ВЕСТНИК ТВЕРСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

Серия: Биология и экология № 1 (69), 2023

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, 2023

VESTNIK TVER STATE UNIVERSITY

Series: Biology and Ecology № 1 (69), 2023

Scientific Journal

Founded in 2005

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

Translated Title:

Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology

Founder:

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

Editorial Board of the Series:

D.Sc. in Biology, prof. A.V. Zinoviev *(editor-in-chief)*;
D.Sc. in Biology, prof. A.Ya. Ryzhov;
Corresponding Member of RAMS, Dr. of Medical Sciences, prof. V.M. Baranov;
D.Sc. in Biology, prof. A.N. Pankrushina; D.Sc. in Biology, prof. V.I. Nikolaev;
D.Sc. in Biology, prof. M.B. Petrova; D.Sc. in Biology, prof. L.V. Alekseeva;
D.Sc. in Biology N.P. Aleksandrova; Dr. of Medical Sciences, prof. N.N. Slusar;
D.Sc. in Biology, prof. G.M. Zubareva; D.Sc. in BiologyA.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, 2023

СОДЕРЖАНИЕ

ФИЗИОЛОГИЯ

М.А. Забиян, А.В. Миняева
КУРЕНИЕ РОДИТЕЛЕЙ И ОТОЛАРИНГОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАБОЛЕВАНИЯ
У ДЕТЕЙ ……..7

М. Ходжиев, О.И. Юшкова, А.В. Капустина, Г.И. Тихонова
ОЦЕНКА РАБОЧЕГО НАПРЯЖЕНИЯ И ЗАБОЛЕВАЕМОСТИ
У ТРУДОВЫХ МИГРАНТОВ В ПЕРИОД ПАНДЕМИИ ……13

БИОХИМИЯ

А.Н. Панкрушина, И.А. Калиничева, М.Н. Резникова
ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕНА ПОЛА (SRY) ПЛОДА ЧЕЛОВЕКА
В КРОВИ МАТЕРИ ПОСЛЕ 9-10 НЕДЕЛИ БЕРЕМЕННОСТИ …….27

ЗООЛОГИЯ

А.А. Виноградов
ПОЗДНЕЕ ГНЕЗДОВАНИЕ БОЛЬШОЙ ГОРЛИЦЫ (*STREPTOPELIA ORIENTALIS*,
COLUMBIDAE, COLUMBIFORMES) НА ВОСТОЧНОЙ ОСТРОВНОЙ ОКРАИНЕ
АРЕАЛА (О. ИТУРУП, БОЛЬШАЯ КУРИЛЬСКАЯ ГРЯДА) …….34

Е.А. Виноградова, А.А. Емельянова, Е.А. Христенко, А.С. Волкова,
В.А. Максимова, Н.Е. Николаева
ЭКТОПАРАЗИТЫ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ, ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ
ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ …….67

А.А. Емельянова, Н.Е. Николаева, Т.А. Пудовкина
ФЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА
КАК ИНДИКАТОР МЕТОДОВ БОРЬБЫ С ВРЕДИТЕЛЕМ НА ПРИМЕРЕ
ЦЕНТРАЛЬНОГО ЭЛЕМЕНТА РИСУНКА ПЕРЕДНЕСПИНКИ ……..80

Г.И. Пронина, А.Б. Петрушин, А.О. Ревякин
ФОРМИРОВАНИЕ ФИСТУЛЫ У РЫБ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ПРОЦЕССОВ
ПИЩЕВАРЕНИЯ В ДИНАМИКЕ ……..92

Е.А. Христенко, А.А. Емельянова
РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РУКОКРЫЛЫХ НА ТЕРРИТОРИИ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ
С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТОДА МАКСИМАЛЬНОЙ ЭНТРОПИИ ……..…….99

БОТАНИКА

А.Д. Хабибов, М.И. Гаджиев, М.А. Магомедов
ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ БИОМАССЫ *TRIGONELLA FOENUM-*
GRAECUM L. В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В ДАГЕСТАНЕ ……125

Л.В. Петухова, Л.В. Григорьева, В.А. Нотов, Е.Н. Степанова
О ЗЕЛЕНОМ ЧЕРЕНКОВАНИИ РОЗ ……..…….145

Е.А. Андреева, Л.В. Григорьева, Л.В. Зуева
ОБ ОПЫТЕ ВЫРАЩИВАНИЯ ВИНОГРАДА В УСЛОВИЯХ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ …….……..155

А.Г. Куклина, Н.А. Озерова
О РЕЗУЛЬТАТАХ МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА МЕСТООБИТАНИЯ *GENTIANA CRUCIATA* НА АРГУНОВСКОМ ИЗВЕСТНЯКОВОМ КАРЬЕРЕ (МОСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ) …….170

И.Б. Кучеров, С.А. Кутенков, В.В. Чепинога
ГЕРАНИЕВЫЕ СФАГНОВЫЕ МЕЗОЭВТРОФНЫЕ ЕЛЬНИКИ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ И УРАЛА ……..185

Н.Н. Попова
БРИОФЛОРА СТАРИННЫХ УСАДЕБНЫХ ПАРКОВ ЛИПЕЦКОЙ ОБЛАСТИ ….216

А.А. Нотов, В.А. Нотов, С.А. Иванова, Л.В. Зуева, Е.А. Андреева
ПОЛЕМОХОРЫ В ЭКОСИСТЕМАХ РАЙОНА БОЕВЫХ ДЕЙСТВИЙ ПОГОРЕЛО-ГОРОДИЩЕНСКОЙ ОПЕРАЦИИ …….250

МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

А.Ф. Мейсурова, Е.Ю. Бревдо
РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ВОЗДЕЙСТВИЯ КИСЛОТНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ МХА *LEWINSKYA SPECIOSA* ……...…276

CONTENT

PHYSIOLOGY

M.A. Zabian, A.V. Minyaeva
PARENTAL SMOKING AND CHILD ENT DISEASES……...….7

M. Khodzhiev, O.I. Yushkova, A.V. Kapustina, G.I. Tikhonova
ASSESSING THE LABOR STRESS AND MORBIDITY
IN LABOR MIGRANS DURING THE PANDEMIC…….13

BIOCHEMISTRY

A.N. Pankrushina, I.A. Kalinicheva, M.N. Reznikova
DETERMINATION OF THE SEX GENE (SRY) OF A HUMAN FETUS
IN THE MOTHER'S BLOOD AFTER 9-10 WEEKS OF PREGNANCY ……....27

ZOOLOGY

A.A. Vinogradov
LATE NESTING OF THE ORIENTAL TURTLE DOVE (*STREPTOPELIA ORIENTALIS*,
COLUMBIDAE, COLUMBIFORMES) ON THE EASTERN ISLAND EDGE
OF THE AREAL (ITURUP ISLAND, THE BIG KURIL RIDGE)……34

E.A. Vinogradova, A.A. Emelyanova, E.A. Khristenko, A.S. Volkova,
V.A. Maksimova, N.E. Nikolaeva
ECTOPARASITES OF BATS IN THE TVER REGION……67

A.A. Emelyanova, N.E. Nikolaeva, T.A. Pudovkina
PHENETIC STRUCTURE OF THE POPULATIONS OF THE COLORADO POTATO
BETLE AS AN INDICATOR OF THE PEST CONTROL METHODS (EXAMPLE OF
THE CENTRAL ELEMENT OF THE PRONOTUM ORNAMENT)……....80

G.I. Pronina, A.B. Petrushin, A.O. Revyakin
FORMATION OF A FISTULA IN FISH TO STUDY THE PROCESSES
OF DIGESTION IN DYNAMICS ……..92

E.A. Khristenko, A.A. Emelyanova
THE RESULTS OF SIMULATION OF THE SPATIAL DISTRIBUTION
OF SOME BAT SPECIES ON THE TERRITORY OF THE TVER REGION
USING THE MAXIMUM ENTROPY METHOD …….99

BOTANY

A.D. Khabibov, M.I. Hajiyev, M.A. Magomedov
ON THE VARIABILITY OF *TRIGONELLA FOENUM-GRAECUM* L.
BIOMASS UNDER INTRODUCTION IN DAGESTAN……...……..125

L.V. Petukhova, L.V. Grigoreva, V.A. Notov, E.N. Stepanova
ABOUT GREEN CUTTINGS OF ROSES ……..145

E.A. Andreeva, L.V. Grigoreva, L.V. Zueva
GROWING GRAPES IN THE TVER REGION……..…….155

A.G. Kuklina, N.A. Ozerova
ON THE RESULTS OF LONG-TERM MONITORING OF THE *GENTIANA CRUCIATA* HABITATS IN THE ARGUNOV LIMESTONE QUARRY (MOSCOW REGION) ….170

I.B. Kucherov, S.A. Kutenkov, V.V. Chepinoga
MESOEUTROPHIC CRANE'S-BILL PEATMOSS SPRUCE FORESTS OF EUROPEAN RUSSIA AND URALS …….185

N.N. Popova
BRYOFLORA OF ANCIENT RESIDENTIAL PARKS OF THE LIPETSK REGION ..216

A.A. Notov, V.A. Notov, S.A. Ivanova, L.V. Zueva, E.A. Andreeva
POLEMOCHORES IN THE ECOSYSTEMS OF MILITARY POGORELOYE GORODISHCHE OPERATIONS AREA ……250

INTERDISCILINARY STUDIES

A.F. Meysurova, E.Yu. Brevdo
THE RESULTS OF MODELLING THE ACID POLLUTION IMPACT ON THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF THE *LEWINSKY SPECIOSA* MOSS ……276

ФИЗИОЛОГИЯ

УДК 616.21
DOI: 10.26456/vtbio286

КУРЕНИЕ РОДИТЕЛЕЙ И ОТОЛАРИНГОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАБОЛЕВАНИЯ У ДЕТЕЙ

М.А. Забиян, А.В. Миняева
Тверской государственный университет, Тверь

Исследовали влияние курения родителей на возрастную динамику вероятности отоларингологических заболеваний детей раннего возраста. Выявили, что влияние курения родителей на отоларингологическую заболеваемость детей младшего возраста зависит от этапа формирования иммунной системы ребенка. Иммунодепрессивное воздействие табака наиболее выражено в возрасте 4-6 месяцев (второй критический иммунный период) и практически не проявляется в критические периоды новорожденности и второго года жизни.
Ключевые слова*: ребенок, ранний возраст, ЛОР-заболеваемость, осложнения, курящие, некурящие, табакокурение.*

Введение. Одной из наиболее распространенных привычек, губительно влияющих на здоровье, является табакокурение. Несмотря на активную антитабачную программу, число курильщиков возрастает с каждым годом. «Глобальный опрос взрослого населения о потреблении табака» (2016) показал, что в России курят 60,2 % мужчин и 21,7 % женщин.

По данным ВОЗ ежегодно от курения погибает более 8 миллионов человек. Среди них 1,2 миллиона – это некурящие, подвергающиеся воздействию вторичного табачного дыма (ВОЗ, 2020).

Рост ранней детской заболеваемости (Ваганов, 2011), наряду с медицинскими факторами, может быть следствием социально-бытовых условий, в том числе и вредных привычек родителей. В работах Гунько Ю.В. (2007) и Асфандияровой Н.С. (2018) показано, что дети курящих родителей чаще страдают бронхолегочной и иммунной патологией.

Развитие иммунной системы ребенка происходит неравномерно. Принято выделять критические периоды, во время которых иммунная система может оказаться наиболее уязвимой: период новорожденности, 4-6 месяцы и второй год жизни ребенка (Супрун, 2014).

 © Забиян М.А., Миняева А.В., 2023

Целью нашей работы было изучение влияния курения родителей на возрастную динамику отоларингологической заболеваемости детей младшего возраста.

Методика. Исследование проводили с июня 2020 по март 2021 года на базе ГБУЗ ГКБ № 6 Детской поликлиники № 2 города Твери. Были письменно проанкетированы родители 338 детей в возрасте до трех лет. В ходе исследования использовали оригинальную анкету, включающую вопросы и варианты ответов о курении в семье, возрасте, частоте отоларингологических (ЛОР) заболеваний и наличию ЛОР-осложнений у ребенка.

Для сравнительного анализа дети из некурящих и курящих семей были распределены по семи возрастным группам: новорожденные (14 и 7 детей соответственно); дети от 1 до 3 месяцев (28 и 19 детей); от 4 до 6 месяцев (17 и 13 детей); от 7 до 9 месяцев (29 и 11 детей); от 10 до 12 месяцев (22 и 15 детей); от 1 до 2 лет (53 и 16 детей) и от 2 до 3 лет (69 и 25 детей). В каждой группе рассчитывали вероятность выбора ответов на вопросы анкеты и ошибку вероятности ($P \pm \mu$, %). Для иллюстрации результатов исследования составляли дискретный спектр частоты ЛОР заболеваний, как сумму вероятностей заболеваний «несколько раз в месяц», «каждый месяц», «каждый сезон», «каждые полгода», «раз в год» и «никогда».

Достоверность различия результатов между группами определяли с использованием преобразования Фишера. Был проведен корреляционный анализ данных.

Результаты и обсуждение. Сравнительный анализ выявил существенные различия в возрастной динамике вероятности отоларингологических заболеваний и осложнений у детей младшего возраста из курящих и некурящих семей (рис. 1, 2).

У новорожденных, по причине естественной иммуносупрессии (Супрун, 2014), вероятность острого проявления ЛОР-заболеваний была низкой и не зависела от курения в семье (рис. 1).

Среди детей в возрасте 1-3 месяцев курение родителей достоверно повышало вероятность ежемесячных ЛОР-заболеваний ($r=0,51$ при $P<0,01$). Так, в курящих семьях было отмечено падение доли никогда не болевших детей и рост болеющих ежемесячно ($P<0,01$) (рис. 1).

В возрасте 4-6 месяцев у детей некурящих родителей сохранялась низкая вероятность ЛОР-заболеваний – 76,5±10,6 % детей никогда не болели, а у детей курящих родителей вероятность частых ЛОР заболеваний («несколько раз в месяц» и «каждый месяц») была максимальной (76,9±12,1 %) (рис. 1). Также курение родителей значительно повышало риск возникновения ЛОР-осложнений, особенно отита ($r=0,45$ при $P<0,01$) и ринита ($r=0,40$ при $P<0,01$)

(рис. 2). Вероятно, причиной снижения эффективности иммунного ответа и формирования очагов хронической инфекции у детей курящих родителей является сочетание естественной потери материнских антител (Кушнарева, 2016) и возрастного снижения количества нейтрофилов (Кузник, 2010) с иммунодепрессивным воздействием табака на активность фагоцитов (Никитина, 2012) и естественных киллеров (Асфандиярова, 2018).

Рис. 1. Спектр частоты отоларингологических заболеваний у детей младшего возраста в некурящих (А) и курящих (Б) семьях:
достоверные различия между детьми из некурящих и курящих семей:
* – (P<0,05); ** – (P<0,01)

Рис. 2. Возрастная динамика ЛОР-осложнений у детей младшего возраста в некурящих и курящих семьях: обозначения см. рис. 1

У детей в возрасте 7-9 месяцев была отмечена тенденция к снижению вероятности частых ЛОР-заболеваний (рис. 1), однако на третьем году жизни ребенка снова повышалось влияние курения родителей на вероятность частых ЛОР-заболеваний ($r=0,30$ при $P<0,01$). Осложнение в форме тонзиллита было отмечено у 56,0±10,1 % детей курящих родителей (рис. 2). Повышение ЛОР-заболеваемости детей курящих родителей может быть связано с иммунодепрессивным воздействием табачного дыма на ещё неразвитую местную иммунную систему (Хохлова, 2018) и атрофией слизистой ЛОР-органов (Бабинцева, 2018).

Заключение. В ходе исследования выявлено, что воздействие курения родителей на частоту отоларингологических заболеваний у детей младшего возраста зависит от этапа формирования иммунной системы ребенка. Иммунодепрессивное воздействие табака наиболее выражено во второй критический иммунный период и практически не проявляется в критические периоды новорожденности и второго года жизни. Вероятно, от курения родителей в большей степени страдают неспецифические механизмы иммунной защиты ребенка (фагоцитоз, естественные киллеры, комплемент). Антителозависимые механизмы защиты, реализуемые с участием как материнских, так и собственных IgG, в меньшей степени подвержены иммунодепрессивному воздействию табака.

Список литературы

Асфандиярова Н.С. Никотин и система иммунитета // Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2018. № 3. С. 6-12.

Бабинцева А.Ю., Кондратьева Т.С. 2018. Влияние табакокурения на развитие хронического тонзиллита и на частоту кровотечений после тонзиллэктомии // Вестник Совета молодых учёных и специалистов Челябинской области. Т. 2. № 3 (22). С. 70-73.

Глобальный опрос взрослого населения о потреблении табака. 2016. М.: Опрос GATS 10 с.

Гунько Ю.В. Влияние табакокурения на потомство родителей // Вопросы гинекологии, акушерства и перинатологии / Российская медицинская академия последипломного образования. 2007. Т. 6. № 4. С. 84-90.

Кузник Б.И., Максимова О.Г. 2010. Клиническая гематология детского возраста: учеб. пособие. М: Вузовская книга. 496 с.

Кушнарева М.В. 2016. Особенности иммунного статуса и системы интерферона у детей раннего возраста // Российский вестник перинатологии и педиатрии. № 3. С. 12-21.

Никитина О.В. 2012. Особенности системного и местного иммунитета дыхательных путей при табакокурении у здоровых подростков // Гигиена и санитария. Оренбургская государственная медицинская академия Минздравсоцразвития РФ. Т. 91. № 3. С. 59.

Супрун Е.Н. 2013. Состояние иммунной системы в различные возрастные периоды // Аллергология и иммунология в педиатрии. № 4 (35). С. 31-36.

Хохлова Е.В. 2018. Исследование влияния пассивного курения на состояния здоровья у детей раннего возраста // Устойчивое развитие науки и образования. Волгоград: Волгоградский государственный медицинский университет. № 8. С. 225-231.

PARENTAL SMOKING AND CHILD ENT DISEASES

M.A. Zabian, A.V. Minyaeva
Tver State University, Tver

The age-related features of the dependence of otolaryngological morbidity in children on parental smoking were studied. It was revealed that the immunosuppressive effect of tobacco on the child's body is most pronounced at the age of 4-6 months and does not manifest itself in the neonatal period and in the second year of life.
Keywords: child, early age, ENT morbidity, complications, smokers, non-smokers, tobacco smoking.

Об авторах:

ЗАБИЯН Мария Александровна – магистрант биологического факультета по направлению «Медико-биологические науки», ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: maperevalova@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.

Забиян М.А. Курение и отоларингологические заболевания у детей / М.А. Забиян, А.В. Миняева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 7-12.

Дата поступления рукописи в редакцию: 23.01.23
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.23

УДК 316.6
DOI: 10.26456/vtbio287

ОЦЕНКА РАБОЧЕГО НАПРЯЖЕНИЯ И ЗАБОЛЕВАЕМОСТИ У ТРУДОВЫХ МИГРАНТОВ В ПЕРИОД ПАНДЕМИИ

М. Ходжиев[1], О.И. Юшкова[2], А.В. Капустина [2], Г.И. Тихонова[2]
[1]Таджикский государственный медицинский университет
им. Абуали ибни Сино, Душанбе (Таджикистан)
[2]НИИ медицины труда им. акад. Н.Ф. Измерова, Москва

Изучено влияние производственных факторов, обусловливающих частоту некоторых заболеваний, связанных с работой, проанализирована их зависимость от срока пребывания на территории РФ, т.е. стажа работы мигрантов. В результате анализа данных изменения функционального состояния работников установлено возрастание рабочего напряжения в период пандемии и распространённости некоторых заболеваний у мигрантов обследованных профессиональных групп. Исследованиями выявлено возрастание физиологических затрат (физиологической стоимости) при выполнении работы в условиях пандемии у мигрантов разных профессиональных групп: курьеры по доставке еды, метростроевцы, работники дорожной сети, женщины, работающие в социальной сфере.
Ключевые слова: *мигранты, рабочее напряжение, заболевание, пандемия, профилактика.*

Введение. Исследование функционального напряжения при трудовой деятельности человека в большинстве случаев связано с необходимостью количественной оценки физиологических затрат (физиологической стоимости) при выполнении работы. Если физиологи труда в прошлом столетии больше занимались вопросами, связанными с утомлением и переутомлением (Розенблат, 1975), то сегодня появились проблемы напряжения и перенапряжения, развитие которых обусловлено нервно-эмоциональной перегрузкой и выраженной физической нагрузкой работников.

К настоящему времени И.В. Бухтияровым с соавт. (2014) по результатам физиологических исследований был разработан и утвержден патент на изобретение для определения функционального напряжения человека в процессе трудовой деятельности. Однако особые условия жизнедеятельности и работы возникают в условиях пандемии. Пандемия опасна тем, что одновременное распространение заболевания на значительную часть населения может привести к перегруженности системы здравоохранения с повышенным количеством госпитализаций и летальных исходов. Система

© Ходжиев М., Юшкова О.И., Капустина А.В., Тихонова Г.И. 2023

здравоохранения может оказаться не готовой к необычайно большому количеству тяжелобольных пациентов.

В условиях пандемии ответственность работника, интересы, уровень его культуры, в том числе и физической, играют определенную роль в реализации национальных проектов, поскольку именно от организации жизненного пространства человека более чем на 50% зависит его здоровье. Здоровье нации является основной задачей и главным приоритетом государства в сфере взаимных интересов и взаимной ответственности государства, общества и личности. Заинтересованность государства и общества в здоровом гражданине, в улучшении демографической ситуации в каждом государстве стало предметом общенационального проекта.

Представители различных видов трудовой деятельности (физической, нервно-эмоциональной умственной) должны осознавать необходимость поддержания хорошего состояния здоровья и приоритетности здорового образа жизни. Практическая реализация принципов здорового образа жизни осуществляется не более чем у половины респондентов (Амосов, Бендет, 2003; Агаджанян и др., 2006; Ивахненко, 2013). Наличие вредных привычек, воздействие вредных факторов труда, окружающей среды, экологических факторов, несвоевременное обращение за медицинской помощью и несоблюдение гигиенических рекомендаций в период пандемии приводят к нарушению адаптационно-приспособительных реакций организма человека к различным патологическим процессам (Зайончковская, Тюрюканова, 2011; Бухтияров, Ходжиев, 2017; Мишустина, Ходжиев, 2017; Ходжиев и др., 2017.). У коронавируса имеется особый механизм развития, стадии течения, приводящие к различным осложнениям, что указывает на актуальность изучения состояния здоровья работников и функциональных затрат при выполнении работы, связанной с сочетанным воздействием физических и нервно-эмоциональных нагрузок.

Цель исследования – Оценить физиологические особенности рабочего напряжения и частоты распространенности некоторых заболеваний у трудовых мигрантов из Республики Таджикистан, работающих в различных регионах Российской Федерации в период пандемии.

Методика. Исследования включали профессиографическую характеристику напряженности (НТ) и тяжести труда работников с определением класса вредности в соответствии с «Руководством по гигиенической оценке факторов рабочей среды и трудового процесса. Критерии и классификация условий труда» Р 2.2.2006-05 на основе анализа структуры трудовой деятельности с бальной оценкой каждого вида нагрузок по методике патента № 2546089 от 27.02.2015. Тяжесть

труда курьеров по доставке еды определялась по частоте сердечных сокращений в соответствии с методическими рекомендациями (Оценка тяжести труда…, 1975; Совершенствование критериев и методов…, 2021).

Изучение функционального состояния нервно-мышечной системы как профессионально значимой в обеспечении надежности работы изучаемых профессиональных групп, включало использование динамометрического метода исследования (измерение силы, выносливости мышц правой работающей руки с последующим расчетом максимальной мышечной работоспособности – ММР). Психофизиологические исследования проводились по соответствующим специальным тестам, включающим в себя оценку концентрации внимания по корректурной пробе с кольцами Ландольта с последующим расчетом объема воспринимаемой информации (ОВИ).

Физиологическая оценка сердечно-сосудистой системы проводилась по показателям частоты сердечных сокращений (ЧСС), артериального давления систолического (АДс) и диастолического (АДд), индекса функциональных изменений (ИФИ) по Баевскому. По результатам физиологических исследований нервно-мышечного аппарата, сердечно-сосудистой системы, ЦНС рассчитывался интегральный показатель рабочего напряжения организма мигрантов (Принципы комплексной…, 1986). Всего проведено 1831 замеров физиологических показателей.

Было обследовано 446 человек. Возраст основного состава – 18-39 лет (25,8±1,38) со стажем работы от 1 до 3 и более лет на территории РФ.

Исследования проведены на четырех профессиональных группах трудовых мигрантов из Республики Таджикистан, работающих в организациях г. Москвы и Московской области: 3-х группах мужчин (курьеры по доставке еды, метростроевцы, работники дорожной сети) и 1 группе женщин, занятых в социальной сфере (домработницы, сиделки, няни), которые подбирались с учетом нервно-эмоциональных и физических нагрузок.

Изучалась распространенность заболеваний у трудовых мигрантов из Республики Таджикистан: из г. Душанбе 201 человек, среди которых 147 мужчин и 54 женщины; из Согдийской области 69 человек, из них 55 мужчин и 14 женщин, а также из Хатлонской области 176 человек, из них 126 мужчин и 50 женщин. Изучение состояния здоровья мигрантов проводилось по результатам поликлинического обслуживания по месту проживания, результатам предварительных и периодических медицинских осмотров.

Статистическая обработка данных проводилась с

использованием пакета программ STATISTICA версия 10.0, нормальность распределения признаков оценивалась по критерию Колмогорова-Смирнова, статистическая значимость параметрических показателей рассчитывалась с использованием t-критерия Стьюдента, корреляционного анализа Пирсона, значимыми считали различия при $P \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение. Трудовые мигранты из Республики Таджикистан, приезжающие на заработки в Российскую Федерацию, выполняют работу, в которой сочетаются физические и нервно-эмоциональные нагрузки. Мигранты подвергаются воздействию разного рода вредных факторов (эколого-климатических, профессиональных факторов напряженности и тяжести труда, социально-бытовых).

Профессиографический анализ деятельности позволил установить, что труд курьеров по доставке еды относится к профессиям, которые связаны с риском получения травм, имеют определенную степень риска для собственной жизни, несут ответственность за безопасность других лиц. Степень ответственности за безопасность пешеходов на улицах Москвы обусловлена передвижением на транспортных средствах (как правило, на велосипедах). Напряженность труда курьеров по доставке еды классифицируется по классу 3.2. Тяжесть трудового процесса оценивалась по частоте сердечных сокращений (ЧСС) в соответствии с методическими рекомендациями профессора В.В. Розенблата (Оценка тяжести труда…, 1975). При региональной работе допустимая величина нагрузки определяется частотой сердечных сокращений – 80 уд/мин. У курьеров средняя рабочая ЧСС составила 90 уд/мин., что соответствует средней тяжести труда по количественным критериям тяжести работы, определяемым по физиологическим критериям.

Оценка напряженности труда (НТ) по результатам профессиографического анализа профессиональной деятельности позволила отнести труд мигрантов, работающих в Мосметрострое (метростроевцы) к 3-ему классу 3-ей степени по показателям эмоциональных нагрузок и неблагоприятного режима работы (табл. 1).

Строительная отрасль является одной из наиболее травмоопасных сфер трудовой деятельности, сопровождается высокой степенью риска для собственной жизни, особенно при операциях наладки и очистки проходческих щитов в тоннелях при щитовом способе строительства метро. Необходима высокая степень ответственности за безопасность других работников – согласованность действий отдельных членов бригады, что не всегда возможно с учетом низкой степени профессионализма.

Таблица 1

Оценка условий труда по показателям напряженности
Трудового процесса мигрантов

Показатели напряженности трудового процесса по Р 2.2.2006-05		Курьеры по доставке еды	Метростроевцы	Работники дорожной сети	Няни, домработницы сиделки
1. Интеллектуальные нагрузки					
1.1. Содержание работы		2	2	2	2
1.2. Восприятие сигналов (информации)		1	1	2	2
1.3. Степень сложности задания		2	2	2	2
1.4. Характер работы		3.2	3.2	3.1	1
2. Сенсорные нагрузки					
2.1. Длительность сосредоточен. наблюдения		3.1	3.2	3.1	2
2.2. Плотность сигналов		3.1	3.1	2	1
2.3. Число объектов одновр. наблюдения		1	1	3.1	2
2.4. Размер объекта различения		2	2	1	1
2.5. Работа с оптическими приборами		1	1	1	1
2.6. Наблюдение за экранами ВДТ		2	2	1	1
2.7. Нагрузка на слуховой анализатор		2	3.1	3.1	1
2.8. Нагрузка на голосовой аппарат		1	1	2	2
3. Эмоциональные нагрузки					
3.1. Степень ответствен. значимость ошибок		3.1	3.2	2	3.2
3.2. Степень риска для собственной жизни		3.2	3.2	3.2	3.2
3.3. Степень риска за безопасность других		3.2	3.2	3.2	3.2
3.4. Количество конфликтных производственных ситуаций за смену		3.1	3.1	2	3.1
4. Монотонность нагрузок					
4.1. Число элементов в повтор задании		1	1	1	1
4.2. Продолж. повтор задания (сек)		1	1	1	1
4.3. Время активных действий (в %)		1	1	1	1
4.4. Монотонность производствен. обстановки		1	1	1	1
5. Режим работы					
5.1. Фактическая продолжительн. раб. дня		3.1	3.1	3.1	3.2
5.2. Сменность работы		3.2	3.2	3.1	3.2
5.3. Наличие регламентировантированных перерывов		3.2	3.2	3.2	3.2
Количество показателей по классам	1 класс	8	8	7	10
	2 класс	5	4	7	6
	3.1. класс	5	4	6	1
	3.2. класс	5	7	3	6
Итоговая оценка, класс		3.2	3.3	3.2	3.2

Напряженность труда работников дорожной сети относится к классу 3.2 в связи с работой при дефиците времени (необходимость сформировать асфальт до застывания массы), с выполнением трудовой деятельности под надзором бригадира, с возможностью корректировки

оплаты труда, с неблагоприятным режимом работы (ненормированным рабочим днем, сменным режимом работы)

Нервно-эмоциональная напряженность труда мигранток, работающих в социальной сфере, обусловлена спецификой трудовой деятельности, особенно при уходе за тяжелобольными, пожилыми людьми и инвалидами. Это приводит к неблагоприятному режиму работы, ненормированному рабочему дню, отсутствию выходных дней, в отдельных случаях наблюдаются конфликтные ситуации.

Представленные профессиографические особенности трудовой деятельности работниц социальной сферы позволяют оценить напряженность труда (НТ) по классу 3.2.

Таблица 2

Интегральный показатель рабочего напряжения у мигрантов в зависимости от касса напряженности труда

Физиологические показатели/ Класс напряженности труда	Мужчины мигранты						Женщины мигрантки	
	курьеры по доставке еды класс 3.2		метростроевцы 3.3		работники дорожной сети класс 3.2		няни, домработницы, сиделки класс 3.2	
Пандемия (Covid-19)	до	после	до	после	до	после	до	после
Изменение в %								
Максимальная мышечная работоспособность	26,7	41,4	25,4	40,6	26,8	39,2	28,9	41,2
Концентрация внимания по объему воспринимаемой информации	17,3	35,1	18,1	32,7	15,5	28,1	18,0	26,5
Индекс функциональных изменений системы кровообращения	18,0	28,0	16,8	26,0	13,5	25,2	21,2	32,4
Интегральный показатель рабочего напряжения усл.ед								
	0,69	1,23	0,69	1,14	0,63	1,05	0,59	0,98

По данным физиологических исследований установлено возрастание уровня рабочего напряжения у мигрантов в результате работы в условиях пандемии. Выполнение трудовой деятельности курьерами по доставке еды в период эпидемии COVID-19 привело к повышению рабочего напряжения на 78,3%, т. е. до величины 1,23 усл. ед. против 0,69 усл.ед., зарегистрированных до пандемии; работниками дорожной сети, соответственно: 1,05 и 0,63 усл. ед. (на 66,7%). У метростроевцев значения рабочего напряжения достигали значений 1,14 при исходном значении 0,69 усл. ед., возрастание показателя составило 65,2%. Оценка функционального состояния

женщин-мигранток, работающих нянями, сиделками, домработницами, в условиях пандемии выявила уровень рабочего напряжения, равный 0,98 усл. ед. против уровня, зарегистрированного до пандемии в 0,59 усл. ед., т.е. наблюдалось повышение показателя на 66,1% (табл. 2).

Полученные результаты исследований выявили высокие значения рабочего напряжения у мигрантов всех профессиональных групп в процессе трудовой деятельности в условиях пандемии, что указывает на увеличение амплитуды колебаний физиологических показателей. Любой физиологический процесс носит волнообразный характер, имея определенный диапазон колебаний изучаемого параметра. Увеличение амплитуды колебаний показателя в динамике рабочего дня обусловлено напряжением регуляторной системы с целью достижения нового уровня для обеспечения выполнения трудовой деятельности. Соответственно, чем больше диапазон колебаний показателя, т. е. максимальная амплитуда в динамике рабочего дня, тем больше напряжение регуляторных механизмов, обеспечивающих адаптацию системы к новым ситуационным условиям. Таким образом, значительная амплитуда колебаний параметров позволяет судить о рабочем напряжении организма, которое выражено у всех профессиональных групп. Это обусловлено снижением концентрации внимания от уровня до пандемии в 2 раза у курьеров по доставке еды, в 1,8 раза у метростроевцев и повышением индекса функциональных изменений системы кровообращения, соответственно в 1,6 раза и 1,5 раза. Было выявлено накопление рабочего напряжения, наиболее выраженное в период пандемии у работников всех обследованных профессиональных групп. Наблюдались более низкие уровни рабочего напряжения до пандемии, которые колебались в пределах от 0,59 до 0,69 усл. ед.

Повышение рабочего напряжения организма указывает на возрастание физиологических затрат (физиологической стоимости) при выполнении работы, что находит подтверждение в исследованиях других авторов.

Воздействие вредных факторов нервно-эмоционального, социально-бытового характера является основными причинами развития заболеваний, в период пандемии у трудовых мигрантов удвоилось количество патологических процессов.

Ряд патологических процессов зависит от занимаемого рабочего места каждого трудового мигранта, в основном они заняты на курьерской работе по доставке еды, в Метрострое, на ремонте дорожной сети. Женщины-мигранты работают в социальной сфере нянями, домработницами, сиделками.

По частоте распространенности коронавирусная инфекция (Covid-19) и болезни органов дыхания занимают одно из ведущих мест в структуре общей заболеваемости мигрантов Республики Таджикистан, что приводит к большому экономическому ущербу.

В условиях переходного к рыночным отношениям периода вопросы профилактики и терапии приобретают первостепенное значение, так как здоровье мигрантов становится критерием эффективности реализации человеческого фактора на производстве (Ходжиев, 2019; Ходжиев и др., 2019). К воздействию вредных факторов труда, климато-экологических, социально-бытовых, нервно-психических на организм гастарбайтеров присоединилось влияние экстремального фактора Covid-19.

Изучение состояния здоровья мигрантов проводилось по субъективной и объективной оценке. Было проведено анкетирование мигрантов о наличии хронических заболеваний. Из них 2% опрошенных отметили, что не имеют заболеваний, 50% предъявили жалобы на одно заболевание, а 48% опрошенных – три вида патологии. Таким образом, всего в группе было зарегистрировано 868 заболеваний. Ранжирование показало, что на первом месте стоит коронавирусная инфекция (Covid-19) – 22,3%. Второе место – 21,4%, занимают болезни органов дыхания: хронические бронхиты, пневмония, бронхиальная астма. Болезни костно-мышечной системы и соединительной ткани (полиостеоартрозы, ревматические полиартриты, дорсопатии) занимают третье место и составляют 19,6%. Болезни системы кровообращения (артериальная гипертензия, вегето-сосудистая дистония) занимают четвертое место – 18,9%. Средний уровень АДс у мигрантов от 18 до 39 лет превышал принятые нормы ВОЗ для здоровых лиц 20-60 лет (до 140 мм. рт.ст.) и находился в «опасной зоне» (140-159 мм. рт.ст.), что указывает на развитие гипертензивных реакций. Болезни мочеполовой системы (простатиты, пиелонефриты, уретриты, циститы) составляют 17,8% (табл.3).

Для более объективного суждения о степени влияния производственных и природных факторов, обусловливающих частоту некоторых заболеваний, была проанализирована их зависимость от срока пребывания на территории РФ, т. е. стажа работы мигрантов (табл. 4).

Выявлено, что при стаже работы до 1 года наиболее часто встречаются заболевания верхних дыхательных путей и Covid-19 – 28,1±4,5%, бронхо-легочная патология – 17,2±3,2%. Заболевания костно-суставной системы и остеохондроз позвоночника регистрируются в 14,9±2,8%, воспалительные заболевании почек и простатиты –11,6±2,3%. Заболевания сердечно-сосудистой системы в основном обусловлены гипертензивными реакциями и артериальной

гипертензией – 14,2±2,7%. Гинекологические заболевания составили 14,0±2,7%. Следует отметить, что у каждого второго мигранта отмечаются различные заболевания, среди которых велика частота распространенности постковидной пневмонии. Нередко причиной некоторых заболеваний становится травма на работе из-за несоблюдения производственной безопасности.

Таблица 3

Данные субъективного обследования мигрантов из Республики Таджикистан

№	Классы болезней по МКБ-10	Количество заболеваний		
		абсолютное число	%	ранг
1	Коронавирус (Covid-19)	194	22,3	1
2	Болезни органов дыхания (J00-J99)	186	21,4	2
3	Болезни костно-мышечной системы и соединительной ткани (M00-M99)	170	19,6	3
4	Болезни мочеполовой системы (N00-N99)	155	17,8	5
5	Болезни системы кровообращения (I00-I99)	163	18,9	4
	Всего	868	100	

Таблица 4

Частота распространенности заболеваний у мигрантов в зависимости от стажа работы (%)

№	Названия заболеваний	Стаж работы		
		до 1года	от 1года до 2-х лет	2-3 года
1	Корона вирус (Covid-19)	28,1±4,5	25,7±4,3	21,3±3,7
2	Бронхо легочная патология	17,2±3,2	22,2±3,9	19,8±3,5
3	Патологии почек и мочевыводящих путей (простатиты)	11,6±2,3	11,9±2,3	15,2±2,9
4	Костно-суставная система Остеохондроз позвоночника	14,9±2,8	14,9±2,8	16,1±3,0
5	Гинекологические заболевания,	14,0±2,7	13,6±2,6	14,7±2,8
6	Заболевания ССС (гипертоническая болезнь, ИБС)	14,2±2,7	11,7±2,3	12,9±2,5
	Всего	100%	100%	100%

Основной причиной заболеваний мигрантов можно считать природно-климатические факторы и социально-бытовые условия, а также сроки проживания в России. Как видно из таблицы 4, свидетельствующей о степени влияния факторов окружающей среды

на здоровье мигрантов, частота распространенности острых респираторных вирусных инфекций, а именно Covid-19, у мигрантов, находящихся на территории РФ, при стаже работы до 1 года соответствовала 28,1±4,5%; 2-3 года – 21,3±3,7% ($p \geq 0,05$). Иными словами, наблюдается тенденция к снижению распространенности Covid-19 у лиц, адаптированных к воздействию факторов трудового процесса (напряженности и тяжести труда), социально-психологических, климатических факторов.

Углубленное изучение состояния здоровья мигрантов (123 человека в возрасте от 18 до 39 лет) проведено на основании медицинского осмотра терапевтом, результатов лабораторных данных (общий анализ крови, мочи, биохимический анализ крови), данных инструментальных методов исследований (рентгенограмма позвоночника, ЭКГ, ЭХОКГ, ФКГ, офтальмоскопия, отоскопия). Распространенность Covid-19 составляет 23,8 (на 100 осмотренных), остеохондроза позвоночника 6,7 (на 100 осмотренных) при стаже работы от года до 2-х лет.

Для более объективного суждения о степени влияния производственных факторов, включая воздействие природно-климатических, социально-бытовых условий, способствующих формированию некоторых заболеваний, была проанализирована связь заболеваний со стажем работы мигрантов. Возрастание стажа работы (от 0 до 3-х лет) приводит к снижению распространенности коронавирусной инфекции, бронхо-легочной патологии, заболеваний сердечно-сосудистой системы (табл. 4). Это может быть обусловлено формированием адаптации к вредным факторам трудового процесса и производственной среды у мигрантов, проживающих на территории России более трёх лет.

Результаты проведенных исследований позволили обосновать практические рекомендации.

Полученные результаты исследования рабочего напряжения в процессе трудовой деятельности по физиологическим показателям могут быть использованы в практике физиологии труда для профилактики функционального перенапряжения у трудовых мигрантов и оптимизации управления физиологическими процессами.

Мероприятия медико-социального сопровождения включают различные направления: социальное обеспечение мигрантов; внесение изменений в миграционное законодательство; учебно-образовательные мероприятия; профессиональный отбор и профориентация; лечебно-диагностические меры; разработка обоснованного режима труда и отдыха; развитие мотивации к поддержанию здорового образа жизни.

Выявленные физиологические особенности формирования функционального состояния следует принимать во внимание при

планировании трудового процесса и в клинической практике в период профессионального отбора трудовых мигрантов для работы, связанной с нервно-эмоциональной напряженностью и тяжестью труда в различных климато-экологических, социально-бытовых условиях.

Выводы: 1. Основной причиной развития заболеваний, связанных с работой среди мигрантов можно считать воздействие факторов напряженности, тяжести труда, климато-экологических, социально-бытовых факторов, экстремального вредного фактора Covid-19 в условиях пандемии.

2. Установлено, что рабочее напряжение организма мигрантов возросло в период эпидемии Covid-19: у курьеров по доставке еды на 78,3%, метростроевцев на 65,2 %, работников дорожной сети на 66,7%, женщин-мигранток на 66,1%, что обусловлено напряжением регуляторных механизмов, обеспечивающих адаптацию организма к новым ситуационным условиям.

3. Результатами исследований показано, что адаптация к новому месту жительства и особенностям трудовой деятельности не проходит бесследно для здоровья мигрантов, что объясняется высокой нервно-эмоциональной напряженностью труда. В этой связи возрастает риск развития различного рода заболеваний.

4. По частоте распространённости заболеваний у мигрантов на первом месте отмечается Covid-19, затем болезни органов дыхания, заболевания костно-мышечной и сердечно-сосудистой систем. Уровень снижения заболеваемости по нозологическим формам зависит от времени пребывания трудовых мигрантов на территории Российской Федерации.

5. Разработанные мероприятия медико-социального сопровождения направлены на адаптацию мигрантов к новым условиям труда и проживания, на сохранение здоровья и продление трудового долголетия.

Список литературы

Агаджанян Н. А. Баевский Р. М., Берсенева А. П. 2006. Проблемы адаптации и учение о здоровье. М.: РУДН. 281с.

Амосов Н. М., Бендет Я. А. 2003. *Здоровье человека*. М.: Инфра-м. 325 с. *Бухтияров И.В., 3. Бухтияров И.В., Юшкова О.И., Матюхин В.В.* 2014. Методическое обоснование оценки функционального напряжения организма при умственном труде //Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология. №3. С.15-26

Бухтияров И.В., Ходжиев М. 2017. Адаптация трудовых мигрантов из Южных Республик Средней Азии //Международный научно-

исследовательский журнал. №3(57). С. 55-58.

Зайончковская Ж.А., Тюрюканова Е.В., Карачурина Л.Б., Мкртчян Н.В., Полетаев Д.В., Флоринская Ю.Ф. 2011. Женщины-мигранты из стран СНГ в России / Под ред. Тюрюкановой Е.В. М.: МАКС Пресс. 184 с.

ИвахненкоГ.А. 2013. Здоровье трудовых мигрантов в России //Социология медицины. № 2. С. 48-51

Мишустина В.П., Ходжиев М.А. 2017. Здоровый образ жизни. //Авиценна. Душанбе. №3. С. 12-13.

Оценка тяжести труда и его физиологическое нормирование: Методические рекомендации. 1975. Свердловск.: Свердл. НИИ гигиены труда и профзаболеваний. 21 с.

Принципы комплексной оценки «напряженности труда» и «рабочего напряжения» при умственных видах деятельности: методические рекомендации .1986. М.: НИИ гигиены труда и профзаболеваний АМН СССР. 26 с.

Руководство Р 2.2.2006-05. Руководство по гигиенической оценке факторов рабочей среды и трудового процесса. Критерии и классификация условий труда. 2005. М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора. 142 с.

Розенблат В.В. 1975. Проблема утомления. М.: Медицина. 240 с.

Совершенствование критериев и методов оценки напряженности трудового процесса у работников современных видов труда: Методические рекомендации. 2021. М.: ФГБНУ «НИИ медицины труда имени академика Н.Ф. Измерова». 22с.

Ходжиев М., Измеров Н.Ф., Бухтияров И.В. 2017. Результаты оценки физиологической адаптации и риски нарушений здоровья у трудовых мигрантов из Таджикистана // Анализ риска здоровью. № 3. С. 48-59.

Ходжиев М. 2019. Особенности социально-медицинской адаптации трудовых мигрантов из Республик Южных регионов : автореф. дис. ... д-ра мед. наук . М.: Науч.-исслед. ин-т медицины труда им. Н.Ф. Измерова. 48 с.

Ходжиев М., Прокопенко Л. В., Юшкова О.И., Капустина А.В., Гуломова Р.А. 2019. Физиологические определение степени адаптационно-приспособительных реакций к трудовому и учебному процессу у мигрантов и студентов // Здоровье населения и среда обитания. №3. С. 7-10.

ASSESSING THE LABOR STRESS AND MORBIDITY IN LABOR MIGRANS DURING THE PANDEMIC

M. Khodzhiev[1], O.I. Yushkova [2], A.V. Kapustina[2], G.I. Tikhonova[2]
[1]Abuali Ibni Sino Tajik State Medical University, Dushanbe (Tajikistan)
[2]Izmerov Research Institute of Occupational Health, Moscow

The article examines the influence of production factors that determine the frequency of certain work-related diseases, analyzes their dependence on the length of stay in the territory of the Russian Federation, i.e. the length of work of migrants. As a result of the analysis of data on changes in the functional state of workers, an increase in working stress during the pandemic and the prevalence of certain diseases among migrants of the surveyed occupational groups was established. Studies have established an increase in physiological costs (physiological cost) when performing work in a pandemic among migrants of different professional groups: food delivery couriers, metro builders, road network workers, women working in the social sphere.
Keywords: *migrants, disease, work stress, pandemic, prevention.*

Об авторах:

ХОДЖИЕВ Махмадамин – доктор медицинских наук, профессор кафедры семейной медицины, Таджикский государственный медицинский университет им. Абуали ибни Сино, 734003, Республика Таджикистан, Душанбе, пр. Рудаки, д. 139, e-mail: amin.dok59@mail.ru.

ЮШКОВА Ольга Игоревна – доктор медицинских наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории физиологии труда и профилактической эргономики, ФГБНУ «Научно-исследовательский институт медицины труда им. акад. Н.Ф. Измерова», 105275, Москва, пр-т Буденного, д. 31, e-mail: doktorolga@inbox.ru.

КАПУСТИНА Ангелина Владимировна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории физиологии труда и профилактической эргономики, ФГБНУ «Научно-исследовательский институт медицины труда им. акад. Н.Ф. Измерова», 105275, Москва, пр-т Буденного, д. 31, e-mail: ft-matuhin@mail.ru.

ТИХОНОВА Галина Ильинична – доктор биологических наук, заведующая лабораторией социально-гигиенических исследований, ведущий научный сотрудник, ФГБНУ «Научно-исследовательский институт медицины труда им. акад. Н.Ф. Измерова», 105275, Москва, пр-т Буденного, д. 31 e-mail: gtikhonova@yandex.ru.

Ходжиев М. Оценка рабочего напряжения и заболеваемости у трудовых мигрантов в период пандемии / М. Ходжиев, О.И. Юшкова, А.В, Капустина, Г.И. Тихонова// Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 13-26.

Дата поступления рукописи в редакцию: 08.01.23
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.23

БИОХИМИЯ

УДК 576.3: [57.086.862+57.088.1]
DOI: 10.26456/vtbio288

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕНА ПОЛА (SRY) ПЛОДА ЧЕЛОВЕКА В КРОВИ МАТЕРИ ПОСЛЕ 9-10 НЕДЕЛИ БЕРЕМЕННОСТИ

А.Н. Панкрушина, И.А. Калиничева, М.Н. Резникова
Тверской государственный университет, Тверь

Произведено определение пола плода в 433 образцах плазмы крови женщин, находящихся на 9 по 26 неделях беременности, из которых ген SRY был идентифицирован в 217 образцах (мужской пол), в 216 образцах ген SRY отсутствовал (женский пол). Выделение фетальной ДНК на спин-колонках и магнитных частицах и использование пробирок типа CPDA оказались наиболее предпочтительны для определения пола плода. Зависимости определения гена SRY от срока беременности и массы тела обследованных женщин обнаружено не было. Срок доставки образцов плазмы в течении 2-ух дней является наиболее оптимальным для анализа по определению пола.
Ключевые слова: *неинвазивная пренатальная диагностика, фетальная ДНК, ген пола– SRY.*

Введение. Фетальные клетки плода циркулируют в материнском кровотоке, в связи с чем их используют в качестве инструмента для неинвазивной пренатальной диагностики. Начиная с 1990-х годов исследования сконцентрировались на анализе внеклеточной свободно циркулирующей ДНК плода (внДНК), содержащейся в материнской плазме. Первая веха в исследованиях была положена профессором Деннисом Ло и др., которые показали наличие последовательностей Y-хромосомы в плазме беременных женщин с плодом мужского пола. С тех пор продолжают прогрессировать и усложняться анализ и практические методы исследования циркулирующей ДНК плода для неинвазивной диагностики различных заболеваний, а также определения пола и статус резус-фактора плода (Токарева, 2006). Очень низкое количество циркулирующей внеклеточной ДНК в материнской плазме является значительной проблемой, поэтому требуются специальные и оптимизированные методы очистки внДНК из материнской плазмы, а также чувствительные и специфичные методы ее обнаружения.

Идентифицировано более 100 заболеваний человека, наследование которых сцеплено с полом. Примерами таких заболеваний являются гемофилия, гипоплазия надпочечников,

© Панкрушина А.Н., Калиничева И.А., Резникова М.Н., 2023

мышечная дистрофия. Неинвазивное определение пола особенно актуально в семьях, где оба или один из партнеров является носителем мутации, проявление которой зависит от пола будущего ребенка. В частности, идентификация пола на ранних сроках беременности при наличии в анамнезе у родителей наследственной предрасположенности к врожденной гиперплазии надпочечников позволяет родить здоровую дочь (Баранов, 2015).

ПЦР-анализ в реальном времени широко применяется для определения резус-статуса плода из плазмы резус-отрицательных беременных женщин для выявления несовместимости резус-фактора между матерью и плодом с целью предотвращения возникновения гемолитической болезни новорожденного. В настоящее время профилактика анти-D иммуноглобулином проводится резус-отрицательным женщинам, родившим резус-положительного первенца. Введение в таких случаях метода неинвазивного генотипирования плода с использованием вкДНК предотвращает медикаментозную профилактику. Следует отметить, что определить резус-фактор и пол плода можно и с помощью инвазивных процедур таких как амниоцентез и взятие проб ворсинок хориона. Однако, эти процедуры связаны с высоким риском выкидыша в отличии от неинвазиной диагностики, которая проводится начиная с 9-10 недели беременности и совершенно безопасна как для беременной женщины, так и для будущего ребенка (Сидельникова, 2011).

Цель работы – определение гена пола (SRY) плода человека в крови матери после 9-10 недели беременности.

Задачи: 1. Сравнить методы выделения внеклеточной ДНК плода для определения гена пола (SRY). 2. Оценить влияние срока беременности на идентификацию гена SRY. 3. Изучить влияние массы тела матери на выявление гена пола (SRY). 4. Изучить влияние условий транспортировки биологического материала в лабораторию на результат анализа.

Методика. Экспериментальная часть работы проводилась на базе ООО «Медикал Геномикс» в 2020 году. Объектом исследования служила венозная кровь 433 беременных женщин со сроком не менее 9 недель гестации для анализа пола плода. Все данные пациентов были обезличены.

