроймаш», ОАО «Тверской завод электроаппаратуры — ЭЛТОР»; <i>производство стройматериалов:</i> ООО «ЖБИ-1», ООО «Комбинат ЖБИ-2», ООО «ЖБИ Стройкомплект»; <i>химическая промышленность:</i> ОАО «Тверской полиграфический комбинат», несколько воинских частей; <i>автотранспорт:</i> выезд на Старицкое шоссе | 1.90 |
| 2 | Комсомольская роща (Заволжский р-н) | е ППП | 56°52'18" с.ш. 35°49'10" в.д. | <i>машиностроение:</i> ОАО «Тверской вагоностроительный завод», ОАО Центросвармаш ОАО «Ритм»; <i>производство стройматериалов:</i> ОАО «Тверской домостроительный комбинат»; <i>автотранспорт:</i> выезд на федеральную автомобильную трассу М10 | 3.33 |
| 3 | Бобачевская роща (Московский р-н) | е/и ППП | 56°49'48" с.ш. 35°59'14" в.д. | <i>машиностроение:</i> ОАО «Тверской экскаваторный завод», ЗАО «Тверской экспериментально-механический завод», ООО «Калининский энергомеханический завод»; ЗАО ПФК «Тверьдизельагрегат»; <i>химическая промышленность:</i> ОАО «Тверьхимволокно – Полиэфир», ОАО «Тверьхимволокно – Вискоза», ОАО «Сибур–ПЭТФ», ООО «Гематек»; <i>энергетика:</i> Тверская ТЭЦ-4; <i>автотранспорт</i> | 4.50 |
| 4 | Березовая роща (Московский р-н) | е/и ППП | 56°48'18" с.ш. 36°01'39" в.д. | <i>химическая промышленность:</i> ООО «ПОЛИПЛАСТ»; <i>автотранспорт:</i> выезд на федеральную автомобильную дорогу М10 | 5.99 |
| 5 | Парк Победы (Центральный р-н) | и | 56°50'55" с.ш. 35°54'50" в.д. | <i>легкая промышленность:</i> швейная фабрика; <i>автотранспорт:</i> магистрали с интенсивным движением транспорта | 14.62 |

Примечание. РЗ – рекреационная зона; е – с сохранившимися фрагментами лесных фитоценозов; и – посадки деревьев; PPP – памятник природы регионального значения; Z_c – величина суммарного загрязнения почв.

В почвах модельных биотопов 1–5 с помощью АЭС-ИСП-спектрометра iCAP 6300 Duo (Thermo Scientific, США) по стандартной методике выявлено содержание 17 элементов, которые представляют группу тяжелых металлов и металлоидов (ТМ) (As, Cd, Cr, Cu, Fe, Mn, Mo, Pb, Sb, Sn, Sr, Ti, V, W, Zn) (ПНДФ ..., 2005; Мейсурова, Нотов, 2020; Савинов и др., 2021). На основании этих данных с учетом фоновых концентраций металлов для почв ЦФО (Загрязнение..., 2021) определено суммарное загрязнение почв (Z_c , отн. ед.) в биотопах 1–5: 1.90, 3.33, 4.50, 5.99 и 14.62. Все полученные показатели не превышают допустимый уровень загрязнения почвенного покрова (табл. 1). В специальной работе была проанализирована фенотипическая изменчивость в ценопопуляциях сныти (Савинов и др., 2021).

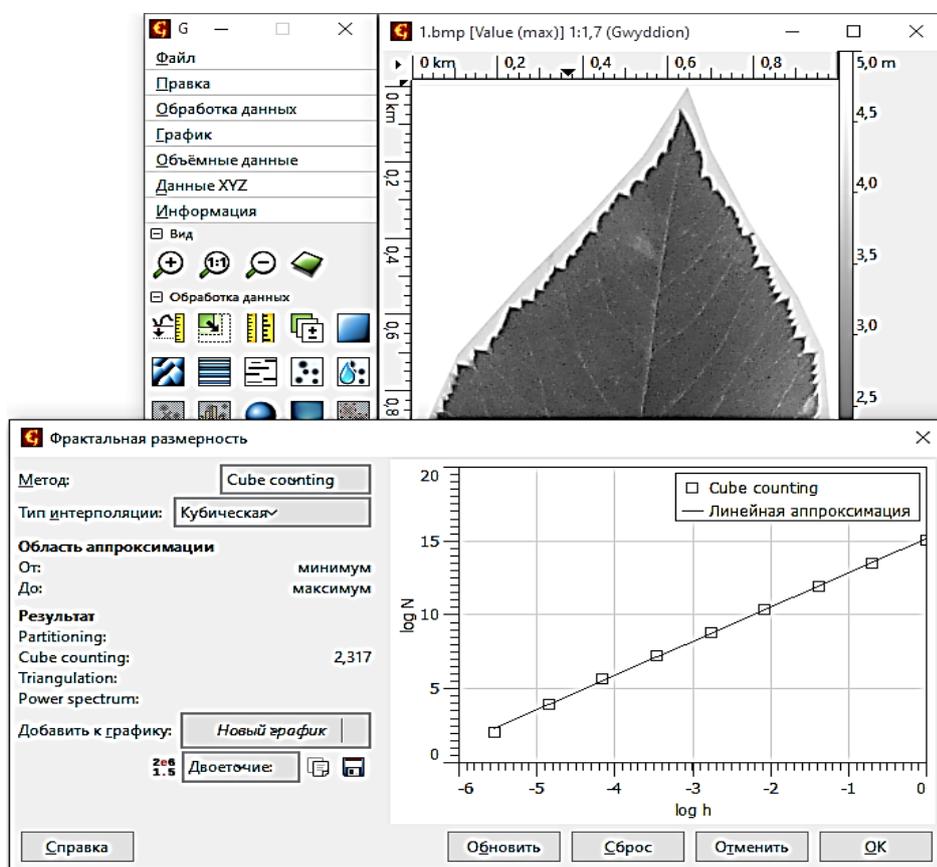


Рис. 1. Интерфейс программы «Gwyddion» с загруженным изображением листа сныти обыкновенной и окном для расчета фрактальной размерности

В каждом модельном биотопе у случайно выбранных генеративных растений сныти собрано по 50–60 листьев. Каждый образец листа фотографировали для получения цифровых

изображений, которые стали объектами фрактального анализа. Для этого лист размещали на белой бумаге верхней (адаксиальной) стороной кверху и нижней (абаксиальной) стороной книзу. В общей сложности исследовано около 300 изображений листьев. Фрактальную размерность поверхности листьев определяли с помощью модульной программы визуализации и анализа данных «Gwyddion» (рис. 1) (Кульнев и др., 2019; Насонов и др., 2019). При определении фрактальной размерности листьев учтены форма края сегментов листовых пластинок и особенности их васкулярной системы (характер ветвления жилок).

Существуют два соотношения, отражающих основные свойства фракталов:

$$N(h) = \Gamma \cdot h^{-D} \quad (1),$$

или

$$\log N(h) = \log \Gamma - D \log h \quad (2),$$

где: D – фрактальная размерность фрактального множества, Γ – его D -мерный (фрактальный) объем.

Соотношения (1) можно представить в виде: $\Gamma = N(h) \cdot h^D$.

Для исследования свойств фрактальных множеств была использована авторская концепция фрактальной термодинамики (Mikheev et al., 2021; Paramonova et al., 2021). Ее основными параметрами являются:

- фрактальная энтропия $S_f = \ln \Gamma$,
- фрактальная температура $T_f = a \cdot ((3 - D)^{-1} - 1/3)$.

Связь параметров S_f и T_f определена фрактальными уравнениями состояния (ФУС), которые имеют вид степенной функции:

$$S_f = A \cdot T_f^\gamma.$$

Величина показателя степени γ называется индексом ФУСа.

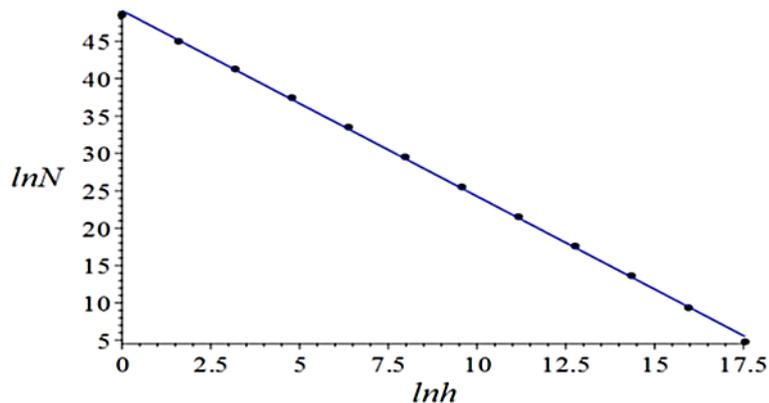


Рис. 2. Функция $N(h)$ в дважды логарифмических координатах для снимка одного из листьев сняты обыкновенной

Для расчёта степени относительного уклонения δ были построены графики зависимости функции $\ln N(h)$ от $\ln h$ (рис. 2). Уклонения дискретного множества точек от прямой определяет величину δ , то есть степень близости поверхности листа сныти обыкновенной к фрактальной поверхности.

Степень относительного уклонения δ от фракталов всех исследованных образцов листьев сныти обыкновенной составила величину не более $2,5 \cdot 10^{-2}$, что дает основания для применимости фрактальных подходов к изучению данных структур.

Результаты и обсуждение. Расчёт степени относительного уклонения структуры поверхности серии листьев сныти обыкновенной от фрактала показал, что все значения δ исследуемых образцов меняются в интервале 0,011–0,024 (рис. 3). Узкий интервал значений δ свидетельствует о высокой степени близости структуры поверхности листьев к фракталам, что подтверждает применимость фрактальных подходов к изучению структуры поверхностей листьев сныти обыкновенной.

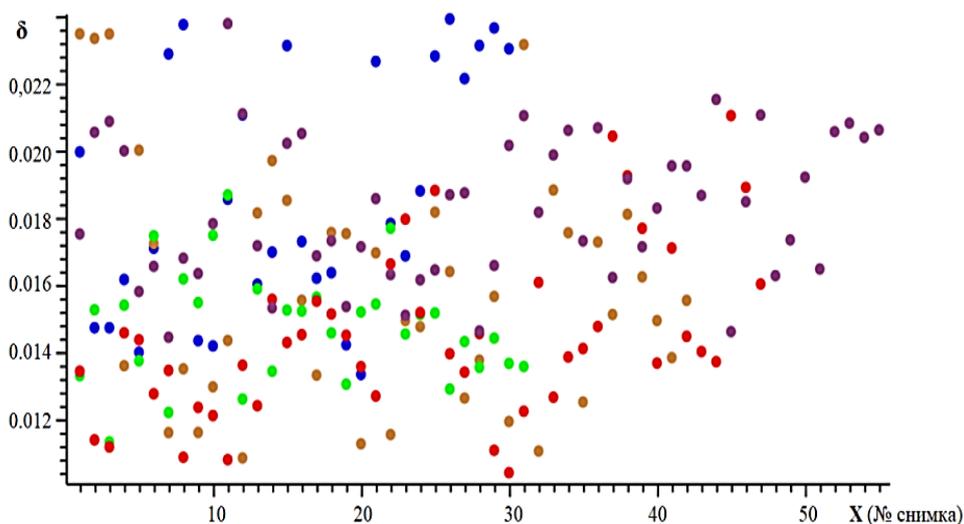


Рис. 3. График зависимости $\delta(X)$ образцов листьев сныти обыкновенной в модельных РЗ г. Твери:

- – Первомайская роща; • – Комсомольская роща; • – Бобачевская роща;
- – Березовая роща; • – парк Победы

Значения D_f свидетельствуют о сложности и разнообразии пространственной структуры поверхности листьев сныти обыкновенной, а также о заметном ее уклонении от гладкой поверхности в зависимости от места сбора (рис. 4). Расчет фрактальной размерности фрактального множества листьев (D_f)

показал большое многообразие факторов, влияющих на условия роста сныти из Бобачевской рощи по сравнению с другими РЗ. Установлено, что фрактальная размерность поверхностей листьев из большинства РЗ имеет узкий диапазон значений на $D_f X$ -диаграмме (рис. 4). Для листьев из Бобачевской рощи ширина диапазона равна $0,09-2,44 \leq D_f \leq 2,53$, а из других РЗ меньше в три раза – $0,03-2,46 \leq D_f \leq 2,49$.

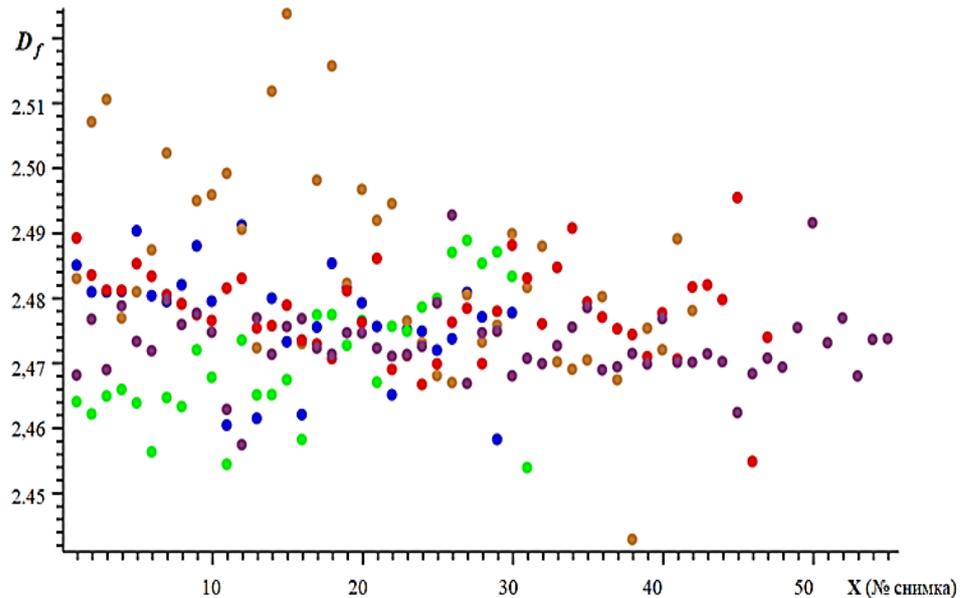


Рис. 4. Значения фрактальной размерности листьев сныти обыкновенной в РЗ г. Твери ($D_f X$ -диаграмма): обозначения как на рис. 3

С использованием подходов фрактальной термодинамики нами построены цветные диаграммы 3D $S_f T_f X$ (рис. 5), $E_f T_f X$ (рис. 9) и 2D $S_f T_f$, $S_f X$, $T_f X$ (рис. 6–8), $E_f T_f$, $E_f X$ (рис. 10–11), отображающие состояния поверхностей листьев в модельных РЗ. Данные диаграммы отражают функциональные связи параметров фрактальной энтропии S_f , фрактальной температуры T_f и места сбора (номера снимков X).

2D диаграммы представляют собой проекции 3D диаграмм на соответствующие координатные плоскости и дают более детальное представление о характере 3D диаграмм в трех различных направлениях.

Рассчитаны значения параметров фрактальной термодинамики A и γ , отражающие фрактальное уравнение состояния (ФУС) листьев в модельных РЗ (рис. 6, табл. 2). Установлено, что величины γ индексов ФУСов варьируют в диапазоне от 0,0744 (Первомайская роща) до 0,1460 (Парк Победы).

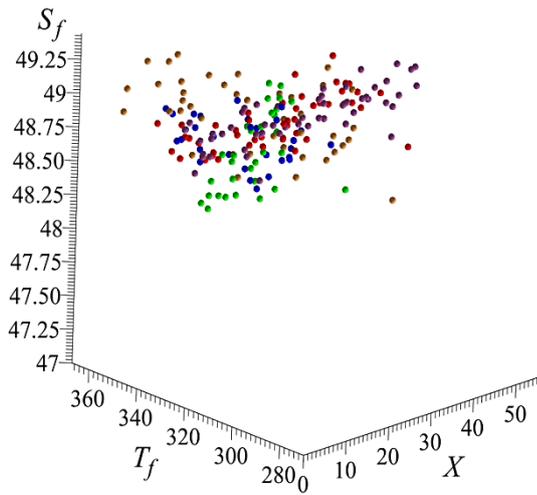


Рис. 5. $S_f T_f X$ -диаграмма

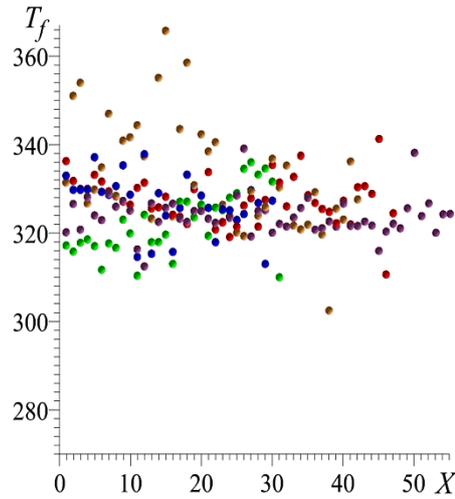


Рис. 7. $T_f X$ -диаграмма

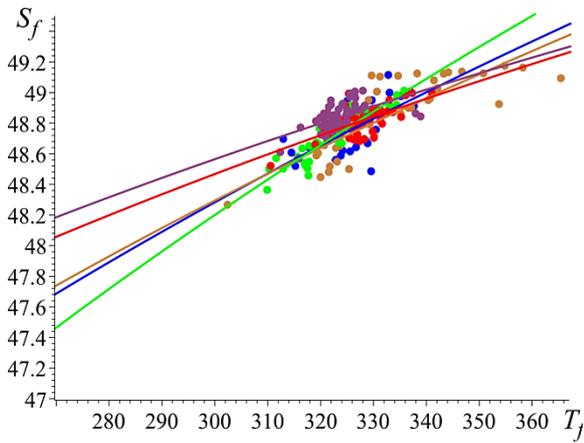


Рис. 6. $S_f T_f$ -диаграмма

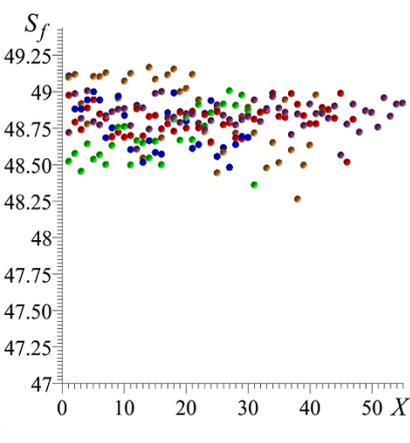


Рис. 8. $S_f X$ -диаграмма

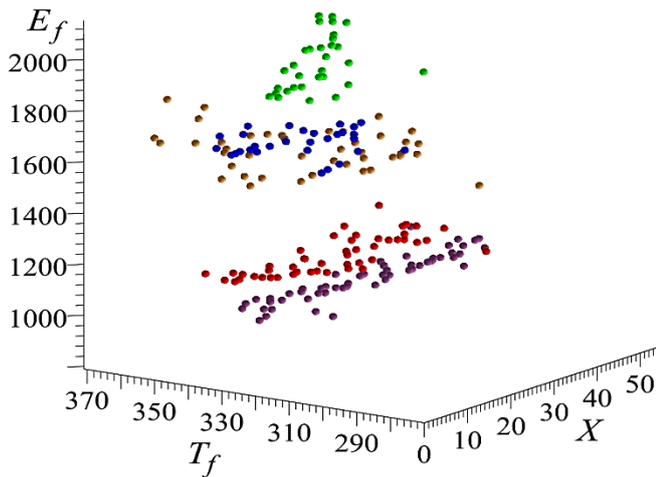


Рис. 9. $E_f T_f X$ -диаграмма

В пределах этого ряда РЗ отмечено также и увеличение степени загрязнения почв ТМ. В почвенных пробах из парка Победы для большинства отмеченных ТМ (As, Cr, Cu, Fe, Mo, Pb, Sb, Sn, Sr, Ti, W, Zn) обнаружены максимальные значения концентраций. Суммарный индекс загрязнения почв (Z_c) почв для парка Победы самый высокий среди всех изученных РЗ ($Z_c=14.62$).

Заключение. Таким образом, в экотопах с разной степенью антропогенной трансформации был проведен фрактальный анализ листьев сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria*). Отмечено высокое сходство структуры поверхности всех образцов листьев с фракталами. Низкие значения величины δ (в интервале 0,011–0,024) свидетельствуют о применимости фрактального анализа к изучению листьев этого вида растений. Построены 3D $S_f T_f X$, $E_f T_f X$, 2D $S_f T_f$, $S_f X$, $T_f X$, $E_f T_f$, $E_f X$ цветные диаграммы, отображающие особенности структуры поверхностей листьев во всех РЗ.

Результаты анализа параметров фрактальной термодинамики A и γ могут представлять интерес для биомониторинга. Дифференциация фрактальных параметров по значению γ индексов ФУСов коррелирует со степенью антропогенной трансформации биотопов и уровнем загрязнения почв ТМ. При увеличении уровня антропогенного преобразования экосистем и степени загрязнения почв ТМ увеличивается значение индекса γ . Наиболее низкие значения γ выявлены в РЗ с сохранившимися крупными фрагментами лесных фитоценозов.

Целесообразно продолжение исследований для выяснения возможности использования анализ фрактальных параметров листьев в комплексном экологическом мониторинге. Актуально сопоставление результатов, полученных разными подходами и методами.

Авторы выражают глубокую благодарность доктору физико-математических наук, профессору кафедры математического моделирования ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет» Алексею Никифоровичу Кудинову и кандидату физико-математических наук, доценту кафедры общей математики и математической физики ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет» Сергею Александровичу Михееву за участие в разработке подхода с использованием методов мультифрактальной динамики.

Список литературы

- Биологический контроль окружающей среды, биоиндикация и биотестирование 2007 / под ред. О.П. Мелеховой и Е.И. Егоровой. М.: Академия. 288 с.
- Выходцева И.С., Рылова Т.А. 2015. Биоиндикация как метод оценки

- окружающей среды: актуальность и перспективы исследования // Вестник ландшафтной архитектуры. № 6. С. 44-47.
- Галицкий В.В.* 2016. Траектории эволюции в пространстве параметров секционной модели кроны ели. Появление «проторастения» // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 6. С. 409-422.
- Груздев В.С.* 2008. Биоиндикация состояния окружающей среды. М.: Изд-во ГУЗ. 142 с.
- Загрязнение почв российской федерации токсикантами промышленного происхождения в 2020 году.* 2021. Обнинск: Тайфун. 128 с.
- Исаева В.В., Каретин Ю.А., Чернышев А.В., Шкуратов Д.Ю.* 2004. Фракталы и хаос в биологическом морфогенезе: монография. Владивосток: ИБМ ДВО РАН. 128 с.
- Кульнев В. В., Насонов А. Н., Цветков И. В., Король Т. С., Шаховская К.А.* 2020. Биотестирование почв на основе фрактальных характеристик растений // Принципы экологии. № 4. С. 40-53.
- Кульнев В.В., Насонов А.Н., Цветков И.В., Межова Л.А., Ларионов А.Н.* 2019. Фрактальный подход к оценке управляемости экологическими рисками // Известия Дагестанского гос. пед. ун-та. Естественные и точные науки. Т. 13. № 4. С. 101-111.
- Мейсурова А.Ф., Нотов А.А.* 2020. Оценка индикаторной способности некоторых лишайников при экологическом мониторинге металлов с использованием атомно-эмиссионного спектрального анализа // Журнал прикладной спектроскопии. Т. 87. № 1. С. 97-107.
- Мейсурова А.Ф., Савинов А.Б., Янсон А.Н.* 2021. Комплексный анализ фенотипических изменений и элементного состава сныти обыкновенной в городских условиях // Проблемы трансформации естественных ландшафтов в результате антропогенной деятельности и пути их решения: сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч. экол. конф. Краснодар: КубГАУ. С. 670-673.
- Молчатский С.Л., Казанцев И.В., Матвеева Т.Б.* 2016. Применение метода фрактального анализа для биоиндикационной оценки состояния окружающей среды // Самарский научный вестник. № 4 (17). С. 28-31.
- Насонов А.Н., Кульнев В.В., Цветков И.В., Шибалова Г.В., Кизеев А.Н., Насонов С.Н.* 2019. Применение фрактального анализа при лишеноиндикации техногенного воздействия от линейного источника загрязнения атмосферы // Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. Т. 19. Вып. 4. С. 233-240.
- Насонов А.Н., Цветков И.В.* 2018. Особенности управления развитием техно-природных процессов на основе мультифрактальной динамики // Управление развитием крупномасштабных систем MLSD'2018: Труды 11-й Международной конференции: В 3 т. / под общ. ред. С.Н. Васильева, А.Д. Цвиркуна. М.: Изд. ИПУ РАН им. В.А. Трапезникова. С. 83-88.
- Нотов А.А.* 2008. Модульная организация как модельный объект в биологических исследованиях // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 9. С. 162-176.