Пробоподготовка. Забор материала для неинвазивного определения пола плода осуществлялся в три типа пробирок с различным антикоагулянтом. 304 образцы забраны в пробирки типа CPDA, 28 образцов крови в пробирки Cell-Free DNA BCT (Sreck, США) объемом 10 мл и 19 образцов в пробирки LBgard (Biomatrica, США) на 8,5 мл. Образцы центрифугировали 10 минут при 2048g, при непрерывном охлаждении до +4°C. После центрифугирования и

оседания форменных элементов крови из пробирки отбирали верхний слой плазмы и переносили его в отдельную стерильную пробирку типа «Эппендорф». на 1,5 мл. Плазму повторно центрифугировали 10 мин при 16000g rpf. После повторной открутки отбирали вновь, не задевая белый мутный осадок (лейкоциты) в новую стерильную пробирку типа «Эппендорф». Полученную плазму использовали для выделения фетальной ДНК, остатки отобранной плазмы подвергались заморозке при -23 °С.

Для выделения циркулирующих нуклеиновых кислот плода из плазмы крови использовались три набора реагентов: ДНК- Плазма-М-50 производителя ООО «ТестГен»; ПРОБА-НК-ФЕТ производителя "ООО ДНК-Технология" и QIAamp Circulating Nucleic Acid от производителя «QIAGEN».

Перед началом проведения ПЦР необходимо провести деконтаминацию рабочего места. Используемые ПЦР реагенты оставляют при комнатной температуре до полной разморозки. Перемешивание осуществляется на вортексе, с последующим осаждением капель. В стерильных пробирках объемом 1,5 мл приготавливается реакционная смесь, с последующей закапкой в одноразовые стерильные пробирки типа стрип (на один образец используется 4 лунки). Схема раскапки реагентов указана в методических рекомендациях по применению диагностических наборов по индентификации пола. Проведение лабораторной части ПЦР рекомендуется осуществлять сразу после процедуры выделения фетальной ДНК т.к. данное соединение очень нестабильно и находится в маленьких концентрациях (Инструкция «ТестГен» от 02.07.2020»

Обрабатывались данные за 2020 год, производился анализ полученных результатов. Статистическая обработка результатов проводилась с использованием программы Microsoft Excel 2016.

Результаты и обсуждение. Для сравнения методов выделения внеклеточной ДНК плода при определении гена пола (SRY)) было исследовано 10 образцов плазмы женщин на 9-10 неделе беременности. Выделение каждого образца производилось тремя разными наборами для выделения внеклеточной ДНК плода: ДНК-Плазма-М-50, производителя ООО «ТестГен» (Россия), ПРОБА-НК-ФЕТ производителя ООО «ДНК-Технология» (Россия) и набор QIAamp Circulating Nucleic Acid от производителя «QIAGEN» (Нидерланды). Для проведения ПЦР использовался набор «Тест-SRY».

Все три используемых нами набора для выделения внеклеточной ДНК показали сходные результаты по следующим показателям: качество очищенной ДНК, времени выделения пробы и время её хранения. Все перечисленные методики хорошо очищают ДНК для дальнейшей амплификации, время выделения примерно ±4

часа, время хранения 7 суток (хранение при температуре - 4℃). Однако стоит отметить, выделение фетальной ДНК на спин-колонках и магнитных частицах оказались наиболее предпочтительны для определения пола плода, так как эти методы требуют меньше всего оборудования для их исполнения и более просты в использовании.

При анализе результатов изучения влияния срока беременности на идентификацию гена SRY в фетальной ДНК матери зависимости обнаружено не было. Срок беременности на 9-10 неделях достаточен для определения пола.

Для исследования влияния массы тела матери на выявление гена пола (SRY) проанализированы результаты 217 образцов плазмы крови женщин, у которых был идентифицирован мужской пол плода, при этом нормальную массу тела имели 155 женщин, избыточную - 51 и недостаточную - 11. Расчет индекса массы тела производился по формуле:

Индекс массы тела (ИМТ) = $\frac{m}{h^2}$; где m — масса тела, кг., h – рост, м.

Интерпретация значений: ниже 18,5 – недостаточный вес, от 18,5 до 24,9 – нормально, от 25 – избыточный вес.

Рис. 1. Индекс массы тела человека

Нами не было выявлено различий между результатами по выявлению гена пола (SRY) в образцах плазмы крови женщин с недостаточной, нормальной и избыточной массой тела, т.е. высокий ИМТ (ожирение) не является противопоказанием к проведению исследования по определению пола плода (табл. 1).

Таблица 1

Средние значения пороговых циклов (Ct_{cp}) GAPDH (контроль выделения) и SRY в зависимости от индекса массы

Масса тела (ИМТ)	Пороговый цикл Ct_{cp} (M±m)	
	GAPDH (контроль выделения)	SRY
Избыточная (более 25)	27,26±2,04	35,64±1,90
Недостаточная (менее 16,5)	27,16±1,38	35,58±1,80
Нормальная (от 18,5 до 25)	27,45±1,41	35,19±2,04

В соответствии со следующей задачей нашего исследования изучено влияние условий транспортировки биологического материала в лабораторию на результат анализа по определению гена SRY в фетальной ДНК плазмы крови беременных женщин.

Проводилось сравнение результатов 310 образцов, забранных в пробирки CPDA (антикоагулянт: натрия цитрат, глюкоза, лимонная кислота, натрия фосфат, декстроза, аденин) с 10 образцами крови, забранных в пробирки Cell-Free DNA BCT Sreck (США) объемом 10 мл. и 29 образцов, транспортировавшихся в пробирках для крови LBgard Biomatrica (США).

Все пробирки имеют разный реагент консервации ДНК (состав этих реагентов коммерческая тайна) и различны по срокам хранения (так, например, кровь в пробирке Sreck может храниться 7 суток, а в пробирке CPDA 2 суток, в Biomatrica – 5 дней). Среди пробирок типа Sreck, в 6 образцах идентифицировалось наличие гена SRY. В 19 образцах, транспортировавшихся в пробирках Biomatrica, определялся ген SRY. В 192 образцах крови, отобранных в пробирки CPDA определяли ген SRY. При анализе сравнивались средние циклы выхода кривых GAPDH как маркер выхода фетальной ДНК. Пробирки типа CPDA показали наилучший результат – количественный размер выхода плазмы больше, чем у других пробирок.

Рис. 2. Вид пробирки типа CPDA

Полученные нами результаты показали, что срок доставки образцов плазмы в течении двух дней с момента забора крови является наиболее оптимальным для анализа по определению пола, так как качество выделяемой ДНК для дальнейшей амплификации лучше.

Заключение. Произведено определение пола плода в 433 образцах плазмы крови женщин, находящихся на 9 по 26 неделях беременности. Ген SRY был идентифицирован в 217 образцах (мужской пол), в 216 образцах ген SRY отсутствовал (женский пол).

Результаты проведённого исследования показали, что выделение фетальной ДНК на спин-колонках и магнитных частицах наиболее предпочтительны для определения пола плода. При использовании пробирок типа CPDA количественный размер выхода плазмы больше, чем у других пробирок. Срок доставки образцов плазмы в течении 2-ух дней является наиболее оптимальным для анализа по определению пола.

Зависимости определения гена SRY от срока беременности и массы тела обследованных женщин обнаружено не было. Т.о. срок беременности на 9-10 неделях и высокий ИМТ не являются противопоказаниями к проведению исследования по определению пола.

Список литературы

Баклушинская И.Ю. 2009. Эволюция системы определения пола у млекопитающих // Известия РАН. Серия биологическая. № 2. С. 209-217.

Баранов В.С., Айламазян Э.К. 2012. Прикладное и фундаментальное направления пренатальной диагностики // Журнал акушерства и женских болезней. Т. 61. № 3. С. 54-60.

Баранов В.С., Кузнецова Т.В. 2015 Новые возможности генетической пренатальной диагностики // Журнал акушерства и женских болезней. Т. 64. № 2. С. 4-12.

Барков И.Ю. 2018. Совершенствование системы пренатального скрининга анеуплоидий плода на основе анализа внеклеточной ДНК крови матери: дис… канд. мед. наук.

Ген RHD [Электронный ресурс] // Википедия, свободная энциклопедия. Электрон. дан. Сан-Франциско: Фонд Викимедиа, 2019. Режим доступа: https://ru.wikipedia.org/?curid=8100357&oldid=103866210

Ген SRY [Электронный ресурс] // Википедия, свободная энциклопедия. Электрон. дан. Сан-Франциско: Фонд Викимедиа, 2019. Режим доступа: https://ru.wikipedia.org/?curid=2077135&oldid=100581568

Дезоксирибонуклеиновая кислота [Электронный ресурс] // Википедия, свободная энциклопедия. Электрон. дан. Сан-Франциско: Фонд Викимедиа, 2021. — Режим доступа: https://ru.wikipedia.org/?curid=10889&oldid=113369690

Инструкция по применению набора реагентов для выявления гена RHD плода в крови матери методом ПЦР в режиме реального времени «ДНК-Технология». 2017. У.: ДНК-Технология. 30 с.

DETERMINATION OF THE SEX GENE (SRY) OF A HUMAN FETUS IN THE MOTHER'S BLOOD AFTER 9-10 WEEKS OF PREGNANCY

A.N. Pankrushina, I.A. Kalinicheva, M.N. Reznikova
Tver State University, Tver

Fetal sex was determined in 433 blood plasma samples of women aged 9 to 26 weeks of pregnancy, of which the SRY gene was identified in 217 samples (male), in 216 samples the SRY gene was absent (female sex). Isolating fetal DNA on spin columns and magnetic particles and using CPDA-type test tubes have proven to be most preferred for determining fetal sex. The dependence of the determination of the SRY gene on the duration of pregnancy and body weight of the examined women was not found. The delivery time of plasma samples within 2 days is the most optimal for sex analysis.
Keywords: *non-invasive prenatal diagnosis, fetal DNA, sex gene – SRY.*

Об авторах:

ПАНКРУШИНА Алла Николаевна – доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 31, e-mail: Pankrushina.AN@tversu.ru.

КАЛИНИЧЕВА Ирина Антоновна – аспирант 2 года обучения, направление «Биохимия», ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: bio.biology@tversu.ru.

РЕЗНИКОВА Марина Николаевна – студентка 2 года обучения направления «Биология», ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 31, e-mail: bio@tversu.ru.

Панкрушина А.Н. Определение гена пола (SRY) плода человека в крови матери после 9-10 недели беременности / А.Н. Панкрушина, И.А. Калиничева, М.Н. Резникова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 27-33.

Дата поступления рукописи в редакцию: 10.11.22
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.23

ЗООЛОГИЯ

УДК 591.568:59.009: 598.265.1: 598.28.29
DOI: 10.26456/vtbio289

ПОЗДНЕЕ ГНЕЗДОВАНИЕ БОЛЬШОЙ ГОРЛИЦЫ (*STREPTOPELIA ORIENTALIS*, COLUMBIDAE, COLUMBIFORMES) НА ВОСТОЧНОЙ ОСТРОВНОЙ ОКРАИНЕ АРЕАЛА (О. ИТУРУП, БОЛЬШАЯ КУРИЛЬСКАЯ ГРЯДА)

А.А. Виноградов
Тверской государственный университет, Тверь

Выполнен анализ данных о фенологии, биотопической приуроченности, гнездовой биологии, успешности гнездования и численности большой горлицы (*Streptopelia orientalis*, Columbidae, Columbiformes) на восточной окраине ареала. Наблюдения проведены автором в августе–сентябре 2022 г. на о. Итуруп, в рамках комплексной экспедиции третьего полевого сезона “Восточный бастион – Курильская гряда”, организованной Экспедиционным центром Минобороны РФ и РГО. Подробно рассмотрены ранее не описанные особенности гнездового поведения большой горлицы, включая анализ проявлений гнездовой активности членов пары в период насиживания и выкармливания потомства, бюджет времени основных компонентов поведения гнездовых партнёров и птенцов. Обсуждается тактика сохранения гнезда и его обитателей при опасности, репродуктивные возможности вида для потенциального полициклического гнездования на восточной островной окраине ареала.
Ключевые слова: *большая горлица, гнездование, гнездовой биотоп, сроки гнездования, гнездовое поведение, гнездовой цикл.*

Введение. Литература, посвященная гнездовой биологии большой горлицы (*Streptopelia orientalis* (Latham, 1790)) фактически отсутствует. Немногочисленные сведения касаются в основном вопросов растянутости сроков гнездования вида, предположений о количестве кладок за сезон, выживаемости яиц и птенцов и роли хищников в этом процессе. Ещё меньше информации в публикациях нам удалось найти по гнездовому поведению больших горлиц, включая сведения о распределении обязанностей в гнездовых парах, бюджете времени при насиживании, кормлении гнездового партнёра во время насиживания и выкармливании птенцов родителями (Мекленбурцев, 1951; Кошелев, 1993; Kameda, 1994, 2006; Пукинский, 2003; Берёзовиков и др., 2000; Чернышов, 2011; Глу щенко и др., 2016, 2022; Доржиев и др., 2019). Более подробно освещены вопросы

 © Виноградов А.А., 2023

биотопического и микростационарного распределения гнёзд, включая перечень известных пород деревьев, кустарников используемых горлицами в качестве гнездовой базы, описание случаев наземного гнездования (Кошелев, 1993; Берёзовиков и др. 2000; Глущенко и др., 2010, 2016, 2019, 2022; Чернышов, 2011 и др.). Всё выше перечисленное полностью отсутствует или сообщается поверхностно в обсуждениях гнездовой биологии большой горлицы для Курильских островов.

Гнездовой ареал большой горлицы простирается от побережий Тихого океана на материковую Азию к западу до предгорий Южного Урала, острова Тениз, долины верхней Или, западных окраин Тянь-Шаня, Памира, Алтая, Северо-Западной и Западной Индии; на юге до Южной Индии, Индокитая, Юго-Восточной Азии, Японских островов, Тайваня и Хайнань (Кошелев, 1993).

Задачей настоящего исследования было максимально детально оценить результаты визуальных наблюдений и видеозаписей у гнезда большой горлицы с полной кладкой на средних сроках насиживания, обнаруженного 21.08.2022 на о. Итуруп близ пос. Горячие Ключи. Конечная цель – проследить судьбу этой необычайно поздней кладки и на основе собственных наблюдений, а также изучения экологии, биологии и обилия птиц этого вида в районе исследований сделать выводы о его репродуктивных возможностях на восточных островных окраинах гнездового ареала.

Матероиал и методика. Исследования гнездового поведения большой горлицы осуществлены в рамках комплексной экспедиции третьего полевого сезона “Восточный бастион – Курильская гряда”, организованной Экспедиционным центром Министерства обороны Российской Федерации и Русским географическим обществом, на о-ве Итуруп близ пос. Горячие Ключи с 13.08 по 11. 09.2022.

Использованы стандартная методика визуальных наблюдений за гнездовым поведением, удалённо с помощью бинокля БПЦ-6 8Х30, и анализ видеоматериалов, полученных при видеосъёмке с помощью фотоаппарата Panasonic FZ-100 в режиме непрерывной видеозаписи, у гнезда большой горлицы общей продолжительностью 17 ч 20 мин

Для детального анализа гнездового поведения птиц в 2-2.5 м от гнезда и чуть выше горизонта лотка, была установлена закреплённая струбциной на ветви соседней лиственницы и замаскированную камуфляжным чехлом, видеокамера. Камера работала от аккумулятора, обеспечивающего беспрерывную видеосъёмку в течение приблизительно 2 ч. Видеозаписи производились в однократной, чаще двукратной, последовательной повторности в течение 9 дней с 26 августа по 11 сентября с вынужденными

перерывами в дни с дождливой и ветреной погодой и нашего двухдневного отсутствия в районе гнездования.

Основной акцент наших исследований был сосредоточен на выявлении и как можно более детальном описании, всех поведенческих актов гнездовых партнёров и птенцов на гнезде и в непосредственной близости у гнезда с фиксацией их временной продолжительности и последовательности.

Кроме этого мы, фактически ежедневно, проводили учёт численности птиц в районе гнездования пары с регистрацией пернатых в фиксированных полосах учёта визуально и по голосам.

Анализ звуков, издаваемых гнездовыми партнёрами у гнезда, осуществлён с помощью программы цифрового сонографа “SYRINX”.

Результаты и обсуждение.

Характеристика гнезда и гнездовой биотоп

Гнездо большой горлицы с двумя яйцами было найдено А.А. Романовым в ходе маршрутного учета населения птиц в 4-5 м от грунтовой дороги на лиственнице курильской (*Larix kurilensis*) в 6-7 м над землёй (рис. 1, 2). Размещалось оно у ствола дерева на трёх основаниях, отходящих от него, ветвей и имело размеры: большой диаметр – 250-300 мм, глубина лотка около 30 мм, высота бортика гнезда не более 45 мм. Построено гнездо из концевых тонких, веточек различных деревьев и кустарников, диаметром до 3-5 мм, лоток выстлан тонким слоем сухих корешков травянистых растений.

Рис. 1. Расположение гнезда большой горлицы на курильской лиственнице, 24.08.2022, о. Итуруп. Фото автора

Рис. 2. Гнездо большой горлицы с полной кладкой, 31.08.2022, о. Итуруп. Фото автора

Биотоп, в котором гнездилась эта пара, можно охарактеризовать как разреженно-мозаичный лиственнично-берёзовый (лиственница курильская, берёза Эрмана (*Betula ermanii*)) комплекс с подлеском из рябины смешанной (*Sorbus commíxta*) и различных ив (*Salix*) с развитым, относительно разреженным, покровом из бамбука курильского (*Sasa kurilensis*), аралии сердцевидной (*Aralia cordata*), шеломайника (*Filipendula camtschatica*) и бодяка камчатского (*Cirsium kamtschaticum*). На пространствах, лишенных развитого высокого сомкнутого древостоя, здесь произрастает загущенный мертво-покровный бамбук курильский высотой около 2 м с редкими вкраплениями кедрового стланика (*Pinus pumila*) (рис. 3).

На грунтовой каменисто-песчаной дороге периодически формировались и подсыхали несколько луж.

История обнаружения гнезда такова. В какой-то момент проведения маршрутного учёта птиц Алексей Анатольевич Романов остановился на месте, примерно на 3 минуты, осматривая панораму местности в бинокль. Его внимание привлекло неявное движение у ствола лиственницы. В бинокль, с расстояния 4-5 м, он отчётливо увидел насиживающую горлицу. В тот же момент, обнаруженная горлица встала с гнезда, сделала несколько неторопливых шагов по одной из ветвей от гнезда и без характерных хлопков крыльями улетела. Т.е. птица насиживающая яйца, находящиеся в тот момент на средних стадиях развития эмбрионов, не оставила гнездо в момент обнаружения опасности, в лице двигающегося и не обращающего на

неё внимания человека, а лишь наблюдала за ним. И только почувствовав на себе его взгляд, осторожно покинула гнездо.

Рис. 3. Микростация в районе расположения гнезда больших горлиц (стрелкой указано гнездо), 24.08.2022, о. Итуруп. Фото автора

Половой диморфизм наблюдаемой гнездовой пары

Несмотря на утверждения многих авторов о невыраженном половом диморфизме у большой горлицы (Мекленбурцев, 1951; Кошелев, 1993; Миловидов, Нехорошев, 2002; Сидоров, 2005; Kameda, 2006; Wu et al., 2007; Чернышов, 2011; Атемасова, 2012; Лапин, 2017; Рябицев, 2020 и др.), птицы наблюдаемой пары имели явные половые различия не только в размерах, но и в окраске оперения. Возможно, это индивидуальные или возрастные особенности птиц противоположного пола или, описанная ранее по основным размерным и весовым признакам, на примере речной (*Sterna hirundo*) и полярной крачек (*S. paradisaea*) (Fletcher, Hamer, 2003), а также, подмеченная нами для формы клюва бородача (*Gypaetus barbatus*) (Виноградов, 2023), особенность проявления более выраженного полового диморфизма внутри пары, чем в среднем для вида.

В нашем случае, заметно более крупный самец, в отличие от самки, имел серую с синеватым оттенком окраску оперения спины, поясницы и верхних кроющих хвоста. Перья на этих частях тела у него имели светлые серые каймы. В то время как названные зоны оперения самки были грязно-серыми, более тёмными с охристым налётом, а каймы вершин перьев с буроватым или охристым оттенком.

Вершины средних верхних кроющих второстепенных маховых (СВКВМ) и больших верхних кроющих второстепенных маховых (БВКВМ) у самца окрашены в серо-сизый цвет, с яркими серыми,

иногда с небольшой примесью охристого, широкими каймами, отороченными по самому краю яркими серыми кантами. Почти все эти перья у самки темно-бурые с окантовкой охристого цвета. На нескольких передних СВКВМ и БВКВМ имеется слабовыраженный сероватый налёт, но блеклый, не такой яркий, как у самца. Голова самца в области лба, темени и затылка окрашена в светло-сизо-сиреневатые тона, светлая. Голова же самки на этих участках существенно темнее, серо-сиреневатая.

В целом, самец выглядел более ярким и контрастным, чем самка. Его пятое, шестое и седьмое, первостепенные маховые (ПМ) имели на вершинах заметные широкие светло-серые каймы, в то время как у самки все ПМ с очень узкой светло-охристой окантовкой, такой же, как у первых четырех ПМ самца (рис. 4-7).

Рис. 4. Самец большой горлицы на гнезде, 09.09.2022, о. Итуруп. Фото автора

И самец, и самка находились в процессе линьки рулевых и кроющих крыла. У самца отчетливо выделялось наполовину отросшее левое среднее (6-е рулевое) перо хвоста. Кроме того, у самки отсутствовали некоторые кроющие лба у переносицы (рис. 8-12).

Поведение гнездовых партнёров и их гнездовая активность в период насиживания

Эти различия помогли установить факт присутствия на гнезде в период насиживания только самки. Мне не удалось наблюдать и регистрировать на видео покидания ею гнезда в этот период. Несомненно, самка вынуждена, хотя бы на короткое время, оставлять гнездо, для отправления простейших физиологических нужд (кормежка, опорожнение кишечника, питьё и т.п.). Но, вероятно, если это и происходит, то очень редко и на очень короткое время. В нашем случае с 22 августа по 1 сентября при моём прохождении около гнезда по дороге в любое время суток я фиксировал её присутствие на гнезде. Также, мне не удалось зарегистрировать ни одного факта кормления её самцом или смены самцом самки на гнезде. В ряде источников упоминается факт редких смен самки на гнезде самцом в поздних гнездовых циклах размножения при повторных, вторых (Пукинский, 2003; Глущенко и др., 2022), а возможно, и последующих кладках, а также насиживание кладки самцом днём, а самкой с вечера до утра следующего дня (Kameda, 2006). Ц.З. Доржиев и др. (2019), например, сообщает, что “самец проводит на кладке меньше времени и часто кормит самку”, А.И. Кошелев (1993) утверждает, что “насиживают оба партнёра, но самка значительно больше, до 19–21 ч/сут, а самец её кормит”.

Рис. 5. Самка большой горлицы на гнезде, 09.09.2022, о. Итуруп. Фото автора

Рис. 6. Самец большой горлицы в момент схода с гнезда, 11.09.2022, о. Итуруп. Фото автора

Рис. 7. Самка большой горлицы в момент схода с гнезда, 11.09.2022, о. Итуруп. Фото автора

Анализ полученных видеоматериалов в период насиживания кладки (суммарно 5 ч 24 мин – 2 ч 4 мин + 1 ч 40 мин + 1ч 40 мин) показал, что самка очень чувствительна к окружающим звукам. Она, ещё не видя объект опасности, но заслышав, например, человеческую речь, тревожные крики бамбуковых широкохвосток (*Horornis diphone*), золотистых дроздов (*Turdus chrysolaus*), кедровок (*Nucifraga caryocatactes*), вокализацию большеклювых (*Corvus macrorhynchos*) и чёрных ворон (*C. corone*) или ястреба тетеревятника (*Accipiter gentilis*) явно настораживалась, осматривалась, вытягивая шею, и поднимала голову (рис.8).

Рис. 8. Настороженная поза самки большой горлицы на гнезде, 26.08.2022, о. Итуруп. Фото автора

Но, при этом, птица не обращала внимания, или слабо реагировала на грохот техники, проезжающей по дороге мимо гнезда, многообразные голосовые проявления черноголовых гаичек (*Parus palustris*), московок (*Parus ater*), малых острокрылых дятлов (*Yungipicus kizuki*), обыкновенных поползней (*Sitta europaea*) и других мелких воробьиных птиц.

Суммарная продолжительность её настороженно-ориентировочных реакций при насиживании кладки, в среднем за 2 ч наблюдений, составила 12 мин 44 с (15 мин 24 с + 7 мин 48 с + 9 мин 24 с = 45мин 9 с / 3 = 12 мин 44 с)

По моим наблюдениям самка из этой пары использовала несколько вариантов поведения при опасности. В тех случаях, когда объект опасности (человек) приближался к гнезду тихо, медленно, без резких движений, не прямо к гнезду, и не глядя на насиживающую птицу, самка вообще не покидала его, если он проходил дальше. Если

же наблюдатель появлялся внезапно и, совершая резкие движения, шел быстро и шумно прямо к гнезду, глядя на птицу, то самка взлетала с гнезда, громко хлопая крыльями. Если же он, даже совершал какие-то действия, находясь продолжительное время (более 10 мин), в 2–3 м от гнезда, не проявляя агрессивности и не глядя на гнездо, без резких движений и громких звуков, вдруг начинал смотреть на насиживающую птицу, то самка осторожно сходила с гнезда и после нескольких неторопливых шагов по ветви, очень тихо, без характерных хлопков крыльями, улетала.

При насиживании яиц самка ни разу не поворачивала их клювом, а поправляла или двигала крыльями, опуская попеременно, то левое, то правое сложенное крыло вниз и под себя, а затем осторожными движениями ног придавала яйцам нужное положение (в среднем, 7 раз в течение 2 ч) (рис. 9). Время от времени самка принималась “ворошить”, или лучше сказать, расширять и без того большие промежутки между уложенными прутиками лотка. При этом она, с заметными усилиями, совершала ритмичные движения головой из стороны в сторону, с опущенным между прутиками клювом. Небольшое количество времени “наседка” уделяла уходу за гнездом: чистке, выклёвывая из лотка что-то или поправляя торчащие концы прутиков и корешков. Основное же время она просто сидела на кладке и иногда поворачивала в разные стороны голову, ориентируясь на всё происходящее вокруг.

Рис. 9. Самка большой горлицы поправляет (поворачивает) яйца крылом, 29.08.2022, о. Итуруп. Фото автора

29 августа самка, после очередного краткосрочного ухода за гнездом и собственным оперением, плотно села на кладку, наклонила голову над бортиком гнезда и после судорожных спазмов зоба резко наклонилась ещё ниже с опущенным клювом, быстро открыла его и, выдвинув вперёд язык при поднятом кверху его корне, отрыгнула струйку полупрозрачной жидкости (рис. 10). По моему мнению, это продукт секреции эпителия зоба, который, впоследствии, вместе с отторжением его обломков, и формирует т.н. “птичье молочко”. Т.е. минимум, чем за 3-4 дня до вылупления, этот процесс продуцирования питательной смеси для выкармливания птенцов первые 5 дней их жизни уже был начат самкой.

Рис. 10. Самка большой горлицы отрыгивает “птичье молочко” на край гнезда (коллаж), 29.08.2022, о. Итуруп. Фото автора

Отмечу также, что после включения видеокамеры, самка возвращалась на гнездо, в среднем, спустя 15 мин 3 с (14 мин, 12 мин 38 с и 18 мин 31 с) и в течение 2 ч, не более чем 3 мин, находилась в полностью расслабленном состоянии, периодически прикрывая глаза веками (менее чем на 0.5 с) (рис. 11).

Утром, (29 августа), осторожно вспугнув самку с гнезда при замене аккумуляторов и укреплении камеры на ветке, я, находясь на соседнем дереве, на уровне гнезда, с удивлением отметил прилёт самца с сухим корешком какого-то травянистого растения. Самец сел на боковой ветви гнездового дерева, на 1-1.5 м ниже гнезда и в 3 м от него, ниже и слева от меня. Я не двигался, и самец в течение нескольких секунд смотрел на меня и только потом тихо улетел, не

совершив при взлете характерного хлопанья крыльями. Отмечу, что это единственная регистрация самца у гнезда за всё время наблюдений в период насиживания, но свидетельство того, что самец хоть как-то участвует в гнездовой жизни в этот период. К сожалению, мне не удалось запечатлеть сам факт доставки им строительного материала в гнездо, где яйца находились на самых последних стадиях насиживания.

Сопоставляя изображения гнезда на видеозаписях за 26 (вторая съёмка) и 29 августа, я отметили новый сухой корешок на его бортике, который, вероятнее всего, самец, принёс буквально перед утренней видеосъёмкой. Через 27 мин 47 с после возвращения самки на гнездо, она двумя движениями клюва быстро встроила его в конструкцию постройки (рис. 12). Несомненно, самец регулярно приносит строительный материал в гнездо, и даже на поздних стадиях насиживания.

Рис. 11. Самка большой горлицы дремлет, насиживая кладку, 26.08.2022, о. Итуруп. Фото автора

В период со 2-го по 3-е сентября я не осматривал гнездо в связи с отъездом в другой район острова. 4-го же сентября, при его осмотре, я обнаружил там двух птенцов, на первый взгляд, не отличающихся или даже равных по размеру. Очевидно, что именно в дни моего отсутствия, а, возможно, в один из этих дней, произошло вылупление. Скорлупы в гнезде не было.

Есть упоминания в литературе, что большие горлицы насиживают со второго яйца, а птенцы вылупляются последовательно, в течение 1–3 дней (Пукинский, 2003). Скорлупа яиц может оставаться

в гнезде 1–2 дня после выклева (Винтер, устное сообщение, по Кошелев, 1993).

Рис. 12. Самка большой горлицы подстраивает гнездо на поздних стадиях насиживания яиц (коллаж), 29.08.2022, о. Итуруп. Фото автора

Вылупление птенцов в один день могло быть спровоцировано и мною. Дело в том, что произведя утреннюю съёмку 29 августа, после перезарядки аккумулятора для следующей двухчасовой видеосъёмки, я вновь закрепил видеокамеру, забыв замаскировать её камуфляжным чехлом. Самка горлицы, обнаружив незнакомый чёрный объект напротив гнезда с отсвечивающим на солнце бликом объектива, не вернулась на гнездо. В результате, 2 ч и, приблизительно, 10-15 мин кладка остывала до температуры окружающей среды, т.е. до +12-15ºС. Опасаясь за судьбу кладки, я более не продолжил видеосъёмку в этот день. В тот же день позже, проходя мимо гнезда, я с удовлетворением заметил насиживающую самку.

На следующий день, 30 августа, погода значительно улучшилась, и при безветрии и отсутствии облачности, температура воздуха повысилась до +17-20ºС. Около 9 ч утра, аккуратно вспугнув горлицу с кладки, я вновь установил камеру, конечно же, позаботившись о её маскировке. В результате, в течение 2 ч горлица не появилась у гнезда. Я решил рискнуть и снова установил камеру с новым аккумулятором. И опять, за 2 ч горлица не подлетала к гнезду ни разу. Следует отметить, что изначально (26.08) замаскированную камеру самка, почему-то, не воспринимала как угрожающий объект и лишь иногда вглядывалась в бликующий из маскировочного чехла объектив.

Осознавая, что более 4 ч птица не обогревала кладку (при этом температура яиц, хоть и в более благоприятных условиях, чем вчера, могла опуститься до +17-20ºС) и, вероятно, бросила её, я, тем же вечером, проверил гнездо на расстоянии и с радостью вновь отметил насиживающую самку. В последующие дни, до 1 сентября включительно, ситуация повторялась, за исключением того, что вёл

видеосъёмку ежедневно, только по 2 ч, т.к. температура воздуха в те дни не превышала 13-15ºС, и изредка накрапывал дождь. 1 сентября в гнезде продолжали находиться оба яйца.

У меня возникло опасение, что периодические длительные остывания яиц (суммарно более 11 ч до +12-20ºС) могли вызвать гибель эмбрионов, находившихся, предположительно, на самых последних стадиях развития, т.е. перед вылуплением. Но, через 2 дня, рано утром 4 сентября, вспугнув птицу с гнезда и проверив его содержимое, я увидел там двух птенцов. Я не исключаю, что это длительное периодическое остывание яиц могло спровоцировать такой эффект. И, как бы это ни было удивительно, но, мы должны констатировать факт необычайной живучести и устойчивости эмбрионов за несколько дней перед вылуплением, к периодическим длительным, суммарно на продолжительное время (более 11 ч), понижениям температуры яиц на 20 и более градусов. Эти наблюдения противоречат сообщению Ю.Б. Пукинского (2003), о “частой” гибели кладок больших горлиц при нарушении “особого ритуала смены гнездовых партнёров на гнезде”. Утверждается, что в случае отсутствия одного из партнёров, второй не садится на кладку без этого ритуала и улетает, яйца остывают, и зародыши в них гибнут. В нашем же случае длительное и глубокое остывание яиц к гибели эмбрионов не привели.

Поведение гнездовых партнёров и их гнездовая активность в период выкармливания птенцов

Утром, 4 сентября, я вновь установил видеокамеру на прежнем месте и вновь в течение 4 ч птицы не появились у гнезда, теперь уже с птенцами. Утром 6 сентября в течение 2 ч после установки камеры птицы к гнезду вновь не подлетали, но видимых ухудшений самочувствия птенцов я опять не отметил. Более поздние прогулки в районе гнездования каждый раз подтверждали присутствие птицы на гнезде. Понимая, что как минимум у самки, есть запас выносливости и большая привязанность к гнезду, я решил установить на том же месте (по причине, отсутствия какой бы то ни было возможности изменения положения камеры) муляж видеокамеры, в виде закрытого камуфляжным чехлом обрезка пластиковой бутылки, с донышком, обращённым в сторону гнезда.

Проходя вечером того же дня по дороге мимо гнездового дерева, я отметил присутствие птицы на гнезде, что означало – “новый” объект не воспринимается более как опасный. К сожалению, я не знаю, сколько времени длилось это привыкание, но очевидно, что по аналогии с предыдущими днями – не менее 2-4 ч. Видеосъёмку у гнезда с птенцами я продолжил через 2 дня 9 сентября, дав возможность птицам окончательно привыкнуть к “камере”.

Анализ гнездового поведения в период выкармливания птенцов проведён по 11 ч 56 мин видеозаписей (3 ч 47 мин – 9 сентября, 4 ч 4 мин – 10 сентября и 4 ч 5 мин – 11 сентября) (табл.). Самка 10 сентября сразу после захода на гнездо заняла центральное положение в нём и птенец, который начал кормление, оказавшись на бортике, после первого же наклона самки при отрыгивании ею пищи из зоба, еле удержался, чтобы не упасть вниз. Ему потребовалось несколько секунд, чтобы отчаянно помогая себе взмахами крылышек, вскарабкаться обратно на бортик гнезда и продолжить получение корма, но теперь уже одновременно с другим птенцом. И то, только потому, что самка, всё же, отступила назад на край гнезда. При подлёте родителей, птенцы вели себя в гнезде примерно так, как описывает Ю.Б. Пукинский (2003) – “они не стремились приблизиться к ним, а, напротив, прижимались к лотку и верещали, демонстрируя своим видом, что они маленькие”, иногда чуть приподнимая трепещущие крылышки.

Таблица

Активность гнездовых партнёров большой горлицы на гнезде с птенцами по данным видеонаблюдений 9-11 сентября 2022 г., о. Итуруп (с)

Дата	Общая продолжительность съемки	Пол гнездового партнёра	Продолжительность пребывания на гнезде	Общая продолжительность кормления птенцов	Время нахождения родителей на гнезде после кормления птенцов	Уход за покровами птенцов	Уход родителей за собственными покровам	Поедание помёта из гнезда	Продолжительность настороженно-ориентировочной реакции
09.09	13620	Самец	2375	420	1879	58	нет	50	19
		Самка	1065	506	524	112	115	23	20
10.09	14640	Самец	1027	536	1488	нет	нет	109	18
		Самка	550	356	274	55	нет	7	38
11.09	14700	Самец	340	268	63	нет	нет	нет	5
		Самка	168	141	16	нет	нет	нет	7
Итого: 42960			5525	2227	4244	225	115	189	107
		Самец	3742	1224	3430	58	нет	159	42
		Самка	1783	1003	814	167	115	30	65

Во вторую видео сессию этого дня с 12-14 до 14-14, ни самец, ни самка, на гнезде не появлялись.

Оказалось, что самец на гнезде, судя по видеозаписям, в среднем, кормил птенцов чаще и продолжительнее, чем самка, оставался с птенцами после кормления дольше и большее время уделял поеданию помёта птенцов, но меньше тратил времени на уход за их покровами (рис. 13) и собственным оперением (табл.).

Оба родителя при кормлении птенцов старались занять центральное положение в гнезде. В результате чего, то один, то оба птенца оказывались на его краю, что в таком возрасте (6-10 дней) могло привести к их падению, как по причине недостаточного развития мышц ног, так и в результате резких наклонов вперёд родителей при срыгивании пищи из зоба во время кормления (рис. 14).

Рис. 13. Самка ухаживает за покровами птенца, 09.09.2022, о. Итуруп. Фото автора

Во всех случаях, и самец, и самка, залетали на гнездо не сразу, а присаживались сначала в 3-5 м от него на ветви соседних лиственниц и оставались там от 3 до 8 мин. Они издавали тихие хриплые воркующие звуки, самка – односложные хриплые, а самец – тихую токовую песню (издалека) или хриплые фрагменты токовой песни (рядом с гнездом и на гнезде). Эти звуки предназначались птенцам. Они исполнялись с продолжительными перемолчками (иногда, более 2 мин), и свидетельствовали о появлении родителей рядом с гнездом.

10 и 11 сентября, перед своими последними подлётами, к гнезду, самка несколько раз исполняла песню, похожую на ток самца, но тональность её была выше, а число фраз в ней меньше (рис. 15).

Рис. 14. Самец большой горлицы кормит птенцов (коллаж).
Птенцам 7-8 дней, 09.09.2022, о. Итуруп. Фото автора

От первоначального места посадки в районе гнездования, оба партнёра за 3-5 подлётов и завершающего медленного, с остановками, прохода по ветви, оказывались на гнезде, продолжая издавать описанные звуки. До восьмидневного возраста птенцов, они понуждали птенцов к началу потребления пищи настойчивыми и неоднократными захватами клювом их клювов (рис. 14). 8-9 дневных птенцов понуждать к началу кормления уже не было нужды, т.к. они сами уже активно выпрашивали корм при появлении родителей на краю гнезда, хотя до этого момента, продолжали лежать на дне лотка. А с 9-10 дневного возраста, птенцы, заслышав и увидев подлёт родителей, начинали тихо пищать и, взмахивая крылышками, глядя в их сторону, перемещались к ближайшему к ним краю гнезда и выпрашивали корм. После кормления птенцов, медленно уходя по ветви от гнезда далее, чем на 0.5-1 м, перед взлётом, птицы также иногда издавали односложные хриплые звуки, разделённые перемолчками, и затем, без хлопанья крыльями улетали, а птенцы затаивались.

Рис. 15. Сонограммы токовых звуков самца (А) и самки (Б), исполняемых ими перед заходом на гнездо с птенцами, 10-11.09.2022, о. Итуруп

В публикациях некоторых авторов (Kameda, 2006; Рябицев, 2020; Глущенко и др., 2022 и др.) упоминается о реакции “отведения, имитацией раненой птицы” от гнезда у больших горлиц. При этом сообщается, что никакой связи проявления этого защитного поведения с какими-либо из изученных факторов установить не удалось (сроками развития эмбрионов в яйцах или возрастом птенцов, первом, повторном или втором гнездованиями и их сроками, микростационными и биотопическими характеристиками расположения гнёзд и мест гнездования, и др.). Сообщается также, что горлицы не всех наблюдаемых пар прибегают к такому способу противодействия разорению гнёзд хищниками, а также отмечается факт избирательного применения этого способа противодействия разорению гнезда в зависимости от вида хищника (Kameda, 1994). В нашем случае не было отмечено даже попытки применения тактики “отведения” от гнезда при моих, довольно частых, посещениях его.

По некоторым сведениям, для больших горлиц характерно повторное гнездование в старом гнезде и даже гнездование в нём на следующий год (Кошелев, 1993; Назаров, 2004 по Глущенко и др., 2022). С утверждением о возможности повторного гнездования пары в

использованном ею ранее гнезде согласиться нельзя, особенно в случаях уничтожения предыдущей кладки или птенцов хищниками. О слабой вероятности этого явления при вторых гнездованиях говорят результаты осмотров найденных гнёзд, в которых при наличии в них яиц, явно отсутствуют даже признаки помёта птенцов предыдущего выводка или, в случае нахождения в нём птенцов, не обнаруживаются выраженные слои старого и нового помёта (Пукинский, 2003; Глущенко и др., 2022).

Мы подвергли анализу состояние гнёзд с птенцами большой горлицы по фотографиям, с указанием их возраста и дат получения снимков из доступных источников. Оказалось, что во всех случаях, до достижения птенцами возраста 9-10 дней, гнёзда, в которых они находились, не содержали помёта, или лишь его следы. Вот, фотографии гнёзд с птенцами, приблизительно такого возраста, с оригинальными подписями авторов (Глущенко и др., 2022) (рис. 16).

Птенцы большой горлицы *Streptopelia orientalis*, покрытые пеньками перьев.
1 – окрестности села Сиреневка (Надеждинский район), 3 сентября 2016, фото А.П.Ходакова;
2 – окрестности села Новоникольск, Уссурийский городской округ, 7 июня 2020,
фото Д.В.Коробова; 3 – окрестности села Лазо, 12 июля 2012, фото В.П.Шохрина.

Рис. 16. Гнёзда больших горлиц без помёта с птенцами в возрасте до 9-10 дней, (из Ю.Н. Глущенко и др., 2022)

Очевидно, родители каким-то способом, избавляются от помёта птенцов в гнезде до достижения птенцами возраста 9-10 дней. А значит, та, основная функция, возложенная на птенцов, по мнению многих исследователей, по цементированию ажурного и, как утверждается, “не прочного” гнезда выполняться ими только после этого срока. Анализ видеоматериалов, полученных при съёмках гнезда больших горлиц на о. Итуруп, подтверждает это. Оказалось, что и в нашем случае и самец, и самка, с момента вылупления птенцов и до достижения ими возраста в 9-10 дней, активно выклёвывали из гнезда и съедали их помёт, не заключенный в капсулу, как у воробьиных, но, довольно хорошо оформленный. Причём, в случае их присутствия на гнезде, делали это так же, как воробьиные птицы, стараясь захватить помёт в момент дефекации, т.е. сразу при появлении его из клоаки птенца (рис. 17).

Рис. 17. Поедание помёта птенца самцом большой горлицы (коллаж), 09.09.2022, о. Итуруп. Фото автора

Рис. 18. Травяная лягушка у кольца помёта птенцов вяхиря в ожидании добычи, июнь 1987 г., окр. д. Ферязкино Калининского р-на Калининской области. Фото автора

Именно на 9-10 день жизни птенцов приходилась первая регистрация помёта, оставшегося на краю гнезда. В это время, да и 2-3 днями ранее, птенцы уже старались осуществлять дефекацию в отсутствие родителей за край гнезда, что у них не всегда получалось. В результате под гнездом на земле, постепенно, формируется замкнутое или разорванное (в случае приствольного гнездования) кольцо из помёта. Он привлекает, в частности, мух и других беспозвоночных, а те, в свою очередь, охотников за ними. В случае с нашими горлицами, я заметил, что под гнездом в бамбучнике, начиная приблизительно с этих дней, постоянно держался выводок бамбуковых широкохвосток.

Проявление комменсализма травяной лягушки (*Rana temporaria*) я отмечал ранее в 1987 г. у гнезда вяхиря (*Columba palumbus*). Под ним в кольце из помёта, диаметром около 40 см, ежедневно, располагалась крупная лягушка, вступающая в непримиримые драки, сопровождаемые громким визгом, с другими лягушками, стремящимися занять её кормное место (Зиновьев А.В. и др., 2021) (рис. 18). Интересовалась мухами и зарянка (*Erithacus rubecula*). В случае с большими горлицами такая сложная ассоциация их и бамбуковых широкохвосток, привела, несомненно, к обоюдной пользе сторон и, соответственно, формированию настоящих симбиотических отношений. Широкохвостки получали постоянную возможность добычи корма, а горлицы – своевременное предупреждение об опасности, благодаря тревожным сигналам, издаваемым волнующимися широкохвостками. По данным В.А. Нечаева (1991, 2010) их “основная пища – насекомые (жуки, цикадки, двукрылые, гусеницы бабочек) и пауки. Осенью короткокрылые камышевки (*широкохвостки* – авт.) поедают сочные плоды растений (бузины, аралии и др.)”.

Поведение птенцов в гнезде

Горлицы, за которыми я установил наблюдение, построили своё гнездо в относительно защищенном месте, но, одновременно, с максимально возможным обзором для насиживающей птицы. Несмотря на демаскирующую гнездо двигательную активность самки, связанную с уходом за гнездом и собственным оперением, наши многократные подходы, приводящие к более частым вылетам из гнезда и возвращениям птиц обратно, гнездо это не было никем разрушено или брошено, как минимум, до половины срока нахождения в нём птенцов. В период выкармливания потомства, локомоция родителей, отрыгивающих пищу птенцам, и движения самих птенцов при получении порций корма, особенно демаскируют гнездо. Но, родители всегда внимательно наблюдают и вслушиваются окрест, а продолжительность разовых кормлений и время пребывания

родителей на гнезде с возрастом птенцов сокращается. Так, например Ю.Б. Пукинский (2003) сообщает, что родители кормят птенцов очень быстро за 2-3 подхода, но всего 1-1.5 мин. К сожалению, он не указывает возраст птенцов, которых так быстро кормили родители. По данным С. В. Винтера (личное сообщение), “подросших птенцов кормят оба родителя, за день совершают 8–10 прилётов, в течение 4 ч утром родители кормили 10-дневных птенцов по одному разу каждые 4 мин, обогревали их 1 ч 5 мин” (Кошелев, 1993). Каждое кормление птенцов в возрасте от 7-8 до 9-10 дней, в нашем случае, было заметно продолжительнее, при, очевидно, существенно меньшем общем количестве их кормлений.

Надо отметить, что и птенцы в гнезде, в отсутствие родителей, довольно подвижны и отнюдь не сидят в нём, затаившись в лотке, начиная с 4-5 дневного возраста (рис. 19). Некоторое время, например они, уделяют уходу за покровами (рис. 20).

В среднем, за 2 ч видеосъёмки, продолжительность активности птенцов в гнезде в возрасте 7-8 дней составила 6 мин 31 с, в том числе, уход за покровами 1 мин 10 с, в 8-9 дней соответственно – 16 мин 41 с и 1 мин 10 с, в 9-10 дней – 17 мин 52 с и 8 мин 24 с.

Рис. 19. Гнездо большой горлицы. Птенцам 4-5 дней, 06.09.2022, о. Итуруп. Фото автора

Рис.20. Двигательная активность птенцов на гнезде в возрасте 9-10 дней, 11.09.2022, о. Итуруп (коллаж). Заметен первый, не удалённый родителями, помёт (слева внизу). Фото автора

10 сентября, при последнем подлёте самца недалеко от гнезда, один из птенцов, вдруг, начал щелкать клювом, периодически приподнимаясь, сидя на цевках, и несколько откидываясь телом назад и при этом глядя на отца (рис. 21). Делал он это очень ритмично, в течение 32 с, несмотря на неоднократные тихие хриплые обрывки токовых звуков родителя, издаваемых им как до подхода к краю гнезда, так и во время него. Второй же птенец лежал в лотке спиной к самцу, очень тихо пищал, изредка чуть приподнимая одно из крыльев.

Причина такого агрессивного поведения птенца мне не ясна. После захода родителя на гнездо, щелкавший клювом птенец, как обычно, начал активно выпрашивать у него корм, а чуть позже к нему присоединился и второй птенец. На следующий день один из птенцов опять встретил самца “щелчками” клювом.

В возрасте 9-10 дней (11 сентября) один из птенцов, впервые, в течение примерно 3 с, интенсивно махал крыльями, тренируя летательные мышцы (рис. 22).

Рис. 21. Птенец щелкает клювом на самца (коллаж), 10.09.2022, о. Итуруп. Фото автора

Интересно, что птенцы в возрасте около 10 дней уже могут активно противостоять нарушителю их спокойствия – “они глухо, но резко “щелкают” клювом и тихо шипят” (Пукинский, 2003). В нашем случае, в возрасте 9-10 дней они наносили довольно чувствительные удары головой (не клювом!), при этом интенсивно махая крылышками. В этот день, (11 сентября), отчаявшись залезть на тонкое гнездовое дерево, я с помощью трёхметровой кривой довольно тяжелой ветви, забравшись на более чем метровый пень, пытался в течение 7-8 мин безуспешно захватить, специально сделанным расщепом на её конце, веточки лиственницы над гнездом, мешающие видеосъёмке, чтобы удалить их. Одной из причин неудач моей задумки были те удары головами птенцов по концу тяжелой ветви. Их силы хватало, чтобы я довольно долго не мог осуществить свою задумку. Следует отметить, что расслышать “шипения” щелкающих клювом угрожающих птенцов, даже с помощью нашей звукозаписывающей видеокамеры, как и в случаях, описанных выше, нам не удалось.

Конечно, подобных оборонительных действий птенцов явно недостаточно для противостояния тетеревятнику, ворону (*Corvus corax*) или большеклювой вороне, но для других, нежелательных посетителей гнезда, вполне достаточно, если учесть ещё и элемент неожиданности. Отмечу также, что в непосредственной близости от гнезда постоянно держались большеклювые и чёрные вороны с выводками. Дважды, за всё время наблюдений, не далее чем 100-200 м от гнезда, я отмечал пролёт ястреба тетеревятника. Однажды, и,

приблизительно на том же удалении, были замечены 2 ворона, а над гнездом постоянно совершали кормовые полёты кедровки, которые иногда присаживались в районе гнездования горлиц.

Рис. 22. Первая проба крыльев птенца большой горлицы в гнезде в возрасте 9-10 дней, 11.09.2022, о. Итуруп. Фото автора

Особенности распределения большой горлицы в районе исследований

Во время нашего пребывания на о. Итуруп с 13.08 по 12.09.22, при учетах птиц на лесных маршрутах, нам всегда попадались большие горлицы, поодиночке, парами и группами до 4 птиц и их количество удивляло. На километр маршрута мы отмечали не менее 3-4 птиц, а, зачастую, и больше (до 12). Средняя плотность населения их в это время составила не менее 30 ос/км^2 (даже без применения расчётного коэффициента неполноты учетов для этого вида и удвоения количества учтённых токующих самцов). Часто на 1 км маршрута можно было слышать более 5 токующих самцов и наблюдать их токовые полёты до конца нашего пребывания на острове что, несомненно, свидетельствовало о продолжении гнездового сезона. Основная токовая активность больших горлиц в окрестностях пос. Горячие Ключи длилась до 24-25 августа. Регулярное же токование продолжалось до конца нашего пребывания на о. Итуруп (12 сентября).

Особенно много горлиц встречалось вблизи дорог на мозаично поросших древесно-кустарниковой растительностью пространствах, в прибрежных разреженных лесах по долинам рек, побережий озёр и моря. Очевидно, что любой доступ к открытому грунту, будь то

дороги, отмели или берега водоёмов, очень важен для больших горлиц. Здесь они получают легкодоступные, хорошо визуализированные кормовые объекты (как растительные, так и животного происхождения), мелкие камушки в качестве гастролитов и, так необходимую для первичной ферментации растительных кормов, воду. На о. Итуруп, фактически в любой луже и на окружающей её грязи на лесных просёлочных дорогах, в подходящих биотопах можно было видеть многочисленные следы больших горлиц (рис. 23).

Рис. 23. Следы большой горлицы (слева) и японского бекаса *Gallinago hardwickii* на грязи, 05.09.2022, о. Итуруп. Фото автора

Население горлиц в пределах восточных границ ареала

Учёты численности больших горлиц на ближайшем к о. Итуруп с севера о. Уруп показали, что большая горлица с 29.08 по 15.09.2019, относилась к фоновым видам, и по обилию занимала 14-е место из 41 всех зарегистрированных видов птиц лесных и кустарниковых биоценозов внутренних частей острова (15.5 ос/км^2 и 2.5% доли участия) в окрестностях бухты Новокурильской (Романов и др., 2021). Повторные учёты птиц здесь же с 18.08 по 02.09.2021 в тех же биотопах подтвердили высокую численность горлицы, и даже возрастание её – будучи фоновым видом по своему обилию (25.8 ос/км^2) она занимала уже 9-е место среди 47 зарегистрированных видов (Романов и др., 2022).