- ПНДФ 16.1:2.3:3.11-98. 2005. Количественный химический анализ почв. Методика выполнения измерений содержания металлов в твердых объектах методом спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой. М.: Гос. комитет РФ по охране окружающей среды. 30 с.
- Розенберг Г.С. 2018. Фрактальные методы анализа структуры сообществ // Принципы экологии. 2018. № 4. С. 4-43.
- Савинов А.Б., Мейсурова А.Ф., Нотов А.А., Новожилов Д.А. 2021. Фенетическая фитоиндикация и биотестирование почв в рекреационных зонах г. Твери // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3 (63). С. 114-126.
- Arseniou G., MacFarlane D.W. 2021. Fractal dimension of tree crowns explains species functional-trait responses to urban environments at different scales // Ecological Applications. V. 31. № 4. Art. e02297.
- Bialowiec A., Randerson P.F., Kopik M. 2010. Using fractal geometry to determine phytotoxicity of landfill leachate on willow // Chemosphere. V. 79. № 5. P. 534-540.
- Brym, Z.T., Ernest, S.K.M. 2018. Process-based allometry describes the influence of management on orchard tree aboveground architecture // PeerJ. V. 2018. № 6. Art. e4949.
- Campbell R.D. 1996. Describing the shapes of fern leaves: a fractal geometrical approach // Acta Biotheoretica. V. 44. P. 119-142.
- Cojocar P., Gusiatin Z.M., Cretescu I. 2016. Phytoextraction of Cd and Zn as single or mixed pollutants from soil by rape (*Brassica napus*) // Environ. Sci. Pollut. Res. V. 23. № 11. P. 10693-10701.
- Collin A., Lamorlette A., Bernardin D., Séro-Guillaume O. 2011. Modelling of tree crowns with realistic morphological features: New reconstruction methodology based on Iterated Function System tool // Ecological Modelling. V. 222. № 3. P. 503-513.
- De Oliveira Plotze R., Falvo M., Pádua J.G., Bernacci L.C., Vieira M.L.C., Oliveira G.C.X., Bruno O.M. 2005. Leaf shape analysis using the multiscale Minkowski fractal dimension, a new morphometric method: A study with *Passiflora* (Passifloraceae) // Can. J. Bot. V. 83. № 3. P. 287-301.
- Du J.-X., Zhai C.-M., Wang Q.-P. 2013. Recognition of plant leaf image based on fractal dimension features // Neurocomputing. V. 116. P. 150-156.
- Ferreiro N., Giorgi A., Feijó C. 2013. Effects of macrophyte architecture and leaf shape complexity on structural parameters of the epiphytic algal community in a Pampean stream // Aquat Ecol. V. 47. P. 389-401.
- Gao H., Liu Q., Song C., Wu B., Zhou W., Wei S. 2015. Exploration on leaf morphological diversity of species in *Acer* Linn. and its systematic significance based on fractal method // J. Plant Resour. Environ. V. 24. № 2. P. 1674-7895.
- Gazda A. 2013. Fractal analysis of leaves: Are all leaves self-similar along the cane? // Ekologia Bratislava. V. 32. № 1. P. 104-110.
- Li Q., Zhao C.-Z., Wen J., Kang M., Li X. 2022. Fractal analysis of root architecture responses of *Saussurea salsa* to a gradient of flooding intensity and salinity // Plant and Soil. V. 471. P. 669-683.

- Li T., Rajagoplan U.M., Kadono H.* 2019. Fractal based complexity analysis of wheat root system under different heavy metals // *Plant Biotechnology*. V. 36. № 2. P. 77-84.
- McAbendroth L., Ramsay P.M., Foggo A., Rundle S.D., Bilton D.T.* 2005. Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? // *Oikos*. V. 111. P. 279-290.
- Mikheev S.A., Paramonova E.K., Tsvetkov V.P., Tsvetkov I.V.* 2021. Fractal thermodynamics of the states of instantaneous heart rhythm // *Rus. J. Mathem. Physics*. V. 28. № 2. P. 251-256.
- Paramonova, E., Kudinov, A., Mikheev, S., Tsvetkov, V., Tsvetkov, I.* 2021. Fractal thermodynamics, Big data and its 3D visualization // *CEUR Workshop Proceedingsthis link is disabled*. 3041. P. 38-42
- Notov A.A.* 2011. Modular organization – a model for biological research // *Wulfenia*. V. 18. P. 113-131.
- Oncevay-Marcos A., Juarez-Chambi R., Khlebnikov-Núñez S., Beltrán-Castañón C.* 2015. Leaf-based plant identification through morphological characterization in digital images // *Computer Analysis of Images and Patterns – CAIP 2015 / eds. G. Azzopardi, N. Petkov: Proceedings. Part II*. P. 326-335. (Lecture Notes in Computer Science; V. 9257).
- Tao L., Chen A.-Q. Deng, Z.-Z., Han C.-L., Wang Y.-H., Wang P.* 2021. Plant morphological modeling using fractal geometry and chaos theory // *Acta Electronica Sinica*. V. 49. № 9. P. 1776-1782.
- Tatsumi J., Yamauchi A., Kono Y.* 1989. Fractal analysis of plant root systems // *Annals Bot.* V. 64. № 5. P. 499-503.

**ANALYSIS OF THE FRACTAL PARAMETERS
OF THE LEAVES OF *AEGOPODIUM PODAGRARIA*
IN THE RECREATIONAL ZONES OF THE CITY OF TVER
BY THE METHODS OF MULTIFRACTAL THERMODYNAMICS**

A.F. Meysurova, V.P. Tsvetkov, I.V. Tsvetkov, A.A. Notov
Tver State University, Tver

Fractal analysis of *Aegopodium podagraria* L. leaves in the recreational zones of Tver with different levels of anthropogenic transformation showed a high degree of similarity of the leaf surface structure with fractals. The degree of deviation δ was in the range 0.011–0.024. The parameters of multifractal thermodynamics A and γ are analyzed. The values of γ indices of fractal equations of leaf condition correlate with the level of anthropogenic transformation of biotopes and soil pollution by heavy metals and metalloids. The γ index increases with increasing degree of biotope transformation and degree of soil contamination. The minimum values of γ were found in areas with large fragments of forest phytocenoses, and the minimum values were recorded for tree plantings in the downtown. The obtained results are of interest for biomonitoring.

Keywords: *goutweed, Aegopodium podagraria, fractal analysis, Tver, pollution, recreational areas, biomonitoring, environment, FUS index, multifractal thermodynamics.*

Об авторах:

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: alexandrauraz@mail.ru.

ЦВЕТКОВ Виктор Павлович – доктор физико-математических наук, заведующий кафедрой общей математики и математической физики, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: tsvetkov.vp@tversu.ru.

ЦВЕТКОВ Илья Викторович – доктор технических наук, профессор кафедры экономики предприятия и менеджмента, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: tsvetkov.iv@tversu.ru.

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 А.Ф. Анализ фрактальных параметров листьев сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria*) в рекреационных зонах города Твери методами мультифрактальной термодинамики / А.Ф. Мейсурова, В.П. Цветков, И.В. Цветков, А.А. Нотов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 1(65). С. 180-193.

УДК 630.1:528.8 (470.331)

DOI: 10.26456/vtbio246

ДИСТАНЦИОННЫЙ МОНИТОРИНГ СОСТОЯНИЯ ЛЕСОВ В ЛЕСНИЧЕСТВАХ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

А.Ф. Мейсунова, Н.Ю. Сметанина

Тверской государственной университет, Тверь

Проведен дистанционный мониторинг лесоизменений, вызванных антропогенными и природными факторами в лесничествах Тверской области в 2019–2021 гг. С помощью серии спутниковых изображений Sentinel-2 с разными комбинациями спектральных каналов, идентифицированы рубки, подтопления, ветровалы (буреломы) в Осташковском и Торопецком лесничествах. Выяснено, что за последние три года площадь всех лесоизменений составила 7 748, 1 га. Основной вид антропогенного воздействия – вырубка лесов для заготовки древесины. В обоих лесничествах рубки не в полной мере соответствуют принципу рациональной лесозаготовки. Интенсивность лесозаготовок в Торопецком лесничестве выше, чем в Осташковском. Нарушение правил чересполосных рубок в Осташковском лесничестве усиливает действие ветров, вызывая ветровалы старовозрастных лесов, где сосредоточены редкие и исчезающие виды.

Ключевые слова: дистанционное зондирование Земли, антропогенные факторы, мониторинг, спутниковые снимки, ГИС, Торопецкое лесничество, Осташковское лесничество, Тверская область, биоразнообразие, рубки, ветровалы, буреломы.

Введение. Среди субъектов Центрального федерального округа (ЦФО) самым крупным регионом является Тверская область (84,2 тыс. км²). Она занимает первое место по площади лесов. Ее лесистость составляет 55%, что обусловлено хорошо развитой гидрологической сетью (Характеристика лесов ..., 2017; Лесохозяйственный регламент ..., 2018; Мейсунова и др., 2020; Мейсунова, Сметанина, 2021). Наиболее лесистыми в Тверской области являются Андреапольский Осташковский, Пеновский, Селижаровский, Торопецкий районы. В них расположены наиболее крупные лесничества – Осташковское и Торопецкое (Лесохозяйственный..., 2016а, б). На их территории выявлены уникальные природные комплексы и редкие охраняемые объекты, сохранились массивы хвойных лесов с участием широколиственных пород, имеются крупные участки старовозрастных сообществ, которые обеспечивают возможность существования связанных с ними специализированных видов. Все это обуславливает высокое биоразнообразие и уникальность этих лесных массивов в

целом (Нотов и др., 2016, 2017; Notov et al., 2019; Мейсунова и др., 2020). Исследования состояния таких территорий представляет существенный интерес для развития системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ), разработки мероприятий по сохранению редких и исчезающих видов растений (Присяжная и др., 2016).

В этой связи, актуальны исследования, обеспечивающие оперативный мониторинг состояния и динамики лесов таких территории. Эффективным методом оценки степени влияния разных факторов на состояние лесов являются данные дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ). Метод ДЗЗ дает широкие возможности для исследования разных процессов, в том числе для оценки степени нарушенности лесных экосистем, полноты древостоя, выявления очагов лесных пожаров, вырубок разного возраста и т.д. (Маркс, 2011; Шумаков и др., 2012; Евдокимов, Махалат, 2015; Зуев и др., 2018; Королева и др., 2018; Лебедев, 2020; Сметанина, Мейсунова, 2021).

Цель работы – провести сравнительный анализ состояния лесов в Осташковском и Торопецком лесничествах Тверской области на основе данных ДЗЗ. Задачи: 1) дать краткую характеристику исследуемых территорий; 2) создать снимки Sentinel-2 с разными комбинациями спектральных каналов и провести их тематическое дешифрирование; 3) оценить уровень и основные факторы негативного воздействия на состояние лесов изучаемых лесничеств.

Методика исследования. Объект исследования – леса Осташковского и Торопецкого лесничеств, которые расположены в юго-западной части Тверской области на территории лесного фонда пяти муниципальных районов: Осташковского, Пеновского, Селижарского, Торопецкого и Андреапольского (рис. 1). Оба лесничества расположены в зоне хвойно-широколиственных лесов Европейской части России. Общая площадь модельной территории 1059211 га, в том числе в Осташковском лесничестве 614 863 га; Торопецкое – 444 348 га (Лесохозяйственный..., 2016а, б). Она включает 24 участковых лесничества Осташковского и 13 участковых лесничеств Торопецкого. По целевому назначению и категориям защитных лесов в лесничествах выделяют защитные, ценные и эксплуатационные леса (Схема..., 2018). Сравнимые лесничества отличаются по соотношению этих категорий лесов. В Осташковском лесничестве преобладают защитные (43%) и ценные леса (39%), в Торопецком – эксплуатационные (67%).

Оценка состояния лесов двух лесничеств проведена в 2019–2021 гг. Она включала несколько этапов (Скрипчинский, 2010; Малышева, 2018; Мейсунова, Сметанина, 2021). На подготовительном этапе выбрали слой с квартальной сетью Торопецкого и

Осташковскому лесничеству, на основе которых были созданы слои с контурами данных лесничеств для загрузки на сайт USGS. Источником изображений служили данные со спутников с 2019 по 2021 гг. из открытых источников (Геологическая служба США). Для работы отобрали 11 снимков, включающих территорию Осташковского лесничества, и 12 снимков для Торопецкого. Для архивной съемки использовано 10 снимков КА Sentinel-2 в период с 13.05.2019 по 23.07.2019; для текущей съемки – 13 снимков КА Sentinel-2 в период с 15.04.2021 по 17.10.2021. Разное число снимков обусловлено необходимостью получения безоблачного покрытия.

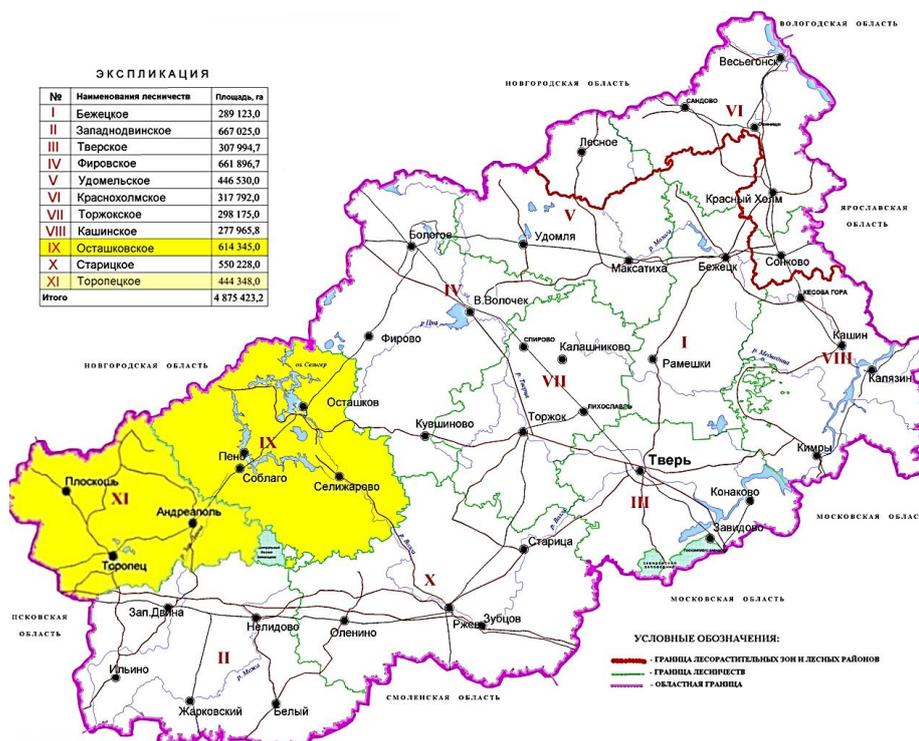
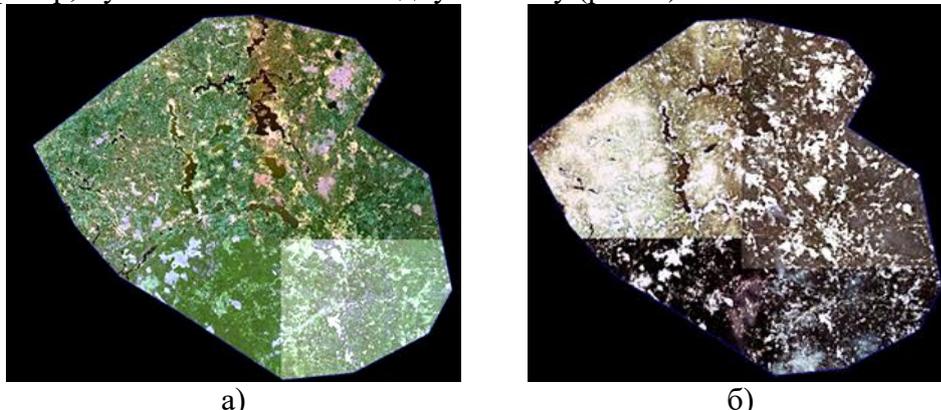


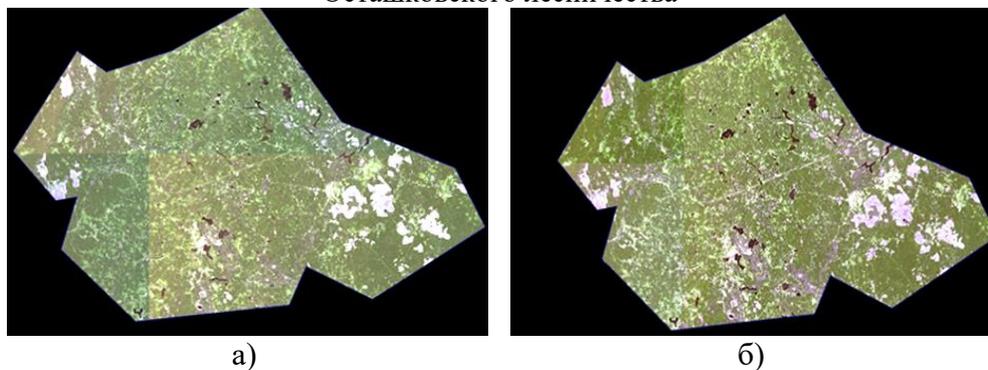
Рис. 1. Схема расположения Торопецкого и Осташковского лесничеств Тверской области (по: Лесохозяйственный..., 2016а, б)

Технологический этап включал геометрическую коррекцию и тематическую обработку космических снимков с помощью ПО ScanEx IMAGE Processor v.5.1. Для идентификации разных факторов воздействия на состояние лесов были подобраны комбинации спектральных каналов. Для распознавания рубок использовали комбинацию спектральных каналов 2, 3, 4 (Sentinel-2) (Blue, Green, Red) – видимые цвета спектра («естественные цвета») (Евдокимов, Махалат, 2015; Мейсурова, Сметанина, 2021). При получении мультиспектрального синтеза был выбран 2 канал (Red) текущего

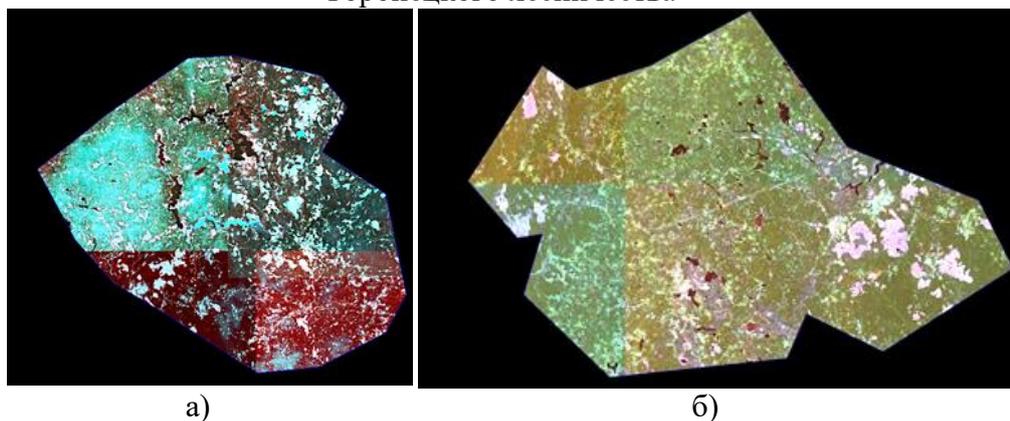
снимка, 3 (Green) и 4 (Red) канала архивных снимков (рис. 2,3). Снимки архивного и текущего периода были скомпонованы в один растр, путем их сшивания в одну мозаику (рис. 4).



а)
б)
Рис. 2. Мозаика текущих (а) и архивных снимков (б)
Осташковского лесничества



а)
б)
Рис. 3. Мозаика текущих (а) и архивных снимков (б)
Торопецкого лесничества



а)
б)
Рис. 4. Мозаика мультивременных композитов Осташковского (а)
Торопецкого (б) лесничеств

Для идентификации подтопления использовали комбинацию спектральных каналов 5, 6, 2 (Santinel-2) (Visible and Near Infrared, Visible and Near Infrared, Blue) – «здоровая растительность» с преобладанием фиолетовых оттенков (Healthy Vegetation); сухостоя и ветровалов – комбинацию каналов 5, 4, 3 (Santinel-2) (Visible and Near Infrared, Red, Green) – «искусственные цвета» с преобладанием красного цвета (False Colors) (Тематическое..., 2020; Мейсурова, Сметанина, 2021).

Дешифрование снимков проведено в ПО Mapinfo. Атрибутивной информацией, предназначенной для дешифрования, служили следующие параметры – адресная часть найденного участка, а именно участковое лесничество, квартал, выдел, номер отрисованного участка, площадь участка, вид фактора.

Результаты и обсуждение. Дешифрование космических снимков Santinel-2 с комбинацией спектральных каналов «естественные цвета» (каналы 2, 3, 4) позволило идентифицировать антропогенные изменения на территориях исследуемых лесничеств – вырубки леса (рис. 5–6). Здоровая растительность на снимке имеет зеленый цвет, нездоровая растительность – коричневый или желтый оттенок. Изменения, в результате которых земли лесного фонда сменили статус с покрытых лесом земель на категорию вырубки, отображены на снимке белыми оттенками. В зависимости от конфигураций участков с изменениями, отображенных белыми оттенками на снимках, определены типы рубок и их интенсивность.



Рис. 5. Сплошные рубки в Торопецком лесничестве на снимке Santinel-2 в синтезе «естественные цвета» в масштабе 1:50000

В результате дешифрирования снимков Santinel-2 выяснено, что на территории Торопецкого лесничества ведутся сплошные рубки. На снимках участки имеют неправильные геометрические формы и

прямые углы (рис. 5). Участки с лесозаготовкой, зарастающие свежие вырубki и сохранившиеся участки лесной растительности располагаются в неупорядоченном виде, близко прилегают друг к другу. Многочисленность делянок ярко белого цвета на снимках не соответствует принципу рациональной лесозаготовки и лесовосстановления и свидетельствует об очень интенсивной лесозаготовке в Торопецком лесничестве. Отметим, что территориальное расположение выявленных участков сплошных рубок создает высокую угрозу возникновения массовых ветровалов, при которых утрачивается древесная растительность.

Анализ космических снимков Sentinel-2 показал, что на территории Осташковского лесничества также активно ведутся лесозаготовительные работы (рис. 6). Однако в отличие от Торопецкого, в Осташковском лесничестве интенсивная лесозаготовка осуществляется с применением другого подхода – чересполосные постепенные рубки. Главное отличие таких рубок состоит в том, что участок, отведенный в рубку, вырубается не в один прием, а постепенно в 2–3 приема чередующимися полосами одинаковой шириной. Такой метод рубки обеспечивает сохранение водоохранно-защитных функций леса, отсутствие смен пород на вырубленных участках, значительно меньшую эрозию почвы (Азаренок, Залесов, 2015).