На о. Итуруп в лесах близ побережий большая горлица обычна и многочисленна, 25.06 2004 в долине р. Курилки найдено гнездо с

насиженной кладкой, а в 2019 г. её токование отмечали до 16 августа (Редькин Я.А. и др., 2021).

Анализ структуры населения птиц в период с 25.05 по 06.07 и с 04 по 07.07. 2009, а также с 27.05 по 31.05.2010 в различных лесных биотопах и селитебных территориях о. Сахалин в районе р. Гастелловка, показал, что, во всех них без исключения, большая горлица оказалась фоновым видом. Правда, её обилие там не превышало 3.1 ос/км^2. А в сводной таблице видового и количественного состава птиц, по результатам всех абсолютных учетов на всех маршрутах здесь, она оказалась на 22-м месте из 95 зарегистрированных видов.

Растянутость гнездового сезона и успех размножения большой горлицы

21.08.2022 на дороге в 2 км от обнаруженного гнезда с яйцами А.А. Романовым, им же, была найдена основная часть скорлупы яйца большой горлицы со всеми признаками успешного выклева птенца. С 20 августа по 6 сентября, на значительных расстояниях от наблюдаемого гнезда (в 3-12 км), как минимум трижды, фиксировали летящих горлиц со строительным материалом в клюве. При этом однажды (20 августа), мы, во время маршрутного учета пернатых, наблюдали этот полёт с прутиком, продолжающийся не менее 300 м – более 100 м до линии учета и не менее 200 м после её пересечения. В этом случае горлица улетела за зону её визуализации и могла продолжить свой полёт дальше. Следуя моим наблюдениям у гнезда, такой дальний полёт за строительным материалом, с большой вероятностью, свидетельствует о том, что эта наблюдаемая птица была самцом, уже имеющим гнездо, в котором самка, насиживая кладку, подстраивала его. Я предполагаю это, поскольку, большие горлицы строят новое гнездо быстро, а строительный материал собирают фактически под гнездом или в непосредственной близости от него (Кошелев, 1993; Глущенко и др., 2022).

В литературе сообщается, что фактически во всех регионах России и за её пределами для большой горлицы характерен растянутый сезон размножения (Kameda, 2006; Мекленбурцев, 1951; Нечаев В.А. 1991; Кошелев, 1993; Берёзовиков и др. 2000; Чернышов, 2011; Глущенко и др., 2016, 2022). Ю.Н. Глущенко и соавторы (2016) утверждают, что “полвека назад эти птицы появлялись в Приморье весной приблизительно на две недели позднее, чем в настоящее время”. Начинают откладывать яйца они с начала апреля (Приморье – Глущенко Ю.Н. и др., 2016, 2022;) и продолжают нестись до конца августа – середины сентября (Приморье – Глущенко и др., 2022;), а в некоторых префектурах Японии – круглогодично (Kameda, 2006). Сообщается так же, что наблюдается заметный рост численности вида

в последние десятилетия (Глущенко, 2010). Многие авторы отмечают большой отход кладок и птенцов этого вида, который может достигать 71% (Пукинский, 2003). А, например, В.М. Чернышов (2011) указывает на 52.6% успешных гнёзд. Но, птицы быстро приступают к повторным гнездованиям (Глущенко и др., 2016), а также в норме имеют два или больше выводков за сезон (Kameda, 2006; Пукинский, 2003).

Заключение. По моему мнению, на о. Итуруп некоторые пары больших горлиц вполне способны произвести до 4-х выводков за сезон размножения, даже если приходится прибегать к повторным кладкам. О такой потенциальной возможности свидетельствует продолжительность гнездового сезона. Здесь он может длиться около 6 месяцев – с середины-конца апреля по середину октября, по мнению Ю.Н. Глущенко и др. (2019), например, в Приморье он продолжается с начала апреля по конец сентября. Большие горлицы начинают гнездование сразу после прилёта (Ананин, 2019; Глущенко и др., 2016) и быстро строят новое гнездо (от 2 до 4 дней (Kameda, 2006), от 2 до 10 дней (Кошелев, 1993)). “Самое раннее свежевыстроенное гнездо в Приморье обнаружено 04.04. 1995, а первое яйцо в нём появилось 7 апреля” (Глущенко и др., 2016). Насиживают 14-17 дней (Кошелев, 1993; Пукинский, 2003; Kameda, 2006), птенцы покидают гнездо в возрасте 14-18 дней (Кошелев, 1993; Пукинский, 2003; Kameda, 2006; Доржиев, 2019; Глущенко и др., 2022), а в случае утраты кладки быстро начинают гнездовую активность (Глущенко и др., 2022). Описано спаривание партнёров до вылета птенцов из гнезда (Пукинский, 2003; Глущенко и др., 2019). Т.е потенциально гнездовой цикл от строительства гнезда до начала нового цикла (строительства гнезда и формирования второй кладки) может составлять у большой горлицы лишь 34-41 день. Это означает, что для 4-х успешных циклов размножения паре больших горлиц требуется до 5 месяцев и 10 дней.

Анализ пищевого рациона больших горлиц (Нечаев, 1991, 2002, 2022; Кошелев, 1993; Формозов, 2010; Нечаев, Нечаев, 2016; Доржиев, 2019) также свидетельствует об их потенциальной возможности начинать гнездовой сезон сразу после прилёта и продолжать его фактически до выпадения снега, т.к. у этого вида, как пассивного сборщика, нет проблем с доступностью к очень разнообразным кормовым ресурсам в любое время бесснежного периода года.

Следует отметить, что на Курильских островах растянутый период гнездования характерен и для других видов птиц. В том числе и в связи со смещением здесь наиболее благоприятного тёплого периода года на вторую половину лета – начало осени (максимальные значения температуры воздуха приходятся на август – сентябрь). На о. Итуруп освобождение от снежного покрова наблюдается в начале

апреля, а установление его в начале декабря. Период с положительными температурами воздуха длится здесь с конца марта по начало декабря, а снежный покров устанавливается в первой декаде декабря (http://sknc.narod.ru/files/climat1.html#; https://vik.by/instruments/climatology/russia/city?name=yuzhno-kurilsk).

Так, на о-вах Уруп и Итуруп, по результатам экспедиций 2004, 2019, 2021-22 г.г. конца июля – августа – первой половины сентября были зарегистрированы гнёзда с нелётными птенцами у белопоясных стрижей (*Apus pacificus*) и восточных воронков, а также японских (*Phalacrocorax capillatus*) и Беринговых бакланов (*P. pelagicus*). Нами наблюдались слётки тростниковой овсянки (*Emberiza schoeniclus*), плохо летающего слётка глухой кукушки (*Cuculus optatus*) кормила самка бамбуковой широкохвостки (Виноградов и др., 2022). Нередки выводки, которых продолжали кормить родители, у соловья-красношейки (*Luscinia calliope*), синехвостки (*Tarsiger cyanurus*), охотского сверчка (*Locustella ochotensis*), бамбуковой широкохвостки и даже у черных и большеклювых ворон, тихоокеанских (*Larus schistisagus*) и серокрылых (*L. glaucescens*) чаек (Редькин и др., 2021; Романов и др., 2021, 2022; личные наблюдения).

Несомненно, большая горлица обладает высокими репродуктивными возможностями (Пукинский, 2003), которые способствуют не только стабильной численности, но и её увеличению во многих регионах в последние десятилетия, а также расширению ареала вида. Это в полной мере подтверждается и нашими исследованиями, фиксировавшими регулярные встречи токующих горлиц и летящих птиц с гнездовым материалом в конце августа – сентябре. Всё перечисленное указывает, что это региональная норма, а не аберрантные случаи. Вполне вероятно, что для о-ва Итуруп, и особенно южных его частей, хотя бы для некоторых пар этого вида, возможно продуцирование четырех выводков за сезон.

Автор глубоко признателен всем организаторам экспедиции третьего полевого сезона “Восточный бастион – Курильская гряда – 2022”, А.А. Романову за всеобъемлющую помощь в проведении полевых работ и уникальную информацию по биологии большой горлицы в районе исследований, Я.А. Редькину и Д.Р. Жигир за замечания и консультативную помощь в морфологических описаниях половых различий взрослых птиц этого вида, Е.А. Коблику за помощь в подготовке рукописи.

Список литературы

Аббакумов С.Н., Шкуров В.В. 2017. Некоторые сведения о птицах острова Итуруп //Русский орнитологический журнал. Т. 26. Экспресс-выпуск № 155. С. 5659-5668.

Ананин А.А. 2019. Большая горлица *Streptopelia orientalis* (Latham, 1790) на северо-восточном побережье Байкала // Байкальский зоологический журнал. № 3 (26). С. 5-7.

Атемасова Т.А. 2012. Систематика птиц: учебно-методическое пособие к спецкурсу. Харьков: ХНУ им. В.Н. Каразина. 191 с.

Берёзовиков Н.Н., Самусев И.Ф., Хроков В.В. 2000. Материалы к орнитофауне поймы Иртыша. Ч.2. Columbiformes: *Streptopelia orientalis* // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск № 93. С. 10-12.

Виноградов А.А. 2023. О половом диморфизме формы клюва бородача и его связь с успешностью гнездования // II-ой Всероссийский орнитологический конгресс памяти Е.Е. Сыроечковского (1968-2022г.г.) (Санкт-Петербург, Россия, 30 января – 4 февраля 2023 г.). Тезисы докладов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2023. С. 34-35.

Виноградов А.А., Романов А.А., Бачурин Г.Н. 2022. Регистрация кормления слетка глухой кукушки *Cuculus optatus* бамбуковой широкохвосткой *Horonis diphone* на острове Итуруп // Русский орнитологический журнал. Т. 31. Экспресс-выпуск № 2252. С. 5199-5201.

Глущенко Ю.Н., Кальницкая И.Н., Коробов Д.В. 2010. Население птиц бассейна нижнего течения р. Гастелловка (Центральный Сахалин) // Амурский зоологический журнал. II(4). С. 350-362.

Глущенко Ю.Н., Коробов Д.В., Коробова И.Н. 2016. Материалы к изучению большой горлицы *Streptopelia orientalis* в Приморском крае // Русский орнитологический журнал 2016. Т. 25. Экспресс-выпуск № 1331. С. 3225-3230.

Глущенко Ю.Н., Коробов Д.В., Шохрин В.П., Тиунов И.М., Сотников В.Н., Вялков А.В., Ходаков А.П. 2022. Гнездящиеся птицы Приморского края: большая горлица *Streptopelia orientalis* // Русский орнитологический журнал. Т. 31. Экспресс-выпуск № 2185. С. 1959-1980.

Глущенко Ю.Н., Тиунов И.М., Коробов Д.В. 2019. Первый случай гнездования большой горлицы *Streptopelia orientalis* внутри здания // Русский орнитологический журнал. Т. 28. Экспресс-выпуск № 1778. С. 2568-2571.

Доржиев Ц.З., Дурнев Ю.А., Сонина М.В., Елаев Э.Н. 2019. Птицы Восточного Саяна / Монография: отв. ред. А.А. Баранов. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета. 400 с.

Зиновьев А.В., Кошелев Д.В., Виноградов А.А., Черкасов В.А. 2021. / Птицы Тверской области и сопредельных территорий: в 2-х томах - 2-е изд., испр. и доп. Тверь: А.Н. Кондратьев. Т. 1. 591 с.

Климатические параметры города в Южно-Курильске / Справочно-информационный портал VIK.by: Водоснабжение и канализация [Электронный ресурс]. – Режим доступа: https://vik.by/instruments/climatology/russia/city?name=yuzhno-kurilsk, свободный (дата обращения 30.11.2022).

Кошеле А.И. 1993. Большая горлица – *Streptopelia orientalis* (Latham, 1790). Птицы России и сопредельных регионов. Рябкообразные, Голубеобразные, Кукушкообразные, Совообразные (В.Д. Ильичев, В.Е. Флинт, отв. ред.). Москва, Наука. С. 152-163.

Лапин Ю.С. 2017. Биология и хозяйственное значение большой горлицы *Streptopelia orientalis* на территории Амурской области // Фундаментальные и прикладные научные исследования: актуальные вопросы, достижения и инновации: сборник статей VII Международной научно-практической конференции. В 4 ч. Ч. 1. Пенза: МЦНС “Наука и Просвещение”. С. 88-90.

Лапин Ю.С. 2018. Гнездовая экология большой горлицы *Streptopelia orientalis* в Амурской области // Наука в современном мире: Приоритеты развития. Уфа: Общество с ограниченной ответственностью “Ника“. Т. 2. № 1(4). С. 2-4.

Мекленбурцев Р.Н. 1951. Большая или степная горлица *Streptopelia orientalis* Lath. Птицы Советского Союза (Г.П. Дементьев, Н.А. Гладков, ред.). Москва, Советская наука. Т. 2. С. 51-55.

Миловидов С.П., Нехорошев О.Г. 2002. Справочник-определитель птиц Томской области / Под ред. А.М. Адама. Томск: Изд-во Томского ун-та. 168 с.

Назаров Ю.Н. 2004. Птицы города Владивостока и его окрестностей. Владивосток: 1-276.

Нечаев В.А. 1991. Птицы острова Сахалин. Владивосток: ДВО АН СССР. 748 с.

Нечаев В.А. 2002. Материалы по питанию птиц острова Итуруп (Курильские острова) // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск № 185. С. 453- 456.

Нечаев В.А. 2010. Распространение и биология короткокрылой камышевки *Horeites diphone sakhalinensis* на острове Сахалин // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск № 603. С. 1836-1838.

Нечаев В.А. 2022. Биоценотические связи птиц с кедровым стлаником *Pinus pumila* // Русский орнитологический журнал. Т. 31. Экспресс-выпуск № 2234. С.4376-4393.

Нечаев В.А., Нечаев А.А. 2016. Птицы – потребители плодов и распространители семян бархата *Phellodendron rupr*. На юге Дальнего Востока России // Сибирский лесной журнал. № 1. С. 64-70.

Подробности климата Сахалинской области / Справочно-информационный портал Сахалинский «SKNC» [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://sknc.narod.ru/files/climat1.html#, свободный (дата обращения 30.11.2022).

Пукинский Ю.Б. 2003. Гнездовая жизнь птиц бассейна реки Бикин // Тр. С.-Петерб. общ-ва естествоиспыт. Сер. 4. № 86. С. 1-316.

Редькин Я.А., Коблик Е.А., Мосалов А.А., Ганицкий И.В., Цветков А.В., Смирнов П.А., Попов И.Ю., Жигир Д.Р. 2021. Материалы по фауне и систематике птиц острова Итуруп по результатам исследований 2004 и 2019 годов. // Русский орнитологический журнал. Т. 30. Экспресс-выпуск

№ 2022. С. 83-128.

Романов А.А., Коблик Е.А., Редькин Я.А., Кожемякина Р.В., Яковлев В.О., Мурашев И.А. 2021. Ландшафтно-экологическая дифференциация фауны и населения птиц о. Уруп (Большая Курильская гряда) //Сибирский экологический журнал. № 2. С. 127-143.

Романов А.А., Редькин Я.А., Коблик Е.А., Яковлев В.О., Жигир Д.Р., Мурашев И.А., Виноградов А.А., Попов И.Ю. 2022. Анализ фауны и населения птиц острова Уруп и сопредельных акваторий (Большая Курильская гряда) // Зоологический журнал. Т. 101, № 11. С. 1243-1254.

Рябицев В.К. 2020. Птицы Европейской части России: справочник-определитель. В 2-х томах. М.; Екатеринбург: Кабинетный ученый. Т. 1. 424 с. Т. 2. 427.с.

Сидоров Б.И. 2005. Знаете ли Вы птиц Якутии?: Справочник-определитель. 2-е изд. Якутск: Бичик. 96 с.

Формозов А.Н. 2010. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания / Отв. ред. и автор предисл. А.А. Насимович. Изд. 2-е. М.: Изд-во ЛКИ. 312 С. 89.

Чернышов В.М. 2011. Материалы по биологии большой горлицы *Streptopelia orientalis* на юге Западной Сибири // Русский орнитологический журнал. Т. 20. Экспресс-выпуск № 657. С. 971-973.

Fletcher, K.L., Hamer K.C. 2003. Sexing terns using biometrics: the advantage of within-pair comparisons // British Trust for Ornithology. Bird Study. V. 50. № 1. P. 78-83.

Kameda K. 1994. Effectiveness of Antipredator Behavior of the Rufous Turtle Dove *Streptopelia orientalis* // Jap. J. Ornithol. Vol. 43(2). P. 79-89.

Kameda K. 2006. Oriental Turtle Dove Kijibato (Jpn) *Streptopelia orientalis*. Bird Research News Vol.3 No.8. P. 2-3.

Wu C.P., Horng Y.M., Wang R.T., Yang K.T., Huang M.C. 2007. A novel sex-specific DNA marker in Columbidae birds // Theriogenology. V. 67(2). P. 328-333.

LATE NESTING OF THE ORIENTAL TURTLE DOVE (*STREPTOPELIA ORIENTALIS*, COLUMBIDAE, COLUMBIFORMES) ON THE EASTERN ISLAND EDGE OF THE AREAL (ITURUP ISLAND, THE BIG KURIL RIDGE)

A.A. Vinogradov
Tver State University, Tver

The analysis of data on phenology, biotope, nesting biology, nesting success and abundance of the Oriental Turtle Dove (Streptopelia orientalis, Columbidae, Columbiformes) on the eastern edge of the range has been done. The observations were carried out by the author in August–September 2022 on the island Iturup on the course of the complex expedition “Eastern Bastion - Kuril Ridge”, organized by both the Expedition Center of the

Ministry of Defense of the Russian Federation and the Russian Geographical Society. Previously unknown features of nesting behavior of the Oriental Turtle Dove are described in detail, including an analysis of nesting activity of the couple during the period of incubation and rearing the offspring at nest, as well as the time budget of general nesting patterns of partners and chicks. Ways of preserving the nest and chicks, and the reproductive potential of the species for polycyclic nesting on the eastern insular margin of the range are discussed.
Keywords: *Oriental Turtle Dove, nesting, nesting biotope, nesting timing, nesting behavior, nesting cycle.*

Об авторе

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

Виноградов А.А. Позднее гнездование большой горлицы (*Streptopelia orientalis*, Columbidae, Columbiformes) на восточной островной окраине ареала (о. Итуруп, Большая Курильская гряда) / А.А. Виноградов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 34-66.

Дата поступления рукописи в редакцию: 06.02.23
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.23

УДК 591.531.213:599.4 (470.331)
DOI: 10.26456/vtbio290

ЭКТОПАРАЗИТЫ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ, ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

Е.А. Виноградова[1], А.А. Емельянова[1], Е.А. Христенко[2], А.С. Волкова[1], В.А. Максимова[1], Н.Е. Николаева[1]
[1]Тверской государственный университет, Тверь
[2]МОУ СОШ № 46, Тверь

В статье приводятся сведения по фауне эктопаразитов гладконосых летучих мышей (Chiroptera: Vespertilionidae), обитающих на территории Тверской области. Анализ материалов исследований 2021-2022гг. На изучаемой территории было обследовано 9 видов рукокрылых и собрано 16 видов паразитических членистоногих (клещи, кровососущие мухи, блохи).
***Ключевые слова**: летучие мыши, рукокрылые, эктопаразиты, Spinturnicidae, Macronyssidae, Nycteribiidae, Ischnopsyllidae, Тверская область.*

Введение. Рукокрылые, обитающие на территории Тверской области, принадлежат к одному семейству Гладконосые (Vespertillionidae) – обыкновенные летучие мыши или кожановые. Из 10 родов этого семейства, которые встречаются в России, на территории Тверской области отмечены: Кожаны (Eptesicus), Ночницы (Myotis), Вечерницы (Nyctalus), Нетопыри (Pipistrellus), Ушаны (Plecotus) и Двухцветные кожаны (Vespertilio). На данный момент подтверждено обитание в регионе 11 видов: кожанка северного – *Eptesicus nilssonii* (Keyserling, Blasius, 1839), ночницы Брандта – *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845), ночницы усатой – *M. mystacinus* (Kuhl, 1817); ночницы прудовой – *M. dasycneme* (Boie, 1825), ночницы водяной – *M. daubentonii* (Kuhl, 1817), ночницы Наттерера – *M. nattereri* (Kuhl, 1817), вечерницы рыжей – *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774), вечерницы малой – *N. leisleri* (Kuhl, 1817), нетопыря лесного – *Pipistrellus nathusii* (Keyserling et Blasius, 1839), ушана бурого – *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758), кожана двухцветного – *Vespertilio murinus* (Linnaeus, 1758) (Емельянова и др., 2016; Млекопитающие России…). Рукокрылые не строят себе убежищ, поэтому фауна эктопаразитов характеризуется высокой видоспецифичностью. Изучение эктопаразитофауны является одним из важнейших аспектов экологии летучих мышей. При наличии паразитологических исследований возможно расширить информацию, касающуюся видов-

© Виноградова Е.А.. Емельянова А.А., Христенко Е.А., Волкова А.С., Максимова В.А., Николаева Н.Е., 2023

хозяев: выявить расы и криптические виды хозяев, изучить эволюционную историю хозяев и т.д. (Орлова, Орлов, 2019). Также нельзя исключать передачу трансмиссивных инфекций от рукокрылых к человеку через эктопаразитов при использовании летучими мышами построек человека в качестве летних убежищ (Орлова, 2013).

Изучение фауны эктопаразитов летучих мышей, на территории Тверской области проводилось 29 февраля 2020 года Марией Орловой. Были обследованы следующие виды рукокрылых: ночница Брандта, ночница усатая, ночница прудовая. В ходе данного исследования были обнаружены эктопаразиты, относящиеся к семейству Macronyssidae: *Macronyssus ellipticus* (Kolenati, 1856) (виды-хозяева – ночница Брандта, ночница усатая), кроме того, был выявлен один вид Nycteribiidae – *Penicillidia monoceros* (Speiser, 1900), снятый с *Myotis dasycneme* (Orlova et al., 2021a, b). В литературных источниках упоминаются находки на исследуемой территории кровососущей мухи *Penicillidia dufouri* (Westwood, 1835) датируемые 1985 годом – данный эктопаразит был обнаружен на *Myotis daubentonii* (Farafonova, Gornostaev, 2018). Ввиду недостаточной и фрагментарной изученности вопроса нами были проведены собственные изыскания.

Материал и методы. Исследования фауны эктопаразитов летучих мышей проводились в период с августа 2021 г. по декабрь 2022 г. в трех районах Тверской области (табл. 1). В летний период летучие мыши отлавливались при помощи паутинных сетей (размеры 3х3м, толщина нити – 0,08 мм, ячейка – 14 мм). В зимний период рукокрылых снимали со стен убежищ; на предмет наличия эктопаразитов осматривались только особи, не находящиеся в состоянии гибернации. Пойманных летучих мышей помещали в тканевые мешки, после чего определялись вид, пол, возрастная группа, физиологическое состояние, брались стандартные морфологические промеры и непосредственно осуществлялся сбор эктопаразитов. Зверёк для осмотра фиксировался таким образом, чтобы в данном положение он не испытывал дискомфорта и при это был доступ к крылу (Тиунов и др., 2021). Всего нами была обследована 81 особь летучих мышей 9 видов: *Myotis brandtii, Myotis daubentonii, Myotis dasycneme, Myotis nattereri, Plecotus auritus, Eptesicus nilssonii, Nyctalus noctula, Vespertilio murinus, Nyctalus leisleri*. Собирали эктопаразитов при помощи пинцета и препаровальной иглы, затем помещали в пробирку типа Эппендорф, в которой находился 70%-ный раствор этанола. Пробирку с членистоногими, собранными с одного хозяина, упаковывали в полевой конвертик, на котором указывалась информация о хозяине. Дальнейшая обработка материала производилась в лабораторных условиях. Изготовление препаратов осуществлялось по стандартной методике (Брегетова, 1956): клещей

переносили в жидкость Фора-Берлезе, блох и крупных клещей выдерживали в течение суток в 10%-ном растворе щёлочи КОН, а затем также помещали в жидкость Фора-Берлезе. Кровососущих мух оставляли в растворе этанола, так как их определение возможно без приготовления микропрепарата. Определение видовой принадлежности блох и клещей проводили при помощи светового микроскопа Биомед 4, определителя (Определитель…, 1999) и других таксономических публикаций (Медведев, 1996, Orlova et al., 2015). Определение видовой принадлежности кровососущих мух – никтерибиид проводили при помощи бинокулярного микроскопа МБС-10 по определителям (Hutson, 1984; Определитель…, 1999) и другим литературным источникам (Theodor, 1967). Достоверность определения собранных эктопаразитов проверена М.В. Орловой (Тюменский государственный медицинский университет). Всего было собрано 383 экземпляра кровососущих мух, блох и гамазовых клещей. Индекс обилия рассчитывался без учета незараженных особей по формуле:

$$HO=N/P,$$

где N – общее количество особей паразита данного вида, P – общее количество особей хозяина (Беклемишев, 1970).

Изображения исследуемых образцов получены на растровом электронном микроскопе JEOL JSM-6610LV (Япония) при ускоряющем напряжении 12 кВ, в режиме вторичных электронов. Пробоподготовка: сушка образцов на воздухе, напыление слоя платины на поверхность образцов для снятия заряда и экранирования падающего пучка от накопленного в объёме материала заряда; крепление образцов осуществлялось с помощью углеродного проводящего скотча.

Таблица 1

Место сбора материала

№	Место сбора	Координаты	Примечание
1	р-н Старицкий, «Подметки»	N56°32.324' E34°55.021'	Штольня
2	р-н Старицкий, «Ледяная»	N56° 34.869' E34°59.816'	Штольня
3	р-н Старицкий, «Лисичка»	N56°34'51" E34°59'7"	Штольня
4	р-н Старицкий, «Кассы»	N56° 31.948' E34°54.882'	Штольня
5	р-н Старицкий, «Сельцо»	N56 ° 521963 E34°922723	Штольня
6	р-н Нелидовский, пос. Заповедный, ЦЛГПБЗ	N56°27'24.8" E32°58'12.0"	На пруду экологической тропы «Лесная азбука»
7	р-н Торопецкий, г. Торопец, МБУ ТР РДК	N56°29'53.7936" E31°38'20.0976"	Подвалы

Результаты и обсуждение. На отловленных особях было обнаружено 16 видов паразитических членистоногих. Ниже представлен аннотированный список клещей и насекомых, собранных с рукокрылых, обитающих на исследуемой территории (табл. 2).

Таблица 2

Распределение эктопаразитов по хозяевам

Вид паразита	Место сбора	Вид хозяина									Итог
		НБ N = 18	ВН N = 22	ПН N = 11	НН N = 6	УБ N = 8	СК N = 1	РВ N = 1	ДК N = 11	МВ N = 3	
Acari: Gamasina Spinturnicidae											
Spinturnix mystacinus	1, 2, 4,5	22 (1,2)	–	–	–	–	–	–	–	–	22
Spinturnix myoti	1–3	–	7 (0,3)	10 (0,9)	1 (0,2)	–	–	–	–	–	18
Spinturnix plecotinus	2, 7	–	–	–	–	6 (0,8)	–	–	–	–	6
Spinturnix helvetiae	6	–	–	–	–	–	–	–	–	6 (2)	6
Spinturnix acuminatus	6	–	–	–	–	–	–	5	–	–	5
Macronyssidae											
Macronyssus diversipillis	1	–	9 (0,4)	–	–	–	–	–	–	–	9
Macronyssus ellipticus	1–4	11 (0,6)	15 (0,7)	44 (4)	27 (4,5)	44 (5,5)	3	–	–	–	144
Macronyssus crosbyi	1, 4	3 (0,2)	–	–	–	–	–	–	–	–	3
Macronyssus corethroproctus	2	9 (0,5)	1 (0,05)	25 (2,3)	–	–	1	–	–	–	36
Macronyssus flavus	6	–	–	–	–	–	–	20	11 (1)	66 (22)	97
Steatonyssus noctulus	6	–	–	–	–	–	–	–	–	1 (0,3)	1
Insecta: Diptera Nycteribiidae											
Nycteribia kolenatii	1	2 (0,1)	22 (1)	–	–	–	–	–	–	–	24
Penicillidia monoceros	1,2	–	1 (0,05)	4 (0,4)	–	–	–	–	–	–	5
Insecta: Siphonaptera Ischnopsyllidae											
Myodopsylla trisellis	1	1 (0,06)	–	–	–	–	–	–	–	–	1
Ischnopsyllus hexactenus	2,7	–	1 (0,05)	–	–	4 (0,5)	–	–	–	–	5
Ischnopsyllus elongatus	6	–	–	–	–	–	–	–	–	1 (0,3)	1
Итог:		48	56	83	28	54	4	25	11	74	383

Примечание: НБ – ночница Брандта, ВН – водяная ночница, ПН – прудовая ночница, НН – ночница Наттерера, УБ – ушан бурый, СК – северный кожанок, РВ – рыжая вечерница, ДК – двухцветный кожан, МВ – малая вечерница; N – количество зараженных особей; первая строка – абсолютное количество, вторая строка (данные указанные в скобках) – индекс обилия.

Гамазовые клещи (Gamasina)
Семейство Spinturnicidae (рис.1)

Spinturnix mystacinus **(Kolenati, 1857)**

Распространение: Палеарктика (от Великобритании до Таджикистана) (Orlova et al., 2015).

Хозяева: гладконосые летучие мыши сем. Vespertilionidae (поликсенный вид).

Материал: 22 особи (15♀♀, 7♂♂) снятые с ночницы Брандта.

Spinturnix myoti **(Kolenati, 1856)**

Распространение: транспалеарктический вид (Orlova et al., 2015). Встречается на территории всей Палеарктики от Великобритании до Дальнего Востока (Орлова, 2013).

Хозяева: паразитирует преимущественно на летучих мышах рода *Myotis* (олигоксенный вид).

Материал: 18 особей, с водяной ночницы 7 (1♀♀, 5♂♂, 1N2), с прудовой ночницы 10 (6♀♀, 4 ♂♂), с ночницы Наттерера – 1 ♂♂.

Рис. 1. Гамазовый клещ, относящийся к семейству Spinturnicidae, Тверская область, Старицкий район, 2022 г. (изображение сделано при помощи растрового электронного микроскопа (увеличение: ×45; масштабная линейка: 500 мкм) в лаборатории электронной микроскопии Центра коллективного пользования Тверского государственного университета)

***Spinturnix plecotinus* (Koch, 1839)**

Распространение: палеарктический вид (Великобритания, Западная, Центральная и Восточная Европа, Прибалтика, Средняя Азия, Дальний Восток) (Orlova et al., 2015).

Хозяева: ассоциирован с летучими мышами рода *Plecotus* (олигоксенный вид).

Материал: с ушана бурого было собрано 6 особей (4♀♀, 2♂♂).

***Spinturnix helvetiae Deunff*, Keller et Aellen, 1986.**

Распространение: западная Палеарктика (Orlova et al., 2015).

Хозяева: *Nyctalus leisleri.*

Материал: 6 особей (3♀♀, 3♂♂) собранных с малой вечерницы.

***Spinturnix acuminatus* (C.L. Koch, 1839)**

Распространение: Западная и Центральная Палеарктика, бореальная и суббореальная зоны (Orlova et al., 2015).

Хозяева: поликсенный вид, летучие мыши семейства Vespertilionidae.

Материал: 5 эктопаразитов (1♀♀, 4♂♂) с *Nyctalus noctula*.

Семейство Macronyssidae

***Macronyssus diversipilis* (Vitzthum, 1920)**

Распространение: северопалеарктический вид. Найден в Германии, Чехословакии, Венгрии, Прибалтике, Удмуртии, Дальнем Востоке (Орлова, 2013).

Хозяева: предпочтение отдаёт *Myotis daubentonii*, в некоторых регионах обнаружена высока степень заражения *Myotis nattereri* и *Myotis brandtii* (Orlova et al., 2015).

Материал: 9 особей (2♀♀, 1♂♂, 6N1) собраны с водяной ночницы. Все находки неполовозрелых стадий приурочены к летнему периоду.

***Macronyssus ellipticus* (Kolenati, 1856)**

Распространение: транспалеарктический вид, известны находки в Португалии, Чехословакии, Польше, Болгарии, странах Прибалтики, в России найден в Ленинградской области и Дальнем Востоке (Орлова, 2013).

Хозяева: поликсенный вид, обитает на видах летучих мышей, зимующих в пещерах.

Материал: 144 особи, 44 (6♀♀, 1♂♂, 37 N1) с прудовой ночницы; 44 (5♀♀ (1 с внутриутробным яйцом), 2♂♂, 37N1) собрано с ушана бурого; 27 экземпляров(27 N1) – с ночницы Наттерера; 15 (4♀♀, 11N1) с водяной ночницы; 11 эктопаразитов было очесано с ночницы Брандта. (1♀♀, 1♂♂, 9N1); с северного кожанка – 3 (3N1). Все находки протонимф осенние.

Macronyssus crosbyi* (Ewing et Stover, 1915*)

Распространение: известны находки из разный частей США и севера Мексики, Прибалтики и Дальнего Востока (Орлова, 2013).

Хозяева: поликсенный вид, ассоциирован с летучими мышами сем. Vespertilionidae.

Материал: 3 особи (1♀♀, 2N1) были сняты с ночницы Брандта.

***Macronyssus corethroproctus* (Oudemans, 1902)**

Распространение: Западнопалеарктический вид, был обнаружен в Западной и Центральной Европе, Прибалтике, Средней Азии (Орлова, 2013).

Хозяева: моноксенный вид, прокормителем которого является *Myotis dasycneme*.

Материал: 36 особей, с прудовой ночницы 25 (5♀♀, 20N1); с ночницы Брандта – 9 (1♀♀, 8N1); с водяной ночниц – 1 (1N1), и 1 (1N1) экземпляр снят с северного кожанка.

***Macronyssus flavus* (Kolenati, 1856)**

Распространение: находки данного вида известны из Западной Европы (Великобритания, Германия, Чехословакия, Болгария, Румыния, Украина, Прибалтика), а также из Китая (Орлова, 2013).

Хозяева: олигоксенный вид, ассоциирован с летучими мышами рода *Nyctalus.*

Материал: 97 особей, с малой вечерницы – 66 (22♀♀ (2 с внутриутробными яйцами), 7♂♂, 36N1, 1N2); с рыжей вечерницы – 20 (1♀♀, 2♂♂, 13N1, 4N2) и 11 экземпляров (1♀♀, 2♂♂, 4N, 4N2) было снято с двухцветного кожана.

Steatonyssus noctulus

Распространение: Россия, Латвия, Беларусь, Молдова, Украина, Азербайджан, Казахстан, Киргизия (Orlova et al., 2015).

Хозяева: *Nyctalus noctula, Miniopterus schreibersi*.

Материал: 1♀♀ особь с малой вечерницы

Insecta: Diptera

Семейство Nycteribiidae (рис. 2)

***Nycteribia kolenatii* Theodor et Moscona, 1954**

Распространение: западно-палеарктический вид. Известен с территории Европы: Великобритании, Германии, Польши и Чехословакии и Прибалтики (Орлова, 2013).

Хозяева: основным хозяином для него считается *Myotis daubentonii*.

Материал: 24 особи, на водяной ночнице – 4♀♀, 18♂♂; на ночнице Брандта – 2♂♂.

***Penicillidia monoceros* (Speiser, 1900)**

Распространение: транспалеарктический вид. Большая часть находок

концентрируется в умеренной зоне Западной, Центральной и Восточной Европы (Орлова, 2013).
Хозяева: предпочитает *Myotis dasycneme.*
Материал: 5 экземпляров; на прудовой ночнице – 2♀♀, 2♂♂; на водяной ночнице – 1♀♀.

Рис. 2. Кровососущие мухи семейства Nycteribiidae. Голова с направленным вперёд роговидным выступом (a) *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900 (слева; увеличение: ×150; масштабная линейка: 100 мкм) и самец *Nycteribia kolenatii* Theodor & Moscona, 1954 (справа; увеличение: ×45; масштабная линейка: 500 мкм). Тверская область, Старицкий район, 2022 г. (изображения сделаны при помощи растрового электронного микроскопа в лаборатории электронной микроскопии Центра коллективного пользования Тверского государственного университета)

Insecta: Siphonaptera
Ischnopsyllidae (рис. 3)

***Myodopsylla trisellis* Jordan, 1929**
Распространение: Палеарктический вид, ареал которого охватывает большую часть России от Ленинградской области до Приморского края и Камчатки (Орлова, 2013).
Хозяева: виды рода *Myotis.*
Материал: собрана с ночницы Брандта 1 особь (♂♂).

***Ischnopsyllus (H.) hexactenus* (Kolenati, 1856)**
Распространение: Транспалеарктический вид, широко распространен в Европе. В России находки известны в Сибири, на Дальнем Востоке. (Орлова, 2013).
Хозяева: ушаны, многие виды ночниц.

Материал: 5 особей, 4 экземпляра очесано с бурого ушана (3♀♀, 1♂♂), с водяной ночницы – 1♂♂.

***Ischnopsyllus elongatus* (Curtis, 1832)**

Распространение: Евразия. В России: Предкавказье, на Большом Кавказе (Хицова, Шерстяных, 2014).

Хозяева: летучие мыши семейства Vespertilionidae.

Материал: снят с малой вечерницы – 1♂♂.

Рис. 3. Голова блохи семейства Ischnopsyllidae (увеличение: ×200; масштабная линейка: 100 мкм). Тверская область, Старицкий район, 2022 г. (изображение сделано при помощи растрового электронного микроскопа в лаборатории электронной микроскопии Центра коллективного пользования Тверского государственного университета)

Таким образом, на территории Тверской области нами были собраны эктопаразиты рукокрылых, принадлежащие к 2 классам – Паукообразные (Arachnida) и Насекомые (Insecta). Паукообразные принадлежали к подклассу клещи (Acari). Акарифауна была представлена 2 семействами гамазовых клещей – Spintumicidae и Macronyssidae. Насекомые принадлежали к 2 отрядам – двукрылые (Diptera) и блохи (Siphonaptera): отряд Diptera был представлен 1 семейством – Nycteribiidae, Siphonaptera – семейством Ischnopsyllidae. В общей сложности было собрано 16 видов эктопаразитов. При этом

наиболее значительной по числу видов являлась группа гамазовых клещей, которая представлена в наших сборах 11 видами (68,75% от общего числа). Из собранных на исследуемый территории 383 особей – 347 экземпляров (90,6%), – клещи, относящиеся к когорте Gamasina. Гамазовые клещи семейства Spinturnicidae в большинстве своём представлены поликсенными видами, прокормителями которых являются летучие мыши сем. Vespertilionidae, и специфичными эктопаразитами рода *Myotis*. Наиболее массовым видом в наших сборах был *Macronyssus ellipticus* – данный эктопаразит обнаружен на 6 видах исследуемых летучих мышей, – *Myotis brandtii, Myotis daubentonii, Myotis dasycneme, Myotis nattereri, Plecotus auritus, Eptesicus nilssonii*. Это объясняется тем, что данный эктопаразит паразитирует на видах, зимующих в пещерах (Станюкович, 1990), каковыми и являются представленные хозяева. Наибольший индекс обилия – 22, наблюдался у паразитического членистоногого *Macronyssus flavus*, который был снят при обследовании трех особей *Nyctalus leisleri.* Из гнездово-норовых эктопаразитов с кратковременным питанием в наших сборах присутствовала 1 особь *Steatonyssus noctulus*. Энтомофауна эктопаразитов исследуемых рукокрылых была представлена 2 видами кровососущих мух – *Nycteribia kolenatii, Penicillidia monoceros* и 3 видами блох – *Myodopsylla trisellis, Ischnopsyllus hexactenu, Ischnopsyllus elongatus*. Среди насекомых по численности преобладали кровососущие мухи – 29 особей (80,5% от общего числа). Полученные нами данные относительно мух семейства Nycteribiidae подтверждают сведения об экологических стратегиях данных эктопаразитов: основным хозяином *Nycteribia kolenatii* является *Myotis daubentoni* (Орлова, 2013); на территории, где прудовая ночница – распространённый вид, *Penicillidia monoceros* становится монофагом и паразитирует только на *Myotis dasycneme* (Орлова и др., 2014). Находки на ночнице Брандта двух кровососущих мух-никтерибиид можно считать случайными, так как возможен обмен эктопаразитами между видами летучих мышей в летних колониях, занимающих общее убежище.

Заключение. На основании двухлетних полевых исследований составлен аннотированный список эктопаразитов рукокрылых, обитающих на территории Тверской области. Установлено, что ядро эктопаразитофауны летучих мышей, обитающих в регионе, составляют гамазовые клещи, второй по численности является группа кровососущих мух.

Авторы признательны к.б.н. Орловой Марии Владимировне (Тюменский государственный медицинский университет) за помощь в определении и проверку верности видовой идентификации сборов

эктопаразитов, Ивановой Александре Ивановне (доценту физико-технического факультета, заведующей лаборатории электронной микроскопии ЦКП ТвГУ) за помощь в исследовании образцов. Выражают благодарность Козлову Тимофею Юрьевичу, Виноградову Артуру Станиславовичу, Трофимову Дмитрию Ивановичу и Подолян Елене Александровне за помощь при проведении полевых работ.

Список литературы

Беклемишев В.Н. 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука. 502 с.

Брегетова Н.Г. 1956. Гамазовые клещи (Gamasoidea). Краткий определитель. Зоологический институт академии наук СССР, Москва. 243 с.

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.

Медведев С. Г. 1996. Блохи сем. Ischnopsyllidae (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран // Энтомологическое обозрение. Вып. 75 (2). С. 438454.

Млекопитающие России. Малая вечерница Nyctalus leisleri Kuhl, 1817. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://rusmam.ru/mammal/view?id=65

Определитель насекомых Дальнего Востока России. Двукрылые и блохи. 1999. Лера П.А. (ред.). Владивосток: Дальнаука. Т. 6. Ч. 1. 665 с.

Орлова М.В. 2013. Фауна и экология эктопаразитов рукокрылых Урала: автореф. дис. канд. биол. наук. Екатеринбург. 20с.

Орлова М.В., Орлов О.Л., Кшнясев И.А. 2014. Инвазированность летучих мышей кровососущей мухой *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900 (Diptera, Nycteribiidae) и её динамика в период зимовки хозяина // Успехи современной биологии. Т. 134. № 3. С. 295-303.

Орлова М.В., Орлов О.Л. 2019. Охрана паразитических видов животных: проблемы и перспективы // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Вып. 4(1). С. 1-21.

Станюкович М.К. 1990. Гамазовые и аргазовые клещи рукокрылых Прибалтикии Ленинградской области // Паразитология. Т. 24. Вып. 3. С. 193-199.

Тиунов М.П., Крускоп С.В., Орлова М.В. 2021. Рукокрылые Дальнего Востока России и их эктопаразиты. М.: Издательство «Перо». 191 с.

Хицова Л.Н., Шерстяных Е.И. 2014. Сообщество эктопаразитов кожана позднего *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774) в условиях Усманского бора // Вестн. ВГУ. Сер. «Химия, биология, фармация». № 2. С. 96-101.

Farafonova G.V., Gornostaev N.G. 2018. Review of nycteribiid flies (Diptera: Nycteribiidae) of Russia // Russian Entomological Journal. V. 27(4). P. 435-438.

Hutson A.M. 1984. Keds, flat-flies and bat-flies (Diptera, Hippoboscidae and Nycteribiidae) // Handbooks for the Identification of British Insects. V. 10.

Part 7. Royal Entomological Society of London, London. 44 p.

Orlova M.V., Stanyukovich M.K., Orlov O.L. 2015. Gamasid mites (Mesostigmata: Gamasina) associated with bats (Chiroptera: Vespertilionidae, Rhinolophidae, Molossidae) of boreal Palaearctic zone (Russia and adjacent countries) / Scientific editor A.S. Babenko. Tomsk: Publishing House of Tomsk State University. 136 p.

Orlova M.V., Klimov P.B., Moskvitina N.S., Orlov O.L., Zhigalin A.V., Smirnov D.G., Dzhamirzoyev H.S., Vekhnik V.P., Pavlov A.V., Emelyanova A.A. Khristenko E.A. 2021a. New records of bat flies (Diptera: Nycteribiidae), with an updated checklist of the nycteribiids of Russia // Zootaxa. V. 4927(3). P. 410-430.

Orlova M.V., Klimov P.B., Orlov O.L, Smirnov D.G., Zhigalin A.V., Budaeva I.V., Emelyanova A.A., Anisimov N.V. 2021b. A checklist of bat-associated macronyssid mites (Acari: Gamasina: Macronyssidae) of Russia, with new host and geographical records // Zootaxa 4974 (3): 537–564.

Theodor O. 1967. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of Nycteribiidae (Diptera) in the British Museum (Natural History) with Keys and Short Descriptions for the Identification of Subfamilies, Genera, Species and Subspecies, with an Introduction by Miriam Rothschild. Trust British National History Museum. 506 p.

ECTOPARASITES OF BATS IN THE TVER REGION

E.A. Vinogradova[1], A.A. Emelyanova[1], E.A. Khristenko[2], A.S. Volkova[1], V.A. Maksimova[1], N.E. Nikolaeva[1]

[1]Tver State University, Tver

[2]Secondary School № 46, Tver

The article provides information on the fauna of ectoparasites of smooth-nosed bats (Chiroptera: Vespertilionidae) inhabiting the territory of the Tver region. Analysis of research materials 2021-2022 In the study area, 9 species of bats were examined and 16 species of parasitic arthropods (ticks, blood-sucking flies, fleas) were collected.

***Keywords**: bats, chiropterans, ectoparasites, Spinturnicidae, Macronyssidae, Nycteribiidae, Ischnopsyllidae, Tver region.*

Об авторах:

ВИНОГРАДОВА Елизавета Артуровна – бакалавр 4 курса направления 06.03.01 Биология, лаборант кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Vinogradova.EA@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.

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

ВОЛКОВА Алёна Сергеевна – аспирант 2 курса биологического факультета, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: asvolkova@edu.tversu.ru.

МАКСИМОВА Валерия Андреевна – бакалавр 4 курса направления 06.03.01 Биология, лаборант кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Maksimova.VA@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.

Виноградова Е.А. Эктопаразиты летучих мышей, обитающих на территории Тверской области / Е.А. Виноградова, А.А. Емельянова, Е.А. Христенко, А.С. Волкова, В.А. Максимова, Н.Е Николаева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 67-79.

Дата поступления рукописи в редакцию: 10.01.23
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.23

УДК 595.7: 575.174.015.3
DOI: 10.26456/vtbio291

ФЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА КАК ИНДИКАТОР МЕТОДОВ БОРЬБЫ С ВРЕДИТЕЛЕМ НА ПРИМЕРЕ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЭЛЕМЕНТА РИСУНКА ПЕРЕДНЕСПИНКИ

А.А. Емельянова, Н.Е. Николаева, Т.А. Пудовкина
Тверской государственный университет, Тверь

При анализе фенофондов двух популяций колорадского жука на примере фенов центрального непарного элемента рисунка переднеспинки «А» обнаружен ряд отличий *Leptinotarsa decemlineata*, обитающего на территории Тверской и Смоленской областей. На полях, где осуществлялся сбор картофельного листоеда, применялись неодинаковые методы борьбы с этим вредителем: в Смоленской области основным способом являлся ручной сбор, в Тверской области картофельное поле регулярно обрабатывалось инсектицидами, относящимися к группе пиретроидов. Предполагаемые фены-маркеры устойчивости к химическим препаратам преимущественно характеризуются простыми вариациями элемента «А» – это широкие или узкие параллельные полосы и асимметричные версии этого базового рисунка.
Ключевые слова: *колорадский жук, Leptinotarsa decemlineata, фен, фенокомплекс, рисунок переднеспинки, пиретроиды, резистентность.*

Введение. Картофель является одной из самых востребованных продовольственных, сельскохозяйственных культур. На территории Российской Федерации она занимает более 280,9 тыс. га (Посевные площади картофеля в России…). Россия входит в тройку лидеров стран-производителей картофеля. По состоянию на 2022 г. производство картофеля в России составило около 30 миллионов тонн, в то время как в Китае 88 млн тонн, в Индии около 45 млн тонн (Топ 10 стран по производству картофеля…). Снижение урожайности может быть связано с воздействием вредителей, болезней и сорняков на культуру. Колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata)* достаточно распространенный листоед, как в России, так и по всему миру. Он известен, как главный вредитель по отношению к семейству паслёновых (*Solanaceae),* представляющий опасность за счет своей устойчивости к изменениям среды. Потери урожая от этого вредителя в условиях Центрально-Черноземного региона могут достигать 70–80 и даже 100% (Усов, Фирсов, 2007). Данный вид является экологически

© Емельянова А.А., Николаева Н.Е., Пудовкина Т.А., 2023

пластичным, что объясняет быстроту его адаптации к меняющимся условиям среды. Такие биологические особенности, как способность к дальним перелетам, зимовка на глубоких слоях почвы в условиях заснеженного покрова, высокая плодовитость, разнообразие форм физиологического покоя, дают возможность расширить виду ареал и переносить экстремальные условия с наименьшими потерями (Колорадский картофельный жук…, 1981).

Для борьбы с этим вредителем широко применяются инсектициды, однако со временем отмечается развитие резистентности к тем или иным классам химических веществ, что обусловлено отбором особей с соответствующими мутациями и закреплением признака в популяциях (Удалов, Беньковская, 2011а). В настоящее время колорадский жук проявляет резистентность к таким современным инсектицидам, как пиретроиды и неоникотиноды (Рославцева, 2009). Так, у насекомых обнаружены молекулярные механизмы резистентности к пиретроидным инсектицидам, в основе которых лежат нуклеотидные мутации в гене электрончувствительного натриевого канала (voltage-sensitive sodium channel, *Vssc*1) (Williamson et al., 1996). В частности, у колорадского жука нуклеотидная мутация приводит к замене аминокислоты лейцин на фенилаланин, в результате чего происходит снижение чувствительности нервной системы (Lee *et al.,* 1999). Определить характер наследования разных признаков и свойств, выяснить генетическую структуру популяций и её динамику для видов, не прибегая к собственно генетическим исследованиям, позволяет фенетический подход, оперирующий понятиями фены и фенофонд. Фены – это дискретные, альтернативные вариации любых признаков, которые на всем имеющемся материале далее неделимы без потери качества. Фены отражают генотипическую конституцию особи, а частота их встречаемости – генетические особенности группы особей (Яблоков, 1980; Яблоков, 1987; Яблоков, Ларина, 1985). В литературных источниках приводятся данные о существовании фенов-маркеров устойчивости колорадского жука к некоторым ядам, отмечается возможность использования феногенетического метода для мониторинга процессов развития резистентности (Фасулати, 1985, 1993; Климец, 1988; Беньковская и др., 2004; Рославцева, Еремина, 2005; Беньковская и др, 2008; Удалов, Беньковская, 2010; Удалов, Беньковская, 2011а; Удалов, Беньковская, 2011б; Бречко и др, 2016). Таким образом, при изучении особенностей популяционной структуры колорадского жука актуально применение фенетического подхода в целях оценки перспективности использования различных признаков окраски покровов, как индикаторов методов борьбы, применяемых в агротехнии. Так же необходимо учитывать, что фенетическая

структура популяций *Leptinotarsa decemlineata* динамична и подвержена географической изменчивости (Фасулати, 1985; Фасулати, 1993; Маслова, 2011; Удалов, Беньковская, 2011а и мн. др.). Следовательно, в разных регионах в разное время могут быть обнаружены разные фены-маркеры резистентности к применяющимся в агротехнии ядам. Гипотетически, знание фенов-маркеров может помочь оценивать результаты применения средств химической защиты растений, проводить подбор инсектицидов и регулировать объемы их применения, осуществлять поиски эффективных методов регулирования численности листоеда.

Материал и методика. Сбор материала проходил в двух регионах: Тверская область, Старицкий район и Смоленская область, Дорогобужский район. Места исследований выбирались, исходя из отсутствия высокой степени изолированности друг от друга физико-географическими барьерами, и при этом характеризовались приблизительно одинаковой благоприятностью условий обитания для колорадского жука. Расстояние между районами и областями в целом составляет около 260 км. Дорогобужский район характеризуется несколько более мягким климатом по сравнению со Старицким районом. На территории Смоленской области климат умеренно континентальный. Средние температуры января от –8°С на западе до –10°С на востоке, июля +17–+18°С. Зимой существенное влияние оказывают атлантические тёплые воздушные массы. Снежный покров устанавливается в начале декабря и держится в среднем 130–140 дней. Осадков 630–730 мм в год. Наиболее увлажнена северо-западная часть области. Территория Смоленской области расположена в зоне смешанных лесов. Преобладают дерново-подзолистые почвы, занимающие более 40% площади, наиболее плодородные среди них сформировались на лёссовидных суглинках (Смоленская область…). На территории Тверской области климат умеренно континентальный. Среднесуточные температуры летом +15°С...+20°С, зимой -5°С...-15°С. Средняя температура января от –8,5°С до –10,5°С, июля от +17°С до +18°С. Количество осадков 550–750 мм в год. Западня часть отличается несколько более теплой зимой и повышенным увлажнением (География Тверской области…, 1992). Почва на представленном участке – суглинки.