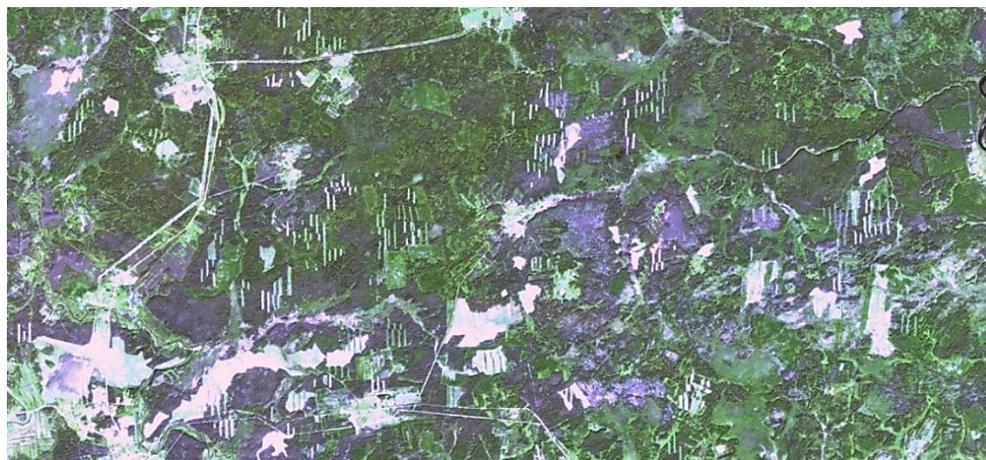


Рис. 6. Чересполосные рубки в Осташковском лесничестве на снимке Sentinel-2 в синтезе «естественные цвета» в масштабе 1:50000

В обоих лесничествах определены площади вырубок за исследуемый период (табл. 1). Установлено, что на территории Торопецкого лесничества заготовка древесины ведется более интенсивно, чем в Осташковском. Общая площадь вырубленной

территории в Торопецком лесничестве составила 4883,4 га (около 1% от всей площади). Наибольшее число делянок сосредоточено в Бологовском участковом лесничестве Андреапольского муниципального округа. Общая площадь вырубок на территории Осташковского лесничества меньше и составила 1998,5 га (0,3% от всей площади). Участки с рубками преимущественно сосредоточены в Пеновском муниципальном районе в Слаутинском участковом лесничестве. Сравнение площадей делянок с лесоизменениями показывает, что интенсивность лесозаготовки на основе договора аренды лесного участка и лесных деклараций выше в 9,7 раз, чем на основе договора купли-продажи.

Таблица 1

Результаты дешифрирования данных ДЗЗ
по Осташковскому и Торопецкому лесничествам

| Фактор | Число участков, шт | Площадь, га | На основе лесных деклараций, шт |
|-----------------------------------|--------------------|---------------|---------------------------------|
| Торопецкое лесничество | | | |
| Вырубки | 1180 | 4883,4 | 1062 |
| Нарушение гидрологического режима | 4 | 13,2 | - |
| Ветровалы (буреломы) | 9 | 27,3 | - |
| Всего | 1193 | 4923,9 | 1062 |
| Осташковское лесничество | | | |
| Вырубки | 526 | 1998,5 | 486 |
| Нарушение гидрологического режима | 10 | 12,3 | - |
| Ветровалы (буреломы) | 166 | 813,4 | - |
| Всего | 702 | 2824,2 | 486 |

С помощью снимков Santinel-2 с комбинацией спектральных каналов Healthy Vegetation (каналы 5,6,2) удалось идентифицировать лесоизменения, связанные с влиянием природных факторов. В Торопецком и Осташковском лесничествах выявлены участки с нарушенным гидрологическим режимом (рис. 7). Растительность на снимках изображена темно-зеленым цветом, вырубленные делянки – фиолетово-розовым; зарастающие растительностью вырубки – светло-зеленым; водные объекты – от темно синего до черного цвета в зависимости от их глубины (Мейсунова, Сметанина, 2021).

Определен возраст и состояние растительности на затопляемых участках рядом с объектами гидрографии. По интенсивности цвета (пикселей) растительность возле подтопляемых участков относится к I классу возраста древостоя (молодняки). На снимке такая

растительность имеет сглаженную структуру в отличие той, что растет на не затопляемых местах. Древесная растительность имеет также заметно меньшую высоту, которая, изменяется от центра подтопляемой территории к ее периферии.

Площади подтопляемых участков с нарушением гидрологического режима в обоих лесничествах сходны: в Осташковском лесничестве 12,3 га, в Торопецком – 13,2 га (табл. 1).



Рис. 7. Снимки Santinel-2 с комбинацией каналов Healthy Vegetation территории Торопецкого лесничества в масштабе 1:20000

Кроме подтопляемых участков, на изучаемых территориях выявлены ветровалы (буреломы). Они идентифицированы на снимках Santinel-2 с комбинацией спектральных каналов False Colors (каналы 5,4,3) (рис. 8). На таких снимках эти участки окрашены насыщенными оттенками фиолетового цвета, а открытые участки – ярко салатовые. На снимке Santinel-2, участки с ветровалами (буреломами) имеют продолговатую форму и повторяют направление порывистого ветра на значительной части площади. Участки с ветровалами приурочены преимущественно к перестойным темнохвойным лесам.

Оценка площади участков, поврежденных ветровалами и буреломами, показала их разные размеры в изученных лесничествах. Несмотря на то, что заготовка древесины в Осташковском лесничестве осуществляется в меньшем объеме, площади погибших насаждений от

сильных порывов ветра, преобладают именно в этом лесничестве. Площадь территории с ветровалами в Осташковском лесничестве существенна и составляет 813,4 га. Вероятно, рубки в Осташковском лесничестве проводятся с нарушением правил. Вырубленные участки очень близко расположены друг к другу. В результате нарушения правила чересполосных рубок лесная растительность между делянками становится более уязвимой к выпадению при сильном ветре. В Торопецком лесничестве, где осуществляется интенсивная заготовка древесины, общая площадь участков с ветровалами (буреломами) существенно меньше – 27,3 га.



Рис. 8. Снимки Santinel-2 с комбинацией каналов False Colors территории Осташковского лесничества в масштабе 1:50000

Таким образом, с помощью данных ДЗЗ на территориях Торопецкого и Осташковского лесничеств были определены лесоизменения, вызванные как антропогенными, так и природными факторами. Созданные снимки Santinel-2 изученных территорий с разными сочетаниями спектральных каналов (комбинация 4, 3, 2 «естественные цвета»; 5, 6, 2 – «здоровая растительность»; 5, 4, 3 – «искусственные цвета») позволили идентифицировать виды основных лесоизменений: рубки (сплошные, выборочные, чересполосные, зарастающие делянки, лесосеки на стадии освоения), подтопление, ветровалы и буреломы. Выяснено, что общая площадь всех видов лесоизменений в лесничествах в 2019–2021 гг. составила 7748,1 га. Мониторинговые исследования показали, что в Торопецком лесничестве общая площадь произошедших лесоизменений выше (4923,9 га – 1,1% от всей площади), чем в Осташковском (2824,2 га – 0,5 %). В обоих лесничествах изменения состояния лесов связаны преимущественно с антропогенным фактором – вырубка лесных насаждений с целью заготовки древесины. Общая площадь вырубленных лесов в лесничествах за последние три года составила 6881,9 га (88% от общей площади лесоизменений): в Торопецком – 4923,9 га (99%); в Осташковском – 1998,5 га (70%). Природные факторы в меньшей степени влияют на динамику состояния лесов. Однако нарушение правил чересполосных рубок в Осташковском лесничестве косвенно усиливает воздействие природных факторов, вызывая при сильном ветре ветровалы. Общая площадь лесоизменений связанных с ветровалами (буреломами) в Осташковском лесничестве составляет 813,4 га (28%).

Заключение. С помощью данных ДЗЗ проведены мониторинговые исследования состояния лесов в Торопецком и Осташковском лесничествах. Космические снимки Santinel-2 изученных территорий с разными сочетаниями спектральных каналов позволили идентифицировать лесоизменения за последние три года. Установлено, что в целом состояние лесов изученной территории удовлетворительное. Общая площадь лесоизменений в лесничествах составила не более 1 % от общей площади. Основной вид антропогенного воздействия – вырубка лесов для заготовки древесины. В обоих лесничествах рубки не соответствует принципу рациональной лесозаготовки и лесовосстановления. Выяснено, что интенсивность лесозаготовок в Торопецком лесничестве выше, чем в Осташковском. Однако в Осташковском лесничестве чересполосные рубки ведутся с нарушением правил, что усиливает воздействие ветровалов, прежде всего в старовозрастных лесах, в которых встречаются редкие и исчезающие виды.

Список литературы

- Азаренок В.А., Залесов С.В.* 2015. Экологизированные рубки леса: учебное пособие. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т. 97 с.
- Евдокимов С.И., Михалач С.Г.* 2015. Определение физического смысла комбинации каналов снимков LANDSAT для мониторинга и состояния наземных и водных экосистем // Вестн. ПсковГУ. Сер. Естественные и физико-математические науки. № 5. С. 21-32.
- Зуев Д.В., Кашкин В.Б., Симонов К.В.* 2018. Использование спутниковых методов мониторинга для оценки экологического состояния северных территорий Краснодарского края // Успехи современного естествознания. № 2. С. 86-92.
- Королева Н.В., Тихонова Е.В., Ершов Д.В., Салтыков А.Н., Гаврилюк Е.А., Пугачевский А.В.* 2018. Оценка масштабов зарастания нелесных земель в национальном парке "Смоленское Поозерье" за 25 лет по спутниковым данным Landsat // Лесоведение. № 2. С. 83-96.
- Лебедев А.В.* 2020. Изучение изменения растительного покрова заповедника «Кологривский лес» по материалам дистанционного зондирования Земли // Дистанционные методы в лесном хозяйстве. № 2. С. 43-53.
- Лесохозяйственный регламент ГКУ «Осташковское лесничество Тверской области».* 2016а / Министерство лесного хозяйства Тверской области: [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://les.tver.ru/np-baza/np-dokumenty/lesnoy-plan-i-reglamenty/> (дата обращения 03.11.2021).
- Лесохозяйственный регламент ГКУ «Торопецкое лесничество Тверской области».* 2016б / Министерство лесного хозяйства Тверской области: [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://les.tver.ru/np-baza/np-dokumenty/lesnoy-plan-i-reglamenty/> (дата обращения 03.11.2021).
- Мальшева Н.В.* 2018. Основы автоматизированного дешифрирования аэрокосмических снимков лесов с использованием ГИС: учебное пособие. М.: МЭСХ. 136 с.
- Маркс А.* 2011. Мониторинг лесов с помощью группировки спутников RapidEye* // Геоматика. № 3. С. 58-66.
- Мейсунова А.Ф., Кратович П.В., Спирина У.Н., Зуева Л.В., Нотов А.А., Курочкин С.А., Петухова Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А., Степанова Е.Н., Нотов В.А.* 2020. Лесные экосистемы Тверской области: рациональное использование, охрана и мониторинг: База данных. Свидетельство о государственной регистрации базы данных в Федеральной службе по интеллектуальной собственности № 2020621373. Заявка № 2020621256. Дата поступления 03.08.2020 г. Дата гос. регистрации в Реестре баз данных 06.08.2020 г.
- Мейсунова А.Ф., Сметанина Н.Ю.* 2021. Оценка влияния антропогенных и природных факторов на состояние лесов с помощью данных дистанционного зондирования в Старицком лесничестве Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3 (63). С. 127-137.
- Нотов А.А., Зуева Л.В., Нотов В.А., Мейсунова А.Ф., Андреева Е.А.* 2016. Специфика флоры озерных комплексов юго-западной части Валдайской возвышенности и проблема сохранения биоразнообразия // Вестн. ТвГУ.