В Дорогобужском районе Смоленской области исследовался биотоп на территории деревни Слойково. Биотоп представляет собой поле с картофелем площадью 0,5 га, где основным способом борьбы с вредителем является ручной сбор. В Старицком районе Тверской области был изучен биотоп на одном из огородов д. Молотино, где в течение 25 лет картофельное поле регулярно обрабатывалось инсектицидами «Инта-вир» и «Децис» – препаратами, относящимися к

группе пиретроидов (Универсальный инсектицид для растений…). В Дорогобужском районе Смоленской области было собрано 42 жука; в Старицком районе Тверской области в августе 2016г. было собрано 96 особей, в августе 2021г. – 66 экземпляров. Фиксация и хранение материала производились в 75% спирте.

Рис. 1. Структура рисунка на переднеспинке колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (схема рисунка переднеспинки соответствует фенотипу, в котором все элементы рисунка (1-8) представлены простыми вариациями) (по Яблоков, Ларина, 1985; с изменениями)

Выделение фенов проводилось на примере вариаций рисунка пятен на переднеспинке колорадского жука. В данной работе представлен анализ фенофондов двух рассматриваемых популяций на примере фенов центрального непарного элемента рисунка переднеспинки, обозначенного на рисунке буквой «А» (Яблоков, Ларина, 1985) (рис. 1). В ходе исследования было выделено 22 вариации (фена) данного признака (табл. 1). При выделении фенов учитывалась конфигурация центральных полосок и их взаимная ориентация, разрывы плеч и их местоположение, толщина полосок, наличие и расположение точек около центральных полос.

Для характеристики фенетических особенностей популяций использовались состав и частоты встречаемости фенов, то есть, специфика фенофонда. При сопоставлении фенофондов применялся графический метод, достоверность различий подтверждалась методами математической статистики.

При оценке достоверности отличий популяций по частотам встречаемости вариаций признака (фенов) использовался метод χ^2 по формуле для сравнения двух выборочных распределений:

$$X^2 = \frac{1}{n_1 n_2} \sum_{i=1}^{R} \frac{(n_2 f_1 - n_1 f_2)^2}{f_1 + f_2}$$

при $n1 \neq n2$; f_1 и f_2 – частоты (абсолютные значения), r – число классов

При уровне достоверности 0,05 и числе степеней свободы равном 1, констатировалось различие двух групп при $\chi^2 \geq 3{,}84$ (Плохинский, 1970).

Результаты и обсуждение. При анализе фенофондов колорадского жука было отмечено, что для выборок из Тверской области характерно бóльшее разнообразие, нежели для выборки из Смоленской области – 14 и 11 фенов соответственно. Так, у насекомых из рассматриваемой точки в Смоленской области не были встречены фены А12, А13, А14, А15, А16, А17, А18, А19, А20, А21, А22. В Тверской области по результатам анализа материала 2016 и 2021 гг. отсутствовали фены А5, А6, А7, А10 и А11, отмеченные в популяции картофельного листоеда в Смоленской области (рис. 2а–в).

Таблица 1

Список фенов колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*)

Обозначение фена	Рисунок фена	Обозначение фена	Рисунок фена	Обозначение фена	Рисунок фена
А1		А9		А16	
А2		А10		А17	
А3		А11		А18	
А4		А12		А19	
А5		А13		А20	
А6		А14		А21	
А7		А15		А22	
А8					

Некоторые из вариаций регулярно регистрировались в популяции из Старицкого района – это фены А12, А13, А14, А15, А20. Среди указанных фенов отмечался значимый уровень различий для А14 при сравнении листоедов из Смоленской области и Тверского региона 2016г., а также, серий 2016 и 2021 гг. из Тверской области. (табл. 2). Фены А16, А17, А18, А19, А21, А22 в Тверской области отмечались в разные годы: вариации А16–А19, как редкие фены с частотами 1–2% – в 2016г.; вариации А21–А22 с частотами 15% и 6% – в 2021г. (рис. 2а, в). В последнем случае отличия встречаемости вариации А21 у листоедов в «Тверской» популяции в 2021 г. достигли значимого уровня при сопоставлении как с популяцией из Смоленской области, так и при сопоставлении серий из одного региона, собранных

в 2016 и 2021 гг.; по встречаемости фена А22 уровня достоверности достигли различия выборок 2016 и 2021 гг. из Тверской области (рис. 2а–в; табл. 2).

Единственная вариация, присутствующая во всех трех выборках со схожей частотой – А4: встречаемость этого фена в выборке из Смоленской области – 24%, из Тверской в 2016, 2021 гг. – 23% и 18% соответственно. Можно предположить, что фен А4 является феном крупного масштаба и в целом обычен для вида в рассматриваемых регионах. Фен А8 регистрировался только в выборках 2021г., составляя 2% – в Смоленской области и 1,5% – в Тверской области. А8 – редкий фен, и в некоторые годы может отсутствовать в виду стохастических процессов (рис. 2а–в; табл. 2).

К фенам, демонстрирующим межпопуляционные отличия по частотам встречаемости, вероятно, относятся вариации А2, А3, А9. В «Смоленской» популяции более обычны фены А2 (10%) и А9 (21%), нежели в «Тверской» популяции, где частоты соответствующих фенов в 2016 и 2021гг. – 2% и 4,5%; 4 и 0% ($p \leq 0{,}05$). Фен А3 отмечен у 2% жуков в Смоленской области, и у 14% и 35% жуков в Тверской области в 2016 и 2021 гг. ($p \leq 0{,}05$). Вариация А3 – одна из обычных в «Тверской» популяции, а в 2021 г. – фоновая, ввиду чего отмечен достоверный уровень различий при сопоставлении серий колорадского жука, собранных в 2016 и 2021 гг. ($p \leq 0{,}05$) (рис. 2а–в; табл. 2).

а

б

в

Рис.2. Частота встречаемости фенов рисунка переднеспинки колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) из разных географических точек:
а – Смоленская область, Дорогобужский район, 2021 г.; б – Тверская область, Старицкий район, 2016 г.; в – Тверская область, Старицкий район, 2021 г.

Таким образом, обнаружены различия популяций колорадского жука из Смоленской и Тверской областей, выражающиеся различиями состава и частот встречаемости фенов рисунка центрального элемента переднеспинки. Ряд отличий могут трактоваться, как географические. Оценивая фены в качестве индикаторов мер борьбы с вредителем, можно предположить, что фены, отсутствующие в популяции, обитающей на обрабатываемом инсектицидами поле, маркируют генотипы, неустойчивые к действию пиретроидов – в нашем случае это вариации А5, А6, А7, А10 и А11. Тогда фены А12, А13, А14, А15, А20, неизменно встречающиеся у листоедов на данном поле, могут быть индикаторами резистентности к применяемым препаратам. Так же индикаторами устойчивости к инсектицидам могут быть фены А3 и А21, характерные для популяции из Тверской области в 2021 г.

Таблица 2

Значение χ^2 для сопоставляемых выборок колорадского жука

фены	Смоленск/Тверь 2016	Смоленск/Тверь 2021	Тверь 2016/2021
A1	5,1*	0,08	6,34*
A2	3,72	0,98	0,77
A3	3,59	12,18*	7,99*
A4	0,01	0,40	2,75
A5	18,28*	12,58*	-
A6	4,57*	3,14	-
A7	2,28	1,57	-
A8	2,28	0,10	1,46
A9	2,99	14,15*	2,75
A10	6,86*	4,72*	-
A11	2,28	1,57	-
A12	0,44	1,27	0,84
A13	1,31	0,64	0,41
A14	4,81*	0,64	5,22*
A15	2,19	1,27	0,43
A16	0,44	-	0,69
A17	0,44	-	0,69
A18	0,87	-	1,37
A19	0,87	-	1,37
A20	3,50	1,91	0,83
A21	-	6,35*	14,56*
A22	-	2,55	5,82*

Примечание: * – различия между сопоставляемыми сериями достигли уровня достоверности ($p \leq 0,05$)

При попытке сопоставления наших данных с результатами, полученными другими исследователями, мы столкнулись с проблемой разного методического подхода при выделении фенов. Авторы более ранних исследований опираются на феноморфы, выделенные в работах Фасулати (1985), представляющие собой комбинации двух центральных пятен на переднеспинке жука – в нашей системе обозначений – элементов «A» и «D» (рис. 1). В этом случае выделяются 9 фенокомплексов, среди которых вариации «3», «6» и «9» признаны, как маркеры генотипов, устойчивых к инсектицидам в разных частях ареала *Leptinotarsa decemlineata* (Васильева и др., 2005; Рославцева, Еремина, 2005; Олейников и др., 2006; Беньковская и др., 2004, 2008; Удалов, Беньковская, 2010; Бречко и др., 2016). В то время

как, анализ фенетических особенностей популяций колорадского жука в Смоленской и Тверской областях базировался на концепции фена, как признака-маркера, далее неделимого без потери его качества (Яблоков, 1980, 1987; Яблоков, Ларина, 1985), и элементы рисунка «A» и «D» рассматривались отдельно. Нам не удалось провести аналогии выделенных вариаций центрального элемента «A» с феноморфами Фасулати. При этом, на примере изученных выборок мы можем охарактеризовать особенности рисунка переднеспинки листоеда, которые можно трактовать, как маркеры резистентности к пиретроидам. Преимущественно это простые вариации рисунка в виде широких или узких параллельных полос и версии этого базового рисунка – асимметричные с очень коротким правым или левым плечом, с коротким плечом и точкой рядом с другой полоской. Одна из вариаций – асимметричный подковообразный рисунок с коротким правым плечом. Для подтверждения найденных закономерностей необходимо продолжить мониторинг популяции из Тверской области.

Заключение. При анализе фенофондов двух популяций колорадского жука на примере фенов центрального непарного элемента рисунка переднеспинки «A» обнаружен ряд отличий *Leptinotarsa decemlineata*, обитающего на территории Тверской и Смоленской областей. На полях, где осуществлялся сбор картофельного листоеда, применялись неодинаковые методы борьбы с этим вредителем: в Смоленской области основным способом являлся ручной сбор, в Тверской области картофельное поле регулярно обрабатывалось инсектицидами, относящимися к группе пиретроидов. Учитывая указанное, некоторые из обнаруженных отличий могут трактоваться, как географические, другие – как свидетельства возрастания уровня резистентности к инсектицидам, проявляющегося увеличением частот некоторых вариаций фенов. Предполагаемые фены-маркеры устойчивости к химическим препаратам преимущественно характеризуются простыми вариациями элемента «A» в виде широких или узких параллельных полос и асимметричные версии этого базового рисунка. В целом, феногенетический метод может применяться в целях мониторинга начальных этап развития резистентности к пиретроидам и повышения эффективности борьбы с вредителем.

Список литературы

Беньковская Г.В., Удалов М.Б., Поскряков А.В., Николенко А.Г. 2004. Феногенетический полиморфизм колорадского жука Leptinotarsa decemlineata Say и его чувствительность к инсектицидам на территории Башкирии // Агрохимия. № 12. С. 23-28.

Беньковская Г.В., Удалов М.Б., Хуснутдинова Э.К. 2008. Генетическая основа и фенотипические проявления резистентности колорадского жука к фосфорорганическим инсектицидам // Генетика. Т. 44. № 5. С. 638-644.

Бречко Е.В., Елисовецкая Д.С., Настас Т.Н., Войтка Д.В., Янковская Е.Н. 2016. Формирование фенотипической структуры популяций колорадского жука (Leptinotarsa decemlineata Say.) в условиях экологических стрессов / Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя аграрных навук. №4. С. 79-89.

Васильева Т.И., Иванова Г.П., Иванов С.Г. 2005. Изменения фенотипической структуры популяций колорадского жука от интенсивности применения инсектицидов // Материалы Второго Всероссийского съезда по защите растений «Фитосанитарное оздоровление экосистем», СПб. С. 14-15.

География Тверской области / Под ред. А.А. Ткаченко. Тверь. 1992. 289 с.

Смоленская область. Природа: физико-географический очерк / Большая Российская энциклопедия 2004–2017 / Н.Н. Калуцкова, В.С. Нефедов, А.Н. Прокинова, П.С. Павлинов, Н.В. Деверилина. https://bigenc.ru/geography/text/3840067.

Климец Е.П. 1988. Выявление чувствительности колорадского жука к действию инсектицидов с помощью фенов / Фенетика природных популяций. М. Наука. С. 111-117.

Колорадский картофельный жук, Leptinotarsa decemlineata Say. 1981. Филогения, морфология, физиология, экология, адаптация, естественные враги / Отв. ред. тома проф. Р. С. Ушатинская. М.: Наука. 376 с.

Маслова А.С. 2011. Изменчивость элементов меланизированного рисунка центральной части переднеспинки колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say., обитающего в Уфимском районе Республики Башкортостан / Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан: Вып. II / отв. ред. В.А. Валуев. Уфа: РИЦ БашГУ. С. 3-8.

Олейников А.В., Яковлева И.Н., Рославцева С.А. 2006. Устойчивость к инсектицидам, фенетическая структура и активность ферментов в популяциях колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say из Брянской области // Агрохимия. № 3. С. 46-51.

Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 367 с.

Площади картофеля в России. Итоги за 2020 год / Экспертно-аналитический центр агробизнеса. https://ab-centre.ru/news/posevnye-ploschadi-kartofelya-v-rossii-itogi-za-2020-god.

Рославцева С.А. 2009. Резистентность к инсектицидам в популяциях колорадского жука // Агрохимия. № 1. С. 87-92.

Рославцева С.А., Еремина О.Ю. 2005. Резистентность к пиретроидам и фенотипический анализ популяций колорадского жука из Можайского района Московской области // Материалы Второго Всероссийского съезда по защите растений. «Фитосанитарное оздоровление экосистем». СПб. С. 57-58.

Топ 10 стран по производству картофеля / Топ-рейтинги. Самые интересные рейтинги различных тематик. https://topreytings.ru/top-10-stran-po-proizvodstvu-kartofelya/

Универсальный инсектицид для растений Инта-вир: состав, инструкция, отзывы / Комнатные цветы и растения и уход в домашних условиях. https://cveti-rasteniya.ru/inta-vir-preparat-instrukciya.html.

Усов С.В., Фирсов В.Ф. 2007. Биологизация защиты картофеля от колорадского жука // Защита и карантин растений. № 6. С. 26.

Удалов М.Б., Беньковская Г.В. 2010. Изменения уровня полиморфизма в популяциях колорадского жука на южном Урале // Экол. генетика. Т. VIII. № 3. С. 61-66.

Удалов М.Б., Беньковская Г.В. 2011а. Популяционная генетика колорадского жука: от генотипа до фенотипа // Вавиловский журнал генетики и селекции. Т. 15. № 1. С. 156-172.

Удалов М.Б., Беньковская Г.В. 2011б Структура популяции колорадского жука на Южном Урале. Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан: Вып. II / отв. ред. В.А. Валуев. Уфа: РИЦ БашГУ. С. 8-23

Фасулати С.Р. 1985. Полиморфизм и популяционная стратегия колорадского жука Европейской части СССР // Энтомология. № 6. С. 50-56.

Фасулати С.Р. 1993. Полиморфизм, экологические группировки и микроэволюция колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) // Вид и его продуктивность в ареале. СПб. С. 260-262.

Яблоков А.В. 1980. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука. 136 с.

Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология. М.: Высш. шк. 302 с.

Яблоков А.В., Ларина Н.И. 1985. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. шк. С. 160.

Lee S.H., Dunn J.B., Clark J.M. et al. 1999. Molecular analysis of kdr-like resistance in a permetrin-resistant strain of Colorado potato beetle // Pest. Biochem. Physiol. № 63. P. 63-75.

Williamson M.S., Martin-Torrez D., Hick C.A. 1996. Identification of mutations in the housefly para-type sodium channel gene associated with knockdown resistance (kdr) to pyrethroid insecticides // Mol. Gen. Genet. № 252. P. 51-60.

PHENETIC STRUCTURE OF THE POPULATIONS OF THE COLORADO POTATO BETLE AS AN INDICATOR OF THE PEST CONTROL METHODS (EXAMPLE OF THE CENTRAL ELEMENT OF THE PRONOTUM ORNAMENT)

A.A. Emelyanova, N.E. Nikolaeva, T.A. Pudovkina
Tver State University, Tver

When analyzing the pheno pools of two populations of the Colorado potato beetle using the example of phenes of the central unpaired element of the pronotum pattern "A", a number of differences were found in *Leptinotarsa decemlineata*, which lives on the territory of the Tver and Smolensk regions.

In the fields where the potato leaf beetle was (beetles were?) collected, different methods were used to combat this pest: in the Smolensk region, manual collection was the main method, in the Tver region, the potato field was regularly treated with insecticides belonging to the pyrethroid group. Putative phene markers of chemical resistance are predominantly characterized by simple variations of the "A" element - wide or narrow parallel stripes and asymmetrical versions of this basic pattern.
Keywords: *Colorado potato beetle, Leptinotarsa decemlineata, phene, phenocomplex, pronotal pattern, pyrethroids, resistance.*

Об авторах:

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

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

ПУДОВКИНАТатьяна Андреевна – магистр 2 курса, направление 06.04.01 Биология, биологический факультет, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: bio.biology@tversu.ru.

Емельянова А.А. Фенетическая структура популяций колорадского жука как индикатор методов борьбы с вредителем на примере центрального элемента рисунка переднеспинки / А.А. Емельянова, Н.Е. Николаева, Т.А. Пудовкина // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 80-91.

Дата поступления рукописи в редакцию: 13.12.22
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.23

УДК 57.089
DOI: 10.26456/vtbio292

ФОРМИРОВАНИЕ ФИСТУЛЫ У РЫБ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ПРОЦЕССОВ ПИЩЕВАРЕНИЯ В ДИНАМИКЕ

Г.И. Пронина[1], А.Б. Петрушин[1], А.О. Ревякин[2]
[1]Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва
[2]Всероссийский научно-исследовательский институт птицеперерабатывающей промышленности, Ржавки

Показана возможность прижизненного формирования фистулярного отверстия на передней части кишечника карпа для изучения процессов пищеварения в динамике
Ключевые слова: *фистула, рыбы, пищеварение.*

Введение. Кишечное пищеварение является одним из сложных и важных механизмов физиологии организма животных и человека и несмотря на множество открытий в данной области, из-за трудностей прижизненного изучения пищеварения и существующих этических норм многое еще остается малоизученным. Однако крайне важным представляется понимание фундаментальных процессов пищеварения в динамике, а также в свете эволюционных преобразований. В этой связи использование рыб как альтернативного модельного объекта является актуальным направлением исследований функций желудочно-кишечного тракта.

Изучение кишечного пищеварения рыб сопряжено с определенными трудностями, связанными как со сложностью доступа к пищеварительной системе в целом, так и с особенностями строения разных отделов ЖКТ. В частности, у карпа в полости тела между петлями кишечника находится печень и поджелудочная железа (гепатопанкреас), а у отдельных видов (миноги, двоякодышащие) последняя располагается непосредственно в стенке кишечника (Стегней, Федышин, 2019). Несмотря на это, вопросу пищеварения рыб уделяется внимание многих исследователей, как отечественных, так и зарубежных. В основном это связано с переходом от экстенсивной формы выращивания рыб к интенсивной, что вынужденно повлекло за собой изменение кормовой базы, самих кормов и их состава. Данные исследования носят в основном сравнительный или констатационный характер – когда идет оценка корма или интенсивности пищеварения по изменению хозяйственно-полезных признаков – скорости роста, объему потребленного корма, устойчивости иммунной системы и т.д.

© Пронина Г.И., Петрушин А.Б., Ревякин А.О., 2023

(Moreau, Luquet, 1991; Volkoff, Rønnestad, 2020). Однако физиологические основы пищеварения у рыб исследуют не часто, так как кроме озвученных выше трудностей, фундаментальное исследование данных процессов предполагает «исследования в динамике» в среде обитания, что еще более усложняет задачу по объективным причинам. Первые попытки по фистулированию рыб и изучению процессов пищеварения, в том числе в динамике были проведены еще в начале XX в. (Сулима, 1919). В середине прошлого века предлагались различные подходы к решению данного вопроса. Одним из исследователей, которому удалось частично провести оценку пищеварения в динамике являлся В.А. Пегель (1950), который предложил использовать известные Меттовские палочки для оценки как моторной, так и ферментативной активности. Им же впервые были предложены некоторые методы хирургического вмешательства в жедудочно-кишечный тракт рыб и изучение процессов in vivo и in situ. Данные работы были продолжены Б.В. Краюхиным (1963). Им же были разработаны методы наложения желудочных и кишечных фистул на разных видах рыб. После открытия А.М. Уголевым пристеночного пищеварения сам процесс пищеварения стали рассматривать несколько иначе (Уголев, Кузьмина, 1993). В основу новой концепции легло понимание того, что все процессы, происходящие в ЖКТ, являются упорядоченными, эндогенная фракция – структурированной, а отдельные реакции – единой цепью общего процесса. В связи с этим снова становится актуальным вопрос о разработке методик прижизненного изучения процессов пищеварения. Так в 2006 г была предложена модель устройства и методика прижизненного изучения пищеварения у рыб (Кокорин, Истомин, 2006), а в 2021 году – in-vitro модель оценки пищеварения у рыб (Wang R et.al., 2021). В разное время Классическим подходом к изучению пищеварения в динамике считается «Павловский» метод – использование изолированных органов и наложение фистул. Данные методики широко и успешно применяются для исследований на высших животных. Так Фисинин и др. (2017), Борисенко, Вертипрахов (2018) применяли методику фистулирования у кур как метод изучения кишечного пищеварения и исследования активности пищеварительных ферментов. Методики наложения фистул у разных видов животных описаны в исследованиях многих зарубежных ученых (Aikawa et.al. 2013, Arakakia et.al., 2013, Ma-Mu-Ti-Jiang et.al., 2017).

Подобные успешные эксперименты с гидробионтами являются единичными (Пегель, 1950; Краюхин, 1963). Основные ограничения заключаются в сложности проведения прижизненной операции, специфике иммунитета и особенностях водного образа жизни.

В связи с вышеизложенным целью настоящего исследования являлось формирование фистулярного отверстия на переднем отделе кишечника карпа, с условием сохранения жизни рыбы.

Материал и методика. Работа выполнялась на базе рыбоводного хозяйства «Киря» Чувашской республики. Объектом исследования был карп (*Cyprinus carpio* L.) двухгодовик.

В качестве формирователя фистулы использовался пластиковый переходник аэратора (рис. 1).

А Б

Рис. 1. Материал для фистулизации: А – разобранный; Б – в сборе

Для проведения самой операции использовали стандартный набор хирургических инструментов: скальпель, иглодержатель, ножницы, хирургические иглы, гемостатические зажимы. В качестве шовного материала натуральный шелк №6.

Наркоз осуществляли путем погружения рыбы в ванну с 0,04% водным раствором фармакопейного гвоздичного масла. Седация наступала через 5-7 минут. Затем рыбу помещали на операционный стол и фиксировали с помощью полотенца из вафельной ткани. Операционное поле обрабатывалось 70% этиловым спиртом.

Результаты и обсуждение. Для наложения фистулы использовался классический метод энтеротомии. Для этого в месте операции удаляли чешую и делали Т-образный разрез: одна линия по белой линии живота на 3-4 см краниальнее анального отверстия, вторая перпендикулярно ему от середины первого разреза на левую сторону (рис. 2).

Затем подтягивали и фиксировали наиболее выступающую из гпатопанкреаса со стороны разреза петлю кишечника.

После чего делали поперечный надрез, вставляли фистулу и накладывали двойной кисетный шов на кишечник для ее фиксации. Затем кишечник изнутри подшивали к брюшиной стенке и коже в двух местах для формирования спаек и фиксации кишечника и фистулы.

Рис. 2. Этапы оперативного вмешательства: А – разрез и препарирование кожи; Б – извлечение и фиксация переднего отдела кишечника; В – вставление фистулы; Г - наложение двойного кисетного шва на кишечник; Д – фиксация петли кишечника с фистулой и наложение швов на кожу; Е – вид операционной раны после завершения фистулизации

Время операции составляло 12 минут, после чего рыбу выпускали в ванну с прудовой водой. Через 12 часов рыба была высажена в неглубокий опытный пруд площадью 0,6 га с 35 годовиками карпа; через месяц в пруд были посажены 40 производителей карпа после окончания инкубационной кампании. Контроль выживаемости биологической модели и приживаемости фистулы осуществляли в момент облова прудов через 6 месяцев. После чего рыба была пересажена в зимовальный пруд.

Методологические нюансы:

- Низкая температура воды: 9-10°С.
- Голодная диета 3 дня.

По истечение 6 месяцев рыба была выловлена и подвергнута визуальному осмотру. Результат эксперимента наглядно представлен на рисунке 3. Сформированная фистула имела вид естественного отверстия, выстланного слизистой, края ровные, плотно сжатые. Была отмечена незначительная подкожная гиперемия околофистулярной ткани. Признаков бактериального воспаления не наблюдалось. Прирост рыбы за вегетационный сезон составил 740 г и достиг 2,2 кг.

А Б

Рис. 3. Сформированная фистула переднего отдела кишечника: А – проверка проходимости фистулярного отверстия; Б – внешний вид фистулярного отверстия

В настоящем эксперименте показана возможность прижизненного формирования фистулы карпу с сохранением жизни в хроническом варианте (возможность длительного исследования). В дальнейшем по данной методике планируется создать достаточное количество биологических моделей для детального морфологического и гистологического изучения, как тканей фистулы, так и возможных изменений в морфологии кишечника. Данный метод позволяет получить адекватную биологическую модель для изучения процессов пищеварения у рыб.

Заключение. Таким образом, операция по формированию фистулы кишечника у карпа завершилась успешно. Показана возможность прижизненной фистулизации рыб. Данный метод позволяет получить адекватную модель для изучения процессов пищеварения у рыб в динамике.

Список литературы

Борисенко К.В., Вертипрахов В.Г. 2018. Активность пищеварительных ферментов при добавке в корм бройлеров протеазы // Птицеводство. № 10. С. 20-23.

Кокорин Н.В, Истомин И.Г. 2006. Патент на полезную модель № 58295 U1 Российская Федерация, МПК A01K 61/00. Устройство для прижизненного изучения у рыб процессов пищеварения: № 2006117104/22: заявл. 19.05.2006: опубл. 27.11.2006 / заявитель

Федеральное государственное унитарное предприятие "Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии" (ФГУП ВНИРО).

Краюхин Б.В. 1963. Физиология пищеварения пресноводных костистых рыб. М: Издательство академии наук СССР. 140 с.

Пегель В.А 1950. Физиология пищеварения рыб. Труды Томского государственного университета им. В.В. Куйбышева. Том 108. Серия Биологические. 199с.

Стегней Н.М, Федышин П.М. 2019. Морфологические особенности печени и почек карпа // Современные проблемы и перспективы исследований в анатомии и гистологии животных: материалы Международной научно-практической конференции. Витебск: ВГАВМ. С.76-78.

Сулима А.Ф. 1919. К пищеварению рыб // Русский физиологический журнал Т. 2. Вып. 1-3.

Уголев А.М., Кузьмина В.В. 1993. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат. 238 с.

Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А, Свиткин В.С. 2017 Методы изучения кишечного пищеварения у сельскохозяйственной птицы // Вестник российской сельскохозяйственной науки. № 5. С. 25-27.

Aikawa M., Miyazawa M., Okada K. , Akimoto N. , Koyama I. , Yamaguchi S. , Ikada Y. 2013. A Newly Designed Anal Fistula Plug: Clinicopathological Study in an Experimental Iatrogenic Fistula Model // Int Surg; 98. P. 122-128 DOI: 10.9738/CC180

Arakakia M.S., Marques dos Santos C.H., Falcãob G.R., Cassinob P.C., Nakamurab R.K., Gomes N.F., Coutinho dos Santos R.G. 2013. Experimental model of anal fistula in rats // Journal of Coloproctology. V. 33. № 3. P. 135-138.

Ma-Mu-Ti-Jiang A Ba-Bai-Ke-Re, Hui Chen, Xue Liu, Yun-Hai Wang. 2017. Experimental porcine model of complex fistula-in-ano // World J Gastroenterol. V. 23(10). P. 1828-1835.

Moreau Y., Luquet P. 1991. Étude du transit digestif chez un poissonchat, I'Atipa (Hoplosternum littorale). Influence de repas successifs // Rev. Hydrobiol. trop. V. 24 (4). P. 349-355.

Volkoff H., Rønnestad I. 2020. Effects of temperature on feeding and digestive processes in fish // Temperature. V. 7(4). P. 307-320.

Wang R., Mohammadi M., Mahboubi A., Taherzadeh M.J. 2021. In-vitro digestion models: a critical review for human and fish and a protocol for in-vitro digestion in fish // Bioengineered. V. 12(1). P. 3040-3064,

FORMATION OF A FISTULA IN FISH TO STUDY THE PROCESSES OF DIGESTION IN DYNAMICS

G.I. Pronina[1], A.B. Petrushin[1], A.O. Revyakin[2]
[1]Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow
[2] Russian Research Institute of the Poultry Processing Industry, Rzhavki

The possibility of in vivo formation of a fistular opening on the anterior part of the intestine of carp for studying the processes of digestion in dynamics is shown.
Keywords: *fistula, fish, digestion.*

Об авторах:

ПРОНИНА Галина Иозеповна – доктор биологических наук, профессор кафедры аквакультуры и пчеловодства, ФГБОУ ВО Российский государственный аграрный университет РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева, 127550, Москва, ул. Тимирязевская, 49, e-mail: gidrobiont4@yandex.ru.

ПЕТРУШИН Александр Борисович – старший научный сотрудник, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник кафедры аквакультуры и пчеловодства ФГБОУ ВО Российский государственный аграрный университет РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева, 127550, Москва, ул. Тимирязевская, 49, e-mail: x-bob83@mail.ru

РЕВЯКИН Артем Олегович – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории технологии детских и специальных продуктов 141552, ФГБУН Всероссийский научно-исследовательский институт птицеперерабатывающей промышленности, 141552, Московская обл., г. о. Солнечногорск, рп Ржавки, стр. 1, e-mail: ar@vniipp.ru.

Пронина Г.И. Формирование фистулы у рыб для изучениия процессов пищеварения в динамике / Г.И. Пронина, А.Б. Петрушин, А.О. Ревякин // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 92-98.

Дата поступления рукописи в редакцию: 02.11.22
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.23

УДК 591.5:599.426(470.331)
DOI: 10.26456/vtbio293

РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РУКОКРЫЛЫХ НА ТЕРРИТОРИИ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТОДА МАКСИМАЛЬНОЙ ЭНТРОПИИ

Е.А. Христенко[1], А.А. Емельянова[2]
[1]МОУ СОШ № 46, Тверь
[2]Тверской государственный университет, Тверь

Проведен анализ пространственного распределения рукокрылых в Тверской области методом математического моделирования MaxEnt, реализованный при помощи пакета прикладных программ Maxent (ver. 3.3.3k) и ArcGIS 10.2. Выявлено, что на вероятность обнаружения летучих мышей в регионе оказывают влияние сочетания ряда экологических факторов, среди которых наибольшее значение имеют: высота над уровнем моря, средние температуры самого теплого месяца и плотность населения. Хироптерофауна Тверского Верхневолжья распределена неравномерно, что обусловлено пространственной локализацией наиболее благоприятных мест обитания, преимущественно приуроченных к долинам крупных рек, озерам Валдайской возвышенности и водохранилищам. Отмечаются видовые особенности в требованиях к условиям обитания.
Ключевые слова: *Chiroptera, летучие мыши, Nyctalus noctula, Vespertilio murinus, Eptesicus nilssonii, Pipistrellus nathusii, Тверская область, пространственное распределение, метод максимальной энтропии.*

Введение. Знание географического распространения видов – важная задача биологии. Изучение экологических ниш позволяет выявить предпочитаемые условия жизни для изучаемого вида (Kramer-Schadt et al., 2013). Обычно практические данные представляют собой набор географических координат, где были зафиксированы виды, для объяснения особенностей распространения привлекаются данные по ряду экологических переменных: температура, среднее количество осадков, высота над уровнем моря и т.д., которые измеряются или оцениваются для региона исследования. Моделирование пространственного распределения позволяет предсказать, какие районы рассматриваемого региона располагают наиболее благоприятными условиями для обитания объекта изучения (Anderson, Martınez-Meyer, 2004). В последнее десятилетие набирает популярность метод максимальной энтропии (MaxEnt). Безусловным

© Христенко Е.А., Емельянова А.А., 2023

преимуществом данного метода является то, что он применяется на основе только “положительных” данных о наличии вида и не требует подробного исследования территории (Phillips, Elith, 2011). Метод был опробирован при моделировании пространственного распределения рукокрылых (отр. Chiroptera) в Тверской области; в ходе исследования была обнаружена видовая специфика моделей (Емельянова, Христенко, 2017б). Ввиду этого представляет интерес анализ пространственного распределения населения отдельных видов рукокрылых в Тверской области с использованием метода максимальной энтропии и оценка доли факторов в общем влиянии на распространение этих видов.

Материал и методы исследования. Сбор полевого материала проводился в период с июля 2010 г. по апрель 2016 г., при этом использовалось сочетание современных методик с традиционными методами исследований: маршрутный и стационарный акустический мониторинг, отлов паутинными сетями и мобильной ловушкой конструкции Борисенко, осмотр зимних убежищ, поиск летних дневных убежищ.

Метод эхолокационного мониторинга разработан хироптерологами Лондонского института зоологии Университетского колледжа Лондона (Institute of Zoology, Zoological Society of London) и Британской организации по защите летучих мышей (Bat Conservation Trust) (Russ et al., 2003, 2005; Jones et al., 2013). Согласно данной методике в период 2010–2015 гг. было проложено 16 маршрутов в 16 административных районах Тверской области (из 36 районов). Используемый в исследовании bat–детектор с расширением по времени Tranquility Transect работает путем оцифровки сигналов высокой частоты с помощью аналого-цифрового преобразователя и хранения оцифрованных сигналов. Данный детектор замедляет ультразвуковые сигналы, и они могут быть прослушаны в качестве растянутых сигналов на слышимой частоте. Для исследования была выбрана комбинация 320мс * 10, то есть 320 мс идет запись сигнала, затем он растягивает в десять раз и воспроизводится в течение 3,2 с, после чего происходит следующая запись (Russ et al., 2005; Jones et al., 2013). Запись эхолокационных сигналов производилась на карту памяти звукозаписывающего устройства ZOOM H2. Фиксация пространственных данных проводилась при помощи gps-навигаторов марок Garmin eTrex Venture HC и Pioneer. Данные о маршруте сохранялись на HD – карте gps-навигатора, координаты положения летучих мышей определяли с помощью наложения звукового файла и данных gps-навигатора. Всего было сделано 78 повторов маршрутов, общая длина которых составила 3135 км, записано около 129 часов аудиозаписей, зарегистрировано 1478 ультразвуковых сигналов

летучих мышей (Емельянова и др., 2016; Емельянова, Христенко, 2017а).

Расшифровка эхолокационных сигналов, сохраненных на HD–карте звукозаписывающего устройства, проводилась при помощи программы BatSound.

Записанные сигналы отображались в виде спектрограмм (сонограмм). Окно программы состоит из анализируемой области и средств настройки на верхней строке с иконками под ней для быстрого пользования. В анализируемой области: ось Y (по вертикали) – частота (кГц) и ось X (по горизонтали) – время (сек. или мс.). Некоторые особенности настроек: минимальная частота – 0, а максимальная частота – 113500 Гц (у европейских видов рукокрылых основные эхолокационные сигналы ниже 113 кГц, поэтому для просмотра частот достаточно этой точки). Несмотря на предоставляемую указанной хироптерологической программой возможность автоматического определения видовой принадлежности ультразвуковых сигналов, в наших изысканиях поиск сигналов, измерение их параметров и определение производились непосредственно исследователем. При определении учитывались: форма сигнала, длина звуковой дорожки, значения минимальных, максимальных и пиковой частот, а также продолжительности сигналов. Основные звуковые параметры, отраженные в сонограммах, сопоставлялись с эталонными согласно определителю европейских видов рукокрылых по звуковым сигналам (Dietz et al., 2009). При затруднении видовой индентификации проводился дополнительный уточняющий анализ при помощи более современной хироптерологической программы Sonobat (Szewczak, 2010, Walters et al., 2012; Walters et al., 2013). Ввиду внутривидовой вариативности эхолокационных сигналов у летучих мышей нами было проведено тестирования корректности определения при помощи программ BatSound и Sonobat. Были записаны звуковые сигналы 7 видов рукокрылых, отловленных паутинными сетями и мобильной ловушкой Борисенко, которые в дальнейшем расшифровывались на компьютере при помощи указанных программ. Тестирование показало, что с помощью программы BatSound были правильно идентифицированы 4 из 7 видов, при помощи программы Sonobat – 7 видов (Емельянова, Христенко, 2017а). Отметим, что достоверность определения отличается у различных групп рукокрылых. Для группы сигналов рода *Pipistrellus* степень корректности видовой идентификации достигает 82,6% у *Pipistrellus nathusii* и 97,6% у *Pipistrellus pipistrellus* (Walters et al., 2012, 2013; Jones et al., 2013). У рода *Nyctalus* данные показатели варьируют в пределах от 82% (у *Nyctalus leisleri*) до 97% (у *Nyctalus lasiopterus*). Более низкие показатели степени достоверности наблюдается у рода *Myotis* ввиду

спектрального и временного сходства их эхолокационных сигналов. Группа сигналов *M. brandtii*/ *M. daubentonii*/ *M. mystacinus* различается корректно лишь в 49,2 – 53,9% случаев. В то же время показатель достоверности у *Myotis nattereri* и *Myotis dasycneme* составляет 80,7% и 75,9% соответственно (Walters et al., 2012; Walters et al., 2013).

Стационарный эхолокационный мониторинг проводился в июле 2014 и 2015 гг. Bat-детектор устанавливался стационарно и фиксировал все ультразвуковые сигналы летучих мышей, кормившихся поблизости от аппарата. Одновременно со стационарным ультразвуковым мониторингом рукокрылых отлавливали с помощью паутинной сети (общие размеры 6 х 2,4 м, толщина нити – 0,08 мм, ячейка –14 мм) и мобильной ловушки конструкции Борисенко (Борисенко, 1999). За период 2014-2015 гг. было произведено 14 отловов. Изучение рукокрылых в зимних местах обитания проводилось в подземных полостях в Старицком р-не – в штольнях «Ледяная», «Лисичка», «Парабеллум», «Сельцо»: в период 2015-2016гг. состоялось 9 выездов. Животные определялись, регистрировался пол, возраст, физиологическое состояние, проводилась морфометрия, в зимних укрытиях производился подсчет рукокрылых, фиксировались характер размещения зверьков и склонность к скоплению в группы (Кузякин, 1950; Кожурина, 1997, Павлинов и др., 2002; Dietz et al., 2004).

Для моделирования использовался пакет прикладных программ Maxent (ver. 3.3.3k) и ArcGIS 10.2, который предоставляет пользователю средства выбора и просмотра разнообразных геоданных, их редактирования, анализа и вывода (Elith et al., 2011; Kramer-Schadt et al, 2013; Phillips et al., 2006; Phillips, Elith, 2011; Ward et al., 2009). Результатами моделирования ареалов в программе MaxEnt являются: схемы распространения вида по региону, таблица значений корреляций данных по встречам вида с экогеографическими параметрами и схема соответствия между модельным и «проверочным» шагами расчетов (Phillips et al., 2006). Для выделения по результатам моделирования «оценочного оптимума» используется «относительная вероятность», значения которой варьируют в пределах от 0 до 1. Для биоклиматического моделирования использовались геоклиматические параметры, полученные на образовательном геопортале ТвГУ (Образовательный геопортал Тверского государственного…).

Для построения моделей были использованы:

1. GPS-данные о 960 географических координатах мест, где при помощи bat-детектора с расширением по времени были зарегистрированы звуковые сигналы летучих мышей во время маршрутных и стационарных исследований;

2. данные о распространении рукокрылых по территории Тверской области, полученные в ходе собственных исследований: отловов, изучения мест зимовок и летних дневных убежищ (Емельянова и др., 2014; Емельянова и др., 2016; Емельянова и др., 2020);

3. данные о распространении летучих мышей по территории Тверской области, полученные из литературных источников и при изучении коллекций Зоологического музея МГУ (Строганов, 1936; Юргенсон, Юргенсон, 1951; Шапошников и др., 1956; Крускоп, 1996; Глушкова, Федутин, 2002; Глушкова, Крускоп, 2007).

В анализе было использовано 50% точек gps-координат мест регистрации летучих мышей для построения модели и 50% для ее проверки. Проверка достоверности модели проводилась количественно. Каждая модель распространения вида подвергалась репликации. Суть репликации состоит в том, что каждая модель строится несколько раз. При репликации используется кросс-валидация, во время которой образцы разбиваются на группы равного размера и модель создается по каждому из них отдельно. Оставшиеся группы потом используются для оценки точности (Phillips et al., 2006; Phillips, Dudik, 2008). Было проведено 10 репликаций для каждой модели и итоговая модель является средним арифметическим всей информации кросс-валидации.

Результаты и обсуждение. Территория Тверской области расположена в средней части Восточно-Европейской равнины, в верховьях рек Волги, Западной Двины, Мсты и притоков рек, впадающих в оз. Ильмень, на площади 84,3 тысячи квадратных километров, между $55,5^0$ и $59,0^0$ северной широты и $31\text{-}39^0$ восточной долготы. Область занимает промежуточное положение между районами с морским климатом на западе и континентальным климатом на востоке. На востоке выпадает 550-600 мм осадков в год, на западе – 700-750 мм. На севере и северо-востоке области среднегодовые температуры достигают +3,0 и $+3,1^0$С, на западе и юго-западе - $+3,7\text{-}+3,9^0$С. Меньше всего различаются на территории Тверской области температурные условия весной, летом и осенью. В эти сезоны года некоторые различия температуры наблюдаются при движении с севера на юг. Наиболее резкие различия имеются в зимних температурах, и их изменение происходит на территории области с востока на запад. Изотермы января проходят в долготном направлении, а изотермы апреля, июля и октября – в широтном (Широкова, 1960). Тверская область находится в переходной зоне от таежных к хвойно-широколиственным лесам. При этом большая часть области попадает в зону смешанных лесов, лишь её северная часть

занята тайгой (южно-таёжные леса). Граница между зоной смешанных лесов и южной тайгой проходит примерно по линии Лесное-Молоково-Красный Холм. (Дорофеев и др., 1992). Зональные особенности находят свое выражение прежде всего в почвенно-растительном покрове. 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, но чем дальше на запад, тем примесь широколиственных пород значительнее. На крайнем западе имеются небольшие островки дубрав (Невский, 1960).

На территории Тверской области выделяется несколько физико-географических провинций, различающихся между собой устройством верхней части земной коры, возрастом, высотой и характером рельефа, особенностями гидрографической сети, четвертичными отложениями, почвенно-растительным покровом и климатом: Прибалтийская, Валдайская, Верхневолжская и Смоленско-Московская (Дорофеев и др., 1992; Дорофеев, 2009) (рис. 1).

Рис. 1. Схема физико-географического районирования Тверской обл., где: 1-23 – физико-географические районы; ПП – Прибалтийская провинция; ВП – Валдайская провинция; СМП – Смоленско-Московская провинция; ВВП – Верхневолжская провинция (по Дорофеев, 1992, 2004, 2009)

Таким образом, на территории рассматриваемой области наблюдается градиент условий внешней среды, как абиотических, так

и биотических. Представляет интерес подробный анализ влияния внешних факторов и их сочетаний в разных частях региона на вероятность встреч рукокрылых. Обсуждения моделей распространения рукокрылых в пределах Тверской области производится в рамках физико-географических провинций.

Пространственные модели распределения наиболее распространенных рукокрылых Тверской области.

В ходе исследований были созданы модели пространственного распределения для рыжей вечерницы *Nyctalus noctula* (*N. noctula*), двухцветного кожана *Vespertilio murinus* (*V. murinus*), северного кожанка *Eptesicus nilssonii* (*E. nilssonii*), лесного нетопыря *Pipistrellus nathusii* (*P. nathusii*). Ввиду недостаточности данных для остальных видов данные модели не создавались. Результирующее изображение цветами показывает расчётную вероятность того, что условия для находки подходящие: красный цвет и близкие к нему оранжевый и желтый цвета указывают на высокую вероятность подходящих условий для вида (1–0,77); зелёный цвет и его оттенки — условия, похожие на те, в которых фиксировались летучие мыши (0,69–0,38); оттенки синего – маловероятные условия (0,31–0).

Nyctalus noctula (Schreber, 1774) – Вечерница рыжая

Для создания модели пространственного распределения рыжей вечерницы были использованы GPS-данные о 282 точках, где был зафиксирован данный вид (рис. 2). Модель является статистически достоверной (AUC=0.822) (рис. 3).

Рис. 2. Модель пространственного распределения *Nyctalus noctula* на территории Тверской области

Рис. 3. Показатель AUC (площадь под ROC-кривой) модели распределения *Nyctalus noctula* на территории Тверской области

Рис. 4. Доля факторов в общем влиянии на распространение *Nyctalus noctula* на территории Тверской области, где: alt_tv – высота над уровнем моря; pop_tv – плотность населения; bio3_tv – средняя температура самого теплого месяца; bio2_tv – среднегодовая температура; veg_tv - растительность; prec_tv – среднегодовые осадки; bio1_tv – средняя температура самого холодного месяца

Рыжая вечерница на территории Тверской области является массовым, широко распространенным видом (Глушкова и др., 2006; Емельянова и др., 2014; Христенко, 2015; Емельянова и др., 2016).

Согласно модели, факторы, оказывающие наибольшее влияние на пространственное распределение рыжей вечерницы в Тверской области: высота над уровнем моря (37,5%), плотность населения (21,5%), средняя температура самого теплого месяца (17,6%) и

лесистость (6,3%) (рис. 4). Незначительное влияние среднегодового и средне январского температурного режима (4% и 3,7% соответственно) может быть объяснено тем, что данный вид на территории Тверской области не остается на зимовку, а предпочитает откочевывать в более южные регионы (Кузякин, 1950).

В целом можно отметить высокие показатели вероятности обнаружения рыжей вечерницы в пределах Тверской области. Согласно модели пространственного распределения, пригодной для обитания данного вида является более 50% территории исследуемого региона. Данные показатели объясняются экологической пластичностью *N. noctula*, обитающей в широком спектре местообитаний (Dietz et al., 2009).

Северо-западная часть Торопецкого р-на, расположенная в ***Прибалтийской провинции,*** отличается мягким с наименьшей континентальностью климатом и повышенным количеством осадков (Дорофеев и др., 1992; Макаренко, 2014). По лесорастительному районированию относится к юго-западному району хвойных лесов с участием липы и дуба, лесистость составляет 62,1%. Сосновые леса и старовозрастные ельники с включениями широколиственных пород обеспечивают рыжую вечерницу большим выбором естественных убежищ (Воробьёв, Пажетнов, 2000). Вероятность встречи *N. noctula* ≥ 0,69. Прибалтийскую провинцию можно охарактеризовать, как обладающую благоприятными условиями для обитания рыжей вечерницы. Согласно модели пространственного распределения, максимальная вероятность обнаружения особей данного вида (0,85-1) относится к бассейнам рек Кунья, Сережа, Большая Смата, Малая Смата и Алешина (рис. 2).

Моделирование пространственного распределения рыжей вечерницы показало, что на территории Торопецкого, Андреапольского, Осташковского и Фировского р-нов, расположенных на северо-западе ***Валдайской провинции***, наиболее подходящими для обитания вида являются бассейны рек Оборля (вероятность встречи – 0,62-0,92), Граничная (0,54-0,69), Валдайка (0,54-0,77), Западная Двина (0,54-0,77) и озер Селигер (0,62), Стерж (0,54), Волго (0,54), Шлино (0,77) и Глубокое (0,62). Низкие показатели вероятности встречи данного вида наблюдаются в районе Рвеницких гор (0,08-0,31), Торопецкого поднятия (0,08-0,38), Валдайской (0,08-0,31) и Осташковской (0,08-0,38) гряд. Мягкий влажный климат со среднеиюльскими температурами около +17°С, наличие по берегам рек Западная Двина, Торопа и Межа дубрав обеспечивают комфортные для обитания рыжей вечерницы условия (Дорофеев и др., 1992). Вероятность встречи данного вида на юго-западе провинции ≥0,46. Максимальным набором благоприятных

факторов для обитания *N. noctula* обладают северо-восточные районы Валдайской провинции. Вероятность обнаружение рыжей вечерницы в бассейне рек Мста, Кемка, Березайка, озер Кафтино, Пирос, Бологое и Вышневолоцкого водохранилища ≥ 0,85 (рис. 2).

Повышение вероятности обнаружения рыжей вечерницы в ***Смоленско-Московской провинции*** наблюдается с севера на юг. В зоне с пониженными среднеиюльскими температурами (+16°С – +16,5°С) и высотой над уровнем моря 200-346 м. отмечены низкие показатели вероятности обнаружения данного вида: от 0-0,15 в Кувшиновском (Цнинская возвышенность) и Нелидовском (Оковский лес) до 0,23-0,31 в бассейне р. Волга в Селижаровском районах. На южных склонах Валдайской возвышенности, где средняя высота над уровнем моря 200-225 м. наиболее благоприятными для обитания *N. noctula* территориями являются бассейны рек Волга (вероятность обнаружения вида 0,54-0,85), Обша (0,46-0,77), Берёза (0,54-0,77), Лучесна (0,46-0,77) и Шоша (0,69-0,85) (рис. 2).

Наличие естественных убежищ, большое количество крупных рек, озер и высокие среднеиюльские температуры (выше +17°С) обуславливают комфортные условия для обитания рыжей вечерницы на территории ***Верхневолжской провинции*** Тверской области (Дорофеев и др., 1992). Пониженные значения вероятности встречи данного вида отмечаются только в Бежецком р-не (0,08-0,62), где расположено поднятие Бежецкий Верх. Невелика в районе и доля лесных массивов, которые концентрируются на севере и юго-востоке данного района. Наиболее благоприятны для обитания *N. noctula* в Верхневолжской провинции: Рыбинское водохранилище и впадающие в него реки Кесьма, Реня, Сыровертка и Черная (вероятность обнаружения вида – 0,85-0,92); бассейны рек Молога (0,8–1), Могоча (0,85–0,92), Волчина (0,85–1), Медведица (0,77–0,92), Тьма (0,77–0,92), Волга (0,92–1) и Кашинка (0,85–0,92); озёра Великое (0,92–1), Светлое (0,85–1), Верестово (0,77–0,92) и Иваньковское водохранилище (0,77–0,85) (рис. 2).

Vespertilio murinus (Linnaeus, 1758) – Кожан двухцветный

Для построения модели пространственного распределения кожана двухцветного были использованы GPS-данные о 165 точках, в которых были зафиксированы ультразвуковые сигналы, отмечены места зимовок и летних дневных убежищ. Модель является статистически достоверной (AUC=0,846) (рис. 5–7).

Двухцветный кожан обычен на территории Тверского региона, выводковые колонии уязвимы в связи со склонностью вида к синантропности в летних местах обитания (Глушкова и др., 2006;

Емельянова, Христенко, 2013; Емельянова и др., 2014; Христенко, 2015а; Христенко, 2015б; Емельянова и др., 2016).

Рис. 5. Модель пространственного распределения *Vespertilio murinus* на территории Тверской области

Рис. 6. Показатель AUC (площадь под ROC-кривой) модели распределения *Vespertilio murinus* на территории Тверской области

Рис. 7. Доля факторов в общем влиянии на распространение *Vespertilio murinus* на территории Тверской области, где: alt_tv – высота над уровнем моря; pop_tv – плотность населения; bio3_tv – средняя температура самого теплого месяца; bio2_tv – среднегодовая температура; veg_tv - растительность; prec_tv – среднегодовые осадки; bio1_tv – средняя температура самого холодного месяца

По итогам моделирования пространственного распределения, факторы, оказывающие максимальное влияние на распространение двуцветного кожана на территории Тверской области – высота над уровнем моря (37,9%), плотность населения (22,8%) и среднегодовые показатели температуры (17,3%) (рис. 7). Следует отметить, что общая доля влияния температурного режима на распространение *V. murinus* достигает 31%. В Тверской области двуцветный кожан на зимовках не отмечался. Известны находки в Средней Европе, где большинство зимующих двухцветных кожанов обнаружено в городских высотных зданиях (Стрелков, 2001). Зимой 2005-2006 гг. две особи были отловлены в г. Санкт-Петербург (Богдарина, 2006). Осенью 2015 г. нами были зафиксированы два случая устройства на зимовку особей данного вида в жилых помещениях г. Твери, что согласуется с предположением С.В. Богдариной о пластичности поведения *V. murinus* и возможности формирования оседлой популяции, представители которой приспособились зимовать в условиях искусственно подогреваемых убежищ (Богдарина, 2006).

Наименьшее влияние на распространение двухцветного кожана в Тверской области оказывают растительность (4,9%) и среднегодовые осадки (3,5%). Вид склонен к синантропности, преимущественно селится и охотится по соседству с человеком, поэтому необходимость в наличии естественных убежищ, таких как дупла деревьев, невысока. Возможно, ввиду этого степень влияния лесистости на встречаемость

двухцветного кожана также незначительна (4,9%) (Большаков, 2005) (рис. 7).

В целом по Тверской области вероятность встречи *V. murinus* повышается с запада на восток. Западные районы малонаселены – плотность населения варьирует от 4,1 чел./км^2 в Жарковском до 11,9 чел./км^2 в Нелидовском р-нах; основная доля людей сосредоточена в районных центрах – более 55% – по предварительной оценке на январь 2016 г. (Территориальный орган Федеральной службы государственной статистики по Тверской области…). Наиболее благоприятными в Тверской области (вероятность встречи вида ≥0,62) для обитания двухцветного кожана являются: Прибалтийская провинция (северо-запад Торопецкого р-на); северо-восток Валдайской провинции – Бологовский, Вышневолоцкий и Удомельский р-ны и все районы Верхневолжской провинции кроме Бежецкого (рис. 5).

Максимально подходящим набором факторов для распространения двухцветного кожана в ***Прибалтийской провинции*** обладают поймы рек Серёжа (дер. Волок и Плоскошь), Малый Тудер (дер. Языковщина) и Кунья (дер. Уварово, Волоковое и Кочута). Вероятность обнаружения V. murinus в окрестностях данных сельских поселений – 0,85-1 (рис. 5).

Согласно модели пространственного распределения, в зоне ***Валдайской провинции*** наиболее вероятны находки двухцветного кожана в сельских поселениях, расположенных по берегам рек и озер. Возможные места обитания вида в пойме реки Торопа: г. Торопец (вероятность встречи *V. murinus* – 0,46-0,62), деревни Торопаца (0,31-0,38), Понизовье (0,38-0,54), Речане (0,54), Антоново (0,62) и Аверково (0,62). В бассейне р. Западная Двина двухцветный кожан может быть встречен: в городах Андреаполь (0,38) и Западная Двина (0,54-0,62), деревнях Севостьяново (0,69), Устье (0,69) и поселке Первомайский (0,62). Около рек Велеса и Туросна вид может поселиться в д. Баево (вероятность обнаружения – 0,54), Зеленьково (0,54) и Обухово (0,62). Вдоль течения р. Межа вероятные места обитания *V. murinus*: пос. Жарковский (0,38), дер. Кривая Лука (0,38), Королевщина (0,38) и Понизовье (0,46). В районе оз. Селигер и расположенных рядом с ним г. Осташков и деревень Ботово, Хитино, Залучье и Сосница вероятность находки двухцветного кожана – 0,38-0,54. Максимальных значений вероятность обитания *V. murinus* в зоне Валдайской провинции наблюдается в бассейнах рек Березайка (0,85), Мста (0,85), Съежа (0,77-0,85), Шлина (0,54-0,69) и озер Кафтино (0,85), Бологое (0,85), Пирос (0,77-0,85) и Вышневолоцкого водохранилища (0,77) (рис. 5).

Обитание двухцветного кожана в зоне ***Смоленско-Московской*** провинции наиболее вероятно в бассейне реки Волги и ее притоков Большая Коша, Итомля, Тудовка, Сишка, Бойня, Осуга и Держа. Вероятность обнаружения данного вида в различных, расположенных здесь административных единицах: г. Ржев – 0,69; пос. Старица – 0,69-0,77; пос. Зубцов – 0,54-0,69; пос. Селижарово – 0,38-0,46; с. Михалки – 0,54; с. Глебово – 0,54; д. Зайцево – 0,38; с. Сытьково – 0,69; с. Родня – 0,69 (рис. 5).

Верхневолжская провинция, согласно модели пространственного распределения, наиболее благоприятна для обитания *V. murinus*. Низкие значения вероятности обнаружения двухцветного кожана на территории данной провинции наблюдаются только в Бежецком (поднятие Бежецкий Верх, вероятность встречи вида ≤0,38), Лихославльском (Лихославльская гряда, вероятность встречи вида 0,15-0,54) и юге Весьегонского (Овинищенская возвышенность, 0,08-0,46) районах. Максимально комфортными для обитания двухцветного кожана условиями обладают бассейны рек Молога (вероятность обнаружения вида – 0,85-0,92), Волчина (0,85), Медведица (0,54-0,85), Тверца (0,77-0,92), Волга (0,77-1), Орша (0,85-1), Кашинка (0,77-0,92); озёр Великое (0,85-1), Верестово (0,85) и Угличского водохранилища (0,85-0,92). Большое число сельских и городских административных единиц обеспечивают *V. murinus* наличием убежищ. Среднегодовые и средние июльские температуры выше +3,5°С и +16,5°С соответственно, среднегодовое количество осадков 580-660 мм. Совокупность данных факторов составляет подходящие условия для обитания двухцветного кожана (рис. 5).

Eptesicus nilssonii (Keyserling, Blasius, 1839) – Кожанок северный

Для создания модели пространственного распределения северного кожанка были использованы GPS-данные о 162 точках, где был зафиксирован данный вид. Модель является статистически достоверной (AUC=0.824) (рис. 8–10).

Вид на территории Тверской области является оседлым, обычен в летних местах обитания, в последнее время все реже фиксируется на местах зимовок в подземных убежищах (Глушкова и др., 2006; Василькова и др., 2014; Емельянова и др., 2014; Христенко, 2015; Емельянова и др., 2016; Емельянова, Христенко, 2017а; Емельянова и др., 2019; Емельянова и др., 2020).

Суммарное влияние температурного режима на построение модели пространственного распределения северного кожанка составило 55,4%. Данный факт примечателен, поскольку известно, что *E. nilssonii* характеризуется широкой экологической валентностью, ввиду чего продвигается к северу Европы дальше, нежели все

остальные виды рукокрылых (Rydell, 1994; Michaelsen, 2016; Белкин, Илюха и др., 2019). Северный кожанок устойчив к заморозкам, чаще других видов рукокрылых регистрировался зимой и весной при низких значениях температуры воздуха, так же встречались особи, зимующие при минусовых температурах (Глушкова и др., 2006; Хижкин и др., 2019). Способность северного кожанка к холодовой адаптации объясняется спецификой физиолого-биохимических процессов, обеспечивающих эффективное функционарование метаболических систем в условиях гибернации при низких температурах (Белкин, Хижкин и др., 2019; Узенбаева, Кижина и др., 2019; Белкин, Илюха, 2020).

Рис. 8. Модель пространственного распределения *Eptesicus nilssonii* на территории Тверской области

E. nilssonii может выбирать в качестве летних дневных убежищ жилища человека, но в целом не проявляет склонности к синантропности. Ввиду этого вполне объясним низкий показатель влияния плотности населения на модель распространения северного кожанка (0,7%). Влияние растительного покрова составило 12,3%, рельефа – 28,4% (рис. 10).

Согласно модели пространственного распределения, наиболее благоприятные для северного кожанка места обитания характеризуются сочетанием следующих величин показателей температурного режима: среднегодовые показатели температуры –

выше +3,5°С; средние t° самого теплого месяца – +16,5°С – +17,5°С; средние t° самого холодного месяца – выше -11,5°С.

Рис. 9. Показатель AUC (площадь под ROC-кривой) модели распределения *Eptesicus nilssonii* на территории Тверской области

Рис. 10. Доля факторов в общем влиянии на распространение *Eptesicus nilssonii* на территории Тверской области, где: alt_tv – высота над уровнем моря; pop_tv – плотность населения; bio3_tv – средняя температура самого теплого месяца; bio2_tv – среднегодовая температура; veg_tv - растительность; prec_tv – среднегодовые осадки; bio1_tv – средняя температура самого холодного месяца

В пределах Тверской региона комфортными для обитания северного кожанка условиями обладает более 50% территорией области, где вероятность встречи вида выше 0,46 (рис. 8). Минимальные показатели вероятности обнаружения *E. nilssonii* (0-0,46) наблюдаются: в зоне с пониженными средними июльскими

температурами (+16°C–+16,5°C) ***Смоленско-Московской провинции*** – в Кувшиновском, Селижаровском и Нелидовском районах; в зоне относительно невысоких среднегодовых температур (менее +3°C) ***Верхневолжской провинции*** – в Весьегонском, Сандовском, Молоковском, Краснохолмском, Бежецком и Краснохолском районах; в ***Валдайской провинции*** при высоте над уровнем моря выше 250 м. Более благоприятными для обитания *E. nilssonii* в данных районах являются поймы рек Волга (вероятность встречи вида – 0,31-0,62), Мелеча (0,46-0,62), Могоча (0,46-0,62), Кесьма (0,38-0,54) и Сыровертка (0,38-0,54).

Благоприятными в Тверской области (вероятность встречи вида ≥0,62) для обитания северного кожанка являются: ***Прибалтийская провинция*** – северо-запад Торопецкого р-на; юго-запад и северо-восток ***Валдайской провинции*** – Торопецкий, Западнодвинский, Жарковский, Бологовский, Вышневолоцкий и Удомельский р-ны; юго-восток ***Смоленско-Московской провинции*** – Старицкий и Зубцовский р-ны, а также территории Максатихинского, Лесного, Лихославльского, Калининского, Кимрского и Кашинского административных р-нов, относящихся к ***Верхневолжской провинции***.

Наиболее вероятные места находок северного кожанка в ***Прибалтийской провинции***: бассейны рек Серёжа (вероятность встречи вида – 0,92-1) и Кунья (0,92-1). В ***Валдайской провинции***: окрестности рек Березайка (0,85-1), Мста (0,92-1), Молога (0,92-1), озер Кафтино (0,92-1), Пирос (0,92-1) и Вышневолоцкого водохранилища (0,85-0,92). В ***Смоленско-Московской провинции***: бассейны рек Волга (0,77-1) и Тверца (0,85-0,92). В ***Верхневолжской провинции***: бассейны рек Орша (0,92-1), Логовежь (0,92-1), Сьежа (0,77-1), Волчина (0,92-1), Медведица (0,77-1) и Шлина (0,77-0,92); озёр Наволок (0,85-0,92), Великое (0,85-0,92) и Светлое (0,85-0,92) и Угличского водохранилища (0,77-0,85) (рис. 8).

Pipistrellus nathusii (Keyserling et Blasius, 1839) – Нетопырь лесной

Для построения модели пространственного распределения лесного нетопыря были использованы GPS-данные о 79 точках, где он был зафиксирован. Модель статистически достоверна (AUC=0.731) (рис. 12).

Лесной нетопырь на территории Тверской области считается обычным, широко распространенным видом (Глушкова и др., 2006; Емельянова и др., 2014; Емельянова и др., 2016). Населяет лесную и лесостепную зоны, отдавая предпочтение опушкам, разреженным и нарушенным лесам, а также часто живет в поселениях человека (Большаков и др., 2005).

По итогам пространственного моделирования можно подтвердить, что набор благоприятных факторов для обитания данного вида присутствует практически по всей территории исследуемого региона (рис. 11).

Рис. 11. Модель пространственного распределения *Pipistrellus nathusii* на территории Тверской области

Согласно модели, наибольшее влияние на распространение лесного нетопыря в пределах Тверской области оказывают следующие факторы: лесистость (43%), плотность населения (20,7%) и средняя температура самого теплого месяца (20,3%) (рис. 13). Зависимости распространения лесного нетопыря от высоты над уровнем моря не обнаружено (менее 2%), как и от среднегодовых показателей температуры (2,6%), что может быть объяснено отсутствием находок данного вида на зимовках в Тверской области (Глушкова и др., 2006; Емельянова и др., 2016).

Рис. 12. Показатель AUC (площадь под ROC-кривой) модели распределения *Pipistrellus nathusii* на территории Тверской области

Рис. 13. Доля факторов в общем влиянии на распространение *Pipistrellus nathusii* на территории Тверской области, где: alt_tv – высота над уровнем моря; pop_tv – плотность населения; bio3_tv – средняя температура самого теплого месяца; bio2_tv – среднегодовая температура; veg_tv - растительность; prec_tv – среднегодовые осадки; bio1_tv – средняя температура самого холодного месяца

На северо-западе Торопецкого р-на в зоне ***Прибалтийской*** провинции вероятность обнаружения лесного нетопыря – 0,54-0,85. Наиболее подходящими для обитания данного вида условиями обладают бассейны рек Серёжа и Большая Смата, показатели вероятности встречи *P. nathusii* здесь – 0,77-0,85. В зоне ***Валдайской*** провинции наиболее вероятны находки нетопыря лесного в поймах рек Западная Двина (вероятность обнаружения вида – 0,54-0,85), Торопа

(0,46-0,77), Большой Тудер (0,85), Шлина (0,62-0,92), Березайка (0,62-0,92), Мста (0,62-0,92) и Межа (0,46-0,92); озёр Кафтино (0,62-0,92), Бологое (0,62-0,92), Селигер (0,46-0,85), Стерж (0,85), Волго (0,77), Сиг (0,77-0,92), Пено (0,77) Вселуг (0,77), Лучанское (0,62-0,85) и Шлино (0,62-0,85). Леса, занимающие около половины площади ***Смоленско-Московской*** провинции, представлены елово-широколиственными и мелколиственными ассоциациями (Макаренко, 2014). Вероятность обнаружения *P. nathusii* в данной провинции повышается с севера на юг. Наиболее благоприятными для обитания лесного нетопыря являются поймы рек Лучесна (вероятность встречи вида – 0,62-0,92), Берёза (0,62-0,92), Волга (0,46-0,92) и Обша (0,77) (рис. 11).

В процессе хозяйственной деятельности человека максимальному антропогенному воздействию подверглись леса центральных и восточных районов Тверской области, относящихся к ***Верхневолжской*** провинции. Преобладают вторичные еловые, сосновые и мелколиственные леса (Ткаченко, 1993; Макаренко, 2014). Территория данной провинции является максимально комфортной для обитания лесного нетопыря, вероятность встречи вида здесь варьирует от 0,08-0,46 в Бежецком (поднятие Бежецкий Верх) до 0,77-1 в Калининском, Максатихинском, Лесном, Краснохолмском и Весьегонском районах. Возможные места обнаружения *P. nathusii*: поймы рек Могоча (вероятность встречи вида – 0,92), Сыровертка (0,85-1), Волчина (0,77-0,92), Молога (0,77-0,92), Ратыня (0,69-0,92), Мелеча (062-0,92), Медведица (0,62-0,92), Волга (0,46-1), Созь (0,77-1), Орша (0,85-1), Шоша (0,77-1), Логовежь (0,77-1), Тверца (0,54-0,92) и окрестности озёр Верестово (0,85-1), Великое (0,85-1) и Светлое (0,88-1) (рис. 11).

Заключение. Таким образом, анализ пространственного распределения рукокрылых в Тверской области с использованием метода максимальной энтропии, позволил установить, что на таковое влияет сочетание ряда экологических факторов, среди которых наибольшее значение имели: высота над уровнем моря (особенности рельефа), средние температуры самого теплого месяца и плотность людского населения. Хироптерофауна Тверского Верхневолжья распределена неравномерно, что обусловлено пространственной локализацией наиболее благоприятных мест обитания, преимущественно приуроченных к долинам крупных рек – Волга и Западная Двина, и озерам Валдайской возвышенности. Отмечены видовые особенности в требованиях к условиям обитания. Так, на пространственное распределение рыжей вечерницы на территории региона влияли: высота над уровнем моря, плотность населения, средняя температура самого теплого месяца и лесистость

(перечислены в порядке уменьшения степени воздействия фактора). Пространственное распределение кожана двухцветного наиболее тесно связано с такими факторами, как: высота над уровнем моря, плотность населения и среднегодовые показатели температуры. При построении модели пространственного распределения северного кожанка отмечено значительное суммарное влияние показателей температурного режима, как-то: среднегодовой температуры, средней температуры самого теплого месяца, средней температуры самого холодного месяца; при том, наибольшее значение среди факторов зафиксировано для высоты над уровнем моря. Согласно пространственной модели, наибольшим влиянием на распространение лесного нетопыря в пределах Тверской области обладали следующие факторы: лесистость, плотность населения и средняя температура самого теплого месяца.

Список литературы

Белкин В.В., Илюха В.А., Хижкин Е.А., Федоров Ф.В., Якимова А.Е. 2019. Изучение фауны летучих мышей (*Mammalia, Chiroptera*) в Зеленом поясе Фенноскандии // Труды КарНЦ РАН. № 5. Сер. Экологические исследования. С. 17-29.

Белкин В.В., Хижкин Е.А., Якимова А.Е., Антонова Е.П., Федоров Ф.В., Кижина А.Г., Узенбаева Л.Б., Ильина Т.Н., Баишникова И.В., Илюха В.А. 2019. Экологические и физиолого-биохимические преференции северного кожанка (*Eptesicus nilssonii* L.) как фактор доминирования вида в северных широтах / 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.) / Е.А. Боровичёв, О.И. Вандыш (ред.). Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН. С. 204-206.

Белкин В. В., Илюха В.А., Хижкин Е.А., Якимова А.Е., Фёдоров Ф.В., Антонова Е.А., Кижина А.Г., Узенбаева Л.Б., Ильина Т.Н., Баишникова И.В. 2020. Экологические и физиолого-биохимические адаптации северного кожанка (*Eptesicus nilssonii* L.) как фактор доминирования вида в северных широтах // Труды Кольского научного центра РАН: Прикладная экология Севера. Апатиты. №2. Вып 11. С. 69–83.

Богдарина С.В. 2006. К вопросу о зимовке двуцветных кожанов (Vespertilio murinus) в северных областях их ареала // Plecotus et al. 9: 38.

Большаков В.Н., Орлов О.Л., Снитько В.П. 2005. Летучие мыши Урала. Екатеринбург: Академкнига. 176 с.

Борисенко А.В. 1999. Мобильная ловушка для отлова рукокрылых // Plecotus et al. № 2. С. 10-19.

Василькова Ю.Д., Христенко Е.А., Емельянова А.А. 2014. Предварительные сведения по мониторингу рукокрылых в местах зимовок в Тверской области // Материалы XII научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2014 года: сб. ст. Тверь: Твер. гос. ун-т. С. 34-37.

Воробьёв В. М. Пажетнов В. С. 2000. Культурно-экологический потенциал биостанции «Чистый лес» // Экологическая культура и образование: Ст. и тез. межвуз. Проблем. семинара (Тверь, 14 янв. 2000 г.) / Под ред. Л. В. Викторова, М. Л. Звездиной Тверь, С. 110-114

Глушкова Ю.В., Федутин И.Д. 2002. Опыт рекогносцировочного обследования рукокрылых на юго-западе Тверской области // Тезисы доклада. М: Plecotus at al. С. 57-59.

Глушкова Ю.В., Крускоп С.В. 2007. Рукокрылые (Chiroptera) Тверской области: распространение, статус, охрана // Труды Центрально-лесного заповедника / ред. Юрцева О.В. Тула. Вып.4. С. 410-418.

Дорофеев А.А., Ткаченко А.А., Щукина А.С. 1992. География Тверской области // Тверь: ТвГУ. 31-75

Дорофеев А.А. 2009. Физико-географическое районирование и ландшафты Тверской области // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. География и геоэкология. Вып. 2 (7). №36. С. 19-42.

Емельянова А.А., Медведев А.Г., Христенко Е.А. 2014. Материалы к изучению фауны рукокрылых Тверской области // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». № 4. 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. 2013. Метод мобильного акустического ультразвукового мониторинга фауны рукокрылых // Вестник Оренбургского государственного университета. Оренбург. №6 (155). С. 149-154.

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 научной конференции (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. Результаты моделирования пространственного распределения рукокрылых в Тверской области с использованием метода максимальной энтропии // Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 90-летию Заслуженного эколога России Нарцисса Исаевича Литвинова «Итоги и перспективы развития териологических исследований Азиатской России и сопредельных территорий» (11 – 13 октября 2017 г.)

/ Иркутск. Научно-практический журнал «Вестник ИрГСХА». Вып. 83. С. 42-47.

Емельянова А.А., Христенко Е.А., Колотей А.В. 2019. Фауна рукокрылых европейских южнотаежных лесов в зимних местах обитания: состав, особенности биологии / 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.) / Е.А. Боровичёв, О.И. Вандыш (ред.). Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН. С. 217-219.

Емельянова А.А., Христенко Е.А., Волкова А.В., Кулагин А.М. 2020. Фауна рукокрылых Тверской области в зимних местах обитания на примере подземелий Старицкого района // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. № 1(57). С. 68-99.

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. (Дата обращения: 19.01.2023).

Крускоп С.В. 1996. Положение *Myotis nattereri* (Chiroptera, Vespertilionidae) в структуре сообщества рукокрылых и новая находка этого вида в Центральной России // Plecotus et al. № 17. С. 105-106.

Кузякин, А.П. 1950. Летучие мыши. М: Советская наука. 444 с.

Макаренко Г.Л. 2014. Торф малой степени разложения физико-географических провинций Тверской области. Geological and Mineralogical sciences. № 2. С. 86

Невский М.Л. 1960. Леса Калининской области // Природа и хозяйство Калининской области. Калинин. С. 323-390.

Образовательный геопортал Тверского государственного университета : [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://geoportal-gymnasiumtsu.hub.arcgis.com/. (Дата обращения: 19 января 2023).

Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Варшавский А.А. 2002. Наземные звери России: Справочник-определитель. Зоологический институт. М.: 'Издательство КМК'. 298 с.

Стрелков П.П. 2001. Материалы по зимовкам перелетных видов рукокрылых (Chiroptera) на территории бывшего СССР и смежных регионов. Сообщение 1. *Vespertilio murinus* L. // Plecotus et al. № 4. С. 25-40.

Строганов С.У. 1936. Фауна млекопитающих Валдайской возвышенности // Зоологический журнал. Т. XV. В. 1. С. 128-142.

Территориальный орган Федеральной службы государственной статистики по Тверской области https://tverstat.gks.ru/ (Дата обращения: 19 января 2023).

Узенбаева Л.Б., Кижина А.Г., Илюха В.А., Белкин В.В., Хижкин Е.А. 2019. Морфология и состав клеток периферической крови при спячке у летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) Северо-запада России // Известия РАН. Серия Биологическая. № 4. С. 419-428.

Хижкин Е.А., Белкин В.В., Илюха В.А. 2019. Факторы окружающей среды, определяющие выбор мест зимовки летучими мышами в Карелии/ 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.) / Е.А. Боровичёв, О.И. Вандыш (ред.). Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН. С. 272-274.

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. 2015. № 3. С. 125-134.

Шапошников Л.В., Головин, О.В., Сорокин М.Г., Тараканов А.Д. 1959. Животный мир Калининской области. Калинин: Калининское книжное изд-во. 459 с.

Широкова Н.С. 1960. Климат Калининской области // Природа и хозяйство Калининской области. Калинин, С. 123-158.

Юргенсон И.А., Юргенсон П.Б. 1951. Экологический обзор млекопитающих Центрально-Лесного государственного заповедника и его окрестностей (итоги за 1931-1950 гг) // Неопубликованная рукопись. С. 15, 17-18, 66-67.

Anderson R.P. Anderson R.P. 2004. Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mic (Heteromys) of Ecuador / R.P. Anderson, E. Martınez-Meyer // Biological Conservation. V. 116, P. 167-17.

Dietz C., Helversen O. 2004. Illustrated Identification key to the bats of Europe. Electronic Publication Version 1.0. released 15.12.2004 Tuebingen & Erlangen (Germany). 72 p.

Dietz C., Helversen, D. Nill. 2009. Bats of Britain, Europe and Northwest Africa. London: A & C Black Publishers Ltd. 400 p.

Elith J. A 2011. Statistical explanation of MaxEnt for ecologists / J. Elith, S. J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y. E. Chee, C. J. Yates // Diversity and Distributions. № 17. P. 43-57.

Jones K.E., Russ J. A., Bashta A.-T., Bilhari Z., Catto C., Csősz I., Gorbachev A., Győrfi P., Hughes A., Ivashkiv I., Koryagina N., Kurali A., Langton S., Collen A., Margiean G., Pandourski I., Parsons S., Prokofev I., Szodoray-Paradi A., Szodoray-Paradi F., Tilova E., Walters C. L., Weatherill A., Zavarzin O. 2013. Indicator Bats Program: A System for the Global Acoustic Monitoring of Bats // Biodiversity Monitoring and Conservation: Bridging the Gap between Global Commitment and Local Action. Oxford: Wiley-Blackwell. P. 213-247.

Kramer-Schadt S. 2013. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models / S. Kramer-Schadt, J. Niedballa, J. D. Pilgrim, B.

Schröder, J. Lindenborn, V. Reinfelder, M. Stillfried, I. Heckmann, A. K. Scharf, D. M. Augeri, S. M. Cheyne, A. J. Hearn, J. Ross, D. W. Macdonald, J. Mathai, J. Eaton, A. J. Marshall, G. Semiadi, R. Rustam, H. Bernard, R. Alfred, H. Samejima, J. W. Duckworth, C. Breitenmoser-Wuersten, J. L. Belant, H. Hofer, A. Wilting // Diversity and Distributions. Vol. 13. P. 1366–1379

Michaelsen T.C. 2016. Summer temperature and precipitation govern bat diversity at northern latitudes in Norway // Mammalia. V. 80(1). P. 1-9.

Phillips S.J. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions / S. J. Phillips, R. P. Anderson, R. E. Schapire // Ecological Modelling. № 190. P. 231-259.

Phillips S.J., and Dud´ık, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a compre-hensive evaluation // Ecography. V. 31. P. 161-175.

Phillips S.J. 2011. Logistic methods for resource selection functions and presence-only species distribution models, AAAI (Association for the Advancement of Artificial Intelligence) / *S.J. Phillips, J. Elith //* Conference: Proceedings of the Twenty-Fifth AAAI Conference on Artificial Intelligence, AAAI 2011, San Francisco, California, USA, August 7-11, 2011. P. 1384-1389.

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. London. № 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.

Rydell J. 1994. First record of breeding bats above the Arctic Circle: northern bats at 68-70° N in Norway // J. Zool. V. 233(2). P. 335-339.

Szewczak J.M. 2010. SonoBat v.3, www.sonobat.com. The IUCN 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016.1.

Walters, C.L., Freeman R., Collen A., Dietz C., Brock Fenton M., Jones G., Obrist M.K., Puechmaille S.J., Sattler T., Siemers B.M., Parsons S., Jones K.E. 2012. A continental-scale tool for acoustic identification of European bats // Journal of Applied Ecology. № 49. P. 10641074.

Walters, C.L., Collen A., Lucas T., Mroz K., Sayer C.A., Jones K.E. 2013. Challenges of Using Bioacoustics to Globally Monitor Bats // Bat Evolution, Ecology and Conservation. New York: Springer. P. 479-500.

Ward G. 2009. Presence-only data and the EM algorithm / *G. Ward, T. Hastie, S. C. Barry, J. Elith, J. R. Leathwick* // Biometrics. V. 65. P. 554-563.

THE RESULTS OF SIMULATION OF THE SPATIAL DISTRIBUTION OF SOME BAT SPECIES ON THE TERRITORY OF THE TVER REGION USING THE MAXIMUM ENTROPY METHOD

E.A. Khristenko[1], A.A. Emelyanova[2]
[1]Secondary School № 46, Tver
[2]Tver State University, Tver

The analysis of the spatial distribution of bats in the Tver region was carried out using the MaxEnt mathematical modeling method, implemented using the Maxent application package (ver. 3.3.3k) and ArcGIS 10.2. It was revealed that the probability of finding bats in the region is influenced by a combination of a number of environmental factors, among which the most important are: altitude, average temperatures of the warmest month and population density. The chiropterofauna of the Tver Upper Volga region is unevenly distributed, which is due to the spatial localization of the most favorable habitats, mainly confined to the valleys of large rivers, lakes of the Valdai Upland and reservoirs. Species features are noted in the requirements for habitat conditions.
Keywords: *Chiroptera, bats, Nyctalus noctula, Vespertilio murinus, Eptesicus nilssonii, Pipistrellus nathusii, Tver region, spatial distribution, maximum entropy method.*

Об авторах:

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

ЕМЕЛЬЯНОВА Алла Александровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170002ул. Желябова, д. 33, e-mail: Emelyanova.AA@tversu.ru.

Христенко Е.А. Результаты моделирования пространственного распределеления некоторых видов рукокрылых на территории Тверской области с использованием метода максимальной энтропии / Е.А. Христенко, А.А. Емельянова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 99-124.

Дата поступления рукописи в редакцию: 10.01.23
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.23

БОТАНИКА

УДК 581.522.4:582.736.1(470.67)
DOI: 10.26456/vtbio294

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ БИОМАССЫ *TRIGONELLA FOENUM-GRAECUM* L. В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В ДАГЕСТАНЕ

А.Д. Хабибов[1], М.И. Гаджиев[2], М.А. Магомедов[1]
[1]Горный ботанический сад ДФИЦ РАН, Махачкала
[2]Дагестанский государственный университет, Махачкала

Работа посвящена сравнительной оценке роли высотного фактора в изменчивости пятнадцати весовых и индексных признаков и распределении сухой массы по частям растений *Trigonella foenum-graecum* L. (Fabaceae Juss.) при интродукции в условиях Дагестана. Получены средние значения и показатели абсолютной и относительной изменчивости этих признаков. На ранних этапах онтогенеза отмечены особенности роста и развития его. Максимальные средние значения и минимальные показатели относительной изменчивости весовых признаков отмечены в условиях 1100 м высоты над ур. м. Наибольшие существенные различия по t-критерию Стьюдента замечены между средними показателями всех учтённых весовых признаков выборок с высот 50 и 1100 м над ур. м. Выделены наиболее пластичные и стабильные весовые признаки вегетативной и генеративной сфер. В структуре растения всех разновысотных выборок установлено преобладание доли плодов – репродуктивного усилия. Для этого относительного показателя отмечено возрастание доли его с увеличением высотного уровня, хотя максимальные абсолютные средние величины присущи выборке с 1100 м высоты над ур. м. Увеличение доли его связано главным образом, за счёт наибольшего сокращения компонента стебля с максимальной вариабельностью. Для генеративных индексных признаков выделены минимальные показатели коэффициента вариации и по мере возрастания высотного градиента отмечено постепенное сокращение доли массы семян в бобе.
Ключевые слова: *Trigonella foenum-graecum, весовые и индексные признаки, изменчивость, адаптивная стратегия, репродуктивное усилие, эффективность репродукти вного усилия, t-критерий.*

Введение. Под адаптивной (или репродуктивной, или жизненной) стратегией, которая является одним из важнейших понятий эволюционной и популяционной биологии, как и многие специалисты, мы подразумеваем вся совокупность приспособлений, обеспечивающих воспроизведение потомства. На поддержание

© Хабибов А.Д., Гаджиев М.И., Магомедов М.А., 2023

оптимальной численности вида или популяции тратится определённое количество вещества и энергии в некоторый период времени. В этом отношении роль весовых признаков весьма и весьма важна, поскольку именно они определяют главный показатель адаптивной стратегии – репродуктивное усилие, которое показывает долю вещества, реализуемая организмом на репродукцию (Пианка,1981). Кроме того, масса, являясь физической величиной, служит бесценной мерой в области целых и смежных естественных наук. Так, в области химии – «свойства простых тел, а также формы и свойства соединений элементов находятся в периодической зависимости от величин атомных весов элементов», и в биологии – «….. масса биологических объектов является одновременно и мерой инерции, гравитации и мерой скорости или интенсивности обменных процессов, обеспечивающих жизнедеятельность организмов» (Алимов, 2003, с. 132).

В зависимости от того, как будут организмами оптимально использован, главным образом, бюджет времени, вещества и энергии, различают типы адаптивных стратегий (Пианка, 1981; *Harper*, 1977). В резко колеблющихся физических условиях среды отбор благоприятствует тем организмам, которые вкладывают весь ограниченный запас вещества и энергии в оставлении потомства, т.е. высокой рождаемости. Чем больше вклад вещественно-энергетических ресурсов организма в воспроизводство потомства, тем ближе соответствующий вид к r-стратегии (Марков, 1986; Марков, Плещинская, 1987). Напротив, в более устойчивых сообществах, где выживаемость зависит от плотности популяции (численности конкурирующих особей на единицу площади ареала), отбор благоприятствует индивидуальной приспособляемости, т.е. потомству лучшего качества (*K*-отбор).

Вместе с тем, разными авторами по разным критериям выделены и другие типы стратегии. Так, Л.Г. Раменский (1938) различал «ценотипы растений»: (V – выоленты, силовики; P– патиенты, выносливцы и E – эксплеренты, выполняющие), а Грайм (Grime, 1979), критикуя модель из двух K-и r- стратегий, предложил собственную модель тоже трёх стратегий реагирования на факторы среды: (C– конкурентная**,** S– стресс-толерантная и R **–** рудеральная). Эти стратегии, по мнению ряда авторов (Марков, 1986; Миркин, 1983), полностью соответствуют ценотипам Раменского (C и V, S и P, R и E) (Раменский, 1938).

В то же время выбор критериев для отнесения вида или популяции к тому или иному типу стратегий до сих пор остаётся предметом дискуссий. При этом важно подчеркнуть существование континуума между типами стратегий, который проявляется как в

непрерывном изменении отдельных признаков «типового» уровня в системе таксонов, так и в комбинациях признаков разных типов у одного и того же таксона. Поэтому, наряду выше отмеченными K–r-стратегиями, которые называют и «репродуктивными», возникли иные, почти равнозначные понятию «адаптивных стратегий» представления. К последним относятся: «стратегии жизни», «стратегии жизненного цикла», «эколого-ценотические стратегии», «репродуктивные стратегии» (Миркин, 1958).

Хотя больше всего об эволюционно-экологическом понятии «адаптивная стратегия» сказано зоологами (Пианка, 1981), тем не менее, в ботанических исследованиях выявилась работа Я. Маклиода (1884), который растения по способу выживания были разделены на «капиталистов» и «пролетариев» (Цит.: Миркин, 1983; Миркин, Наумова, 2012). Вместе с тем, главным показателем адаптивной стратегии является репродуктивное усилие, показывающее долю организма, выделяемую на репродукцию. Оно меняется в фитоценотическом или в других экологических градиентах. Кроме того, в пределах самих же генеративных органов различают эффективность репродуктивного усилия, которая показывает отношение массы зрелых семян к массе плодов, поскольку не вся масса плода идет на репродукцию (Магомедмирзаев, Гусейнова, 1996).

Однако растения, которые, в отличие от животных, относительно неподвижно существуют, или ведёт прикрепленный к субстрату образ жизни, оказывают огромное влияние на фундаментальные основы морфологической организации и жизнедеятельности растений (Злобин и др., 2013). Если животные приспосабливаются к эколого-фитоценотическим условиям, перемещаясь в новые места обитания или изменяя поведение, то растения – только благодаря изменению формы организма и физиолого-биохимическим адаптациям. Поэтому жизненные формы, стратегии и тактики, функциональные типы и возможности их гибкой перестройки для выживания растений имеют решающее значение (Злобин, 2012). Вместе с тем, адаптация растений в природе и при интродукции может достигаться за счет широкой нормы морфофизиологических реакций отдельных организмов и генотипического разнообразия индивидуальных норм реакций, то есть через процессы разных уровней организации жизни – онтогенетических и популяционно-эволюционных (Драгавцев, Острикова, 1966; Синская, 1961).

В то же время и сами разные признаки имеют свои особенности, свои степени вариабельности. Так, весовые признаки характеризуются в 2–3 раза большим уровнем изменчивости, чем линейные размеры органа (Мамаев, 1975). При этом в пределах

каждой группы признаков различают показатели вегетативной и генеративной сферы, которые по-разному дифференцируются в вариабельности. Если признакам вегетативной сферы характерен сравнительно широкий, но в пределах нормы, размах изменчивости, то показателям генеративной сферы, которые сравнительно жёстко контролируются генотипом, присуща относительно узкая амплитуда изменчивости. Кроме того, если в период активного вегетативного роста жизненное состояние многолетних и однолетних травянистых растений оценивается по размеру листовой поверхности, затем по признакам качества листового аппарата, то в репродуктивную фазу на первое место выдвигается общая фитомасса особи, репродуктивное усилие, биомасса генеративных органов (Злобин, 1981).

Настоящее сообщение посвящено к сравнительной оценке роли гетерогенной среды комплексного высотного фактора в изменчивости пятнадцати весовых и индексных признаков в интродукционных разновысотных выборках (n = 10) пажитника сенного, или п. греческого – *Trigonella foenum-graecum* L. (1753) (FabaceaeJuss.) в условиях Дагестана. Этот однолетний культивар нами впервые был исследован чисто в научном плане. В совершенно новых разновысотных условиях испытали его в качестве модельного объекта, поскольку он имеет многостороннее применение при сравнительно широкой норме реакции. Некоторые предварительные результаты об изменчивости как средних значений, показателей их вариабельности, размаха и отношений крайних вариант, так величин кривой нормального распределения – асимметрии и эксцесса этих признаков объединённой выборки ∑(n = 30) данной культуры нами были сообщены ранее (Хабибов, 2019).

Методика. Впервые в апреле–мае 2017 года в условиях северного макросклона Низменного и Внутреннегорного Дагестана на метровых делянках террасированных участков экспериментальных баз Горного ботанического сада ДФИЦ РАН и в окрестностях г. Махачкалы проведены посевы (100 шт.) семян *T. foenum-graecum.* Общая характеристика мест посева семян, районы проведения экспериментов и другие данные, связанные со сроками закладки эксперимента и сбора материала, представлены в таблице 1.

Таблица 1

Районы и характеристика мест посева семян
и сбора выборок *T. foenum-graecum* в среднем горном поясе
Внутреннегорного Дагестана и в условиях окрестностей г. Махачкала

Дата		Район		Экологические факторы	
посева семян	сбора растений	естественно-исторический	географический	экспозиция склона	высота над ур. м. (м)
17.04.2017	07.07.17	Низменный	Окр. Махачкалы	Сев.	50
23.05.2017	22.08.17	Внутренне горный	ЦЭБ	Сев.	1100
24.05.2017	27.09.17	Внутренне горный	ГЭБ	Сев.	1780

Примечание. ЦЭБ – Цудахарская и ГЭБ – Гунибская экспериментальные базы Горного ботанического сада ДФИЦ РАН.

Для посева были использованы только свежесобранные семена, поскольку для культурных растений с увеличением сроков хранения семян, как правило, характерна резкая потеря всхожести. После получения сравнительно высокой (более 95 %) всхожести семян, за прохождением фаз роста и развития ювенильных растений данного культивара были проведены фенологические наблюдения. Сразу после завершения полного вегетационного цикла и, опада, высохших и отмерших листьев, для проведения сравнительного анализа изменчивости по комплексному высотному фактору с каждого образца было взято по 10 максимально развитых растений, у которых в совокупности было учтено 30 и более признаков (рис. 1).

Рис. 1. Растения *T. foenum-graecum,* у которых были учтены весовые признаки (фото А.Д. Хабибова)

Дополнительно также были вычислены индексные (относительные) признаки. Условно эти все учтённые признаки нами были отнесены 5 группам: размерным (ростовым), числовым, весовым, индексным и показателям максимально развитого плода в пределах особи. В данной работе интерпретируются, в общей сложности, пятнадцать признаков, относящиеся как весовым *так и* индексным показателям. Работа выполнена на популяционном уровне, и исходные данные были обработаны обычными статистическими методами (Зайцев, 1973; Лакин, 1990). При проведении расчетов использовался пакет данных программ Statgraf version 3.0 Shareware и Statistica 5.5.

Результаты и обсуждение. Род пажитник (*Trigonélla* L.) характеризуется одно- и многолетними травами. Виды его отличаются шаровидным соцветием без общей цветоножки и слегка изогнутым плодам – бобам, и в большинстве случаев, им присущ носик. Из 130 и более видов этого рода на Кавказе произрастает 22, а в Дагестане – 9 (Гроссгейм, 1952; Флора СССР, 1945). Главным образом они сосредоточены на сухих, каменистых и щебнистых склонах до среднего горного пояса. Большинство кавказских представителей этого рода являются кормовыми травами, часто развивающими на перелогах, залежах и других сорных местах.

Среди видов этого рода крупными размерами плодов (10-20 см длины, 3-4 см ширины) выделяется *T. foenum-graecum*, который, особенно в последнее время, нашёл довольно широкое применение в народной медицине, преимущественно в арабском мире. Этот вид, как многоцелевое лекарственное растение народной селекции, с давних времён было известно больше всего также в арабских странах. Лекарственным сырьём служат, хорошо высушенные с приятным запахом семена (Ибрахим, 2008). Цветки у *T. foenum-graecum* сидячие, по одному – две в пазухах листьев. Венчик беловато-желтоватый, к основанию слегка фиолетовый. Плод – линейный, прямой или слегка изогнутый, постепенно суженный в прямой носик,10–20-семянный боб.

При интродукционных исследованиях выяснилось, что для растений *T. foenum-graecum* характерны как надземное прорастание, так и недетерминированный рост. Семена его, испытанные в разных условиях Дагестана, отличаются сравнительно высокой всхожестью и адаптацией. Его растения, обладая относительно быстрыми темпами роста и развития, успевают сравнительно в широких пределах (50 до 2000 м высоты над ур. м.) высотного градиента за короткий срок оставлять после себя вполне жизнеспособный семенной материал. Семядоли и первый простой лист, которые характерны для большинства ювенильных растений бобовых, у этого вида имеют

сравнительно крупные размеры и относительно долго, почти до завершения. генеративной фазы, остаются зелёными и сохраняются на взрослой особи (рис. 2 А, В).

А

Б

Рис. 2. А – общий вид проростка с элементами ювенильных растений (семядоли и первый простой лист), В – генеративные особи *T. foenum-graecum* на делянке экспериментальной базы (фото А.Д. Хабибова)

Таблица 2

Сравнительная характеристика изменчивости весовых (мг) и индексных признаков *T. foenum-graecum* при интродукции в условиях Дагестана по высотному фактору (n= 10) (df= n - 2 = 1)

Признаки	Высота над ур. м. (м)						r_{xy} между Cv, % и	
	50		1100		1780			
	$\overline{X} \pm S_{\overline{X}}$	Cv, %	$\overline{X} \pm S_{\overline{X}}$	Cv, %	$\overline{X} \pm S_{\overline{X}}$	Cv, %	сред ней	выс. над ур. м.
I. Весовые признаки								
X	432,5±54,51	39,9	3614,1±374,71	32,8	2617,2±823,75	91,7	.10	.73
x_1	25,8±4,17	51,0	204,6±19,22	29,7	171,8±27,18	50,0	-.67	-.16
x_2	179,1±24,47	43,2	1281,7±173,99	42,9	809,0±220,65	86,2	-.08	.80
x_3	168,9±14,71	27,5	399,7±13,80	11,0	325,7±31,17	30,3	-.65	.12
x_4	121,7±10,78	28,0	258,0±10,35	12,7	196,3±19,74	31,8	-.72	.07
x_5	58,7±26,40	142,2	1728,1±256,01	46,8	1310,7±366,77	88,5	-.98	-.66
x_6	44,6±19,76	140,1	981,1±159,67	51,5	706,4±194,40	87,0	-.99	-.69
x_7	227,6±29,28	40,7	2127,8±251,66	37,4	1636,4±385,12	74,4	.19	.75
x_8	166,2±20,47	38,9	1239,6±158,16	40,3	902,7±201,97	70,8	.25	.82
x_9	1056,4±72,20	20,5 →	1693,1±61,29	10,2 →	1692,5±38,02	9,8 →	-.99*	-.93
II. Индексные признаки								
x_2/x_1	7,1±0,42 ←	18,8 →	6,2±0,53 ←	26,7 →	4,3±0,44 ←	32,9 →	-.96	.99*
Re (x_7/X)	0,527±0,0240 →	14,6	0,588±0,0279 →	15,0	0,625±0,0234 →	12,0	-.65	-.72
Eff(Re) -1) x_4/x_3	0,707±0,0236 ←	10,6 ←	0,646±0,0153 ←	7,5 ←	0,600±0,0133 ←	7,0 ←	.95	-.96
Eff(Re) -2) x_6/x_5	0,757±0,0264 ←	7,8 →	0,564±0,0267 ←	15,0 →	0,556±0,0490 ←	27,9 →	-.95	.96
Eff(Re)-∑x_8/x_7	0,731±0,0086 ←	3,7 →	0,583±0,0222 ←	12,1 →	0,567±0,0386 ←	21,5 →	-.98	.99

Примечание. Признаки. Весовые: X – сухая масса растения, x_1 – корня, x_2 – стебля, x_3 – плода и x_4 – семян с максимального плода, x_5 – плодов и x_6 – семян с боковых ветвей, x_7 – всех плодов (x_3+x_5) и x_8 – всех семян (x_4+ x_6), x_9 – МСС. Индексные: Re – *репродуктивное усилие* (x_7/X), (Eff(Re)-∑) – эффективность репродуктивного усилия всех плодов (x_8/x_7), (Eff(Re)-*1*) – максимального плода (x_4/x_3), (Eff(Re)-*2*) – бобов с боковых ветвей (x_6/x_5) и x_2/x_1 – отношение надземной части растения к подземной (стебля/корню). Коэффициент корреляции (r_{xy}) приведен в виде первых двух знаков после запятой. * - P < 0,05.

Сроки наступления фенологических фаз роста и развития изучаемого интродуцента впрямую связаны с высотным уровнем места произрастания и на небольших высотах стадии развития,как обычно, наступают сравнительно раньше, чм в условиях среднего и верхнего горного пояса. Выше приведённые даты сбора материала также частично, подтверждают о сроках прохождения фенологических фаз роста и развития особей этого культивара в разновысотных условиях Низменного и Внутреннегорного Дагестана (табл. 1). Однако с повышением высотного уровня фазы онтогенеза наступают позже и длятся сравнительно не долго, поскольку отбор требует вложиться за представленный короткий срок, оставив вполне жизнеспособный

семенной материал.

При сравнительном анализе структуры изменчивости выяснилось, что весовые и индексные признаки *T. foenum-graecum* отличаются по многим параметрам изменчивости (табл. 2 и 3). Сразу же необходимо отметить, что показатели относительной изменчивости средних значений весовых признаков, их размаха (max-min) и отношения (max/min) крайних вариант в целом значительно превосходят таковые индексных величин. Кроме того, в пределах обоих групп признаков в целом, как и следовало бы ожидать, отмечены сравнительно высокие показатели коэффициента вариации величин вегетативной сферы, чем таковые генеративной. Более того, сразу необходимо отметить, что из рассматриваемых здесь 15 весовых и индексных признаков только для репродуктивного усилия (x_7/X) характерно возрастание средних показателей по мере возрастания высотного уровня. Все учтённые здесь индексные признаки также отличаются сравнительно высокими показателями корреляционной связи относительной изменчивости с обоими учтёнными факторами – со средним значением признака и высотой над ур. м. Крайние (минимальные и максимальные) средние показатели всех учтённых здесь весовых признаков отмечены для выборок первых двух высотных (50 и 1100 м над ур. м.) отметок. При этом средние значения этих признаков с высоты 1780 м над ур. м. занимают промежуточное положение.

Кроме максимальных показателей средних значений всех 10 весовых признаков для выборки с высоты 1100 м над ур. м. также характерны и минимальные величины относительной вариабельности преобладающего большинства характеристик. По нашему мнению, почвенно-климатические условия с этой высотной отметки являются сравнительно самими наиболее благоприятными и для этого вида.

Однако средние значения весовых признаков вегетативной сферы всех разновысотных выборок – сухой массы растения (X), корня (x_1) и стебля (x_2) имеют сравнительно высокие показатели относительной изменчивости, чем таковые генеративной сферы – сухой массы боба (x_3) и семян (x_4) максимального плода и массы ста семян – МСС (x_9). Исключение из этого общего правила составляет вариабельность сухой массы бобов (x_5) и семян (x_6) с боковых ветвей, и частично, сухой массы всех плодов ($x_7 = x_3+x_5$) и семян ($x_8 = x_4+ x_6$). Иных других общих тенденций в изменчивости самих средних значений этих весовых признаков в разновысотных выборках нами, за исключением для МСС (x_9), не обнаружены.

В то же время из учтённых весовых признаков максимальными показателями связи между относительной изменчивостью и двумя учтёнными факторами (средние значения и высота над ур. м.) и

минимальным значением (1,603) отношения крайних средних (Max/min) величин отличается МСС (x_9), обычно используемая для определения нормы высева. Только минимальная относительная изменчивость этого признака (x_9) падает (20,5 →10,2 → 9,8 %) с увеличением, как средних показателей (r_{xy} = -0,99*), так и высоты над ур. м. (r_{xy} = - 0,93). Причём, связь коэффициента корреляции со средней величиной МСС существенна на 95,0 %-ном уровне достоверности.

Более того, максимальная средняя величина (2127,8 мг) сухой массы плодов с растения (x_7) характерна для выборки из высотной отметки 1100 м над ур. м. (рис. 2).

Высота над ур. м (м)	Признаки	
	x_7	x_9
50	227,6	1056,4
1100	2127,8	1693,1
1780	1636,4	1692,5

Рис. 2. Характер вариабельности средних показателей сухой массы всех плодов с растения (x_7) и МСС (x_9) у разновысотных выборок *T. foenum-graecum*

Вместе с тем, наибольшее среднее значение МСС (x_9) также отмечено в условиях этой же высотной отметки. Однако эти две весовые признаки чётко отличаются по размаху, хотя обоим показателям характерна общая тенденция – рост средних показателей по тренду от 50 до 1100 м над ур. м. Если у средней величины сухой массы всех плодов с растения (x_7) в пределах этих высотных отметок

отмечено резкое повышение (размах составляет 1900,2 мг), то для средних значений МСС (x_9) характерно постепенное и незначительное увеличение веса (разность достигает до 636,7 мг). В итоге превышение в амплитудах данного показателя этих признаков составляет в (1900,2/636,7) 2,98 раза. Точно такая же, но в меньшей степени выраженная тенденция для этих двух признаков отмечена и в последующих (от 1100 до 1780 м над ур. м.) сравниваемых высотных уровней. Подобное, на наш взгляд, связано с качеством самого семенного материала, поскольку, в отличие от сухой массы семян всех плодов с растения (x_7), для учёта МСС отбирали только целые семена.

В то же время отмечена тенденция – уменьшение показателей коэффициента корреляции сухой массы плодов (x_5) и семян (x_6) с боковых ветвей с возрастанием средних величин и высоты над ур. м. Впрочем, для средних показателей этих двух признаков (x_5 и x_6) в условиях 1100 м высоты над ур. м. отмечены слишком высокие (более 150) показатели относительной изменчивости. Подобное, на наш взгляд, возможно, поскольку плоды и, соответственно, семена на боковых ветвях вообще отсутствовали у 40 % особей, взятых для учета признаков.

При этом относительная изменчивость весовых признаков – сухой массы растения (X), стебля (x_2), всех плодов (x_7) и семян (x_8) возрастает с повышением высотного уровня. Между ними отмечены достаточно высокие значения положительной корреляционной связи. Однако корреляции между средними показателями этих четырёх признаков и их относительной изменчивостью незначительны, и они носят случайный характер.

В то же время показатели относительной изменчивости с возрастанием средних значений сухой массы корня (x_1), плода (x_3) и семян (x_4) максимального боба уменьшаются, а по высотному фактору – носят случайный характер. Однако эти полученные достаточно высокие величины коэффициентов корреляции не достоверны. На наш взгляд, все обусловлено числом степеней свободы (df), которое впрямую зависит от объёма материала – числа выборок (df = n-2), оно наименьшее, и равно 1.