- Сер. Биология и экология. № 4. С. 241-266.
- Нотов А.А., Мейсунова А.Ф., Зуева Л.В., Нотов В.А., Андреева Е.А., Иванова С.А. Некоторые итоги реализации модели комплексного биомониторинга экосистем Верхневолжья // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2017. № 2. С. 244-269.
- Присяжная А.А., Чернова О. В., Снанкин В.В. 2016. Развитие системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ) – основа сохранения биологического разнообразия природных комплексов // Электронное научное издание Альманах Пространство и Время. 2016. № 1. С. 1-12.
- Скрипчинский А.В. 2010. Динамика лесов окрестностей г. Ставрополя по материалам космической съемки // Вестн. Ставропольского гос. ун-та. № 69. С. 159-163.
- Тематическое дешифрирование и интерпретация космических снимков среднего и высокого пространственного разрешения. 2020 / А.Н. Шихов, А.П. Герасимов, А.И. Пономарчук, Е.С. Перминова; Пермский гос. нац. исслед. ун-т: учебное пособие. Пермь. 191 с.*
- Характеристика лесов Тверской области (сведения из Государственного лесного реестра). 2017. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://xn-e1afjcg0a.xn--80aaccp4ajwprkgbl4lpb.xn--p1ai/deyatelnost-iogv/lesresurs/?special=y> (дата обращения 21.03.2022).*
- Шумаков Ф.Т., Толстохатко В.А., Тарнопилская Н.П. 2012. Возможности использования космических снимков для решения задач мониторинга лесов // Восточно-Европейский журнал передовых технологий. № 2/11(56). С. 25-29.
- Notov A.A., Himelbrant D.E., Stepanchikova I.S. 2019. New records of lichens and lichenicolous fungi from the Tver Region // *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. T. 53-1. С. 157-166.

REMOTE FOREST MONITORING IN FORESTRIES OF THE TVER REGION

A.F. Meisurova, N.Y. Smetanina

Tver State University, Tver

Remote monitoring of forest changes caused by anthropogenic and natural factors in the forests of the Tver region in 2019-2021 was conducted. With the help of a series of satellite images Santinel-2 with different combinations of spectral channels, logging, flooding, windbreaks (windbreaks) in Ostashkov and Toropets forests were identified. It was found that for the last three years the area of all afforestation was 7,748.1 ha. The main type of anthropogenic impact is deforestation for timber harvesting. In both forestries, felling is not fully in line with the principle of rational logging. The intensity of logging in Toropets forestry is higher than in Ostashkovsky. Violation of the rules of cross-strip felling in Ostashkovsky forestry intensifies the action of winds, causing windbreaks of old-growth forests, where rare and endangered species are concentrated.

Keywords: *remote sensing of the Earth, anthropogenic factors, monitoring, satellite imagery, GIS, Toropetsk forestry, Ostashkovsky forestry, Tver region, biodiversity, logging, windwaters, burrells.*

Об авторах:

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: alexandrauraz@mail.ru.

СМЕТАНИНА Наталья Юрьевна – магистрант направления 06.04.01 Биология, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33; e-mail: botany@tversu.ru.

Мейсурова А.Ф. Дистанционный мониторинг состояния лесов в лесничествах Тверской области / А.Ф. Мейсурова, Н.Ю. Сметанина // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 1(65). С. 194-206.

УДК 635.054(470.331) : 504.058
DOI: 10.26456/vtbio247

О БИОИНДИКАЦИОННОЙ ЦЕННОСТИ КЛЕНА ОСТРОЛИСТНОГО (*ACER PLATANOIDES* L.) И БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*BETULA PENDULA* ROTH.) В УСЛОВИЯХ Г. ТВЕРИ: МЕТОД ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ

**Д.А. Дрожжин, Е.А. Виноградова, Ю.С. Болдырева, М.С. Курова,
К.В. Захарова, М.Е. Наставникова, А.А. Зинякина,
Т.А. Пудовкина, А.А. Емельянова, Н.Е. Николаева**
Тверской государственной университет, Тверь

В 9 точках г. Твери и одной контрольной (г. Весьегонск Тверской области) произведена оценка состояния среды с применением метода флуктуирующей асимметрии. Сравниваются данные, полученные для двух видов-индикаторов: клена остролистного (*Acer platanoides* L.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth.). Установлено, что в условиях интенсивной антропогенной нагрузки в г. Твери более удачным биоиндикатор – клен остролистный, сохраняющий способность соответствовать балльной шкале отклонений от нормы. Уровень феногенетических отклонений от нормы у березы повислой во всех обследованных точках г. Твери соответствует критическому. Наблюдается зависимость величины интегрального показателя стабильности развития от степени загрязнения среды в районе произрастания деревьев.

Ключевые слова: *флуктуирующая асимметрия, биоиндикатор, Acer platanoides, Betula pendula, береза повислая, клен остролистный, Тверь.*

Введение. Симметрия, точная или приближительная, является важнейшим свойством подавляющего числа живых организмов (Гиляров, 1944, Вейль, 1968; Урманцев, 1974; Захаров, 1987; Лима-де-Фариа, 1990 и др.). Равенство частей какой-либо морфологической структуры можно проверить с помощью преобразования, совмещающего равные объекты или его части. В частности, билатеральная симметрия – это симметрия зеркального отражения, при которой объект имеет одну плоскость симметрии, относительно которой две его половины зеркально симметричны. (Словари и энциклопедии..., 2022). При этом в природе чаще всего встречаются лишь приблизительно симметричные объекты, то есть проявление у биологических объектов той или иной формы асимметрии – норма. Так, известны такие типы асимметрии, как: направленная,

флуктуирующая и антисимметрия (Захаров, 1987; Palmer, Strobeck, 1986; Palmer, Strobeck, 2003). Под флуктуирующей асимметрией (ФА) понимают незначительные, ненаправленные отклонения от строгой билатеральной симметрии биообъектов, которые выражаются в независимом проявлении либо на левой, либо на правой, либо на обеих сторонах тела, но в разной степени выраженных признаков, являющихся итогом стохастических микроскопических процессов (Захаров, 1987). Уровень флуктуирующей асимметрии широко используется в качестве меры в оценке стабильности развития организма и применяется в системе биомониторинга (Захаров, 2001; Захаров и др., 2000). Однако следует учесть возможность наличия видовых и индивидуальных особенностей ответных реакции организмов на стрессовое воздействие среды, что обусловлено гибкостью морфофункциональной организации – с одной стороны, и закрепленными естественным отбором условиями функционирования – с другой стороны (Гродницкий, 1998).

В «Методических рекомендациях...», разработанных для целей оценки качества среды по уровню асимметрии морфологических структур, предлагается ряд наиболее обычных видов растений и животных (Захаров, 2000). В пределах городских территорий удобными биоиндикаторами оказались представители древесной растительности (Мелькумов, Волков, 2014; Филиппов и др., 2014; Щербаков, Королькова, 2014; Протасова, Белова, 2018; Тюлькова, Авдашкова, 2018; Корниенко и др., 2019 и др.). В условиях средней полосы России стандартным видом-индикатором является береза повислая (*Betula pendula* Roth.), широко используемая в древесных насаждениях урбанизированных территорий (Зорина, Коросов, 2007; Иванов и др., 2009; Гуртяк, Углев, 2012 и др.). Наряду с указанным видом зачастую в городских посадках присутствуют представители широколиственных пород деревьев, например, клен остролистный (*Acer platanoides* L.), характеристика ФА листовых пластинок которого так же применяется при изучении агрессивных факторов среды (Гаврикова, 2014; Мелькумов, Волков, 2014; Протасова, Белова, 2018; Корниенко и др., 2019). Интересен сравнительный анализ биоиндикационной ценности этих видов в условиях Евразийской таежной (хвойнолесной) ботанико-географической области, в пределах которой находится территория Тверской области (Грибова и др., 1980). Несмотря на то, что в регионе представлены два подзональных растительных типа: южнотаежные и подтаежные (елово-широколиственные) леса, характер рельефа при слабой водопроницаемости почвообразующих пород и периодически избыточном атмосферном увлажнении, наряду с другими факторами,

способствуют тому, что на большей части области господствуют еловые леса южно-таёжного типа в сочетании с хвойно-широколиственными лесами. Из хвойных пород на востоке области несколько преобладает сосна, на западе – ель. При движении с востока на запад сосновые и сосново-мелколиственные леса постепенно переходят в елово-мелколиственные и еловые леса. Почти по всей территории области разбросаны элементы широколиственных пород, примесь широколиственных пород значительно больше на западе области (Невский, 1960). Таким образом, представляется изначально неодинаковой степень благоприятности условий произрастания для березы и клена на территории Тверской области, что может отразиться на уровне морфогенетических отклонений (т.е. ФА) от нормы при любых стрессовых воздействиях. В качестве полигона для исследования был выбран областной центр – г. Тверь — крупный промышленный, научный и культурный центр, располагающийся на пересечении железнодорожной линии Санкт-Петербург — Москва и автомагистрали «Россия» с Верхней Волгой. Площадь территории города — 152,22 км², административно город разделён на 4 района (Заволжский, Московский, Пролетарский, Центральный). Население – 449 507 чел. (2017) (Тверь..., 2022).

Методика. Сбор материала проходил в ранне-осенний период в 2019–2021 гг. в нескольких пунктах г. Твери, находящихся на разном удалении от центра города. При этом обследовались селитебные территории и одна рекреационная зона (РЗ). В каждой точке листья собирались с нескольких деревьев без подбора и измерялись в свежем состоянии. В пределах г. Твери сборы клена остролистного были произведены в 4-х точках, березы – в 5. Преимущественно точки находились в Центральном районе города, одна – в Заволжском районе, одна – в Пролетарском. Две точки обследования дублировались сборами листьев березы и клена, остальные не совпадали. Кроме того, точка сбора материала с деревьев в г. Весьегонск Тверской области (население 5846 человек) была контрольной для *Betula pendula* (Весьегонск..., 2022).

С каждого листа *A. platanoides* бралось 6 промеров, с *B. pendula* – 5 (рис. 1, 2). Метрические параметры измерялись миллиметровой линейкой с точностью до 0,5 мм, угловые – с помощью транспортира. Прежде чем приступить к количественной оценке нестабильности развития через ФА необходимо убедиться в флуктуирующем характере асимметрии каждого признака из выбранного набора. Для этих целей производится проверка гипотезы о равенстве показателей асимметрии на левой и правой сторонах биологических объектов методами математической статистики, например, с помощью критериев

Колмогорова-Смирнова, Уилкоксона (Гелашвили и др., 2004; Емельянова, 2015). Исходя из литературных сведений, подтверждающих флуктуирующий характер асимметрии и отсутствие антисимметрии для листьев ряда видов древесных растений, в том числе – для клена остролистого (*A. platanoides*), мы приступали к расчетам величины ФА без предварительной проверки (Тюлькова, Авдашкова, 2018).

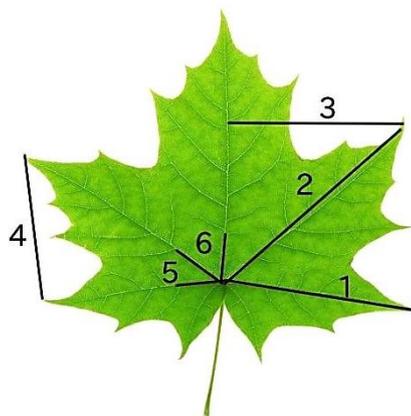


Рис. 1. Морфологические параметры, использованные для оценки стабильности развития клена остролистого (*Acer platanoides*) (по: Мелькумов, Волков, 2014):

- 1 – длина первой жилки; 2 – длина второй жилки; 3 – ширина половины листа;
4 – расстояние между первой и второй жилкой;
5 – угол между первой и второй жилкой; 6 – угол между второй и главной жилкой

Статистическая обработка данных проводилась с использованием лицензионных программных продуктов Microsoft Office Excel 2013. Величина асимметрии оценивалась с помощью интегрального показателя – величины среднего относительного различия на признак (средняя арифметическая отношения разности к сумме промеров листа слева и справа, отнесенная к числу признаков). Относительную величину между значениями признака слева и справа (Y) находили по формуле: $Y = |X_l - X_n| / |X_l + X_n|$, среднее относительное различие между сторонами в соотношении к признаку каждого листа (Z) – $Z = (Y_1 + Y_2 + Y_3 + Y_4) / N$, где N – число признаков. Среднее относительное различие, деленное на признак для всей выборки (X), определялось по формуле: $X = Z / n = (Z_1 + Z_2 + \dots + Z_n) / n$, где n – число значений Z , т.е. число листьев (Боголюбов, 2002). Полученный показатель характеризует степень асимметричности листьев, и для определения данного показателя принята пятибалльная шкала отклонения, согласно которой 1 балл – условная норма, а 5 – критическое состояние (Захаров и др., 2000) (табл. 1).