Рис. 3. Структура распределения сухой массы растения по частям по высотному уровню у выборок *T. foenum-graecum*. x_1– доля сухой массы корня, x_2 – стебля и x_7– плодов

Кроме того, во всех разновысотных выборках T. foenum-graecum в структуре распределения сухой массы по частям (%) растения без учёта листовой массы, которая к этому периоду высохла и опала, максимальная (более 50 %) доля принадлежит сухой массе всех плодов (x_7) (рис. 3). Так, доля, выделяемая растением *T. foenum-graecum* на репродукцию, в разновысотных выборках по мере увеличения высоты над ур. м. возрастает в 1,19 раз (от 52,6 до 62,5 %), хотя максимальные показатели исходных – сухой массы растения в целом (X) и всех плодов (x_7) наблюдаются в условиях 1100 м высотной отметки (табл. 2). При этом средние исходных весовых признаков – сухой массы растения (X) и плодов (x_7) выборки с высоты 1100 м превышают более в 1,30 (3614,1/2617,2 = 1,38) и (2127,8/1636,4 = 1,30) раза, чем таковые с 1780 м высотного уровня, соответственно. В то же время сухая масса признака вегетативной сферы – самого стебля (x_2) за эту же разницу высоты над ур. м., равную (1780-1100) 680 м, сокращается значительно больше – в (1281,7/809,0) 1,58 раза. Следовательно, темпы сокращения почти в 1,22 (1,58/1,30 =1,215) раза превышают таковые показателя генеративной сферы – массы бобов (x_7). В результате, с увеличением высотного уровня в структуре растения доля, выделяемая на репродукцию, возрастает преимущественно за счёт наибольшего сокращения части сравнительно вариабельного компонента – стеблевой фракции (x_2), *при*

более-менее стабильном состоянии сухой массы корня (x_1). Подобного состояния можно было бы ожидать, поскольку в меняющихся условиях наиболее изменчивыми оказываются признаки стебля – длина, сухая масса, её доля от массы побега, выход белка (Магомедмирзаев и др., 1989). Последние авторы на уровне вида и его подразделений рекомендуют проводить более детальный эколого-генетический анализ, позволяющий выяснить морфогенетические механизмы, контролирующие репродуктивное усилие.

В то же время при сравнительном изучении структуры изменчивости признаков *T. foenum-graecum* также выяснилось, что те индексные весовые показатели, которые впрямую связаны с семенной продуктивностью или адаптивной стратегией, как и следовало бы ожидать, резко отличаются сравнительно «очень низким» и «низким» уровнями вариабельности (Мамаев, 1975). К таковым относятся: репродуктивное усилие – x_7/X; эффективность максимального плода – x_4/x_3; бобов с боковых ветвей – x_6/x_5 и всех плодов с растения – x_8/x_7

Как правило, признаки генеративной сферы, в отличие от вегетативных характеристик, которые в пределах нормы реакции больше всего зависят от почвенно-климатических условий, довольно жёстко контролируются генотипом. Также сравнительно высоко давление наследственного фактора на изменчивость самой формы органа (соотношение характеристик), чем на вариабельность самых же исходных признаков. Эти выше отмеченные факторы средового и онтогенетического характера, на наш взгляд, являются главной причиной относительно низких показателей вариабельности относительных признаков. Так, сравнительно минимальные показатели абсолютной и относительной изменчивости средних значений этих индексных признаков наблюдаются во всех трёх разновысотных выборках (n = 10).

Более того, уменьшение показателей средних значений с повышением высотного уровня наблюдается и для соотношений весовых признаков надземной и подземной частей (x_2/x_1) растения. Здесь превышение сухой массы стебля над таковой корня по мере возрастания высотного уровня падает от 7,1 до 4,3. Кроме того, у этого индексного признака (x_2/x_1) показатели изменчивости увеличиваются с возрастанием высотного уровня от 18,8 до 32,9 % (r_{xy} = 0,99*) и уменьшаются (r_{xy} = -0,96) с повышением средних показателей. При этом самим исходным признакам как величинам вегетативной сферы – сухой массы стебля (x_2) и корня (x_1) во всех разновысотных выборках присущи «высокий» и «очень высокий» уровни изменчивости. Однако во всех трёх разновысотных выборках этот относительный признак (x_2/x_1) вегетативной сферы среди других таковых генеративной сферы

выделяется максимальными показателями относительной вариабельности.

В то же время средним показателям сухой массы самого репродуктивного усилия (x_7/X) всех выборок, согласно шкале С.А. Мамаева (1975), характерны, как и отмечено было выше, «низкий» и «средний» уровни относительной изменчивости (12,0 – 15,0 %). При этом самим изначальным признакам этого индексного показателя – сухой массы растения (X) в целом и всех плодов (x_7) характерен более «высокий» и «очень высокий» уровни изменчивости. Показатели их размаха колеблются в пределах 58,9 % (91,7-32,8) и 37,0 % (74,4-37,4), соответственно, и превышение составляет более в полтора (58,9/37,0 = 1,59) раза. Максимальные показатели коэффициента вариации (15,0 %) для этого главного показателя адаптивной стратегии (x_7/X) отмечены в условиях 1100 м высотного уровня. Однако относительная вариабельность этого признака уменьшается с увеличением средних показателей (r_{xy} = - 0,65) и высоты над ур. м. (r_{xy} = - 0,72).

В отличие от весовых признаков для показателей эффективности репродуктивного усилия максимального плода (x_4/x_3), бобов с боковых ветвей (x_6/x_5) и всех плодов (x_8/x_7) с растения, наоборот, присущи иные тенденции. Средние величины этих признаков уменьшаются по мере возрастания высотного уровня. Иначе говоря, доля сухой массы семян в плоде у всех трёх индексных признаках эффективности постепенно падает по мере возрастания высотного градиента (табл. 2). Сверх того, для средних значений сухой массы плода и семян эффективностей репродуктивного усилия каждого варианта (x_4/x_3), (x_6/x_5) *и* (x_8/x_7) во всех высотных уровнях характерны более-менее сходные и низкие показатели коэффициента вариации. Однако эти три индексных признака эффективности имеют разные направления изменчивости относительной вариабельности. Показатели коэффициента вариации эффективности репродуктивного усилия максимального плода (x_4/x_3) уменьшаются, а относительная изменчивость средних величин двух других признаков эффективности (x_6/x_5 и x_8/x_7) увеличиваются по мере возрастания высотного уровня.

При этом среди весовых признаков самые низкие величины коэффициента вариации присущи средним значениям сухой массы плода (x_3) и семян (x_4), которые являются изначальными для определения эффективности репродуктивного усилия максимального плода (x_4/x_3). Наряду с этим средним значениям сухой массы плода (x_5) и семян (x_6), которые являются исходными для вычисления эффективности репродуктивного усилия боковых ветвей (x_6/x_5), присущи сравнительно максимальные показатели относительной изменчивости. При этом таковые, как и следовало бы ожидать, всех плодов (x_7) и семян (x_8) занимают промежуточное положение.

В то же время размах средних показателей исходных (x_4/x_3) в пределах отметок (399,7 - 168,9 =230,8; 258,0 – 121,7=136,3 мг) для максимального плода (x_3) и семян (x_4) составляет 230,8 и 136,3 мг, соответственно. Эти же величины амплитуды средних значений для остальных плодов (x_5) и семян (x_6) с боковых ветвей значительно выше (1728,1 - 58,7 = 1669,4 и 981,1 - 44,6 = 936,5 мг) и превышение составляет в 7,2 (1669,4/230,8) и 6,9 (936,5/136,3) раза, соответственно. На наш взгляд, подобное впрямую связано со сравнительно высокой вариабельностью массы и, следовательно, относительно высокими показателями коэффициента вариации для средних значений плодов (x_5) и семян (x_6) с боковых ветвей, чем таковые – с максимального плода (x_3 *и* x_4). Подобное наблюдается для всех трёх разновысотных выборок.

При этом для относительной вариабельности всех трёх индексных признаков генеративной сферы – эффективности репродуктивного усилия с обоими учтёнными факторами выявлены также сравнительно высокие значения корреляционной связи. Коэффициент вариации эффективности репродуктивного усилия максимального плода (x_4/x_3) положительно коррелирован со средними показателями (0,95), и отрицательно – с высотой над ур. м. (-0,96). Однако относительная вариабельность двух других индексных признаков – эффективности репродуктивного усилия боба с боковых плодов (x_6/x_5) и всех бобов (x_8/x_7) с учтёнными факторами имеют иные и сходные связи. Значения таковых, наоборот, увеличиваются с повышением высотного уровня и сокращаются с возрастанием средних показателей.

Важно отметить также, что средние значения данных рассматриваемых весовых и индексных признаков разновысотных выборок не одинаковы, а при сравнении по t-критерию Стьюдента различаются по-разному (табл. 3). Особенно, на самом высоком (99,9 %) уровне достоверности, существенны по данному критерию различия средних величин выборок из 50 и1100 м высоты над ур. м. Средние значения всех учтённых весовых признаков крайних разновысотных выборок по тому же показателю различаются также довольно высоко – преимущественно на 99,0 и 99,9 %-ном уровнях. Однако средние показатели этих признаков у выборок с высоты 1100 и 1780 м над ур. м. довольно близки друг к другу, различаются не существенно и все различия, за исключением нескольких вариант, носят случайный характер.

Таблица 3

Сравнительная характеристика средних значений весовых признаков растений *T. foenum-graecum* по t-критерий Стьюдента (n=10) (df = $n_1+n_2–2$ = 18) (при df = 18 табличные достоверные значения t-критерия = 2,101*; 2,878** и 3,922***)

Признаки	t-критерий между средними			Max-min	Max/min
	50 и 1100 м	50 и 1780 м	1100 и 1780 м		
I. Весовые признаки					
X	8,403***	2,646*	-	3181,6	8,356
x_1	9,091***	5,309***	-	178,8	7,930
x_2	6,275***	2,802*	-	1102,6	7,156
x_3	11,443***	4,549***	2,171*	230,8	2,366
x_4	9,121***	3,317**	2,768*	136,3	2,120
x_5	6,486***	3,405**	-	1669,4	29,439
x_6	5,821***	3,387**	-	936,5	21,998
x_7	7,500***	3,648**	-	1900,2	9,439
x_8	7,731***	3,628**	-	1073,4	7,458
X_9	6,723***	7,795***	-	636,7	1,603
II. Индексные признаки					
x_2/x_1	1,331	4,603***	2,758*	2,8	1,651
x_7/X	-	2,924**	-	0,098	1,186
x_4/x_3	2,169*	3,950***	2,269*	0,107	1,178
x_6/x_5	5,140***	3,611**	-	0,201	1,962
x_8/x_7	6,217***	4,147***	-	0,164	1,289

Примечание. t-критерий Стьюдента. df – число степеней свободы. Прочерк означает отсутствие существенного различия. Max-min – размах и max/min – отношение крайних средних.* - P < 0,05; **- P < 0,01; *** - P < 0,001.

Необходимым отметить, что среди 15 рассматриваемых здесь весовых и индексных признаков репродуктивное усилие *Re(x_7/X) отличается минимальными показателями* t-критерия Стьюдента и различия средних величин разновысотных выборок для данного индексного признака генеративной сферы или существенны на невысоком уровне достоверности, или они носят случайный характер.

Заключение. Таким образом, в условиях Низменного и Внутреннегорного Дагестана проведён сравнительный анализ и дана оценка роли высотного фактора в структуре изменчивости пятнадцати весовых признаков и некоторых показателей адаптивной (репродуктивной) стратегии в разновысотных интродукционных выборках пажитника сенного – *Trigonella foenum-graecum* L. (1753) (Fabaceae Juss.). Отмечены некоторые особенности роста и развития на начальных этапах онтогенеза. Максимальные средние значения и минимальные показатели относительной изменчивости всех учтённых

весовых признаков отмечены в условиях 1100 м высоты над ур. м. Наибольшие существенные различия замечены между средними показателями всех учтённых весовых признаков между выборками с высот 50 и 1100 м над ур. м.

В пределах растения выделены наиболее пластичные и стабильные весовые и индексные признаки вегетативной и генеративной сфер. В структуре растения всех разновысотных выборок выявлено преобладание доли плодов – репродуктивного усилия. Для этого главного показателя адаптивной (репродуктивной) стратегии отмечено возрастание доли его с увеличением высотного уровня, хотя максимальные средние величины присущи выборке с высоты 1100 м над ур. м. Увеличение доли его сопровождается, главным образом, за счёт наибольшего сокращения компонента стебля, для которого, как признака вегетативной сферы, характерна сравнительно максимальная вариабельность.

Выделены со сравнительно минимальными показателями коэффициента вариации индексные признаки генеративной сферы (эффективность репродуктивного усилия максимального плода, бобов с боковых ветвей и общих плодов с растения), для которых отмечено постепенное сокращение долы сухой массы семян в бобе по мере возрастания высотного градиента. Таким же образом (сокращение показателя по мере возрастания высотного уровня) ведёт себя и другой относительный признак – отношение надземной части к подземной фракции. Однако для этого индексного признака, исходными характеристиками которого являются показатели вегетативной сферы, присуща довольно высокая изменчивость, чем таковым, изначальными величинами которого являются признаки генеративной сферы.

Работа выполнена с использованием уникальной научной установки «Система экспериментальных баз, расположенных вдоль высотного градиента» (htfp//gorbotsad.ru/seb.html).

Список литературы

Алимов А.Ф. 2003. Масса животных и их функциональные и популяционные характеристики // Доклады Академии наук. Т. 390. № 1. С. 132-135.

Гроссгейм А.А. 1952. Флора Кавказа. Т. 5. М.;Л.: Изд-во АН СССР. 177 с.

Драгавцев В.А., Острикова В.М. 1966. Клинальные модели растительных популяций и метод оценки уровней механизма акклиматизации // Генетика. Т. 2. № 3. С. 34-44.

Зайцев Г.Н. 1983. Методика биометрических расчётов. М.: Наука. 256 с.

Злобин Ю.А. 1981. Об уровнях жизнеспособности растений // Журн. общ. биол. Т. 42. № 4. С. 492-505 .

Злобин Ю.А. 2012. Основные тенденции развития эколого-функциональных классификаций растений // Известия Самарского НЦ РАН. Т. 14. № 1 (6). С. 1470-1472.

Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. 2013. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы.: Унив. книга. 439 с.

Ибрахим И.А. 2008. «Хильба – королева лекарств древнего мира». Каир. 86 с.

Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. М.: Высшая школа. 352 с.

Магомедмирзаев М. М., Хабибов А. Д., Далгатов Д. Д., Муратчаева П. М. 1989. Эколого-генетический подход к проблеме адаптивных стратегий распределения ресурсов в Дагестане // Журн. общ. биологии. Т. 50. № 6. С. 778-788.

Магомедмирзаев М.М., Гусейнова З.А. 1996. Об адаптивных стратегиях интродуцируемых видов окультуренной люцерны // Интродукционные ресурсы горного растениеводства. Махачкала. С. 120-132.

Мамаев С.А. 1975. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. Амплитуда изменчивости // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений. Свердловск. С. 3-38.

Марков М.В. 1986. Популяционная биология растений. Казань: Изд-во КГУ. 112 с.

Марков М.В., Плещинская Е.Н. 1987. Репродуктивное усилие у растений // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 1. С. 77-83.

Миркин Б.М. 1983. О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журн. общ. биологии. Т. 44. № 5. С. 603-613.

Миркин Б.М. 1985. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука. 136 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа. 488 с.

Пианка Е.Р. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.

Раменский Л.Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз. 619 с.

Синская Е.Н. 1961.Учение о виде и таксонах (конспект лекций). Л.: Сельхозиздат. 48 с.

Флора СССР. 1945. Т. 11. М.;Л. С. 168-177.

Хабибов А.Д., Гаджиев М.И., Магомедов М.А. 2019. О структуре изменчивости весовых признаков *Trigonella foenum-graecum* L. (Fabaceae) при интродукции в условиях Дагестана // Известия Горского государственного аграрного университета. № 56(3). С. 86-93.

Grime J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes // Chichester etc. Wiley. 371 p.

Harper J.L. 1977. Population biology of plants. L.: Acad. Press. 892 p.

ON THE VARIABILITY OF *TRIGONELLA FOENUM-GRAECUM* L. BIOMASS UNDER INTRODUCTION IN DAGESTAN

A.D. Khabibov[1], M.I. Hajiyev[2], M.A. Magomedov[1]
[1]MountainBotanical garden of the RussianAcademy of Sciences. Makhachkala
[2]Dagestan State University, Makhachkala

The work is devoted to a comparative assessment of the role of the altitude factor in the variability of fifteen weight and index characteristics and the distribution of dry mass by parts of plants *Trigonella foenum-graecum* L. (Fabaceae Juss.) during introduction in Dagestan. The average values and indicators of absolute and relative variability of these characteristics are obtained. At the early stages of ontogenesis, the features of its growth and development are noted. The maximum average values and minimum indicators of relative variability of weight characteristics were observed in conditions of 1100 m altitude above sea level. The most significant differences by student's t-test between the observed average performance of all considered weight characteristics of samples with heights of 50 and 1100 m above sea level. M. the most ductile and stable weight signs of vegetative and generative spheres. In the plant structure of all samples of different heights, the predominance of the proportion of fruits – reproductive effort- was established. For this relative indicator, an increase in its share with an increase in the altitude level is noted, although the maximum absolute average values are inherent in the sample from 1100 m above sea level. The increase in its share is mainly due to the greatest reduction of the stem component with maximum variability. For generative index features, the minimum values of the coefficient of variation are highlighted, and as the height gradient increases, a gradual decrease in the share of seed mass in the bean is noted.

Keywords: *Trigonella foenum-graecum, weight and index characteristics, variability, adaptive strategy, reproductive effort, effectiveness of reproductive effort, t-criterion.*

Об авторах:

ХАБИБОВ Али Джалалудинович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Лаборатории флоры и растительных ресурсов Горного ботанического сада ДФИЦ РАН, Махачкала, 367030, ул. М. Ярагского, д. 75, e-mail: Gakvari05@mail.ru.

ГАДЖИЕВ Магомед Исаевич – кандидат химических наук, доцент кафедры экологической и неорганической химии, ФГБОУ ВО «Дагестанский государственный университет», 367000, Махачкала, ул. Гаджиева, д. 43, e-mail: elmu@mail.ru.

МАГОМЕДОВ Магомед Абдулгамидович – кандидат биологических наук, научный сотрудник Горного ботанического сада ДФИЦ РАН, 367000, Республика Дагестан, Махачкала, ул. М. Гаджиева, д. 45, e-mail: msalta@list.ru.

Хабибов А.Д. Об изменчивости показателей биомассы *Trigonella foenum-graecium* L. в условиях интродукции в Дагестане / А.Д. Хабибов, М.И. Гаджиев, М.А. Магомедов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 125-144.

Дата поступления рукописи в редакцию: 17.11.20
Дата подписания рукописи в печать: 01.02.23

УДК 581.6: 582.734.4
DOI: 10.26456/vtbio295

О ЗЕЛЕНОМ ЧЕРЕНКОВАНИИ РОЗ

Л.В. Петухова[1], Л.В. Григорьева[2], В.А. Нотов[3,1], Е.Н. Степанова[1]
[1]Тверской государственный университет, Тверь
[2]Мичуринский государственный аграрный университет, Мичуринск
[3]МБОУ СОШ № 3, пос. Редкино (Тверская область)

Обосновано значение биоморфологического подхода в агротехнике черенкования. На примере двух сортовых групп роз рассмотрены факторы успешности зеленого черенкования.
Ключевые слова: *вегетативное размножение, зеленое черенкование, садовые группы роз, стадийная разнокачественность, структурно-функциональная зональность побегов, Rosa, Rosaceae.*

Введение. Несмотря на огромную семенную продуктивность растений, вегетативное размножение в природе имеет большое значение (Батыгина, Васильева, 2002). Оно обеспечивает сохранение у потомков признаков родителей, а также более быстрое развитие. Способность к вегетативному размножению может повышать устойчивость к неблагоприятным внешним воздействиям.

Разные способы вегетативного размножения часто применяют в агротехнике культурных растений (Поликарпова, 1993; Гартман, Кестер, 2002). Используют прививки, отводки, черенки, корневые отпрыски, производят деление куста. Черенкование – наиболее простой способ размножения, почти не требующий никаких дополнительных затрат. Оно приобрело особое значение при размножении комнатных растений и многих кустарников. Среди них смородина, пузыреплодники, жимолости, розы (Ермаков, 1981; Александрова, 2000; Воронцов, 2007; Клименко, 2008). Черенки бывают побеговыми, корневыми, листовыми. Наиболее часто используют побеговые черенки, которые могут быть зелеными (олиственными) или одревесневшими (безлистными) (Ермаков, 1981; Поликарпова, 1993; Тарасенко, 2001).

Зеленое черенкование получило широкое распространение в практике садоводства (Ермаков, 1981; Поликарпова, 1993; Хессайон, 1999; Тарасенко, 2001; Гартман, Кестер, 2002). Оно позволяет существенно увеличить выход качественного посадочного материала, повысить эффективность деятельности питомников, добиться высокой экономичности их работы.

Об актуальности разработки проблемы зеленого черенкования

© Петухова Л.В., Григорьева Л.В., Нотов В.А., Степанова Е.Н., 2023

роз свидетельствует сохранение интереса к ней в течение последних пятидесяти лет. За это время проведены разноплановые исследования, посвященные разным аспектам размножения роз зелеными черенками (Петр, 1973; Ульянов и др., 1987; Абдурахманова, 1994; Халаджян и др., 2005; Воронцов, 2007; Клименко, 2008; Фролова, 2015; Золотилов и др., 2019; Козаев, Козаева, 2017; Мельник, Лях, 2019; Мороз, Малаева, 2018; Козаев, 2021; Пенькова и др., 2021; Завалишина, 2022 и др.). Было защищено несколько диссертаций (Абдурахманова, 1994; Захарчук, 2003; Халаджян, 2005; Чайко, 2005 и др.), разработаны методические указания (Ульянов и др., 1987). В них обобщены сведения об агротехнике размножения роз зелеными черенками, отмечены оптимальные сроки черенкования и высадки укоренившихся черенков, описаны условия успешного укоренения черенков, способы обработки регуляторами роста.

Исследования проводили в разных районах, включая южные регионы (Абдурахманова, 1994 Захарчук, 2003; Халаджян, 2005;; Моисеева, Абдуллаева, 2015; Мельник, Лях, 2019). В розоводческих хозяйствах Краснодарского края разные садовые группы роз размножают преимущественно зеленым черенкованием (Захарчук, 2003; Халаджян, 2005).

Большая часть работ по зеленому черенкованию роз посвящена особенностям агротехники (Петр, 1973; Ульянов и др., 1987; Захарчук, 2003; Чайко, 2005; Моисеева, Абдуллаева, 2015; Фролова, 2015; Нигматянова, Мурсалимова, 2018; Золотилов и др., 2019 и др.). Их авторы выясняли степень обусловленности успешного черенкования особенностями генотипа и спецификой селекции сортов, типом посадочного материала и сроками заготовки черенков (Петр, 1973; Моисеева, Абдуллаева, 2015; Фролова, 2015). Активно изучали воздействие стимуляторов роста (Халаджян, 2005; Чайко и др., 2005; Горланова, 2015; Хайрова, 2016; Козаев, 2021; Пенькова и др., 2021; Завалишина, 2022). Выявлена более слабая укореняемость чайно-гибридных роз по сравнению с полиантовыми и плетистыми.

Несмотря на значительный объем выполненных исследований и полученных результатов задача подбора оптимальных вариантов агротехники зеленого черенкования роз сохраняет свою актуальность, и многие вопросы нуждаются в специальном изучении. На наш взгляд, для повышения эффективности решения возникающих при этом проблем основополагающее значение имеют структурный анализ и биоморфологический подход (Петухова, Степанова, 2009, 2018; Степанова и др., 2019; Мейсурова и др., 2020; Петухова и др., 2022). Понимание особенностей формирования жизненной формы и системы побегов, закономерностей структурной организации, ритма развития интересующих нас растений позволяет перейти от метода «проб и

ошибок» к осознанному планированию агротехнических опытов и прогнозированию их результатов. Биоморфологический анализ дает возможность также эффективно решать различные задачи, связанные с ландшафтным и флористическим дизайном (Степанова и др., 2019; Мейсурова и др., 2020).

Цель данной статьи – выяснить, какие особенности структуры побегов необходимо учитывать при черенковании и на примере двух сортовых групп роз выявить основные факторы успешности зеленого черенкования.

Методика. Для разработки подхода к определению топографии зоны черенкования проанализированы материалы о функционально-зональной структуре монокарпических и поликарпических побегов растений (Troll, 1964; Серебряков, 1952; Серебрякова, Петухова, 1978; Борисова, Попова, 1990).

В качестве модельных объектов нами изучены розы сортов Nina Weibull и Blush. Цветки их привлекательны и элегантны, отличаются особой нежностью и изящностью (рис. 1). Оба сорта хорошо зимуют в условиях умеренных широт, не требуют сложного ухода, широко используются в ландшафтном дизайне и букетных композициях (Воронцов, 2007; Blush…, 2006–2023; Nina…, 2006–2023).

Сорт Nina Weibull (Нина Вейбул, Nina, Nina Weybull, Poulwei) представляет группу сортов Флорибунда (Floribunda), полученную в результате скрещивания полиантовых и чайно-гибридных роз (Nina…, 2006–2023). Группа включает много сортов, которые характеризуются продолжительным цветением.

Сорт Blush (Блаш) относится к группе чайно-гибридных роз (Hybrid Tea), полученных в результате скрещивания ремонтантных и чайных роз (Blush…, 2006–2023). Это одна из наиболее известных и значительных по объему групп, включающая более 10 тысяч сортов (Воронцов, 2007).

Экспериментальная часть работы выполнена в 2022 г. в условиях г. Твери. Черенкование проводили с учетом функционально-структурной зональности побегов, фенологической фазы и возраста маточного растения. Выбирали хорошо развитые побеги с активно функционирующими листьями без признаков старения (Клименко, 2008; Нигматянова, Мурсалимова, 2018). Черенковали в фенофазе цветения на этапе завершения бутонизации.

Результаты и обсуждение. Ключевое значение для успешной приживаемости черенков имеет выбор части материнского побега, которая будет подвергаться черенкованию. Этот выбор необходимо осуществлять с учетом закономерностей формирования побегов. И.Г. Серебряков (1952) неоднократно обращал внимание на стадийную разнокачественность частей побега в направлении от его основания к

верхушке. Нижняя часть побега, возникающая первой, стадийно наиболее молодая. Самой зрелой в стадийном отношении будет верхушка побега, хотя она закладывается еще в почке, и в этом отношении она является самой молодой частью побега. Боковые почки побега также характеризуются стадийной разнокачественностью их верхушечных меристем, что обусловливает различия в характере их дальнейшего развития. В соответствии с этим в пределах побега можно выделить разные структурно-функциональные зоны.

Структурно-функциональная зональность четко выявляется и хорошо изучена в пределах монокарпических (Troll, 1964; Борисова, Попова, 1990) и поликарпических (Серебрякова, Петухова, 1978) побегов травянистых растений. У травянистого многолетника монокарпический побег возобновления обычно имеет в основании укороченную зону возобновления (ЗВ) с почками, из которых в будущем году сформируются новые монокарпические побеги. Выше зоны возобновления расположена удлиненная зона торможения (ЗТ), в пределах которой боковые почки развиты слабо. За этой зоной следует зона обогащения (ЗО), почки которой развиваются силлептически и обеспечивают обогащение соцветия паракладиям (Troll, 1964). Завершается монокарпический побег верхушечным соцветием или одиночным цветком (ВС). Структуру такого монокарпического побега можно представить в виде следующей схемы – ЗВ–ЗТ–ЗО–ВС. Поликарпические побеги нарастают моноподиально и состоят из следующих друг за другом элементарных побегов (Серебрякова, Петухова, 1978). Цветоносы, образующие зону обогащения, пазушные. Не из всех вегетативных почек поликарпического побега развиваются боковые побеги. Принципиальную схему строения такого побега можно представить следующим образом: НЗТ–ЗВ–ЗТ–ЗО–ВП, где ВП – верхушечная почка. ЗТ не всегда бывает выражена.

Структурно-функциональная зональность побегов выражена и у древесных растений. Их строение часто соответствует структуре поликарпического побега трав. Вторая зона торможения не выражена, поскольку у древесных растений чаще происходит акротонное ветвление. Однако встречаются деревья, у которых при основании терминальной почки годичного побега развиваются мелкие пазушные почки (*Acer platanoides* L., *Quercus robur* L.) (Серебряков, 1952). Этот участок побега можно рассматривать как вторую (верхнюю) зону торможения. Чаще всего структуру побега древесного растения можно представить в виде следующей схемы: ЗТ–ЗВ–ЗО–ВП. У некоторых видов побег заканчивается верхушечным цветком или соцветием. При симподиальном нарастании верхушечная почка может отмирать.

Рис. 1. Внешний вид роз сорта Nina Weibull (1) и Blush (2)
(по: Нина …, 2017–2023; Блаш, 2022)

Чтобы черенкование было успешным, нужно брать черенки из зоны возобновления. Кроме этого требования есть еще ряд других условий, особенно важных при зеленом черенковании. Возможность получения максимально готовых к укоренению зеленых черенков определяется также фенологической фазой, в которой находится маточное растение, и его возрастом.

Лучшим периодом для черенкования многих видов и сортов является цветение, которое сопряжено у растений с наиболее активным обменом веществ и синтезом различных биологически активных веществ. Для роз черенкование лучше проводить в фенофазе конца бутонизации – начала массового цветения. При этом побеги должны быть хорошо развитыми, с активно функционирующими листьями, но без признаков старения. Эти рекомендации согласуются и с данными литературы (Ульянов и др., 1978; Клименко, 2008; Нигматянова, Мурсалимова, 2018). Для роз, представляющих из группы сортов флорибунда и чайно-гибридные розы, мы подтвердили обоснованность этих указаний экспериментально на примере сортов Nina и Blush.

При черенковании роз сортов Nina и Blush мы брали черенки из нижней части побегов (ЗТ), средней (ЗВ) и непосредственно сразу под цветками (условно ЗО). Каждый черенок представлял участок побега с двумя узлами и междоузлиями. Верхний узел был с листом. Косой срез делался под третьей почкой. Для уменьшения транспирации верхний листочек подвергался пинцировке. Черенки высаживали в грунт с песком и накрывались прозрачным укрытием.

Важно отметить, что у черенков из верхней части побегов почки трогались в рост первыми. Однако через некоторое время происходило их увядание, поскольку укоренения черенков к этому моменту не было. Возможно, такая реакция была обусловлена притоком к данной зоне гормонов, индуцирующих цветение, которые также оказали стимулирующее воздействие и на ближайшие почки. При этом веществ, оказывающих влияние на корнеобразование, было недостаточно.

В черенках из нижней части побегов ростовые процессы не происходили. Черенки из средней части побега роз из группы флорибунда укоренялись на 66% (6 из 9). Черенки роз чайно-гибридной группы укоренялись хуже – 4 из 8 (50%).

По мнению Д.Г. Хессайона (1999) многие сорта чайно-гибридных роз, особенно с желтыми цветками, черенкуются плохо. У плетистых, сильнорослых представителей группы флорибунда и многих кустарниковых роз черенкование более эффективно.

Наши попытки укоренить черенки розы чайно-гибридной группы из букета, который стоял в течение несколько дней не увенчались успехом. Нижние листья в этом случае уже потеряли свежесть. Даже применение стимуляторов роста (корневина и моногидрофулларемилаланина) не привело к положительному результату. Ростовые вещества могут ускорить корнеобразование, если учтены все прочие факторы успешности черенкования. В их числе оптимальные возраст и фенофаза, стадийная зрелость и свежесть, особенности функционально-зональной структуры побега.

Заключение. Большое значение для хорошей приживаемости черенков имеет выбор части материнского побега, которая будет подвергаться черенкованию. Этот выбор необходимо осуществлять с учетом особенностей функционально-зональной структуры побега.

Успешность зеленого черенкования зависит также от состояния маточного растения и побегов для черенкования. Необходимо учитывать возраст, стадийную зрелость, фенофазу и степень свежести побега. Ростовые вещества могут ускорить корнеобразование, если черенкование проведено в соответствии с данными рекомендациями.

Список литературы

Александрова М. 2000. Аристократы сада: красивоцветущие кустарники. М.: Фритон+. 192 с.

Абдурахманова Л.А. 1994. Биологические особенности размножения чайно-гибридных роз черенками в условиях Ташкента: автореф. дис... канд. биол. наук. Ташкент. 23 с.

Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. 2002. Размножение растений. СПб.: Изд. Санкт.-Петерб. ун-та. 230 с.

Блаш (Blush) 2022. Саженцы роз: [электрон. ресурс]. Режим доступа: https://sazhency-roz.ru/index.php?route=product/product&product_id=79 (дата обращения: 2.03.2023).

Борисова И.В., Попова Г.А. 1990. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. Т. 75. № 10. С. 1420-1426.

Воронцов В.В. 2007. Все о розах. М.: «Фантом-пресс». 320 с.

Гартман Х.Х., Кестер Д.Е. 2002. Размножение садовых растений. М.: Центрполиграф. 362 с.

Горланова Е.П. 2015. Влияние корнестимуляторов на укоренение зеленых черенков *Rosa* × *hybrida* различных садовых групп // Бюл. бот. сада Саратовского гос. ун-та. № 13. С. 85-88.

Ермаков Б.С. 1981. Размножение древесных и кустарниковых растений зеленым черенкованием. Кишинев: Штиинца. 222 с.

Завалишина О.М. 2022. Подбор регуляторов роста при размножении розы зелеными черенками // Аграрная наука – сельскому хозяйству: Сб. материалов XVII Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул. С. 224-225.

Захарчук Н.В. 2003. Совершенствование технологии выращивания посадочного материала при вегетативном размножении чайно-гибридных роз: автореф. дис... канд. с.-х. наук / Кубан. гос. аграр. ун-т. Краснодар. 27 с.

Золотилов В.А., Золотилова О.М., Скипор О.Б. 2019. Укореняемость зелёных черенков розы эфиромасличной сорта Лань в зависимости от типа посадочного материала, возраста и способа закладки маточника // Таврический вестник аграрной науки. № 3 (19). С. 77-85.

Клименко З.К. 2008. Секреты выращивания роз. М.: ЗАО «Фитон+». 160 с.

Козаев П.З. 2021. Применение стимуляторов роста при размножении роз методом зеленого черенкования // Перспективы развития АПК в современных условиях: материалы 10-й междунар. науч.-практ. конф. Владикавказ. С. 5-7.

Козаев П.З., Козаева Д.П. 2017. Размножение роз зеленым черенкованием // Инновационные технологии в растениеводстве и экологии: материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 80-летию со дня рождения А.Т. Фарниева. Владикавказ. С. 234-236.

Мельник М.А., Лях В.А. 2019. Размножение роз разных садовых групп путём черенкования // Вестник БГСХА: науч.-метод. журнал. № 1. С. 103-106.

Моисеева Ю.И., Абдуллаева Э.В. 2015. Влияние сроков черенкования на укореняемость и развитие зеленых черенков роз в условиях Дагестана // Актуальные вопросы сельскохозяйственных наук в современных условиях развития страны. Махачкала. С. 149-151.

Мороз Е.П., Малаева Е.В. 2018. Особенности вегетативного размножения роз одревесневшими и зелеными черенками // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. Т. 147. С. 137-138.

Мейсурова А.Ф., Кратович П.В., Иванова С.А., Спирина У.Н., Зуева Л.В., Нотов А.А., Курочкин С.А., Петухова Л.В., Андреева Е.А., Степанова

Е.Н. 2020. Основы флористики по стандартам World Skills: База данных. 2020. Свидетельство о государственной регистрации базы данных в Федеральной службе по интеллектуальной собственности № 2020620755. Заявка № 2020620621. Дата поступления 27.04.2020 г. Дата гос. регистрации в Реестре баз данных 30.04.2020 г.

Нигматянова С.Э., Мурсалимова Г.Р. 2018. Влияние сроков черенкования видов семейства Rosaceae L. на укореняемость зеленых черенков // Современное садоводство – Contemporary horticulture. № 1. С. 55-61.

Нина Вейбул 2017–2023. Розотека: [электрон. ресурс]. Режим доступа: https://rozoteka.ru/sorta https://rozoteka.ru/sorta/38115-nina-veybul (дата обращения: 2.03.2023).

Пенькова Е.В., Титова В.А., Звягина А.С., Динкова В.С. 2021. Использование БАВ при укоренении сортов роз методом зеленого черенкования // Овощеводство – от теории к практике: Сб. ст. по материалам IV Региональной научно-практической конференции молодых ученых. Краснодар. С. 77-80.

Петр Н.О. 1973. Особенности размножения зелеными черенками садовых роз в связи с происхождением их сортов: автореф. дис... канд. биол. наук / Московская с.-х. академия им. К.А. Тимирязева. М. 1973. 18 с.

Петухова Л.В., Григорьева Л.В., Нотов В.А. 2022. О биоморфологических особенностях некоторых видов роз // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(68). С. 93–99.

Петухова Л.В., Степанова Е.Н. 2009. Особенности побегообразования *Cyperus esculentus* L. // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 15. С. 122-126.

Петухова Л.В., Степанова Е.Н. 2018. К вопросу об интенсивности корневых систем цветочно-декоративных растений // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1. С. 131-137.

Поликарпова Ф.Я. 1993. Размножение плодовых и ягодных культур зелеными черенками. М.: ВО Агропромиздат. 91 с.

Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука. 391 с.

Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. 1978. «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 83. Вып. 6. С. 51-64.

Степанова Е.Н., Петухова Л.В., Мейсурова А.Ф., Иванова С.А., Зуева Л.В., Андреева Е.А. 2019. Значение биоморфологии для ландшафтного и флористического дизайна // Материалы X Международной конференции по экологической морфологии растений, посвящ. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 27–30 ноября 2019 г.). Т. 3. М.: МПГУ. С. 77–81.

Тарасенко М.Т. 2001. Размножение растений зелеными черенками. М.: Колос. 189 с.

Ульянов В.В., Иванова З.Я., Клименко З.К. 1987. Методические указания по размножению розы декоративной зелеными черенками. Ялта: Изд. Никитского ботанического сада. 16 с.

Фролова Е.С. 2015. Влияние генотипа на эффективность зеленого

черенкования роз // Ученые записки Тамбовского отделения РоСМУ. № 3. С. 216-219.

Хайрова Л.Н. 2016. Влияние биологически активных веществ на укоренение зелёных черенков парковых роз // Известия Санкт-Петерб. гос. аграр. ун-та. № 42. С. 42-45.

Халаджян А.С. 2005. Влияние регуляторов роста и факторов физического воздействия на укореняемость черенков различных сортов роз: дис.... канд. с.-х. наук. Краснодар. 269 с.

Халаджян А.С., Нещадим Н.Н., Епишина Т.Д. 2005. Размножение роз методом зеленого черенкования // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. № 12. С. 218-227.

Хессайон Д.Г. 1999. Все о розах. М.: Кладезь-Букс. 141 с.

Чайко В.В. 2005. Укореняемость черенков различных сортов роз в зависимости от условий укоренения и влияние способов размножения на продуктивность чайно-гибридных роз закрытого грунта: автореф. дис... канд. с.-х. наук / Кубанский государственный аграрный университет Краснодар. 30 с.

Чайко В.В., Нещадим Н.Н., Епишина Т.Д. 2005. Использование регуляторов роста при размножении различных сортов чайно-гибридных роз методом зеленого черенкования // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. № 12. С. 200-206.

Blush 2006–2023. Rosebook: Энциклопедия роз: [электрон. ресурс]. Режим доступа: http://www.rosebook.ru/roses/tea-hybrid/blush (дата обращения: 2.03.2023).

Nina Weibull 2006–2023. Rosebook: Энциклопедия роз: [электрон. ресурс]. Режим доступа: http://www.rosebook.ru/roses/tea-hybrid/blush (дата обращения: 2.03.2023).

Troll W. 1964. Die Infloreszenzen. Jena: Fischer. Bd. 1. 615 S.

ABOUT GREEN CUTTINGS OF ROSES

L.V. Petukhova[1], L.V. Grigoreva[2], V.A. Notov[3,1], E.N. Stepanova[1]

[1]Tver State University, Tver

[2]Michurinsk State Agrarian University, Michurinsk

[3]Secondary School № 3, Redkino Settlement, Tver Region

We note the need to use a biomorphological approach in the agricultural technology of cuttings. Using the example of two varietal groups of roses, we found out the success factors of green cuttings.

Keywords: *vegetative propagation, green cuttings, garden groups, stage diversity, structural and functional shoots zonality, agrotechnics, Rosa, Rosaceae.*

Об авторах:

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.

ГРИГОРЬЕВА Людмила Викторовна – доктор сельскохозяйственных наук, директор института, ФГБОУ ВО «Мичуринский государственный аграрный университет», 393760, Тамбовская обл., Мичуринск, ул. Интернациональная, д. 101, e-mail: grigorjeval@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, ул. Диева, д. 33а, e-mail: vnotov123@mail.ru.

СТЕПАНОВА Елена Николаевна – старший преподаватель кафедры ботаники ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Stepanova.EN@tversu.ru

Петухова Л.В. О зеленом черенковании роз / Л.В. Петухова, Л.В. Григорьева, В.А. Нотов, Е.Н. Степанова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 145-154.

Дата поступления рукописи в редакцию: 10.11.22
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.23

УДК 581.6: 582.734.4 (470.331)
DOI: 10.26456/vtbio296

ОБ ОПЫТЕ ВЫРАЩИВАНИЯ ВИНОГРАДА В УСЛОВИЯХ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

Е.А. Андреева[1], Л.В. Григорьева[2], Л.В. Зуева[1]
[1]Тверской государственный университет, Тверь
[2]Мичуринский государственный аграрный университет, Мичуринск

Рассмотрены особенности агротехники выращивания некоторых сортов винограда в условия северных регионов. Оценена продуктивность и устойчивость сортов Изабелла, Боскоп Глория, Велес, Цимлянский при выращивани их в некоторых районах Тверской области.

Ключевые слова: *рациональное районирование виноградарства, сорта винограда Изабелла, Боскоп Глори, Велеес, Цимлянский, урожайность, вкусоввые качекства, агротехника выращивания, Тверская область.*

Введение. Виноград южная культура, имеющая ограниченную экологическую пластичность в силу своей генетической природы. Традиционные центры происхождения, селекции и культивирования винограда расположены в условиях юга или мягкого климата Западной Европы. Достижения селекции, за последние десятилетия, дали возможность расширить географию культивирования и значительно продвинуться культуре на север. Каждый отдельный сорт при переносе в новые районы не всегда находит для себя новую благоприятную среду.

Анализируя многолетний опыт выращивания винограда из различных источников и собственный агротехнических опыт, можно сделать вывод, что все приемы посадки и культивирования хороши только применительно к конкретным почвенно-климатическим условиям. Рекомендовать какой-то один способ посадки для всех районов нельзя. Это касается и сортов. Правильно выбранный сорт и агротехника – залог успешного выращивания винограда. Изучения сортов и агротехник для конкретных почвенно-климатических условий в данное время является основным вопросом в культивировании винограда, особенно в северных регионах.

Рациональное районирование виноградарства в России во всем объеме позволяет выделить 4 области:

1. Область северного распространения, включающая виноградарство северные границы его промышленного разведения в настоящее время. Данная область ягодного виноградарства с

© Андреева Е.А., Григорьева Л.В., Зуева Л.В.. 2023

виноградниками, закрываемыми на зиму.

2. Континентальная область с холодными зимами (-20° и ниже) и с жарким летом, с закрываемыми на зиму виноградниками, дающими столовые и винные сорта.

3. Умеренно теплая область с виноградниками, не закрываемыми на зиму (зимний минимум ок. – -12°), с длинным вегетационным периодом.

4. Южная область виноградарства с жарким летом (ср. температура 20–24°), безморозными зимами и небольшим количеством осадков (200 – 500 мм в год).

Несмотря на особенности агротехгики в разных климатических условиях, виноградарство имеет широкое распространение в мировом сельском хозяйстве и в данное время успешно культивируется в условиях северного климата на территории России.

Климатические условия Тверской области формируются больше под влиянием воздушных масс суши, и характеризуется как умеренно континентальный (Васильева и др., 2019). В виду значительной протяженности области с северо-востока на юго-запад (450 км) климат области довольно сильно варьирует (Нотов и др., 2017; Зуева, 2020). С юго-запада на северо-восток континентальность климата растет. Средняя температура января колеблется от -8 ^{o}C и на западе до -13 ^{o}C и на северо-востоке, а июля –от +17 ^{o}C до +19 ^{o}C. Самый теплый месяц – июль.

Среднегодовое количество осадков колеблется от 550 до 750 мм. В течение года осадки выпадают неравномерно. Их количество резко возрастает в мае, в июне оно достигает максимальных значений (80–90 мм). Снежный покров устанавливается в самом конце ноября и держится до середины апреля, достигая мощности 40–60 см. В разные годы снег тает по-разному.

Для климата области характерно наличие четко выраженных сезонов года и частая смена воздушных масс. Сюда могут проникать арктический воздух с севера, атлантический – с запада, тропический – с юга. Поэтому погода разнообразна (Зуева, 2020). Продолжительность вегетационного периода составляет от 165 до 170 суток.

В северной зоне виноградарства, почвенно-климатические условия довольно разнообразны и порой резко отличаются друг от друга. Например, толщина снежного покрова может быть различной даже в соседних районах, а также меняется в разные годы (Зуева, 2020). Особенное внимание при культивированиии винограда в северных широтах должно быть уделено укрытию на зиму.

Методика. Наблюдения и испытания проводились на территории разных районов Тверской области в 2019–2022 годах. В качестве объектов культивирования и изучения были выбраны

следующие сотра винограда – Изабелла, Боскоп Глори, Велес, Цимлянский. Эти сорта районированны к культивированию в умеренных широтах, обладают ярким вкусовыми качествами, богатым витаминным составом, декоративностью (рис. 1).

При выращивании использовались классические агротехнические приемы возделывавния растений. Особенное внимание было уделено профиласктике болезням и вредителям, а также способам укрытия винограда в зимний период времени.

Для изучения показателей вегетации, плодоношения и урожайности использовались визуальные методы, фенологические методы наблюдения, фотофиксация и статистические методы. Элементы учета: подсчет, взвешивание. Инструменты и приборы: фотоаппарат, секаторы, бытовые весы для определения веса, линейка.

Проводлась оценка состояния вегетативных частей растения после зимованя, степень поврежденности болезням и вредителями в летне-осенний период урожайность сотров.

Результаты и обсуждение. В Тверской области выращивают такие сорта, которые выдерживают морозы и не очень требовательны к жаркому лету. Это в основном гибриды, такие как Изабелла, Боскоп Глори, Велес и Цимлянский (далее испытуемые сорта) (Андреева и др., 2022). Их плодовые почки выдерживают морозы до -40°C, а корневая система не боится промерзания почвы до -20°C. Могут плодоносить на бедных почвах, однако хорошо относятся к подкормкам. В этой связи полученный урожай является малозатратным, экологически чистым продуктом. Общие показатели испытуемых сортов приведены в таблице 1.

Изабелла – поздний сорт винограда, гибрид сортов *Vitis lambrusca* × *Vitis vinifera* (табл. 2). Ягоды черные, округлые, с налетом сизо-серого цвета. Мякоть кисло-сладкая, бледно-зелёного или зеленовато-жёлтого цвета. Косточек в ягодах немного. Употребляют в свежем виде, также делают вино, варят варенье и компоты. Плодоношение наступает на 3–4 год.

Довольно неприхотливое растение, переносящее холода до -25°C без укрытия и до -35°C с укрытием. Редко поражается грибковыми заболеваниями. Отличается хорошим иммунитетом. Сорт не требователен к подкормкам и качеству почвы.

Однако есть и недостатки. Изабелла негативно реагирует на засуху. Чувствителен к содержанию извести в почве. Не любит кислый грунт.

Таблица 1

Общая характеристика модельных сортов винограда, перспективных для испытания в серверных регионах

Характеристики	Сорт Изабелла	Сорт Боскоп Глория	Сорт Велес	Сорт Цимлянский
Селекционные особенности	Гибрид сортов «Витис винифера» и «витис лабруска»	Родословная не совсем понятна. Отмечено, что чистая винифера или чистая лабруска. Есть данные, что с 1980-х гг. стал гибридом виниферы и лабруски	«Русбол» и «София»	Донской сорт
Сроки созревания	Поздний	Ранний (100-110 дней)	Сверхранний	Среднеранний
Масса грозди, гр.	130–250*	100–200	600–5000	130–250
Масса ягоды, гр.	2–3	1–2	5–10	2–3
Урожайность, кг с куста	50	25	30–50	50
Особенности вкуса (оценка в баллах)	Выраженный мускатный, оттенки земляники, черной смородины (4)	Лабрусковый вкус (4)	Мускатный(4)	Выраженный мускатный, оттенки земляники, черной смородины (4)
Высота куста	Сильнорослый	Сильнорослый	Сильнорослый	Сильнорослый
Морозостойкость	До – 30°	До – 25°	До – 21°	До – 30°
Устойчивость к болезням	Высокая	Высокая	Средняя	Низкая
Урожайность, баллы	5	5	5	5
Выращивание, баллы	4, 5	4,5	4,5	4, 5

При изучении сортимента выращиваемого на территории Тверской области, была выявлена хорошая продуктивность у сорта «Изабелла». Сорт «Изабелла» достаточно широко распространен на территории области. Возможно это связано с доступностью посадочного материала, это один из первых сортов появившийся на рынке.

«Изабелла» – столовотехнический сорт винограда, универсальность возможно та привлекательная черта, способствующая широкому распространению. Наблюдаемые растения были

приобретены в торговой сети около 10 лет назад. Высажены в грунт, и пять лет назад над кустами была установлена поликарбонатная теплица.

Срок созревания поздний, что оказывает влияние на урожайность и вкусовые качества. Масса большей части гроздей и ягод меньше указанной в описании сорта. Это снижает урожайность. Вкус выраженный, но с преобладанием черной смородины, мускатный и земляничный выражены меньше. В годы с малым количеством солнечных дней, вкус черной смородины усиливается, а мускатный и земляничный теряются. Сохраняется морозостойкость и устойчивость к болезням.

Оценивая сорт в условиях Тверской области в качестве плюсов можно выделить следующие качества: морозоустойчивость, не требует укрытия в зимней период, невосприимчивость к заболеваниям, в том числе к филлоксере, оидиуму и милдью, хорошо растет на неплодородных почвах, хорошо переносит транспортировку, длительное хранение в прохладном помещении.

Данный сорт находит еще одно применение. Активный рост лозы за вегетационный период позволит быстро озеленить беседки, веранды и придомовые территории. Минусами являются: поздний срок созревания, в ягодах находятся довольно крупные косточки, требует осветление гроздей в период созревания. Большой минус восприимчив к грибковым заболеваниям, в том числе к антракнозу. Гриб вызывающий это заболевание широко распространен на территории области.

Боскоп Глория – ранний гибридный сорт винограда. Ягоды мелкие, сладкие, округлые, фиолетово-синие, с налетом (табл. 2). Употребляют в свежем виде и используют в виноделии. Кожица тонкая. Мякоть плотная. Устойчив к болезням. Плодоношение наступает на 3-й год. Сорт «Боскоп Глория» выращивается на территории области, сорт редкий, информация о сорте очень скудная. «Боскоп Глория» – технический сорт винограда.

Наблюдаемые растения были приобретены в торговой сети около 10 лет назад. Выращивались изначально в открытом грунте под укрытием.

Срок созревания ранний, что оказывает влияние на урожайность и вкусовые качества. Масса большей части гроздей и ягод меньше указанной в описании сорта. Это снижает урожайность. Вкус выраженный, но с преобладанием кислинки.

1

2

3

4

Рис. 1. Культивируемые в Тверской области сотра винограда:
1 – Изабелла, 2 – Боскоп глори, 3 – Велес, 4 – Цимлянский,
фото Е.А. Андреевой, 2022 г.