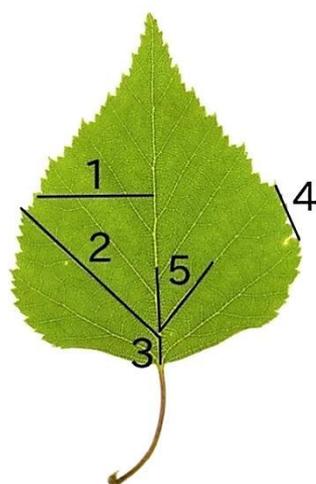


Рис. 2. Морфологические параметры, использованные для оценки стабильности развития березы повислой (*Betula pendula*) (по: Захаров и др., 2000):

1 – ширина левой и правой половинок листа; 2 – длина жилки второго порядка, второй от основания листа; 3 – расстояние между основаниями первой и второй жилок второго порядка; 4 – расстояние между концами этих же жилок; 5 – угол между главной жилкой и второй от основания листа жилкой второго порядка

Таблица 1

Шкала отклонения от нормы

| Балл | Значение показателя асимметричности | |
|-------------------------|---|--|
| | <i>Acer platanooides</i> (по Мелькумов, Волков, 2014) | <i>Betula pendula</i> (по Захаров и др., 2000) |
| 1 балл – условная норма | < 0,015 | <0,040 |
| 2 балла | 0,016 – 0,025 | 0,040 – 0,044 |
| 3 балла | 0,026 – 0,035 | 0,045 – 0,049 |
| 4 балла | 0,036 – 0,045 | 0,050 – 0,054 |
| 5 баллов | 0,046 – 0,055 | >0,054 |
| Критическое состояние | > 0,056 | > 0,055 |

Результаты и обсуждение. Биоиндикация является методом, с помощью которого можно получить информацию об экологическом состоянии среды, оценивая ее воздействие на морфологические признаки видов-индикаторов. Однако при этом невозможно определить, какие именно повреждающие агенты имели решающее значение, то есть, оценка имеет обобщенный характер – среда обитания здоровая, или не здоровая. Это не умаляет достоинств биоиндикации, среди которых одними из главных являются простота и дешевизна методик. В свете этого мы провели сравнительный анализ полученных значений уровня асимметрии клена и березы и

сопоставили с известными результатами исследований уровня загрязненности районов г. Твери некоторыми поллютантами.

Для клена остролистного минимальный уровень асимметрии был получен при обследовании деревьев, произрастающих около корпуса биологического факультета Тверского госуниверситета (ТвГУ) (точка 1) – 0,025, что соответствует 2 баллам по шкале отклонений от нормы. Для других точек в Центральном районе были получены большие величины показателя стабильности развития – 0,031 (точка 2) и 0,034 (точка 3), что представляет 3 балла по шкале отклонений от нормы. Максимальный уровень морфогенетической нестабильности был получен для кленов, произрастающих около корпуса географического факультета ТвГУ в Заволжском районе (точка 4) – 0,052, что соответствует 5 баллам (табл. 2; рис. 3).

Таблица 2

Значения показателей ФА в районах исследования

| № точки | Место сбора | Количество образцов | Интегральный показатель стабильности развития | Балл по шкале отклонений от нормы |
|--|------------------------------------|---------------------|---|-----------------------------------|
| <i>Клен остролистный Acer platanoides L.</i> | | | | |
| 1 | пр-т Чайковского, 70 | 30 | 0,025 | 2 балла |
| 2 | Спортивный переулок, 3 | 50 | 0,031 | 3 балла |
| 3 | Ландшафтный парк г. Тверь | 60 | 0,034 | 3 балла |
| 4 | ул. Прошина, 1 | 30 | 0,052 | 5 баллов |
| <i>Береза повислая Bétula péndula Roth.</i> | | | | |
| 1 | пр-т Чайковского, 70 | 50 | 0,059 | 5 баллов |
| 2 | Спортивный переулок, 3 | 50 | 0,056 | 5 баллов |
| 3 | Проспект Победы, 12а | 30 | 0,056 | 5 баллов |
| 4 | ул. 15 лет Октября, 51/18 | 50 | 0,061 | 5 баллов |
| 5 | ул. Зои Космодемьянской, 6 | 50 | 0,070 | 5 баллов |
| Контрольная точка | г. Весьегонск, ул. Л. Чайкиной, 18 | 30 | 0,032 | 1 балл – норма |

При анализе результатов, полученных при использовании в качестве вида-индикатора березы повислой, было обнаружено, что величина интегрального показателя стабильности развития для всех выборок из г. Твери соответствует критическому уровню загрязнения, т.е. более 0,055. При этом сравнительно меньшие величины показателя асимметрии свойственны деревьям из Центрального района г. Твери (0,056 и 0,059), большие – выборке из точки 4, расположенной ближе к Московскому району (0,061), максимальные – серии 5 из Пролетарского района (0,070) (табл. 2, рис. 3). О том, что данный вид способен выполнять биоиндикационную функцию в условиях

Тверской области, можно судить по контрольной точке с низкой рекреационной нагрузкой – г. Весьегонск, где расчетный уровень асимметрии 0,032 – норма.

Отметим, что результаты нашего исследования в целом согласуются с литературными сведениями по изучению биоиндикационной ценности разных видов деревьев. Так, в ходе изысканий в г. Новочеркаске Ростовской области береза повислая указывается как эффективный модельный вид на основании наибольших значений ФА, в результате чего в предлагаемом авторами биоиндикационном ряду *Betula pendula* оказывается предпочтительнее *Acer platanoides* (Филиппова и др., 2014).

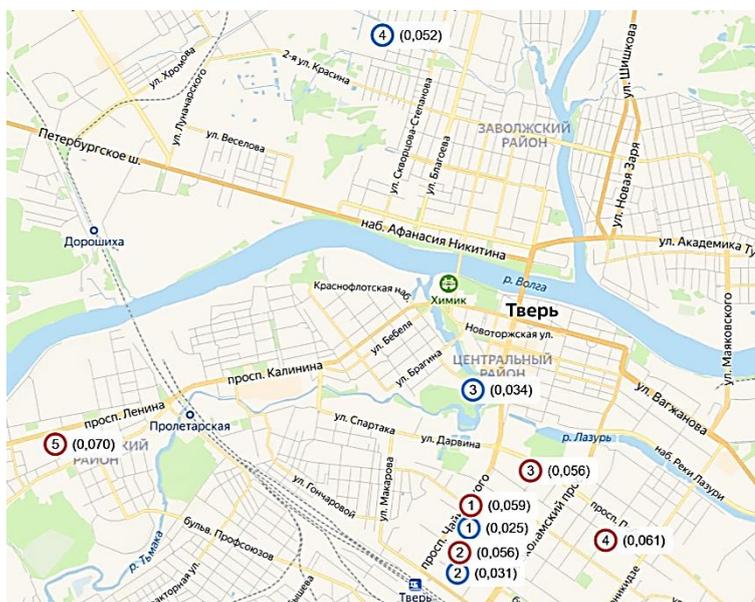


Рис. 3. Карта-схема района исследования и значения показателей ФА.
Синие метки (*Acer platanoides* L.): 1 – пр-т. Чайковского, 70; 2 – Спортивный переулок, 3; 3 – Ландшафтный парк р. Тьмака; 4 – ул. Прошина, 1.
Красные метки (*Betula pendula* Roth): 1 – пр-т. Чайковского, 70;
2 – Спортивный переулок, 3; 3 – пр-т. Победы, 12а; 4 – ул. 15 лет Октября, 51/ 18;
5 – ул. Зои Космодемьянской, 6

Однако, в том же источнике указывается, что, хотя береза повислая и устойчива к определенным транспортным нагрузкам (500–1000 маш/ч), при увеличении антропогенного прессинга происходит резкое отклонение от нормы развития организма. При том, липа мелколистная, клен остролистный и тополь советский пирамидальный при увеличении транспортной нагрузки постепенно изменяют интегральный показатель асимметрии листовой пластины, что говорит

о сглаживании негативного влияния окружающей среды (Филиппова и др., 2014). В нашем представлении именно эти свойства видов-индикаторов проявились в условиях г. Твери и обесценили биоиндикационные свойства березы повислой, для которой ограничивающим фактором оказалась повышенная транспортная нагрузка. Клен остролистный сохранил чувствительность к иным повреждающим факторам среды, и в условиях г. Твери может быть признан более удачным видом-индикатором. Повышенная устойчивость *Acer platanoides* в обстановке высокой антропогенной нагрузки подтверждается и другими исследователями (Корниенко и др., 2019).

Оценивая вероятность взаимосвязи расчетных показателей ФА с уровнем загрязнения среды, отметим, что одним из важнейших факторов внешней среды, определяющим условия проживания населения, является состояние атмосферного воздуха. Мониторинг загрязнения атмосферного воздуха в Тверской области проводится Тверским центром по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (Тверским ЦГМС). Наблюдения за качеством атмосферного воздуха Тверским ЦГМС осуществляются на стационарном посту № 1, расположенном по адресу: г. Тверь, ул. Ефимова, д. 6. В пробах воздуха, отобранных на посту, определяются концентрации 15 загрязняющих веществ: взвешенные вещества (пыль), диоксид серы, оксид углерода, диоксид азота, оксид азота, сероводород, формальдегид, бенз(а)пирен, медь, никель, хром, железо, марганец, цинк, свинец. Средняя за год концентрация взвешенных веществ в 2018 году составила 1,5 ПДК_{ср.с.} Максимально-разовые концентрации превысили ПДК у 3 ингредиентов: взвешенных веществ (в 2,6 раза), оксида углерода (в 1,2 раза) и бенз(а)пирена (в 2,1 раза). Загрязнение атмосферного воздуха в г. Твери формируют автотранспорт, предприятия энергетического комплекса (ТЭЦ и котельные), предприятия машиностроения, предприятия строительных материалов (Государственный доклад..., 2019). В случае использования в качестве биоиндикаторов растений так же важным фактором является химический состав почв.

Согласно результатам исследований с применением различных методик, наиболее загрязненными районами города являются Пролетарский и Московский районы. Так, данные инфракрасного (ИК) спектрального анализа по изменению химического состава лишайников г. Твери свидетельствуют о существенном загрязнении воздуха серосодержащими поллютантами, в первую очередь, в Пролетарском районе. Здесь специфику загрязнения определяет преимущественно SO₂ и CS₂. В образцах из рекреационных зон (РЗ) Московского района был обнаружен средний уровень содержания

сульфонов, основным загрязнителем воздуха является CS_2 (Мейсунова и др., 2016). На территории этого района источниками SO_2 в воздухе являются предприятия энергетической (ТЭЦ-4) и химической отраслей: большой участок в восточной части города по правому берегу р. Волга в Московском районе образуют так называемый «первый узел напряженности» (Тихомиров, Емельянов, 1994). Так же определение и анализ содержания тяжелых металлов (ТМ) в образцах почв с помощью атомноэмиссионного спектрального анализа с индуктивно-связанной плазмой (АЭС-ИСП-анализ) показали максимальные значения концентраций для большинства металлов в почвах в Московском и Пролетарском районах – в местах расположения промышленных предприятий и крупных магистралей с интенсивным автодвижением (Мейсунова, 2017). Высокому уровню загрязнения среды в указанных районах соответствуют максимальные значения ФА, полученные для березы повислой – точки 4 и 5 (табл. 2; рис. 3).

Точки сбора материала в Центральном районе выглядят сравнительно благополучными относительно концентрации ряда поллютантов: содержание сульфонов в образцах лишайников из таких рекреационных зон, как Парк Победы, Детский парк, низкое. Здесь дополнительным источником загрязнения может быть автотранспорт (Мейсунова и др., 2016). Согласно данным фактам, именно для деревьев в Центральном районе были получены минимальные уровни ФА – точки 1, 2, 3 для клена и березы (табл. 2; рис. 3).

Высокий уровень ФА в Заволжском районе – точка 4 для клена – может быть обусловлен высоким уровнем загрязнений тяжелыми металлами. Оценка содержания металлов в слоевищах лишайника *Nurogymnia physodes* из РЗ г. Твери с помощью АЭС-ИСП-анализа выявила превышения концентраций металлов в образцах Заволжского района выше фоновых в 1,3–5,7 раза. Уровень загрязнения металлами формируется, скорее всего, за счет поступления в воздух выхлопных газов от большого количества городского автотранспорта, а также в процессе сжигания топлива на ТЭЦ (Матвеевко и др., 2008; Зудина, Мейсунова, 2017).

Заключение. Таким образом, метод флуктуирующей асимметрии может быть признан относительно удачным, как способ быстрого определения степени благоприятности среды обитания для живых организмов. При этом отдельную задачу представляет выбор видов-индикаторов, которые должны обладать определенной устойчивостью к той или иной силе воздействия повреждающих факторов. В условиях интенсивной антропогенной нагрузки в г. Твери более удачным биоиндикатор – клен остролистный, сохраняющий способность соответствовать балльной шкале отклонений от нормы.

Уровень фенотипических отклонений от нормы у березы повислой во всех обследованных точках г. Твери соответствует критическому. При этом наблюдается зависимость величины интегрального показателя стабильности развития от степени загрязнения среды в районе произрастания деревьев.

Список литературы

- Боголюбов А.С.* 2002. Оценка экологического состояния леса по асимметрии листьев / А. С. Боголюбов. М.: Экосистема. 10 с.
- Вейль Г.* 1968. Симметрия. М.: Наука. 191 с.
- Весьегонск.* Википедия. <https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%92%D0%B5%D1%81%D1%8C%D0%B5%D0%B3%D0%BE%D0%BD%D1%81%D0%BA> (дата обращения: 26.01.2022).
- Гаврикова В.С.* 2014. Динамика флуктуирующей асимметрии листьев *Acer platanoides L.* урбанизированных территорий // Экология и ноосферология. Вып. 25. С. 34-44
- Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Логинов В.В., Епланова Г.В.* 2004. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сборник научных трудов. Вып. 7. Тольятти. С. 45-59.
- Гиляров М.С.* 1944. О функциональном значении симметрии организмов // Зоол. журн. Т. 23. № 5. С. 213-215.
- Государственный доклад* о состоянии и об охране окружающей среды в Тверской области в 2018 году. Министерство природных ресурсов и экологии. Тверь. 2019. 178 с.
- Грибова С.А., Исаченко Т.И., Лавренко Е.М.* 1980. Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука. 236 с.
- Гродницкий Д.Л.* 1998. Логика и неопределенность морфологических объяснений (принцип минимальных изменений в эволюции) // Журн. общей биологии. Т. 59. № 6. С.606-620.
- Гуртяк А.А.* 2010. Оценка состояния среды городской территории с использованием березы повислой в качестве биоиндикатора / А.А. Гуртяк, В.В. Углев // Известия Томского политехнического университета. Т. 37, № 1. С. 200-204.
- Емельянова А.А.* 2015. Об использовании асимметрии парных органов как показателей, характеризующих популяционные особенности европейской рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber), обитающей на территории Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3. С. 96-108.
- Захаров В.М.* 1987. Асимметрия животных (популяционно-фенотипический подход). М.: Наука. 216 с.
- Захаров В.М.* 2001. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология. № 3. С. 177-191.
- Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И.* 2000. Здоровье среды: методика оценки. Оценка состояния природных популяций по стабильности

- развития: методологическое руководство для заповедников. М.: Центр экологической политики России. 66 с.
- Зорина А.А., Коросов А.В.* 2007. Характеристика флуктуирующей асимметрии листа двух видов берез в Карелии // *Экология. Экспериментальная генетика и физиология: труды Карельского научного центра РАН.* Петрозаводск. Вып. 11. С. 28-36.
- Зудина П.Ю., Мейсунова А.Ф.* 2017. Оценка содержания металлов в слоевищах лишайниках *Hurogymnia physodes* из рекреационных зон г. Твери // *Мониторинг состояния и загрязнения окружающей среды. Основные результаты и пути развития: тез. Докл. Всерос. научн. конф. (20-22 марта 2017 г., Москва) / отв. сост. А.А. Трунов, П.Д. Полумиева, А.А. Романовская.* Москва: ФГБУ «ИГКЭ Росгидромета и РАН». С. 572-573.
- Иванов В.П.* 2009. Использование асимметрии площадей листовых пластинок *Betula pendula* в качестве индикатора экологического состояния природной среды / В.П. Иванов, С.И. Марченко, Н.В. Акименко // *Вестник Марийского государственного технического университета. Сер. Лес. Экология. Природопользование.* № 3. С. 68-74.
- Корниенко В.О., Кольченко О.Р., Матвеева Т.Б.* 2019. *Acer platanoides* L. в условиях антропогенной нагрузки г. Донецка // *Самарский научный вестник.* Вып. 8. №3(28). С. 46-52.
- Лима-де-Фариа А.* 1990. Эволюция без отбора: Автоэволюция – формы и функции. М.: Мир. 455 с.
- Матвеев Т.И., Молчанова М.А., Теренина И.Б.* 2008. Тяжелые металлы в почвенном покрове зоны влияния ТЭЦ-3 // *Вестн. ТОГУ Сер. Технические науки.* № 1(8). С. 223-230.
- Мейсунова А.Ф.* 2017. Техногенное загрязнение почв тяжелыми металлами в г. Твери // *Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология.* № 2. С. 324-342.
- Мейсунова А. Ф., Хижняк С.Д., Пахомов П.М.* 2016. Фурье-ИК спектральный анализ атмосферного загрязнения с использованием лишайников. Тверь: Твер. гос. ун-т. 155 с.
- Мелькумов Г.М., Волков Д.Э.* 2014. Флуктуирующая асимметрия листовых пластинок клена остролистного (*Acer platanoides* L.) как тест экологического состояния паркоценозов городской зоны // *Вестник ВГУ. Сер. «География».* № 3. С. 95-98.
- Невский М.Л.* 1960. Леса Калининской области // *Природа и хозяйство Калининской области.* Калинин. С. 323-390.
- Протасова М.В., Белова Т.А.* 2018. Оценка состояния окружающей среды по показателям флуктуирующей асимметрии листьев древесных растений // *Auditorium. Электронный научный журнал Курского государственного университета.* № 3(19). С. 17-24.
- Словари и энциклопедии на Академике.*
<https://dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/205033> (дата обращения: 26.01.2022).
- Тверь. Википедия.* <https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%A2%D0%B2%D0%B5%D1%80%D1%8C> (дата обращения: 26.01.2022).
- Тихомиров О.А., Емельянов А.Г.* 1994. Картографирование и оценка

- современного экологического состояния города Твери // Экологическое состояние города Твери. Тверь: Твер. гос. ун-т. 112 с.
- Тюлькова Е.Г., Авдашкова Л.П. 2018. Влияние техногенеза на химический состав растительности на территории крупных промышленных центров (на примере города Гомеля) // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Сер.: Естественные и медицинские науки. № 2. С. 73-82.
- Урманцев Ю.А. 1974. Симметрия природы и природа симметрии. М.: Мысль. 229 с.
- Филиппов Е.С., Иванисова Н.В., Куринская Л.В. 2014. О биоиндикации транспортно-селитебных ландшафтов методом флуктуирующей асимметрии // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Серия: Естественные науки. № 6(184). С. 68-72.
- Щербаков А.В., Королькова Е.О. 2014. Флуктуирующая асимметрия. листа клена остролистного (*Acer platanoides* L.) как индикационный показатель качества среды // Вестник ВГУ. Серия: География. Геоэкология. № 3. С. 95-98.
- Palmer A.R., Strobeck C. 2003. Fluctuating asymmetry analysis revisited // Developmental instability (DI): causes and consequences. M. Polak, ed. Oxford University Press, New York. (доступно в интернет: http://www2.biology.ualberta.ca/palmer/pubs/03BookChapt/P&S_Chapter.pdf)
- Palmer A.R., Strobeck C. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 17. P. 391-421.

**ON THE BIOINDICATION VALUE OF *ACER PLATANOIDES* L.
AND *BETULA PENDULA* ROTH. IN THE CONDITIONS OF TVER:
THE METHOD OF FLUCTUATING ASYMMETRY**

**D.A. Drozhzhin, E.A. Vinogradova, Y.S. Boldyreva, M.S. Kurova,
K.V. Zakharova, M.E. Mentornikova, A.A. Zinyakina, T.A. Pudovkina,
A.A. Emelyanova, N.E. Nikolaeva**
Tver State University, Tver

At 9 points in Tver and one control point (Vesyegonsk, Tver region), the state of the environment was assessed using the method of fluctuating asymmetry. The data obtained for two indicator species are compared: holly maple (*Acer platanoides* L.) and hanging birch (*Betula pendula* Roth.). It was found that in conditions of intense anthropogenic load in Tver, the more successful bioindicator is the holly maple, which retains the ability to correspond to the point scale of deviations from the norm. The level of phenogenetic deviations from the norm in the hanging birch in all surveyed points of Tver corresponds to the critical one. There is a dependence of the value of the integral indicator of development stability on the degree of environmental pollution in the area of tree growth.

Keywords: *fluctuating asymmetry, bioindicator, Acer platanoides, Betula pendula, hanging birch, holly maple, Tver.*

Об авторах:

ДРОЖЖИН Дмитрий Александрович – студент 4 курса направления 06.03.01 Биология, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: dadrozhhin@edu.tversu.ru.

ВИНОГРАДОВА Елена Андреевна – магистрант 1 курса, направления 06.04.01 Биология, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: eavinogradova@edu.tversu.ru.

БОЛДЫРЕВА Юлия Сергеевна – магистрант 1 курса направления 06.04.01 Биология ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: ysboldyreva@edu.tversu.ru.

КУРОВА Мария Сергеевна – магистрант 2 курса направления 06.04.01 Биология, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: mskurova@edu.tversu.ru.

ЗАХАРОВА Кристина Владимировна – студентка 4 курса направления 06.03.01 Биология, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: kvzakharova@edu.tversu.ru.

НАСТАВНИКОВА Мария Евгеньевна – студентка 4 курса направления 06.03.01 Биология, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: menastavnikova@edu.tversu.ru.

ЗИНЯКИНА Анастасия Алексеевна – студентка 4 курса направления 06.03.01 Биология, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: aazinyakina@edu.tversu.ru.

ПУДОВКИНА Татьяна Андреевна – студентка 4 курса направления 06.03.01 Биология, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: tapudovkina@edu.tversu.ru.

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.

Дрожжин Д.А. О биоиндикационной ценности клена остролистного (*Acer platanoides* L.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в условиях г. Твери: метод флуктуирующей асимметрии / Д.А. Дрожжин, Е.А. Виноградова, Ю.С. Болдырева, М.С. Курова, К.В. Захарова, М.Е. Наставникова, А.А. Зинякина, Т.А. Пудовкина, А.А. Емельянова, Н.Е. Николаева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 1(65). С. 207-219.

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 – Игнатьев Данила Игоревич.

Вестник Тверского государственного университета.

Серия: Биология и экология

№ 1 (65), 2022

Подписной индекс: **8563** (каталог российской прессы «Почта России»)

Подписано в печать 15.04.2022. Выход в свет 22.04.2022

Формат 70 x 108 ¹/₁₆. Бумага типографская № 1.

Печать офсетная. Усл. печ. л. 19,34.

Тираж 500 экз. Заказ № 86.

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

Адрес: Россия, 170100, г. Тверь, ул. Желябова, д. 33.

Отпечатано в редакционно-издательском управлении
Тверского государственного университета.

Адрес: Россия, 170100, г. Тверь, Студенческий пер., д. 12, корпус Б.

Тел. РИУ: 8 (4822) 35-60-63.

Цена свободная.