В годы с малым количеством солнечных дней, вкус усиливается. Сохраняется морозостойкость и устойчивость к болезням.Оценивая сорт в условиях Тверской области в качестве плюсов можно выделить следующие качества: сильнорослость, морозоустойчивость, не требует укрытия в зимней период, невосприимчивость к заболеваниям, в том числе к филлоксере, оидиуму и милдью, хорошо растет на неплодородных почвах, хорошо переносит транспортировку, длительное хранение в прохладном помещении. Данный сорт находит еще одно применение – активный рост лозы за вегетационный период позволит быстро озеленить беседки, веранды и придомовые территории. Средний общий вес кисти составил 150 гр.

Сорт «Велес» (кишмиш), бессемянный столовый сорт, достаточно редко встречается на территории области. Возможно, это связано с тем, что виноград техничексий (винный) (табл. 2).

Сорт «Цимлянский» достаточно редко встречается на территории области. Возможно это связано с тем, что виноград техничексий (винный). «Цимлянский» – технический сорт винограда. Наблюдаемые растения были приобретены в торговой сети около 10 лет назад. Высажены в грунт, и пять лет назад над кустами была установлена поликарбонатная теплица. Срок созревания среднеранний, что оказывает влияние на урожайность и вкусовые качества. Масса большей части гроздей и ягод меньше указанной в описании сорта. Это снижает урожайность. Вкус простой, выраженно кислый. Слабозимостойкий, в сырую погоду происходило растрескивание и плесневение ягод, что снижало урожай.

Оценивая сорт в условиях Тверской области в качестве плюсов можно отметить, хорошо переносит транспортировку, длительное хранение в прохладном помещении. Большой минус восприимчив к грибковым заболеваниям, растрескивание и плесневение ягод, что снижало урожай. Данный сорт находит еще одно применение. Активный рост лозы за вегетационный период позволит быстро озеленить беседки, веранды и придомовые территории.

В условиях выращивания в теплице продержался восемь лет с укрытием. В зиму 2021–2022 гг., после разрушения теплицы и отсутствия укрытия погиб полностью. Минусами являются: поздний срок созревания, опадение. Данный сорт находит еще одно применение. Активный рост лозы за вегетационный период позволит быстро озеленить беседки, веранды и придомовые территории. В условиях выращивания в теплице продержался восемь лет с укрытием. В зиму 2021–2022 гг. после разрушения теплицы и отсутствия укрытия погиб полностью.

Таблица 2

Сравнительная характеристика некоторых сортов винограда, проходивших испытание в условиях Тверской области

Характеристики	Сорт Изабелла	Сорт Боскоп Глория	Сорт Велес	Сорт Цимлянский
Селекционные особенности	Гибриды «Витис винифера» и «витис лабруска»	Родословная не совсем понятна. Отмечено, что чистая винифера или чистая лабруска. Есть данные, что с 1980-х стал гибридом виниферы и лабруски.	«Русбол» и «София»	Донской сорт
Сроки созревания	Поздний	Поздний	Сверхранний	Среднеранний
Масса грозди, гр.	100–180	100–180	400	100–180
Масса ягоды, гр.	1–3	3–7	5–10	1–3
Урожайность, кг с куста	3	1,2	1,2	3
Особенности вкуса (оценка в баллах)	Выраженный мускатный, оттенки земляники, черной смородины (3).	Лабрусковый вкус (3)	Мускатный (3)	Выраженный с преобладанием черной смородины, выражкнно кислый (3)
Высота куста	Сильнорослый	Сильнорослый	Сильнорослый	Сильнорослый
Морозостойкость	До –30°	До –25°	До –21°	До –30°
Устойчивость к болезням	Высокая	Высокая	Средняя	Низкая
Урожайность, баллы	3	3	3	3
Выращивание, баллы	–	–	–	4, 5

Примечание. Приведены средние показатели за весь период наблюдения.

Урожайность винограда в районе наблюдения. Урожайность способ определения продукции с определённой культуры, чаще оценивается в кг с куста. По урожайности виноград классифицируют по следующими категориям: низкоурожайный, среднеурожайный, высокоурожайный.

Рис. 3. Сравнение урожайности сортов Изабелла и Боскоп Глори в условиях Тверской области (с одного куста), кг

Рис. 4. Сравнение урожайности сортов Велес и Цимлянский в Тверской области, кг

Исходя из данных диаграмм, можно сделать вывод, что такие сорта винограда, как Боскоп Глория и Велес более урожайны в условиях умеренного климата Тверской области, чем сорта Изабелла и Цимлянский. Однако Сорта Изабелла и Цимлянский тоже дают

неплохой урожай и могуб бвыть рекомендованы к культивированию в районах с холодным зимами.

Таблица 3

Сравнительная характеристика вкусовых качеств некоторых сортов винограда (по пятибальной шкале)

Сорт	Кислотность	Сочность	Сахаристость	Аромат	Терпкость
Изабелла	3	4	4	5	1
Боскоп Глория	2	5	4	3	2
Велес	2	5	4	4	1
Цмлянский	4	3	2	3	1

Оценивая вкусовые качества сортов винограда, выращенного в условиях Тверской области можно сделать вывод, что сорта Боскоп Глория и Велес дают более сочные сладкие плоды (табл. 3). Они обладает меньшей кислотностью, чем сорта Изабелла и Цимлянский. Вкус этих сортовхарактеризуется присутстствием приятной на вкус терпкостью. Минусами являются: достаточно плотные грозди с мелкими ягодами, в ягодах находятся довольно крупные косточки.

Уход за виноградом в районе исследования

Укрытие на зиму. Предлагается очень много вариантов укрытия, но однозначного варианта, обеспечивающего сто процентную сохранность, нет. Укрывные кусты обрезают осенью, а не укрытые – весной. Не укрытые кусты, обрезанные осенью, заметно теряют в зимостойкости. Необрезанные зимуют лучше. Это постоянно отмечают на виноградниках ВНИИВиВ им. Потапенко. Обрезают их весной. Но не во время набухания и выхода почек. Хороший срок обрезки – до середины марта. Можно проводить обрезку уже и после пика сокодвижения – по третьему-четвертому листику на побегах. Но тут как осторожно не проводи обрезку, многие побеги обламываются.

На юге зима скачущая: в любом месяце температура может варьировать от 15°С до -15°С. При этом сильных морозов не бывает. А весной очень важно раскрыть кусты до выхода побегов из почек. И надо сразу разложить лозы по проволокам. Но одновременно надо устранить вероятность повреждения возвратными заморозками. Садоводы, выращивающие виноград, имеют опыт укрывать кусты толстым фольгированным утеплителем, тщательно прижимая по

краям. Он отражает солнце, работает «термосом», и сохраняет холод почвы на неделю-две дольше. Почки лопаются только к маю – заморозки уже ушли. Для севера метод не подойдет.

В морозных зонах виноград может зимовать очень надежно в сухих траншеях. Стенки лучше сделать из досок или шифера, со щебнем на дне и с отводом талой воды. Здесь кусты и растут, сюда их и укладывают на зиму. Верхнее укрытие зависит от надежности снежного покрова. В многоснежных зимах надежным верхним утеплителем служит снег. Достаточно накрыть траншеи щитами из досок, а сверху уложить рубероид или пленку.

В малоснежных зонах на деревянный щит обычно наваливают слой соломы, листьев, лапника, и лишь потом укрывают все пленкой. Но и здесь самое надежное – капитальные сухие траншеи. И лучше, если они расширены до 120 см и плотно накрывают готовыми рамами – превращаются в парники и весной, и осенью. Так почва прогревается намного раньше и сильнее, а осенью позже остывает.

На зиму виноград укрывают. При изучении укрытий винограда были встречены разные варианты. Укрытие еловыми ветвями и пленкой, укрывным материалом разной толщины, пленкой, нетканным материалом, соломой, снегом, размещение в теплицах.

После изучения вопроса укрытия винограда сделан вывод о том, что наиболее эффективным и доступным способом является следующий. Для этого со шпалеры снимают ветви винограда, укладывают их на землю. После снятия с опоры, на кусты раскладывается ветки ели, затем нетканый укрывной материал и полиэтиленовая пленка или другой не промакаемый материал. Можно проложить между ними доски и накрыть спанбондом – не тканный материал. Снежный покров является дополнительной защитой.

Еще эффективный метод выращивания винограда в поликарбонатных теплицах. Культивирование винограда в теплицах не очень распространено на территории области. Положительным моментом возделывать культуру в условиях закрытого грунта, есть возможность контролировать климат и создать винограду оптимальные условия роста и развития. Выращивание в теплице позволяет сдвинуть сроки начала вегетации и созревания культуры на более ранние, повысить урожайность, уменьшить значительно влияние сильных заморозков, в теплице сильные заморозки культуре не страшны. Теплица обеспечивает защиту винограда от вредителей и неблагопрятных погодных условий. И нет необходимости проводить большое количество химических обработок. Культура в теплице практически не подвергается заражению милдью и другими заболеваниями. Проводить агротехнические работы по уходу за культурой в теплице гораздо проще, чем в открытом грунте.

Подкормка. Основное удобрение для винограда калий. Именно калийные удобрения влияют на формирование плодовых почек и вызревание побегов. Осторожно надо относиться к азотным удобрениям, так как переизбыток азота в почве ведет к нарастанию листовой массы, что сказывается на плодоношении. Если использовать азотистое удобрение, то их вносят только весной.

В апреле в почву вносят сульфат калия. Первая подкормка производится до начала цветения. Вторая подкормка за 10-15 дней до завязей плода. Третья за две недели до сбора урожая. Для подкормки молодого винограда используют фосфорные удобрения. Благодаря фосфору цветки и ягоды быстрее и лучше развиваются. Подходит для любых типов почв. Так же используют внесение органических удобрений. Зола имеет большое количество питательных микроэлементов. Пользуется спросом птичий помет, который ускоряет созревание ягод, однако его надо предварительно настаивать, так как в свежем виде он раздражает почву и побеги. Все удобрения вносятся во влажную почву, так как распределение питательных веществ пойдет быстрее, нежели по сухой земле.

Обрезка. Вегетативное размножение у винограда происходит очень активно (Ермаков, 1981) Если виноград не обрезать, то он заполнит вокруг все пространство и корневой системе будет не справиться с вегетативной массой. Куст может погибнуть. Вот почему обрезка необходима.

Обрезку производят разными способами, в зависимости от того, где растет куст. Если, например, вдоль забора, то виноград формируют 4 основными ветвями веерным рисунком, подвязывая к забору. Вдоль столбиков формируют 2 ряда с четырьмя ветвями. Обрезку необходимо проводить в течении всего сезона. Весенняя обрезка проводится до начала сокодвижения.

В Калининском районе Тверской области этот период выпадает на начало - середину апреля, когда установится температура +5°C. Весенняя обрезка повышает урожайность, придает кусту правильную форму, способствует формированию качественных почек. Обрезают лозу, оставляя 7–12 глазков, слабые и больные удаляют.

Необходимо проводить в середине лета, в конце июля, в начале августа, чтобы избежать загущения куста. Осенью после листопада проводится основная обрезка по подготовке к зиме. Именно в этот период уже прекращается отток питательных веществ в корневую систему, лоза вызревает и ее можно укрывать на зиму.

В Калининском районе Тверской области эти сроки выпадают на середину октября–начало ноября, в зависимости от погодных условий.

Рис. 5. Схема обрезки кустов винограда, проведенной 18.04.2021 г.

При обрезке оставляют на кусте 30–35 глазков. Все тонкие, слабые, высохшие побеги удаляются. После обрезки должна остаться приблизительно пятая часть куста. После обрезки виноград поливают, обрабатывают от болезней и укрывают.

Болезни и вредители винограда. Болезни винограда не только портят внешний вид, но и губят урожай, ослабляют кусты. Самыми распространенными заболеваниями винограда являются милдью и серая гниль. Их легко распознать по белому налету на листьях. Для борьбы с ними используют такие препараты как антракол, бордоская смесь, купростат, ридомил и др. последнее опрыскивание производят

за три недели до снятия урожая. Помимо болезней виноград надо оберегать от вредителей, таких как паутинный клещ, листовертки, виноградный зудень. Для их борьбы используют неорон, золон, талстар. Болезни и вредители в месте произрастания объектов изучения не были выявлены.

Заключение. Результаты культивирования сортов винограда Изабелла, Боскоп Глория, Велес и Цимлянский в условиях Тверской области поакзали возможность их выращивания в регионах с умеренным климатом и продолжительной зимой. Все сотра имели меньшую продуктивность и урожайность по сравнению с их общими показателями при выращивании в южной полосе. Однако собранного урожая было достаточно для использования в свежем виде, приготовдения варенья и вина. Вполне удовлетворительны и вкусовые качества. При оценке устойчивости и продуктивности выращивания испытуемых сортов можно сделать вывод, что на территории Тверской области более продуктивен и устойчив сорт Велес. В ходе работы была рассмотрена специфика агротехники выращивания винограда: подкормка, обрезка, защита от болезней и вредителей с учетом природных факторов. Испытуемые сорта показали себя достаточно морозоустойчивыми, транпортабельными, с хорошими показателями хранения. Они не требуют сложных агротехнических приемов в период выращивания. Целесообразны дальнейшие испытания изученных сортов винограда в условиях Тверской области.

Список литературы

Андреева Е.А., Зуева Л.В., Яковлева В.М,. Коршунов Е.А. 2022. Виноград в северных широтах // Современная наука: актуальные вопросы, достижения и инновации: сборник статей XXVII Международной научно-практической конференции (Пенза, 5 ноября 2022 г.): в 2-х частях. Часть 1. Пенза: Наука и Просвещение. С. 99-104.

Васильева И.М., Гудкова Ю.Д., Степанова Л.Р., Андреева Е.А., Зуева Л.В., Иванова С.А. 2019. Озеленение урбанизированных территорий в городе Твери // Экология и мелиорация агроландшафтов: перспективы и достижения молодых ученых: материалы VII Международной научно-практической конференции молодых ученых, посвященной 120-летию со дня рождения Альбенского Анатолия Васильевича, Волгоград, 6–9 ноября 2019 г. Волгоград: ФНЦ агроэкологии РАН. С. 59-60.

Ермаков Б.С. 1981. Размножение древесных и кустарниковых растений зеленым черенкованием. Кишинев: Штиинца. 222 с.

Зуева Л.В. 2020. Флора и география Тверской области: База данных. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2020622286 Российская Федерация. Флора и география Тверской области: № 2020622096 : заявл. 03.11.2020: опубл. 16.11.2020; заявитель

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

Нотов А.А., Мейсурова А.Ф., Зуева Л.В., Нотов В.А., Андреева Е.А., Иванова С.А. 2017. Некоторые итоги реализации модели комплексного биомониторинга экосистем Верхневолжья // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2. С. 244-269.

GROWING GRAPES IN THE TVER REGION

E.A. Andreeva[1], L.V. Grigoreva[2], L.V. Zueva[1]
[1]Tver State University, Tver
[2]Michurinsk State Agrarian University, Michurinsk

The peculiarities of agrotechnics of growing some grape varieties in the conditions of the northern regions are considered. The productivity and stability of the varieties Isabella, Boskop Glory, Veles, and Tsimlyansky were evaluated when grown in some areas of the Tver region.

Keywords: *rational zoning of viticulture, grape varieties Isabella, Boskop Glory, Velees, Tsimlyansky, yield, taste qualities, agrotechnics of cultivation, Tver region.*

Об авторах:

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.

ГРИГОРЬЕВА Людмила Викторовна – доктор сельскохозяйственных наук, директор института, ФГБОУ ВО «Мичуринский государственный аграрный университет», 393760, Тамбовская обл., Мичуринск, ул. Интернациональная, д. 101, e-mail: grigorjeval@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.

Андреева Е.А. Об опыте выращивания винограда в условиях Тверской области / Е.А. Андреева, Л.В. Григорьева, Л.В. Зуева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 155-169.

Дата поступления рукописи в редакцию: 12.11.22
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.23

УДК 574.3: 582.936.2 (470.311)
DOI: 10.26456/vtbio297

О РЕЗУЛЬТАТАХ МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА МЕСТООБИТАНИЯ *GENTIANA CRUCIATA* НА АРГУНОВСКОМ ИЗВЕСТНЯКОВОМ КАРЬЕРЕ (МОСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)*

А.Г. Куклина[1], Н.А. Озерова[2]
[1]Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва
[2]Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН, Москва

Дана характеристика местообитания редкого в Московской области вида *Gentiana cruciata* L. (Gentianaceae) на правобережье р. Осетр в урочище Ковылинская гора около д. Аргуново (городской округ Зарайск). Впервые этот вид отмечен здесь в 1951 г. Р.И. Дьяковой. После открытия Аргуновского месторождения известняка А.К. Скворцов, обследуя степной участок у д. Аргуново в 1954 г., *G. cruciata* не встретил. В 2020 г. авторы начали флористические исследования урочища, включая старый карьер. В 2022 г. заложено и описано 5 пробных площадок в различных биотопах с *G. cruciata* по общепринятой методике. Сравнение наших результатов с данными 1950–1960-х гг. и сведениями о хозяйственном использовании урочища Ковылинская гора позволили выявить этапы формирования ценопопуляции *G. cruciata* с учетом воздействия антропогенного фактора. Установлено примерное время существования описанной нами ценопопуляции (от 25 до 40 лет), оценены перспективы ее дальнейшего развития на антропогенно нарушенном местообитании (в старом карьере) и на сохранившемся степном участке.
Ключевые слова: *Gentiana cruciata, ценопопуляция, Красная книга Московской области, антропогенный фактор, городской округ Зарайск, Московская область.*

Введение. Горечавка крестовидная — *Gentiana cruciata* L. (Gentianaceae) имеет бореальный западносибирско-европейский ареал; приурочена к лесным полянам, луговым степям, остепненным лугам, разреженным лесам и лесостепным дубравам (Цвелев, 1978; Казакова, 2004). В средней полосе европейской части России *G. cruciata*

* Исследование выполнено в рамках Государственных заданий ГБС РАН, проект №122042700002-6 «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения» и ИИЕТ РАН, проект № 122031600400-5 «Эволюция представлений о географической картине и геологическом строении Земли: парадигмы и персоналии»

© Куклина А.Г., Озерова Н.А., 2023

произрастает почти во всех областях (кроме северных), чаще в долинах больших рек, по обнажениям карбонатных пород (Зиновьев и др., 2007; Маевский, 2014).

G. cruciata – гемикриптофит, летнезеленый, каудексовый вегетативно неподвижный травянистый поликарпик. Для этого вида характерна розеточная моноподиальная модель побегообразования. Пазушный цветонос олиственный, безрозеточный, полностью отмирает после цветения и плодоношения (Захарова, 1993).

Растительная масса *G. cruciata* представляет практический интерес в лечебных целях (Куклина 2009), так как обладает антибактериальной и антифунгицидной активностью, содержит биологически активные флавоноиды, иридоиды и органические кислоты, перспективные в фитотерапии при желудочно-кишечных заболеваниях (Tuka et al., 2011; Крюкова, Лукашук, 2020; Budniak et al., 2021). Растение не поедается домашним скотом, но уязвимо к вытаптыванию.

Рис. 1. Статус *G. cruciata* в муниципальных образованиях Московского региона (по: Щербаков, Любезнова, 2018)

G. cruciata в «Красной книге Московской области» (Швецов, 2018) отнесена к редким видам, 3-ей категории. Вид указан для 19 районов (рис. 1), преимущественно в южной части Московского региона, включая Зарайский, Каширский, Озерский и Серебрянопрудский районы (Щербаков, Любезнова, 2018). *G. cruciata* произрастает и в соседней Рязанской области (Казакова, 2004), где не является охраняемым видом (Швецов, 2018).

Рис. 2. *G. cruciata*, сбор Р.И. Дьяковой (30.VII.1951).
(Серегин А.П. (ред.), 2022 … MW0473087)

В 1951 г. в Зарайском районе на правом берегу р. Осётр (бассейн р. Оки) в ходе проведения геоботанических исследований у д. Аргуново, среди коренного типа растительности — дубрав, сложных сосновых боров и пойменных лугов, Р.И. Дьякова (1953а) выявила уникальный участок с элементами степной окской флоры, который старожилы называют Ковылинская гора (Афанасьев, 1969). На высоком обрывистом берегу с выходами крупных плит известняка она

отметила две ассоциации: 1) в верхней и средней частях склона — *Stipa pennata* L. + *Koeleria cristata* (L.) Pers. + *Geranium sanguineum* L. и 2) в нижней — *Anemone sylvestris* L. + *Geranium sanguineum*. В ассоциациях злаки составляли около 40%, бобовые — менее 1%, разнотравье — около 60%. (Дьякова, 1953а, б). В работе Р.И. Дьяковой (1953а) сообщалось, что *G. cruciata* (рис. 2) произрастала у д. Аргуново по берегу р. Осетр на выходах известняка редко и рассеянно.

В 1950 г. «организацией “Гипрокоммунстрой” по заданию “Гипроавиапрома” близ д. Аргуново проводились геологоразведочные работы с целью изыскания карбонатных пород, пригодных на бут, щебень для бетона, на обжиг извести и для дорожного строительства. Было выявлено месторождение, расположенное на правом берегу р. Осетр, непосредственно на юго-западной окраине д. Аргуново» (Мелков, Бобрышева, 1960, с. 16). В 1951-1952 гг. «Гипрокоммунстрой» произвел разведку Аргуновского месторождения, установив запасы в 3 млн м^3 сырья, однако до конца 1960 г. оно официально не разрабатывалось (Мелков, Бобрышева, 1960, с. 153-154).

В июле 1954 г. Ковылинскую гору у д. Аргуново посетил А.К.Скворцов и отметил, что степной участок «порядочно нарушен (был) ломками камня по склону и из ям… Никаких степных злаков. Нет даже *Carex montana* и терновника!» (Скворцов, 1953-54). Он не нашел редкого и уязвимого при антропогенном вмешательстве ковыля (*Stipa pennata*) среди уцелевших дерновых злаков — *Festuca sulcata* (Hackel) Nym. и *Koeleria cristata,* и не сообщает о произрастании *G. cruciata* (Скворцов, 1969).

Нам примерно известно, когда началась разработка Аргуновского месторождения и когда добыча известняка прекратилась. Судя по карте Зарайского района (лист N-37-42-B), площадь, занимаемая карьером, в 1982 г. составляла около 2 га, а его глубина — 8 м. К 1986 г. добыча камня, по-видимому, не велась уже около 10 лет, т.к. отвалы щебня полностью заросли травой (Михайлова, 1986). В настоящее время карьер не разрабатывается и в народном хозяйстве не используется. На его территории в субстрате много карбонатного щебня, отмечены выходы на поверхность известняковых плит. Почва дерново-карбонатная (Куклина, Озерова, 2021).

Флористические исследования, проводившиеся в 2020–2021 гг. в городском округе Зарайск, способствовали находкам на остепненном участке около дер. Аргуново *G. cruciata* и других охраняемых видов — *Stipa pennata, Aster amellus* L., *Rosa villosa* L., *Pyrus communis* L., *Campanula bononiensis* L. (Ozerova, Kuklina, 2021). Дополнительно к списку по Московскому региону (Щербаков, Любезнова, 2018) были

отмечены *Lithospermum officinale* L., близкородственные виды: *Euphrasia brevipila* Burnat & Gremli и *E. pectinata* Ten. (Куклина, Озерова, 2021).

По мнению А.К. Скворцова (1969), остепненные участки, занимающие небольшую площадь, имеют реликтовое происхождение и заслуживают особого внимания. Очевидно, что хозяйственное использование природных ландшафтов неизбежно проводит к фитоценотическим изменениям, которым требуется регулярный мониторинг. Поскольку обнаруженная в Московской области популяция *G. cruciata* в настоящее время является единственной в городском округе Зарайск, подвержена умеренному антропогенному вмешательству и приурочена к северной границе ареала вида, она нуждается в более детальном обследовании.

Цель работы – наблюдение и описание природной ценопопуляции *G.cruciata* на урочище Ковылинская гора, в нижнем течении р. Осетр (городской округ Зарайск Московской области).

Методика. Для изучения *G. cruciata* в июне 2022 г. на крутом склоне (до 45°) южной экспозиции по правому берегу р. Осетр, около д.Аргуново, в городском округе Зарайск Московской области, заложены 5 пробных площадок (размером 2 × 2 м) (рис. 3).

Рис. 3. Расположение пробных площадок на местности

Для определения геолокации площадок, включая высоту над уровнем моря, использован GPS-навигатор (Garmin Oregon 450). При выборе места для площадок на береговом склоне максимально учтено разнообразие биотопов, сделана попытка выстроить высотный

профиль (с перепадом высот в 11 м).

Геоботанические описания на площадках выполнены по общепринятой методике: определены покрытие травостоя, перечень и обилие видов по шкале Друде; у растений *G. cruciata* измерена высота и число розеточных побегов. В пределах местообитания *G. cruciata* на Аргуновском известняковом карьере осуществлен подсчет особей. Детальный учет возрастного состояния особей *G. cruciata* не проводился.

Результаты и обсуждение. Общая площадь, занимаемая ценопопуляцией *G. cruciata* (250 ×50 м), составляет примерно 1,25 га. В границах исследуемого биоценоза *G. cruciata* распределяется относительно равномерно. Особи размещены на расстоянии 40–60 см друг от друга, иногда ближе, образуя небольшие группы.

Известно, что семена у *G. cruciata* бескрылые (Цвелев, 1978), размножение вида в природе происходит семенным путем. Если высота генеративных побегов составляет 25–40 см, то она является определяющей в процессе расселения особей в популяции.

Рис. 4. *G.cruciata* в старой каменоломне у д. Аргуново. Фото Н.А. Озеровой (09.IX.2020)

При подсчете общего числа растений *G. cruciata* в ценопопуляции около д. Аргуново отмечено 185 особей, в основном, в генеративном возрастном состоянии (рис. 4). Плотность размещения растений *G. cruciata* немного различается в экотопах, где заложены площадки (табл. 1), но в среднем составляет 0,04 особей на 1 м^2. Для примера, в Самарской области — 0,03-0,1 ос./м^2 (Саксонов и др., 2006); в Вологодской области — 4,5-6,5 ос./м^2 (Кононова, Шушпанникова, 2013); в Томской области — 3,7 ос./м^2 (Катаева, Прокопьев, 2019).

Таблица 1

Характеристика *G. cruciata* в различных биотопах на правом берегу р. Осетр в городском округе Зарайск Московской области (июнь, 2022)

Площадка	Высота над ур. моря, м	Биотоп	Плотность размещения растений, особи на м^2	Высота розеточных побегов, см	Число побегов на растении, шт.
1	137	Остепненный крупнозлаковый луг	0,07	17-29	3-5
2	139	Разнотравно-ковыльный луг	0,04	16-20	3-5
3	142	Березняк разнотравный	0,04	25-35	3-5
4	146	Остепненный разнотравный луг	0,10	16-28	4-7
5	148	Ковыльно-разнотравная степь	0,08	10-17	2-3

Ниже приводим описание 5 пробных площадок.

Площадка №1 (54°52′33″ с.ш.; 38°48′23″ в.д.) расположена на участке со слабым уклоном (в 3° на восток) в старой части каменоломни, 137 м над ур. моря. Общее покрытие на остепненном крупнозлаковом лугу (*Stipa pennata* – *Anemone sylvestris* + *Nepeta pannonica* L.) составляет 100%. Доминируют злаки – *Stipa pennata* cop$_3$; *Poa pratensis* ssp. *angustifolia* (L.) Arcang. sp.; *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth sp. (покрытие 60%). Среди разнотравья (покрытие 40%) преобладают *Anemone sylvestris* cop$_2$; *Nepeta pannonica* cop$_1$. В меньшей степени представлены *G. cruciata* sol.; *Agrimonia eupatoria* L. sol.; *Eryngium planum* L. sol.; *Filipendula vulgaris* Moench sol.; *Trifolium montanum* L. sol.; *Geranium sanguineum* sol.; *Viola montana* L. sol.; *Lathyrus pratensis* L. sol.; *Galium verum* L. sol.; *Centaurea scabiosa* L. sol.; *Polygala comosa* Schkuhr un. Среди растительности отмечены единичные сеянцы *Pinus sylvestris* L. (в возрасте 3-х лет) и *Quercus robur* L. (2-х лет).

Площадка №2 (54°52′33″ с.ш.; 38°48′24″ в.д.) — на месте изъятия известняка в бывшей каменоломне, 139 м над ур. моря. Общее проективное покрытие на разнотравно-ковыльном лугу (*Fragaria viridis* (Duch.) Weston – *Anemone sylvestris* + *Stipa pennata*) составляет 95%. Злаки представлены *Stipa pennata* cop$_2$, *Calamagrostis epigeios* sp.; *Poa compressa* L. sol. (покрытие 10%). Среди разнотравья (покрытие 85%) доминируют *Fragaria viridis* cop$_2$; *Anemone sylvestris* cop$_2$. *Veronica longifolia* L. cop$_1$. Реже встречаются *G. cruciata* sp.; *Geranium*

sanguineum sp.; *Medicago lupulina* L. sp.; *Carum carvii* L. sol.; *Astragalus danicus* Retz. sol.; *Vicia cracca* L. sol.; *Agrimonia eupatoria* sol.; *Nepeta pannonica* sol.; *Knautia arvensis* (L.) J.M. Coult. sol.; *Plantago lanceolata* L. sol.; *Filipendula vulgaris* sol. Единично отмечены *Aster amellus* un.; *Polygala comosa* un. Также присутствует единичный сеянец *Acer platanoides* L. (в возрасте 2-х лет).

Площадка №3 (54°52′34″ с.ш.; 38°48′23″ в.д.) расположена на искусственном уступе в бывшей каменоломне, 142 м над ур. моря. В березняке разнотравном в древесном ярусе *Betula pendula* Roth в возрасте около 30 лет (сомкнутость кроны 0,3). Проективное покрытие на 60% представлено листовым опадом, на разнотравье и злаки приходится только 40%. Доминируют *G. cruciata* cop_1; *Leontodon autumnalis* L. cop_1; *Astragalus glycyphyllos* L. cop_1. Реже встречаются *Trifolium montanum* L. sp.; *Anemone sylvestris* sp.; *Eryngium planum* sp.; *Lithospermum officinale* sp.; *Achillea millefolium* L. sol. Единичны злаки — *Stipa pennata* sp.; *Poa compressa* sp., и сеянцы *B. pendula* (3-х лет), *Populus tremula* L. (5-ти лет).

Площадка №4 (54°52′34″ с.ш.; 38°48′22″ в.д.) расположена в корытообразной ложбине, оставшейся в месте добычи известняка, 146 м над ур. моря. На остепненном разнотравном лугу (*Geranium sanguineum - Trifolium montanum + Poa compressa*) проективное покрытие травостоя — 100%. Злаки (*Poa compressa* cop_2, *Stipa pennata* sp.) и осока (*Carex caryophyllea* Latourr. sp.) обеспечивают покрытие на 30%; разнотравье — 70%. Доминируют *Geranium sanguineum* cop_2; *Trifolium montanum* cop_2. Из разнотравья чаще встречается *Eryngium planum* cop_1; реже – *G. cruciata* sol.; *Polygala comosa* sp.; *Phleum pratense* L. sp.; *Filipendula vulgaris* sp.; *Carum carvii* sp.; *Leucanthemum vulgare* Lam. sol.; *Hieracium umbellatum* L. un; *Plantago media* L. un.

Площадка №5 (54°52′35″ с.ш.; 38°48′16″ в.д.) расположена на плакоре, 148 м над ур. моря. В ковыльно-разнотравной степи (*Stipa pennata – Filipendula vulgaris + Trifolium montanum*) проективное покрытие травостоя — 100%. Из злаков доминирует *Stipa pennata* cop_3 (покрытие 65%). Из разнотравья (покрытие 35%) встречаются *Filipendula vulgaris* cop_2**;** *Trifolium montanum* cop_1; *Anemone sylvestris* cop_1.; *Eryngium planum* cop1; *Veronica teucrium* L. sp.; *Leontodon hispidus* L. sp.; *Vicia cracca* sp.; *Potentilla heptapylla* L. sp.; *Centaurea scabiosa* sol.; *G.cruciata* sol.; *Viola hirta* L. un; *Aster amellus* un.

В лугово-степном сообществе совместно с *G. cruciata* произрастет более 50 видов сосудистых растений, включая названные выше, а также *Carex montana* L., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Allium rotundum* L., *Salvia pratensis* L., *Origanum vulgare* L., *Galium rubioides* L., *Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop., *Phlomis tuberosa* L., *Stachys annua* (L.) L., *Carlina biebersteini* Bernh. ex Horneum., *Lavatera thuringiaca* L.,

Echium vulgare L., *Serratula coronata* L., *Astragalus cicer* L., *Melilotus officinalis* (L.) Pallas, *Coronilla varia* L., *Rhamnus cathartica* L., *Prunus spinosa* L., *Cornus canguinea* L. и др.

На пробных площадках № 1-3 отмечены сеянцы березы, осины, клена, дуба и сосны, отсутствующие выше по склону в направлении к плакору. В целом на площадках № 1-4 растения *G.cruciata* хорошо развиты, среди них превалируют генеративные особи, имеющие от 3 до 5 (7) розеточных побегов. Высота побегов (в июне) составляет от 16 до 35 см (см. табл. 1). Отметим, что указанные биотопы сравнительно молоды. После завершения активной стадии добычи известняка они развиваются в течение последних 40 лет на месте карьерных выработок, и их формирование в исторической ретроспективе обусловлено хозяйственной деятельностью человека. Примечательно, что именно в этих сообществах условия для *G. cruciata* оказались более благоприятными.

Рис. 5. Схема высотного профиля на склоне, занятом *G. cruciata*

В некоторой степени отличаются растения самой верхней площадки № 5, где особи *G. cruciata* меньше размерами (от 10 до 17 см), с 2-3 побегами. По всей видимости, эта ассоциация (ковыльная степь на плакоре), расположенная за пределами старого карьера, представляет собой сохранившийся участок естественного биотопа, существующего неопределенно долгое время. Причем если 70 лет назад на Ковылинской горе практиковался выпас скота, так как здесь находился выгон (Мелков, Бобрышева, 1960, чертеж № 9), то в течение

последних 20-25 лет эти места постепенно перестали использовать под пастбища ввиду исчезновения поголовья скота в подсобных хозяйствах (Озерова и др., 2021). Вероятно, указанный биотоп находится в более ксерофитных условиях, по сравнению с пробными площадками № 1-4, и это менее благоприятно для развития *G. cruciata* (рис. 5-7).

Рис. 6. Панорама старой каменоломни (пробные площадки № 1-4). Фото Н.А. Озеровой (13.VI. 2022)

Рис. 7. Панорама степного участка (пробная прощадка № 5). Фото Н.А. Озеровой (13.VI. 2022)

Таким образом, за последние 70 лет ценопопуляция *G. cruciata* на Ковылинской горе, по-видимому, прошла три этапа в своем развитии, обусловленных антропогенным вмешательством:

1) В 1951 г., на момент обнаружения ценопопуляции, в ее состав, формировавшейся в условиях естественного сообщества, находившегося под прессингом выпаса домашнего скота в течение неопределенного времени, входили генеративные особи, имеющие в среднем по 3 побега высотой около 28 см (см. рис. 2). *G. cruciata,* произрастала редко и рассеянно, была обнаружена только возле крупных плит известняка (Дьякова, 1953а), где ее не смог вытоптать скот.

2) После того, как началась добыча известняка, *G. cruciata*

выпала из травостоя. Растения, судя по всему, отсутствовали на выгоне и в карьере, но было место, где они, видимо, сохранились. Благодаря этому ценопопуляция *G. cruciata* начала восстанавливаться в условиях выпаса, в первую очередь занимая отвалы и выработки карьера. Этот этап продлился до середины 1990-х – начала 2000-х гг.

3) На современном этапе, после прекращения добычи известняка и выпаса скота, *G. cruciata* получила возможность не только закрепиться на старых отвалах и выработках карьера, но и проникла в степную ассоциацию, к которой, по-видимому, приурочена в настоящее время самая молодая часть ценопопуляции, формирующаяся в течение последних 20–25 лет. В итоге, к 2022 г. примерно половина площади, занимаемой *G. cruciata,* приходится на выработки и отвалы старого карьера, оставшаяся часть – на участок естественной ковыльной степи, занимающей плакор.

Заключение. Обследованная ценопопуляция *G. cruciata* в городском округе Зарайск Московской области представлена 185 особями и занимает площадь 1,25 га. На момент обследования, в 2020–2022 гг., растения основательно закрепились во всех выявленных биотопах и способны поддерживать субдоминирующее положение. Минимальная продолжительность существования частей ценопопуляции, представленных в настоящее время, может колебаться на естественном степном участке от 20–25 лет, на старых отвалах и выработках карьера – до 40 лет.

Охраняемый вид *G. cruciata* произрастает на злаково-разнотравном суходольном лугу. Проявив экологическую пластичность, *G. cruciata* успешно освоила несколько разных биотопов, расселяясь в ложбинах, западинах, а также по менее увлажненным, открытым остепненным участкам. Растения заходят даже в лесостепную часть, произрастая под деревьями.

Восстановление ценопопуляции *G. cruciata* в карьере является интересным примером вмешательства человека, способствовавшего формированию в конкретный период времени более благоприятных условий для роста и развития растений на нарушенном местообитании, чем в природном сообществе.

Однако изучение пробных площадок показывает, что в перспективе на антропогенно нарушенных участках намечается ценотическая конкуренция, обусловленная зарастанием лугово-степного ценоза древесными породами, что, вероятно, создаст в будущем тенденцию к деградации части ценопопуляции *G. cruciata,* приуроченной к отвалам и выработкам старого карьера. В ковыльной степи на плакоре такой ценотической конкуренции не наблюдается, и в связи с этим прогноз возможности сохранения *G. cruciata* в составе этой ассоциации более благоприятен.

На наш взгляд, стабильность фитоценоза отчасти обеспечивается за счет сформированного флористического комплекса с устоявшимися межвидовыми экологическими связями. Относительная сохранность остепненного ландшафта в большей степени связана с особенностями геоморфологических условий.

Кроме того, урочище Ковылинская гора примечательно тем, что крутой обрывистый склон правобережья долины р. Осётр удален от населенных пунктов, труднодоступен и неудобен в силу сложного рельефа для посещения жителями ближайших селений и ведения хозяйственной деятельности, поэтому в настоящее время негативные проявления антропогенного воздействия на местные растительные сообщества выражены слабо.

Данный лугово-степной фитоценоз с ценопопуляцией *G. cruciata* следует считать объектом природного наследия городского округа Зарайск. Урочище нуждается в мониторинге и охране на уровне сообщества, популяции и каждого природного вида.

Авторы благодарны док. биол. наук Н.М.Решетниковой за помощь в определении отдельных видов растений, Р.В.Трохинской за предоставление полевых дневников из архива А.К.Скворцова и старшему научному сотруднику ИГ РАН А.Г. Хропову за возможность ознакомиться с картой Зарайского района (лист N-37-42-B).

Список литературы

Афанасьев В. 1969. Вид с Ковылинской горы на реку Осётр, Россия, Московская область, городской округ Зарайск. Фотография: Электронный ресурс. URL: https://pastvu.com/p/149351 (дата обращения: 11.11.2022).

Дьякова Р.И. 1953а. Растительность Зарайского района Московской области: дис. ... канд. биол. наук. М., 178 с.

Дьякова Р.И. 1953б. Степная растительность Зарайского района Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 58 (1). С. 68-70.

Захарова И.П. 1993. Модели побегообразования и жизненные формы некоторых горечавок (*Gentiana* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 98 (2). С. 74-82.

Зиновьев А.В. Нотов А.А., Сорокин А.С., Тюсов А.В. 2007. О проекте создания национального парка «Ордино» // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 6. С. 219-229.

Казакова М.В. 2004. Флора Рязанской области. Рязань: Русское слово. 388 с.

Катаева Т.Н., Прокопьев А.С. 2019. Эколого-биологические особенности *Gentiana cruciata* L. (Gentianaceae) на юге Томской области // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Материалы XVIII Междунар. научно-практ. конф. Т. 18. №. 1. С. 132-135.

Кононова О.А., Шушпанникова Г.С. 2013. Характеристика возрастного состава природных ценопопуляций и семенной продуктивности особей

Gentiana cruciata L. в Вологодской области // Вестн. Сыктывкар. ун-та. Сер. 2. Биология. Геология. Химия. Экология. № 3. С. 133-140.

Крюкова Е.К., Лукашук С.П. 2020. Фитохимическое изучение горечавки перекрестнолистной (*Gentiana cruciata* L.) // Международный студенческий научный вестник. № 3. С. 184-184.

Куклина А.Г. 2009. Горечавки. М.: Издательский дом МСП. 32 с.

Куклина А.Г., Озерова Н.А. 2021. Изучение остепненного участка в городском округе Зарайск Московской области // Степи Северной Евразии. Мат-лы IX междунар. симпозиума. Оренбург: ОГУ. Т. 1. С. 427-431.

Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 635 с.

Мелков Н.И., Бобрышева О.Т. 1960. Отчет о рекогносцировочно-поисковых работах на известняки и доломиты и дополнительных работах на Аргуновском месторождении карбонатных пород в Зарайском районе Московской области: Рукопись. 182 с. + 9 чертежей. Росгеолфонд, Центральное фондохранилище. № 225971.

Михайлова С. 1986. Река Осётр после переката, Россия, Московская область, городской округ Зарайск: Фотография: Электронный ресурс. URL: https://pastvu.com/p/150101 (дата обращения: 11.11.2022).

Озерова Н.А., Куклина А.Г., Гуров А.Ф. 2021. Региональная флористическая трансформация на севере городского округа Зарайск Московской области в связи с антропогенным влиянием // Социально-экологические технологии. Т. 11. № 1. С. 9-31.

Саксонов С.В., Задульская О.А., Иванова А.В., Ильина Н.С., Конева Н.В., Лобанова А.В., Матвеев В.И., Плаксина Т.И., Розно С.А., Савенко О.В., Симонова Н.И., Устинова А.А., Юрицына Н.А. 2006. Горечавкоцветные (Gentianales: Rubiaceae, Gentianaceae, Menyanthaceae), синюшникоцветные (Polemoniales: Polemoniaceae), бурчниковые (Boraginales: Boraginaceae) и норичниковые (Sorphulariales: Srophulariaceae, Globulariaceae, Plantaginaceae) в Красной книге Самарской области // Фиторазнообразие Восточной Европы. № 1. С. 135-158.

Серегин А.П. (ред.). Образец MW0473087 из коллекции "Гербарий МГУ" // Депозитарий живых систем "Ноев Ковчег" (направление "Растения"): Электронный ресурс. М.: МГУ. URL: https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d=P&openparams=%5Bopen-id%3D9502706%5D (дата обращения 11.11.2022).

Скворцов А.К. 1953–1954. Полевые записи. Ока – Осетр: Рукопись. 9 л. Гербарий ГБС РАН (MHA).

Скворцов А.К. 1969. О распространении элементов Окской флоры в южных районах Московской области и соседних районах Тульской и Калужской областей // Растительность и почвы Нечерноземного центра Европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ. С. 76-97.

СССР. РСФСР. Московская область. 1983. Городня: Лист N-37-42-B (М.: 1:50000).

Цвелев Н.Н.. 1978. Gentianaceae Juss. - Горечавковые // Флора европейской части СССР. Т. 3. Л.: Наука. С. 57-86.

Швецов А.Н. 2018. Горечавка крестовидная // Красная книга Московской области. / Отв. ред. Т.И. Варлыгина и др. Изд. 3-е. М.: Верховье. С. 547.

Щербаков А.В., Любезнова Н.В. 2018. Список сосудистых растений Московской флоры. М.: Галлерея-Принт. 160 с. (Приложение к Трудам Рязанского отделения Русского ботанического общества; Вып. 4).

Budniak L., Slobodianiuk L., Marchyshyn S., Basaraba R., Banadyga A. 2021. The antibacterial and antifungal activities of the extract of *Gentiana cruciata* L. herb // PharmacologyOnLine. V. 2. P. 188-197.

Ozerova N.A., Kuklina A.G. 2021. Floristic transformation of the steppe area in the lower reaches of the Osyotr River due to anthropogenic impact // IOP Conference Ser.: Earth and Environmental Sciences (EES). V. 817. Art. 012079.

Tuka M., Redzic S., Babic A. 2011. Basic pharmacognostic research of *Gentiana cruciata* L. species from Bosnia and Herzegovina (W. Balkan) // Planta Medica. V. 77. Iss. 12, PL60.

ON THE RESULTS OF LONG-TERM MONITORING OF THE *GENTIANA CRUCIATA* HABITATS IN THE ARGUNOV LIMESTONE QUARRY (MOSCOW REGION)

A.G. Kuklina[1], N.A. Ozerova[2]

[1]Tsitsin Main Botanical Garden RAS, Moscow

[2]Vavilov Institute for the History of Science and Technology RAS, Moscow

The characteristic of the habitat of *Gentiana cruciata* L. (Gentianaceae), rare in the Moscow region, on the right bank of the Osyotr River in the tract of Kovylinskaya Gora near the village of Argunovo (Zaraisk urban district) is given. This species was first noted here in 1951 by R.I. Dyakova. After the discovery of the Argunovsky limestone deposit, A.K. Skvortsov, surveying the steppe area near the village of Argunovo in 1954, did not meet *G. cruciata*. In 2020, the authors began floristic studies of the tract, including the old quarry. In 2022, 5 test sites were established and described in various biotopes with *G. cruciata* according to the generally accepted methodology. Comparison of our results with data from the 1950s–1960s and information on the economic use of the Kovylinskaya Gora tract made it possible to identify the stages in the formation of the *G. cruciata* cenopopulation, taking into account the impact of the anthropogenic factor. The approximate time of existence of the cenopopulation described by us was established (from 25 to 40 years), the prospects for its further development in the anthropogenically disturbed habitat (in the old quarry) and in the preserved steppe area were assessed.

Keywords: *Gentiana cruciata, cenopopulation, Red Book of the Moscow Region, anthropogenic factor, Zaraysk city district, Moscow region.*

Об авторах:

КУКЛИНА Алла Георгиевна – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории природной флоры, ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук (ГБС РАН), 127276, Москва, ул. Ботаническая, д. 4, e-mail: alla_gbsad@mail.ru.

ОЗЕРОВА Надежда Андреевна – кандидат географических наук, ведущий нваучный сотрудник отдела истории наук о Земле, ФГБУН Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова Российской академии наук (ИИЕТ РАН), 125315, Москва, ул. Балтийская, д. 14, отдел истории наук о Земле, e-mail: ozerova-nad@yandex.ru.

Куклина А.Г. О результатах многолетнего мониторинга местообитания *Gentiana cruciata* на Аргуновском известняковом карьере (Московская область) / А.Г. Куклина, Н.А. Озерова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 170-184.

Дата поступления рукописи в редакцию: 23.01.23
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.23

УДК [581.526.426.2 (285.3)] (470)
DOI: 10.26456/vtbio298

ГЕРАНИЕВЫЕ СФАГНОВЫЕ МЕЗОЭВТРОФНЫЕ ЕЛЬНИКИ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ И УРАЛА*

И.Б. Кучеров[1], С.А. Кутенков[2], В.В. Чепинога[3]
[1]Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург
[2]Институт биологии КарНЦ РАН, г. Петрозаводск
[3]Иркутский государственный университет, г. Иркутск

По данным доминантно-детерминантной классификации мезоэвтрофных ельников (из *Picea* × *fennica* или *P. obovata*) гераниевых сфагновых с *Geranium sylvaticum* s.l. и *Sphagnum warnstorfii* в северной тайге Европейской России и Урала выделены три субассоциации, две из них соответственно с 4 и 3 вариантами. Северотаежный ареал ассоциации определяется зональным режимом теплообеспеченности, а дифференциация субассоциаций в ее составе – градиентом океаничности/континентальности климата. Subass. cornosum suecicae представлена в Фенноскандии, veratrosum – в бассейне Печоры, а caricosum sabynensis – на Полярном Урале. Дифференциация вариантов зависит от внутриландшафтного положения и обводненности сообществ. Леса всех синтаксонов развиты на силикатных породах.
Ключевые слова: *градиент океаничности/континентальности климата, Европейская Россия, заболоченные еловые леса, классификация растительности, мезоэвтрофное заболачивание, северная тайга.*

Статья посвящена ценотическому разнообразию мезоэвтрофных ельников гераниевых сфагновых с *Picea* × *fennica* либо *P. obovata*, *Geranium sylvaticum* s.l. (incl. *G. krylovii*) и *Sphagnum warnstorfii* в северной тайге Европейской России и Урала. Это самые северные типы мезоэвтрофных сфагновых ельников (Кучеров, Кутенков, 2021). Ранее они практически не обсуждались в геоботанической литературе даже для столь хорошо изученной территории, как Кольский п-ов. Возможно, многие типы сообществ не разделялись с ельниками травяными без сфагнового покрова либо, напротив, со сфагново-зеленомошными (Самбук, 1922; Юдин, 1948; Рысин, Савельева, 2002).

Использованные данные и методы. В основу работы

* Работа выполнена в рамках государственных заданий БИН РАН по теме 121032500047-1 «Растительность Европейской России и Северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации» и ИБ КарНЦ РАН по теме FMEN-2022-0008 «Болотные экосистемы в естественных и трансформированных условиях Европейского Севера: разнообразие, динамика, бриофлора и природоохранная ценность»

© Кучеров И.Б., Кутенков С.А., Чепинога В.В., 2023

положена выборка из 77 описаний. Из них 64 выполнены авторами при обследованиях малонарушенных, в том числе заповедных территорий Европейской России в экспедициях 2001 и 2007 гг. При описаниях в естественных границах сообществ с древостоями глазомерно не моложе VI класса возраста оценивались проективные покрытия (ПП) всех видов растений по ярусам на площади не менее 400 м^2. Определялись также сомкнутость либо ПП и средняя высота самих ярусов, мощность подстилки или торфа, гранулометрический состав почвы (органолептически). Подробное изложение методики опубликовано ранее (Кучеров, 2019). Еще 13 описаний взяты из литературы (Сочава, 1927; Regel, 1927; Никольский, Изотов, 1936; Морозова, Коротков, 1999). Описания, сделанные в шкалах рангов Ж. Браун-Бланке и О. Друде, приведены к шкале ПП (Кучеров, 2019).

Классификация растительности выполнена доминантно-детерминантным методом (Василевич, 1995; Кучеров, 2019) с выделением синтаксонов по доминантам господствующего и подчиненных ярусов (Сукачев, 1931) и последующим уточнением их объема по детерминантным группам экологически или хорологически близких видов, установленным при табличной обработке. При сортировке таблицы использовалась интегрированная ботаническая информационная система IBIS 7.2 (Зверев, 2007). К одной ассоциации отнесены описания с одинаковым набором доминантов и детерминантов на всем протяжении ее ареала. Для субассоциаций могут быть характерны свои доминанты и детерминанты вдобавок к таковым ассоциации. Варианты могут выделяться только по детерминантам (Кучеров, 2019; Кучеров и др., 2022).

В рамках ассоциации выделены три субассоциации, в двух из них соответственно четыре и три варианта. Все синтаксоны сведены в фитоценотическую таблицу (табл. 1) вместе со сведениями о ярусной структуре сообществ. Их названия даны следуя традиции школы В.Н. Сукачева (1931). При этом для краткости использованы старые синонимы имяобразующих таксонов согласно принципу *nomina conservanda* (Weber et al., 2000). Экологические предпочтения видов охарактеризованы по фитоиндикационным шкалам Л.Г. Раменского и др. (1956) и И.А. Цаценкина и др. (1978) с региональными уточнениями (Кучеров, 2019). Данные об ареалах сосудистых растений основаны на сводке Э. Гультена и М. Фриза (Hultén, Fries, 1986) с уточнениями (Раменская, 1983; Шмидт, 2005; Кучеров, 2016, 2019), мхов – на монографии М.С. и Е.А. Игнатовых (2003, 2004). На основании этих работ определены и геоэлементы, к которым относятся виды.

Границы зон и подзон растительности приняты по Т.И. Исаченко и Е.М. Лавренко (1980). Зональная обусловленность

ареалов синтаксонов оценена с помощью сумм превышений среднесуточных температур воздуха порога в 10°С («сумм градусо-дней выше 10°С», degree-days above 10°С) по данным сети спутниковой метеосъемки (NASA…, 2021). На основе этой же базы вычислены индексы континентальности Конрада (Tuhkanen, 1980; Кучеров и др., 2022) (табл. 2). Точечные ареалы синтаксонов (рис. 1) учитывают совокупность анализируемых описаний и литературные сведения.

Номенклатура сосудистых растений дана по С.К. Черепанову (1995), листостебельных мхов – по М.С. Игнатову и др. (Ignatov et al., 2006), печеночных мхов – по А.Д. Потемкину и Е.В. Софроновой (2009), лишайников – по «Списку лихенофлоры России» (2010).

Таблица 1

Фитоценотическая характеристика ельников гераниевых сфагновых северотаежной подзоны Европейской России

Вид	Ярус	Синтаксоны							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Детерминантные виды субассоциаций и вариантов									
Vaccinium uliginosum	c	58^{4}	$\mathbf{75^{9}}$	33^{+}	17^{2}	20^{+}			
Listera cordata	c	61^{+}	38^{+}	75^{+}	67^{+}		29^{+}	20^{+}	
Carex vaginata	c	68^{2}	88^{4}	83^{3}	67^{+}	20^{+}			
Chamaepericlymenum suecicum	c	65^{4}	50^{+}	75^{3}	83^{3}				
Melampyrum pratense subsp. *alpestre*	c	48^{+}	38^{+}	17^{+}	50^{+}				
Pedicularis lapponica	c	29^{1}	13^{1}	17^{+}	17^{+}				
Hieracium agg. *murorum*	c	19^{+}	25^{+}	17^{+}	17^{+}				
Sphagnum capillifolium + russowii	d	$\mathbf{45^{9}}$		8^{1}	$\mathbf{67^{15}}$		29^{+}		
Rubus saxatilis	c	65^{2}	88^{1}	75^{2}	50^{+}	40^{1}	29^{1}		
Barbilophozia lycopodioides	d	55^{3}	50^{4}	33^{5}	50^{4}	20^{+}		20^{+}	
Sorbus gorodkovii + sibirica	a_2+b	84^{2}	75^{2}	67^{1}	83^{3}	40^{+}	57^{1}		
Dicranum scoparium	z+d	52^{1}	38^{+}	42^{+}	67^{1}	40^{+}	57^{+}	20^{+}	
Pyrola minor	c	48^{+}		58^{+}	33^{+}	60^{+}	86^{+}	20^{+}	
Betula pubescens + subarctica	a_1	58^{3}	75^{2}	25^{2}	17^{+}	$\mathbf{80^{7}}$	$\mathbf{86^{8}}$	$\mathbf{100^{9}}$	
Picea × fennica + obovata	a_2	58^{2}	63^{5}	58^{5}	50^{2}	100^{5}	$\mathbf{100^{8}}$	80^{4}	
Betula pubescens + subarctica	a_2	45^{2}	88^{4}	50^{3}	83^{1}	$\mathbf{60^{8}}$	$\mathbf{86^{9}}$	80^{2}	
Salix caprea s.l.	a+b	23^{1}	50^{2}	33^{2}	33^{2}	20^{+}	29^{+}	20^{+}	
Picea × fennica + obovata	b	61^{1}	50^{1}	$\mathbf{67^{6}}$	83^{2}	80^{1}	100^{2}	100^{1}	
Betula pubescens + subarctica	b	65^{1}	75^{2}	92^{3}	83^{4}	80^{+}	86^{1}	80^{2}	
Trientalis europaea	c	74^{1}	75^{1}	100^{1}	83^{1}	100^{1}	100^{2}	100^{1}	
Gymnocarpium dryopteris	c	84^{6}	63^{2}	$\mathbf{100^{9}}$	67^{3}	$\mathbf{80^{7}}$	71^{3}	40^{+}	

Equisetum sylvaticum	c	39^{1}	88^{4}	67^{5}	67^{5}	$\mathbf{100^{6}}$	$\mathbf{86^{6}}$	100^{3}	
Angelica sylvestris	c	42^{+}	88^{1}	50^{+}	33^{+}	100^{2}	86^{1}	100^{1}	
Chamaenerion angustifolium	c	48^{+}	13^{+}	67^{+}	67^{+}	80^{1}	100^{1}	80^{1}	
Melampyrum carpathicum	c	48^{+}	75^{1}	67^{1}	50^{+}	60^{+}	71^{+}	40^{+}	
Sphagnum girgensohnii	d	$\mathbf{55^{15}}$	$\mathbf{50^{29}}$	$\mathbf{42^{14}}$	$\mathbf{17^{12}}$	$\mathbf{100^{17}}$	43^{3}	20^{3}	
Rhizomnium pseudopunctatum	d+z	35^{1}	25^{1}	50^{2}	83^{4}	100^{1}	86^{5}	80^{5}	
Polytrichum commune	d+z	35^{3}	25^{5}	67^{2}	33^{1}	80^{1}	57^{+}	40^{+}	
Avenella flexuosa s.l.	c	94^{5}	75^{+}	75^{4}	83^{3}		14^{+}	20^{+}	1^{3}
Lycopodium annotinum s.l.	c	65^{1}	63^{1}	100^{1}	83^{1}		14^{+}		2^{2}
Empetrum hermaphroditum	c	87^{5}	88^{3}	42^{+}	83^{3}				$\mathbf{3^{11}}$
Saussurea alpina	c	32^{1}	50^{1}	33^{3}	50^{1}				1^{+}
Rubus chamaemorus	c	32^{1}	63^{1}	42^{1}	17^{+}		100^{2}	80^{1}	2^{1}
Ledum palustre	c	58^{3}	38^{3}	17^{+}					3^{2}
Carex juncella	c		75^{5}					20^{+}	1^{1}
Molinia caerulea	c		50^{3}						
Andromeda polifolia	c	3^{+}	50^{1}						
Oxycoccus palustris	c	19^{+}	50^{1}						
Dactylorhiza maculata s.l.	c	19^{+}	50^{+}						
Alnus incana s.l.	a_2+b	26^{2}	$\mathbf{88^{6}}$	42^{4}	17^{3}				
Salix phylicifolia	b	26^{1}	50^{4}	50^{4}	17^{1}	20^{+}	14^{1}		3^{+}
Selaginella selaginoides	c	13^{+}	50^{+}	50^{+}					
Anthoxanthum alpinum	c	13^{+}	50^{1}	50^{1}	83^{1}				1^{1}
Carex paupercula	c	6^{+}	38^{+}	25^{+}	33^{+}				
Luzula sudetica	c	3^{+}	25^{+}	25^{+}	33^{+}				
Agrostis borealis	c	3^{+}	38^{+}	17^{+}	50^{+}				
Bistorta vivipara	c	3^{+}	25^{+}	17^{+}	33^{+}				
Melica nutans	c	19^{+}	63^{1}	50^{2}	33^{+}	80^{2}	29^{+}	40^{+}	
Geum rivale	c	19^{+}	38^{1}	33^{+}	83^{2}	40^{1}	57^{1}	100^{2}	
Luzula pilosa	c	13^{+}	13^{+}	33^{+}	50^{+}	80^{+}	71^{+}	60^{+}	
Filipendula ulmaria s.l.	c		63^{3}	75^{4}	67^{3}	100^{2}	$\mathbf{100^{10}}$	$\mathbf{100^{17}}$	
Comarum palustre	c	3^{+}	25^{+}	50^{1}	17^{+}	60^{+}	100^{3}	100^{3}	
Viola epipsila	c	3^{+}	75^{1}	50^{1}	17^{1}	$\mathbf{100^{6}}$	71^{4}	100^{4}	
Plagiomnium ellipticum	d+z	13^{+}	25^{1}	42^{1}	67^{1}	80^{4}	$\mathbf{71^{7}}$	$\mathbf{80^{11}}$	
Scapania uliginosa	d	19^{+}	38^{1}	42^{2}	50^{5}			40^{+}	
Galium uliginosum	c		50^{+}	17^{+}		40^{+}	43^{+}	40^{+}	
Rubus arcticus	c	19^{+}	38^{+}	58^{+}		100^{2}	100^{1}	100^{+}	2^{4}
Rhytidiadelphus triquetrus	d+z	19^{3}	38^{2}	42^{2}		40^{1}	14^{+}	20^{+}	3^{+}

Phegopteris connectilis	c	19^{1}		**50^{9}**	50^{2}				
Athyrium filix-femina	c	10^{1}		33^{2}	33^{3}				
Maianthemum bifolium	c	26^{+}		50^{1}		80^{5}	86^{+}	60^{1}	
Carex loliacea	c	23^{+}	25^{+}	50^{+}	50^{+}		57^{1}	40^{+}	
Taraxacum repletum	c	19^{+}	25^{+}	25^{+}	100^{+}				
Alchemilla glomerulans	c	13^{+}	25^{2}	33^{+}	83^{3}				
Epilobium hornemannii	c	13^{+}	13^{+}	17^{+}	67^{1}				
Omalotheca norvegica	c	3^{+}		8^{+}	33^{+}				
Cicerbita alpina	c				83^{3}				
Sphagnum riparium	d	13^{1}	25^{1}		**50^{7}**	20^{+}	14^{5}		
Pohlia wahlenbergii	d	6^{+}	13^{+}	8^{+}	33^{+}		14^{+}		
Philonotis fontana	d	10^{+}	13^{+}	8^{+}	33^{1}				
Barbilophozia hatcheri	d				33^{1}				
Dicranum majus	z+d	26^{+}	13^{+}	17^{+}	50^{1}		14^{+}	20^{+}	
Cladonia deformis	z+d	29^{+}		17^{+}	67^{+}		29^{+}		
C. rangiferina s.l.	z+d	23^{+}		25^{+}	33^{+}				
Hieracium agg. *diaphanoides*	c	16^{+}		17^{+}	33^{+}	40^{+}		20^{+}	
Pellia neesiana	d	3^{+}	13^{+}	17^{+}	67^{+}	40^{+}	29^{+}	80^{+}	
Sanionia uncinata	d	6^{+}		25^{+}	83^{+}	80^{1}	71^{1}	100^{2}	
Ptilidium pulcherrimum	z	3^{+}		8^{+}	33^{+}	60^{+}	57^{+}	80^{+}	
Brachythecium salebrosum	z				33^{+}		43^{+}	40^{+}	
Cladonia cornuta s.l.	z	16^{+}			50^{+}		43^{+}	40^{+}	
Carex brunnescens	c	6^{+}		17^{+}		40^{+}	14^{+}		
Hieracium agg. *vulgatum*	c	26^{+}	25^{+}	8^{+}		40^{+}			
Festuca ovina	c		13^{+}	8^{+}		40^{+}			
Ligularia sibirica	c					40^{3}	14^{+}	20^{+}	
Poa lapponica	c					60^{+}	14^{+}		1^{1}
Deschampsia cespitosa	c	6^{+}				40^{+}			
Poa pratensis	c					80^{+}	29^{+}		
Moehringia lateriflora	c					60^{+}	14^{+}		
Achillea millefolium s.l.	c					40^{+}			
Mnium spinosum	d+z					40^{+}			
Pleurozium schreberi	z	6^{+}		8^{+}	17^{+}	60^{1}	14^{+}	20^{1}	
Carex globularis	c	26^{+}	13^{+}	33^{+}		80^{+}	43^{1}	20^{+}	1^{1}
Rubus humulifolius	c					40^{1}	43^{+}		
Ranunculus repens	c					40^{1}	29^{+}		
Bryum pseudotriquetrum	d	3^{+}	38^{1}	8^{+}		60^{+}	43^{+}		

Sphagnum squarrosum	d					80^{+}	57^{+}	20^{+}	
Ribes spicatum s.l.	b					80^{+}	57^{1}	60^{+}	
Carex cespitosa	c	3^{+}	13^{1}	17^{1}	17^{+}	80^{1}	86^{3}	100^{2}	
Caltha palustris	c	3^{+}	13^{+}	8^{+}	17^{1}	100^{+}	57^{+}	80^{2}	
Equisetum pratense	c	10^{+}	25^{1}	33^{1}		40^{1}	29^{+}	40^{+}	1^{3}
E. palustre	c	13^{+}	25^{1}	8^{1}		40^{+}	$\mathbf{86^{7}}$	60^{2}	
Crepis paludosa	c	3^{+}	13^{1}			40^{+}	29^{+}	20^{+}	
Oxalis acetosella	c	3^{+}				$\mathbf{80^{12}}$	57^{3}	80^{+}	
Veratrum lobelianum	c	3^{+}				100^{5}	86^{3}	80^{1}	
Galium palustre	c			8^{+}		80^{+}	86^{+}	40^{+}	
Parnassia palustris	c					20^{+}	57^{+}	20^{+}	1^{1}
Vicia sepium	c					80^{1}	71^{+}	100^{+}	
Carex rhynchophysa	c					60^{+}	29^{2}	$\mathbf{60^{7}}$	
Valeriana wolgensis	c					100^{3}	57^{+}	100^{+}	
Lathyrus pratensis	c					40^{+}	43^{+}	100^{1}	
Milium effusum	c					40^{3}	43^{2}	20^{+}	
Veronica longifolia	c					80^{+}	43^{+}	60^{+}	
Atragene sibirica	c					60^{5}	14^{+}	40^{+}	
Conioselinum tataricum	c					60^{+}	29^{+}	20^{+}	
Calliergon cordifolium	d	10^{+}	25^{1}	17^{+}		100^{2}	71^{2}	60^{1}	
Calliergonella lindbergii	d	10^{1}	13^{+}		17^{+}	40^{+}	29^{+}	60^{+}	
Pseudobryum cinclidioides	d		25^{1}			40^{+}	57^{2}	60^{3}	
Climacium dendroides	d					80^{4}	71^{2}	100^{3}	
Bryum weigelii	d					20^{+}	43^{1}	60^{+}	
Timmia austriaca	d					60^{+}	29^{+}	20^{+}	
Cirriphyllum piliferum	d					40^{+}	43^{+}	40^{+}	
Plagiochila porelloides	d					40^{+}	29^{+}	20^{+}	
Rhytidiadelphus subpinnatus	d+z	13^{+}	13^{+}	33^{+}	17^{+}	100^{4}	43^{1}	60^{1}	
Rhizomnium punctatum	d+z					40^{1}	29^{+}	20^{+}	
Pohlia nutans	z	3^{+}	13^{+}			40^{+}	43^{+}	60^{+}	
Rosa acicularis	b		13^{1}			80^{+}	86^{1}	80^{+}	3^{+}
Lonicera pallasii s.l.	b		13^{1}			80^{2}	86^{1}	100^{2}	3^{+}
Ranunculus subborealis	c					100^{5}	100^{4}	100^{4}	3^{4}
Aconitum septentrionale	c					100^{3}	57^{2}	100^{2}	$\mathbf{2^{18}}$
Thalictrum kemense	c					100^{3}	57^{+}	80^{1}	$\mathbf{2^{7}}$
Galium boreale	c					100^{2}	100^{1}	100^{1}	2^{2}
Cardamine dentata	c						43^{+}		

Ribes nigrum	b						29^{1}	40^{+}	
Carex canescens	c	3^{+}	25^{+}	42^{+}	17^{+}	20^{+}	71^{1}	40^{+}	
Moneses uniflora	c	10^{+}	13^{+}	33^{+}	17^{+}		71^{+}	40^{+}	
Pyrola rotundifolia	c	3^{+}	25^{1}	8^{+}			43^{1}	40^{+}	
Straminergon stramineum	d	3^{+}	13^{+}	8^{+}			29^{+}	40^{+}	
Rhodobryum roseum	d			8^{+}			43^{+}	60^{+}	
Chiloscyphus sp.	d					20^{+}	43^{+}	40^{+}	
Brachythecium mildeanum	d						43^{+}	40^{+}	
Blepharostoma trichophyllum	d+z			8^{+}			43^{+}	80^{+}	
Mnium stellare	d+z					20^{+}	57^{1}	60^{+}	
Peltigera canina s.l.	d+z					20^{+}	43^{+}	20^{+}	
Cladonia coniocraea	z			8^{+}	17^{+}	20^{+}	71^{+}	40^{+}	
Bistorta major	c					20^{+}	71^{3}	80^{1}	3^{5}
Carex disperma	c	3^{+}				20^{+}		40^{1}	
Urtica dioica	c						14^{+}	40^{+}	
Carex atherodes	c							**100^{6}**	
Brachythecium rivulare	d	3^{+}	13^{+}	8^{+}		20^{+}	14^{+}	40^{+}	
Sphagnum centrale	d	6^{+}	25^{+}	8^{+}	17^{+}		14^{+}	40^{+}	
Calliergon giganteum	d		13^{+}		17^{2}	20^{+}	14^{1}	60^{2}	
Cladonia cenotea	z	6^{+}		17^{+}	17^{+}			40^{+}	
Plagiothecium denticulatum	z				17^{+}		14^{+}	40^{+}	
Dicranum fuscescens	z					20^{+}		40^{+}	
Plagiothecium laetum	z						14^{+}	40^{+}	
Cladonia chlorophaea s.l.	z						14^{+}	40^{+}	
Spiraea media	b					20^{+}		40^{+}	3^{+}
Ptilium crista-castrensis	d	10^{+}				20^{+}		60^{+}	3^{+}
Betula czerepanovii	a_2	16^{2}							**3^{6}**
B. nana	b	10^{1}	13^{+}	8^{2}					3^{+}
Viola biflora	c					20^{+}	14^{1}		2^{1}
Carex sabynensis	c								**3^{30}**
Thalictrum alpinum	c								**3^{8}**
Carex rariflora	c								2^{4}
Alchemilla murbeckiana	c								2^{4}
Sanguisorba officinalis	c								2^{2}
Pachypleurum alpinum	c								2^{+}
Tomentypnum nitens	d	16^{+}	13^{+}						3^{5}

Детерминантные виды ассоциации									
Salix myrsinifolia s.l.	a_2+b	58^{4}	$\mathbf{88^{6}}$	67^{2}	$\mathbf{67^{11}}$	60^{+}	71^{1}	$\mathbf{60^{6}}$	3^{+}
Juniperus communis s.l.	b	74^{6}	75^{5}	42^{2}	50^{+}	100^{1}	71^{5}	100^{5}	3^{+}
Geranium sylvaticum s.l.	c	$\mathbf{97^{8}}$	$\mathbf{100^{7}}$	$\mathbf{100^{11}}$	$\mathbf{83^{11}}$	$\mathbf{100^{11}}$	$\mathbf{100^{6}}$	100^{5}	$\mathbf{3^{17}}$
Solidago lapponica	c	97^{2}	75^{1}	100^{2}	100^{1}	100^{1}	71^{+}	40^{+}	3^{5}
Cirsium heterophyllum	c	58^{1}	$\mathbf{75^{6}}$	58^{2}	50^{4}	100^{5}	86^{4}	100^{4}	2^{1}
Trollius europaeus	c	23^{+}	63^{1}	50^{3}	$\mathbf{83^{6}}$	100^{4}	71^{2}	100^{3}	2^{4}
Константные виды									
Picea × fennica + obovata	a_1	$\mathbf{100^{25}}$	$\mathbf{88^{11}}$	$\mathbf{100^{22}}$	$\mathbf{100^{18}}$	$\mathbf{100^{43}}$	$\mathbf{100^{47}}$	$\mathbf{100^{30}}$	$\mathbf{3^{24}}$
Vaccinium vitis-idaea	c	94^{5}	100^{5}	100^{4}	83^{1}	80^{5}	100^{5}	100^{2}	$\mathbf{3^{9}}$
Linnaea borealis	c	97^{2}	88^{1}	100^{3}	83^{1}	60^{1}	71^{3}	60^{+}	2^{4}
Vaccinium myrtillus	c	$\mathbf{97^{19}}$	75^{1}	100^{3}	$\mathbf{67^{14}}$	40^{+}	29^{+}	20^{+}	1^{3}
Orthilia secunda	c	90^{1}	38^{1}	92^{1}	83^{+}	80^{+}	100^{1}	80^{+}	1^{1}
Calamagrostis purpurea s.l.	c	55^{1}	63^{1}	100^{2}	67^{4}	$\mathbf{100^{14}}$	$\mathbf{100^{20}}$	80^{6}	$\mathbf{3^{22}}$
Hylocomium splendens	d	$\mathbf{84^{25}}$	$\mathbf{88^{6}}$	$\mathbf{83^{11}}$	$\mathbf{67^{12}}$	$\mathbf{40^{6}}$	86^{4}	80^{2}	3^{5}
Pleurozium schreberi	d	$\mathbf{74^{14}}$	88^{4}	$\mathbf{58^{6}}$	50^{1}	$\mathbf{60^{7}}$	$\mathbf{100^{8}}$	80^{4}	3^{5}
Aulacomnium palustre	d	48^{1}	50^{+}	33^{2}	33^{+}	20^{+}	43^{1}	80^{1}	3^{5}
Sphagnum warnstorfii	d	$\mathbf{29^{10}}$	$\mathbf{63^{29}}$	$\mathbf{58^{22}}$	$\mathbf{50^{21}}$		$\mathbf{100^{26}}$	$\mathbf{80^{12}}$	$\mathbf{3^{10}}$
Сопутствующие виды									
Pinus sylvestris	a_1	16^{+}	25^{1}						
Salix glauca	b	26^{2}	25^{+}	8^{1}					
Paris quadrifolia	c	3^{+}	25^{+}	8^{+}	17^{+}		29^{+}		
Eriophorum vaginatum	c	10^{+}	25^{+}	8^{+}					
Luzula parviflora	c	6^{+}		8^{+}	17^{+}				1^{1}
Euphrasia frigida	c	3^{+}	13^{+}	17^{+}					1^{1}
Epilobium palustre	c		25^{+}				29^{+}		
Eriophorum angustifolium	c		25^{+}						
Equisetum scirpoides	c	3^{+}							1^{1}
Valeriana capitata	c								1^{3}
Hierochloë alpina	c								1^{1}
Salix reticulata	c								1^{1}
Hedysarum arcticum	c								1^{1}
Sphagnum flexuosum	d	3^{+}	13^{+}	8^{+}			29^{1}	20^{1}	
S. teres	d		25^{1}	25^{2}					
Sciuro-hypnum curtum	d					20^{+}	29^{+}		
Polytrichum juniperinum	d			8^{+}			29^{+}		
Sciuro-hypnum reflexum	d						29^{+}		

Lepidozia reptans	z						29^+	20^+	
Massularia incisa	z						29^+		
Ceratodon purpureus	z						29^+		
Средние сомкнутость или покрытие (%) ярусов									
– 1-го яруса древостоя		0.3	0.1	0.3	0.2	0.5	0.6	0.4	0.3
– 2-го яруса древостоя		0.1	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2	0.1	?
– подроста и подлеска		20	20	25	20	5	15	15	1
– кустарничково-травяного		80	80	80	80	95	85	80	100
– мохового		90	95	75	90	45	75	50	50
Средняя высота ярусов, м									
– 1-го яруса древостоя		17	14	23	16	21	20	14	15
– 2-го яруса древостоя		7	7	13	?	11	11	8	?
– подроста и подлеска		1.9	2.3	?	?	1.5	2.0	1.6	?
Бонитет древостоя		IV	IV–V	III	IV	III	III	IV–V	IV–V
Средняя мощность торфа, см		20	15	14	14	21	82	52	?
Число описаний		31	8	12	6	5	7	5	3

Примечания: Синтаксоны: Piceetum warnstorfii-sphagnoso-geraniosum: 1–4 – cornosum suecicae: 1 – var. Vaccinium myrtillus, 2 – var. Carex juncella, 3 – var. Phegopteris connectilis, 4 – var. Cicerbita alpina; 5–7 – veratrosum lobeliani: 5 – var. Oxalis acetosella, 6 – var. typica, 7 – var. Carex atherodes; 8 – caricosum sabynensis.
Ярусы: a_1 и a_2 – 1-й и 2-й ярусы древостоя, b – подрост и подлесок, c – кустарничково-травяной, d – эпигейный моховой, z – эпифитные и эпиксильные мохообразные и лишайники. Для видов приводятся постоянство (%) и (в надстрочном регистре) среднее проективное покрытие (ПП, %). При числе описаний менее 5 вместо постоянства дано 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 доминатов и субдоминантов (ПП > 5%) значения покрытия и постоянства даны полужирным шрифтом. ПП менее 0.5% отмечено плюсом «+». Знак вопроса «?» – отсутствие данных. Исключены сопутствующие виды со встречаемостью до 20% в каждом из синтаксонов, всходы деревьев и кустарников.

Таблица 2

Амплитуды среднемноголетних (1983–2004) значений метеопараметров в пределах ареалов синтаксонов ельников герениевых сфагновых

Синтаксоны	Метеопараметры	
	GDD>10, ℃	*K*
1. Piceetum warnstorfii-sphagnoso-geraniosum subass. cornosum suecicae var. Vaccinium myrtillus	208–382	32.2–36.0
2. Var. Carex juncella	208–285	32.2–35.0
3. Var. Phegopteris connectilis	208–382	32.2–36.0
4. Var. Cicerbita alpina	208	32.2
5. Subass. veratrosum lobeliani var. Oxalis acetosella	280–410	42.4–44.1
6. Var. typica	397–410	43.7–44.1
7. Var. Carex atherodes	410	44.1
8. Subass. caricosum sabynensis	248–286	44.6–45.2

Примечания: GDD>10 – сумма градусо-дней выше 10°C (NASA…, 2021), *K* – коэффициент континентальности Конрада (Tuhkanen, 1980). Амплитуды значений факторов рассчитаны с учетом описаний и данных литературы.

Рис. 1. Распространение ельников гераниевых сфагновых черничного (1), вилюйскоосокового (2), буковникового (3) и цицербитового (4) вариантов дереновой субассоциации, кисличного (5), типичного (6) и остистоосокового (7) вариантов чемерицевой субассоциации и сабинскоосоковой субассоциации (8) в северной тайге Европейской России и Урала.

Зоны и подзоны: I – тундра; II – лесотундра и подгольцовые редколесья; III–IV – тайга: III – северная, IV – средняя. Картооснова (Исаченко, Лавренко, 1980) объединяет зональные выделы и их высотно-поясные аналоги.

Характеристика ассоциации в целом. Ельники, относящиеся к ассоциации **Piceetum** (P.) **warnstorfii-sphagnoso-geraniosum**, всегда развиваются в заболоченных долинах лесных ручьев, в основном в крайнесеверной, но местами и в «типичной» северной тайге. Для окраин болот они нехарактерны. Практически все описанные участки леса сформировались на силикатных почвообразующих породах. Исключением служат лишь два описания, сделанные Ф.В. Самбуком (1922) и Ю.П. Юдиным (1948) на Тиманском кряже.

Почвы торфянисто-подзолисто-глееватые или торфяно-подзолисто-глеевые (Забоева, 1975; Морозова, 1991), чаще с мелкой торфяной залежью. Лишь в двух типах ельников преобладают торфяно-болотные почвы с мощностью торфа 0.5–1.5 м. Характер нанорельефа различен в разных субассоциациях и вариантах, однако всегда наблюдается сочетание микроповышений и промоин.

Древостой еловый с примесью березы, разреженный или как минимум осветленный, что типично для северной тайги. Еловый подрост малочислен. Таксационные характеристики и особенности состава древостоя и подроста, как и видовой состав подлеска, зависят от региона, в котором представлена та или иная субассоциация.

Общее ПП кустарничково-травяного яруса в лесах большинства синтаксонов составляет 80–85%, мохового – варьирует от пятнистого (50%) до сомкнутого (95%) в зависимости от субассоциации. Растительность приземных ярусов дифференцирована по элементам нанорельефа. Основным доминантом кустарничково-травяного яруса выступает бореальный, а с ценогенетической точки зрения – бетулярный (Клеопов, 1941; Камелин, 2018; Кучеров, Зверев, 2022) вид *Geranium sylvaticum* s.l. (incl. *G. krylovii* в бассейне р. Печоры и на Урале). Это мезотрофный мезофит, в северной тайге приобретающий конкурентные преимущества перед *Aconitum septentrionale* и другими бетулярными видами трав как в мезоэвтрофных травяно-сфагновых, так и в высокотравных ельниках (Василевич, 2005). *Geranium sylvaticum* растет на ровных участках (коврах), отчасти также при стволах. Ей сопутствуют *Trollius europaeus, Cirsium heterophyllum, Filipendula ulmaria* s.l. (incl. *F. denudata*), *Calamagrostis purpurea* s.l., *Equisetum sylvaticum* и другие мезоэвтрофные и мезотрофные гигромезофиты, в основном виды евросибирского высокотравья.

На микроповышениях господствуют *Oxalis acetosella* или таежно-лесные эрикоидные кустарнички. Обычно это *Vaccinium myrtillus* или *V. vitis-idaea*, но в ряде случаев господство переходит к гипоаркто-бореальной *V. uliginosum*. Доминанты сопровождаются другими видами гипоаркто-бореальных (*Ledum palustre*) или гипоарктомонтанных (*Empetrum hermaphroditum*) кустарничков и таежно-лесным мезофильным мелкотравьем (*Trientalis europaea, Linnaea borealis, Orthilia secunda* и др.). Особо следует отметить мелкие бореально-лесные папоротники, прежде всего *Gymnocarpium dryopteris*, способный не только входить в число господствующих видов при стволах и на валеже, но и спускаться на ковры, причем также в значимом обилии.

В моховом ярусе микроповышений преобладают таежные олигомезотрофные мезофиты *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*, а в составе ковров – мезоэвтрофный мезогигрофит *Sphagnum warnstorfii* в сочетании с мезотрофным *S. girgensohnii* и (в ряде вариантов) другими сфагновыми мхами. В примеси к последним произрастают и гигромезофильные зеленые мхи, прежде всего *Rhizomnium pseudopunctatum* и *Aulacomnium palustre*.

В промоинах и западинах представлены гигрофильные виды *Carex, Comarum palustre* и т.д., а из мхов – как виды *Sphagnum*, так и болотные зеленые мхи, прежде всего *Plagiomnium ellipticum*. Эвтрофные виды мхов ключевых болот при этом нетипичны.

Детерминанты ассоциации – лесные и лугово-лесные мезотрофные мезофиты (*Geranium sylvaticum* s.l., *Solidago lapponica, Cirsium heterophyllum*) в сочетании с мезоэвтрофными

гигромезофитами (*Juniperus communis* s.l. (incl. *J. sibirica*), *Salix myrsinifolia* s.l. (incl. *S. borealis*), *Trollius europaeus*). Для большей части видов характерны евросибирские бореальные ареалы. Лишь *Juniperus communis* s.l. свойственно более широкое восточноамерикано-евразиатское распространение.

Константные виды – олигомезотрофные и мезотрофные мезофиты, доминанты древостоев темнохвойной тайги (*Picea × fennica, P. obovata*) и сопровождающие их кустарнички, травы и мхи (*Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Linnaea borealis, Orthilia secunda, Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi*), традиционно относимые к свите ели (Толмачев, 1954; Кучеров, Зверев, 2021). Вместе с ними в число констант входят и растения заболоченных лесов – гигромезофиты и мезогигрофиты. К ним относятся олигомезотрофные (*Aulacomnium palustre*) и мезоэвтрофные сфагновые (*Sphagnum warnstorfii*) мхи западин и ковров и мезотрофный длиннокорневищный злак *Calamagrostis purpurea* s.l.: *C. phragmitoides* на Кольском п-ове и *C. langsdorffii* в бассейне р. Печоры и на Урале (табл. 1).

В рамках ассоциации выделяются три четко разграниченные субассоциации, сменяющие друг друга с запада на восток по мере нарастания континентальности климата (табл. 2). Последний фактор является определяющим при флористическом и ботанико-географическом районировании Арктики (Юрцев, 1968; Юрцев и др., 1978) и Гипоарктики (Юрцев, 1966), а также обширных территорий в составе последней, в том числе Северной Фенноскандии (Hämet-Ahti, 1963; Haapasaari, 1988).

***Характеристика субассоциаций и вариантов*. Subass. cornosum suecicae – ельник** (е.) **дереново-гераниевый сфагновый** (табл. 1, рис. 1: № 1–4). Фенноскандская субассоциация; сообщества описаны в Кольско-Карельском регионе и известны также из Финляндии и Норвегии. Почвы завалунены.

Древостой разрежен: сомкнутость 1-го яруса 0.1–0.3, общая 0.3–0.5. Он сформирован *Picea × fennica* с примесью *Betula pubescens* s.l. (прежде всего *B. subarctica*) в 1-м ярусе не более 1 единицы по составу. Высота яруса обычно 14–17 м. Береза тяготеет к «окнам» в пологе и всегда на несколько метров ниже ели. Второй ярус вдвое ниже 1-го, березово-еловый; ели вдвое больше, чем березы. В этом ярусе характерна также примесь *Salix caprea* s.l.

Подрост ели высокий (до 2 м и более) но, как правило, малообильный; вместе с ним присутствует подрост березы. В подлеске представлены *Sorbus gorodkovii, Alnus incana* s.l. (incl. *A. kolaënsis* на Кольском п-ове), *Salix myrsinifolia* s.l. (incl. *S. borealis*), *S. phylicifolia, S. caprea, Juniperus sibirica,* иногда также единичная *Salix glauca*. Первые два вида изредка, а *S. borealis* даже нередко

поднимаются во 2-й ярус древостоя по берегам ручьев. Общее ПП подроста и подлеска – 20–25%.

В кустарничково-травяном ярусе доминирующую *Geranium sylvaticum* сопровождает *Chamaepericlymenum suecicum* – амфиокеанический гипоарктический вид, по экологии мезотрофный гигромезофит. Другие сопутствующие виды – *Gymnocarpium dryopteris, Equisetum sylvaticum, Cirsium heterophyllum, Trollius europaeus,* в большинстве вариантов также *Filipendula ulmaria* s.l. и арктобореальная *Saussurea alpina.* На микроповышениях в зависимости от варианта преобладает тот или иной вид *Vaccinium* в сопровождении таежно-лесного мелкотравья, *Solidago lapponica* и *Rubus saxatilis.*

Общее ПП мохового яруса в сообществах большинства вариантов составляет 90–95%. На участках ковров к господствующим *Sphagnum warnstorfii* и *S. girgensohnii* примешиваются *Rhizomnium pseudopunctatum,* и (в большинстве вариантов) *Plagiomnium ellipticum.* На микроповышениях *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* сопровождаются *Barbilophozia lycopodioides* и *Polytrichum commune.*

В числе детерминантов субассоциации преобладают субокеанические и океанические виды с подтвержденной негативной зависимостью их средних ПП от коэффициента Конрада. По типу широтного ареала это гипоарктические (в широком смысле; *Chamaepericlymenum suecicum, Melampyrum pratense* subsp. *alpestre, Pedicularis lapponica*) либо гипоаркто-бореальные (*Carex vaginata, Listera cordata*) виды. Ценотический оптимум видов первого элемента приходится на Гипоарктический ботанико-географический пояс, охватывающий подзоны типичных и южных тундр и полосу крайнесеверной тайги (Юрцев, 1966), второго – только на северотаежную подзону, включая как крайнесеверную, так и «типичную» северную тайгу (Раменская, 1983). Типы долготных ареалов варьируют от европейского у *Melampyrum pratense* subsp. *alpestre* до амфиокеанического у *Chamaepericlymenum suecicum* и дизъюнктивного голарктического у *Listera cordata.* Из числа собственно бореальных видов к группе присоединяется европейская *Hieracium* agg. *murorum.* По отношению к почвенным условиям детерминанты варьируют от мезотрофных мезофитов до олигомезотрофных и мезотрофных гигромезофитов.

Маловидовые группы бореальных мезотрофных мезофитов сближают дереновую субассоциацию с кисличным вариантом чемерицевой субассоциации (*Rubus saxatilis, Barbilophozia lycopodioides*) либо также с типичным ее вариантом (*Sorbus gorodkovii, S. sibirica, Pyrola minor, Dicranum scoparium*).

Намного большее число видов насчитывает группа, объединяющая обе названные субассоциации в противовес уральской

сабинскоосоковой (см. ниже). Эта группа включает в себя *Picea abies* s.l. в подросте и подчиненном ярусе древостоя, доминантов (*Betula pubescens* s.l.) и сопутствующие виды (*Salix caprea* s.l. (incl. *S. coaetanea*)) производных древостоев. Помимо древесных видов, группу формируют таежные мезотрофные мезофильные травы из свиты ели (*Gymnocarpium dryopteris, Equisetum sylvaticum, Trientalis europaea*). К ним тяготеют мезотрофный *Chamaenerion angustifolium* (на равнине – растение опушек, вырубок и гарей), бореонеморальный мезоэвтрофный *Angelica sylvestris* (растение мелколиственных лесов и полян) и гипоарктомонтанный мезотрофный лесной *Melampyrum carpathicum* (*M. sylvaticum* s.l.). Из числа мхов в группу вошли арктобореальные (*Sphagnum girgensohnii, Rhizomnium pseudopunctatum*) и полизональные (*Polytrichum commune*) гигромезофиты.

В то же время группа гипоарктомонтанных (*Empetrum hermaphroditum*), арктобореальных (*Saussurea alpina*) и гипоаркто-бореальных (*Avenella flexuosa* s.l.: на Кольском п-ове – только subsp. *montana*) видов сближает фенноскандскую субассоциацию с уральской сабинскоосоковой в противовес двино-печорской чемерицевой. В эту группу входит и бореально-лесной *Lycopodium annotinum* s.l. (incl. *L. dubium*). Севернее или выше по склону бóльшая часть названных видов представлена под пологом криволесий из *Betula czerepanovii* и южнотундровых или подгольцовых травяных ивняков из *Salix lanata*. В северной тайге данные сообщества сменяются ельниками травяно-сфагновыми, которые становятся рефугиумами гипоарктических видов. *Empetrum hermaphroditum* является также одним из доминантов кустарничково-лишайниковых горных тундр. Однако у ценофлоры ельников травяно-сфагновых более выражено сродство с криволесьями, нежели с тундрами.

Наконец, субокеанический гипоарктический оксилофит *Rubus chamaemorus*, характерный для сфагновых ковров и приствольных повышений в северотаежных ельниках (Kielland-Lund, 1981), сближает большинство вариантов субассоциации как с уральским, так и с двино-печорским синтаксонами.

В составе субассоциации выделено 4 варианта, различных по флористическому составу, отчасти также по условиям произрастания. Все они представлены в лесном поясе гор Лапландского заповедника.

Var. Vaccinium myrtillus – черничный вариант (табл. 1, рис. 1: № 1). Сообщества встречаются на разных относительных высотах от равнин и речных долин до верхней границы леса, иногда даже островками в подгольцовом поясе. Почвы песчаные или на скальной подошве, реже супесчаные, обычно с мощностью торфа 15–30 см. Нанорельеф двухкомпонентный или с немногими западинами. Соотношение микроповышений и ровных пространств между ними

зависит от завалуненности участка, так как многие микроповышения – это погребенные валуны. Высота их от 15–30 до 80 см.

В 1-м ярусе древостоя есть небольшая примесь *Pinus sylvestris*. В остальном характеристики древостоя и подроста типичны для субассоциации. Бонитет древостоя IV. На микроповышениях выраженно доминирует *Vaccinium myrtillus* в сопровождении *V. vitis-idaea, V. uliginosum, Ledum palustre, Empetrum hermaphroditum* и *Avenella flexuosa* s.l. В примеси к *Geranium sylvaticum* бросается в глаза обильный *Gymnocarpium dryopteris.*

В моховом ярусе наблюдается примесь *Sphagnum capillifolium* и/или *S. russowii* к *S. girgensohnii* и *S. warnstorfii.* Зеленые мхи микроповышений по покрытию преобладают над сфагновыми; это скорее сфагново-зеленомошные, нежели собственно сфагновые ельники. Данный вариант характеризуется наименее обогащенными и заболоченными почвами в рамках всей субассоциации.

Собственных детерминантов у варианта нет. Гипоаркто-бореальные виды олиготрофных эрикоидных кустарничков сближают его с другими синтаксонами: *Vaccinium uliginosum* – с var. Carex juncella, *Ledum palustre* – также с subass. caricosum sabynensis. Краснookрашенные сфагновые мхи-гигромезофиты из секции *Acutifolia* – *Sphagnum capillifolium* и *S. russowii* – объединяют вариант с var. Cicerbita alpina. Нехарактерны виды из групп Melica nutans–Geum rivale и Rubus arcticus–Rhytidiadelphus triquetrus (табл. 1; см. ниже).

Основная часть описаний выполнена нами в крайнесеверной тайге Лапландского заповедника, где сообщества встречаются от подножия горных склонов до верхней границы леса. Отдельные участки описаны также в долине р. Поной (P. sphagnoso-herbosum (Regel, 1927)), национальном парке «Паанаярви» и в «типичной» северной тайге вдоль южного берега беломорской губы Чупа. Наиболее южные описания сделаны в заповеднике «Костомукшский» в Средней Карелии. Они включены в ассоциацию Carici loliaceae-Piceetum Moroz. et V. Korotk. 1999 (Морозова, Коротков, 1999).

В Финляндии ельники варианта отнесены к типу Oxalis-Geranium-Vaccinium myrtillus spruce mires. Для них характерны как *Vaccinium myrtillus, Rubus saxatilis* и *Gymnocarpium dryopteris,* так и более требовательные к почвенному питанию мхи *Sphagnum warnstorfii, Plagiomnium ellipticum, Rhizomnium* spp., *Rhytidiadelphus triquetrus.* Указано, что в Лапландии *Oxalis acetosella* нетипична. В средней тайге она произрастает совместно с *Geranium sylvaticum,* а в южной полностью сменяет ее (Eurola et al., 1984), но эти леса уже должны быть отнесены к иным ассоциациям. В целом рассматриваемые финские сообщества близки к Geranium-Dryopteris-типу А. Каяндера (Cajander, 1909), если не считать наличия сфагновых

и других гигрофильных мхов, а также кочковатого нанорельефа (Eurola et al., 1984).

Var. Carex juncella – вилюйскоосоковый вариант (табл. 1, рис. 1: № 2). Сообщества равнин и нижней части горных склонов. Почвы на скальной подошве или щебнисто-песчаные; мощность оторфованной подстилки до 20 см. Нанорельеф трехкомпонентный с преобладанием ковров либо двухкомпонентный с господством микроповышений. В последнем случае могут отсутствовать как западины, так и участки ковров. Высота микроповышений 10–60 см.

Древостой сильно разрежен; бонитет между IV и V. Примесь *Pinus sylvestris* в 1-м ярусе древостоя – как в предыдущем варианте. Подрост березы по покрытию вдвое превышает таковой ели, но в целом подроста все равно мало. В подлеске сравнительно с var. Vaccinium myrtillus растет ПП *Alnus incana* s.l. и *Salix phylicifolia.* В числе видов, сопровождающих *Geranium sylvaticum,* обильны *Carex juncella* и *Molinia caerulea,* а также *Cirsium heterophyllum, Equisetum sylvaticum, Filipendula ulmaria* s.l. Обилие *Chamaepericlymenum suecicum* снижено. На микроповышениях доминирует *Vaccinium uliginosum* в сопровождении *V. vitis-idaea* и *Ledum palustre.* Из сфагновых мхов представлены только *Sphagnum girgensohnii* и *S. warnstorfii*. Они превышают по покрытию зеленые мхи.

Вариант отличает сложная, многосторонняя дифференциация. Его детерминантами выступают бореальные мезогигрофиты – от олиготрофов (*Andromeda polifolia*) и олигомезотрофов (*Oxycoccus palustris*) до мезотрофов (*Carex juncella*) и мезоэвтрофов (*Molinia caerulea*). К группе примыкает и гигромезофит *Dactylorhiza maculata* s.l. (incl. *D. sudetica*). В составе группы субокеанические виды (*Molinia caerulea*) сочетаются с субконтинентальными (*Carex juncella*).

Гипоарктомонтанные (*Selaginella selaginoides*), гипоаркто-бореальные (*Salix phylicifolia*) и бореальные (*Alnus incana* s.l.) гигромезофиты объединяют вариант с var. Phegopteris connectilis, другая группа – также с var. Cicerbita alpina. В составе последней преобладают гипоарктомонтанные мезотрофные мезофиты (*Anthoxanthum alpinum, Bistorta vivipara*) и гигромезофиты (*Luzula sudetica*), но есть и олигомезотрофные (*Carex paupercula*), и мезоэвтрофные (*Agrostis borealis*) виды. Для большинства из них характерны протяженные ареалы вплоть до циркумполярных; исключение – европейская *Luzula sudetica.*

Гипоарктомонтанный олигомезотрофный гелофит *Scapania uliginosa* объединяет вариант не только с var. Phegopteris connectilis и var. Cicerbita alpina, но и с var. Carex atherodes, наиболее сильно заболоченным в двино-печорской чемерицевой субассоциации. Полизональный мезоэвтрофный луговой *Galium uliginosum* сближает

вариант с упомянутой субассоциацией, взятой в целом.

Обширная сборная группа бореальных мезотрофных мезофитов (*Melica nutans, Luzula pilosa*) и бореонеморальных мезоэвтрофных гигромезофитов (*Geum rivale, Filipendula ulmaria* s.l., *Viola epipsila*) объединяет вариант со всеми остальными синтаксонами, кроме var. Vaccinium myrtillus и уральской subass. caricosum sabynensis. В эту же группу входят гигрофит *Comarum palustre* и полизональный мох-мезогигрофит *Plagiomnium ellipticum.* Одновременно маловидовая группа из *Rubus arcticus* и *Rhytidiadelphus triquetrus* отличает вариант от var. Vaccinium myrtillus и var. Cicerbita alpina. Возможно, состав этой группы случаен. В то же время *Vaccinium uliginosum* и *Ledum palustre* сближают вилюйскоосоковый вариант с черничным (см. выше).

Помимо Лапландского заповедника и национального парка «Паанаярви», леса данного варианта отмечены в Средней Карелии. Здесь описание сделано по берегу ручья близ дороги Кочкома–Ругозеро в Муезерском районе (P. rivale (Никольский, Изотов, 1936)). Возможно, к данному синтаксону следует отнести и ошибочные указания на ассоциацию Melico nutantis-Piceetum (Caj. 21) K.-Lund 62, Filipendula-Variante из национального парка «Oulanka» в Северо-Восточной Финляндии (Matuszkiewicz et al., 1995).

Var. Phegopteris connectilis – буковниковый вариант (табл. 1, рис. 1: № 3). Сообщества встречаются на разных высотах от долин рек до верхней части горно-лесного пояса. Почвы супесчаные или песчаные, иногда легкосуглинистые. Скальные породы редки. Мощность залежи 20–30 см, но вместо нее может наблюдаться и оторфованная подстилка толщиной лишь 1–2 см. Нанорельеф трехкомпонентный с преобладанием ковров и единичными западинами. Высота кочек до 20–25, заросших валунов – до 50 см.

Общая сомкнутость древостоя даже в крайнесеверной тайге возрастает до 0.5, высота 1-го яруса – до 20 м и более, 2-го – в среднем до 13 м, бонитет – до III. Это наиболее производительный вариант во всей субассоциации. Примеси сосны в древостое нет. Еловый подрост в группах; его ПП достигает 5–7%, березы вдвое меньше. В подлеске по сравнению с var. Carex juncella ПП *Alnus incana* s.l. снижается почти вдвое, но у *Salix phylicifolia* не меняется.

Господствующую *Geranium sylvaticum* сопровождают *Equisetum sylvaticum, Chamaepericlymenum suecicum, Filipendula ulmaria* s.l., *Trollius europaeus, Cirsium heterophyllum, Calamagrostis phragmitoides*. В промоинах постоянен *Comarum palustre.* При стволах доминируют папоротники *Phegopteris connectilis* и *Gymnocarpium dryopteris*; им сопутствуют *Vaccinium vitis-idaea, Avenella flexuosa* s.l., *Solidago lapponica.* Сфагновые мхи (*Sphagnum girgensohnii, S. warnstorfii*) по покрытию вдвое преобладают над зелеными.

Собственные детерминанты варианта вновь не выражены. С var. Cicerbita alpina его объединяют мезоэвтрофные (*Phegopteris connectilis*) и мезотрофные (*Athyrium filix-femina*) бореонеморальные виды папоротников. Мезоэвтрофный таежно-лесной гигромезофит *Carex loliacea* сближает синтаксон также с var. typica и var. Carex atherodes чемерицевой субассоциации, тогда как другой таежно-лесной вид – *Maianthemum bifolium* – связывает его с этой субассоциацией в целом. Постоянство *Rubus chamaemorus* отличает вариант от var. Cicerbita alpina. Нет *Galium uliginosum* (табл. 1).

Сообщества описаны из Лапландского и Костомукшского заповедников. В последнем случае они тоже отнесены к ассоциации Carici loliaceae-Piceetum Moroz. et V. Korotk. 1999 (Морозова, Коротков, 1999). В Финляндии эти сообщества, как и ельники черничного варианта, описаны в составе типа Oxalis-Geranium-Vaccinium myrtillus spruce mires (Eurola et al., 1984). В лесном поясе гор Норвегии ельники кислично-мелкопапоротничковые со сфагновыми мхами, но без герани включены в субассоциацию Eu-Piceetum dryopteridetosum K.-Lund 1981 (Kielland-Lund, 1981), она же småbregne-lavland-utforming (Fremstad, 1998).

Var. Cicerbita alpina – цицербитовый вариант (табл. 1, рис. 1: № 4). Сообщества верхней части горно-лесного пояса, развитые близ верхней границы леса вдоль ручьев, стекающих вниз по склонам. Почвы от песчаных до легкосуглинистых, реже на скальном основании, обычно с оторфованной подстилкой толщиной 10–15 см. Лишь однажды отмечен торф мощностью 30 см. Нанорельеф с господством микроповышений над коврами, реже трехкомпонентный с западинами, в которых бьют ключи, и ручейками, текущими между кочек. Высота последних 15–30, еловых выворотней – до 120 см.

Таксационные характеристики древостоя и подроста в целом типичны для субассоциации; бонитет IV. Примеси сосны нет. Сравнительно обилен подрост березы, тогда как елового подроста мало. В подлеске доминирует *Salix borealis*, прочие виды не обильны. В кустарничково-травяном ярусе на коврах согосподствуют *Geranium sylvaticum* и *Trollius europaeus.* Их сопровождают субокеанические гипоарктические виды – *Alchemilla glomerulans* и аспектирующая *Cicerbita alpina* с голубыми корзинками на высоких стеблях. В числе прочих видов-спутников сравнительно обильны *Equisetum sylvaticum, Chamaepericlymenum suecicum, Calamagrostis phragmitoides, Cirsium heterophyllum, Geum rivale, Filipendula ulmaria* s.l. При стволах вновь доминирует *Vaccinium myrtillus* в сопровождении *V. vitis-idaea, Gymnocarpium dryopteris* и *Avenella flexuosa* s.l. Сравнительно с другими вариантами общее ПП мохового яруса и ПП *Sphagnum girgensohnii* снижены, но ПП *S. warnstorfii* остается неизменным.

Одновременно появляются *Sphagnum riparium* (вдоль ручьев) и вновь *S. capillifolium* и/или *S. russowii*. Возрастает ПП *Rhizomnium pseudopunctatum* и *Scapania uliginosa*. Покрытие сфагновых мхов вновь преобладает над таковым зеленых.

Перечень детерминантов свидетельствует о сочетании субокеанического характера климата с повышенной нивальностью и аккумуляцией делювия. Список открывают мезоэвтрофные гигромезофильные (*Alchemilla glomerulans, Epilobium hornemannii, Cicerbita alpina*) и мезотрофные мезофильные (*Omalotheca norvegica*) амфиокеанические, амфиатлантические и западноевропейские гипоарктомонтанные виды. С ними соседствуют мезоэвтрофы-хионофиты, в тундровой зоне тяготеющие к моховым коврам на делювиальных шлейфах книзу от снежников (*Taraxacum repletum, Pohlia wahlenbergii*). Среди мхов, формирующих ковры, есть также мезотрофные мезогигрофиты (*Sphagnum riparium, Philonotis fontana*). При стволах обычны мезофильные (*Barbilophozia hatcheri, Dicranum majus, Cladonia deformis*) и гигромезофильные (*C. stygia* (*C. rangiferina* s.l.)) гипоарктомонтанные и бореальные мхи и лишайники.

Европейский бореальный мезофит *Hieracium* agg. *diaphanoides* объединяет синтаксон с var. Oxalis acetosella и var. Carex atherodes чемерицевой субассоциации, а мезофильные эпиксилы *Brachythecium salebrosum* и *Cladonia cornuta* s.l. – с var. Carex atherodes и var. typica. Наконец, бореальные и арктобореальные эпигейные мезотрофные (*Pellia neesiana, Sanionia uncinata*) и эпифитные олиготрофные (*Ptilidium pulcherrimum*) мохообразные сближают цицербитовый вариант с subass. veratrosum в целом. Нехарактерны виды из групп Alnus incana–Salix phylicifolia и Rubus arcticus–Rhytidiadelphus triquetrus, а также *Maianthemum bifolium*.

Сообщества пока описаны нами лишь в горах Лапландского заповедника и его окрестностей – в предгорьях Сальных тундр и на отрогах г. Чильтальд. Но их вероятно обнаружить и в лесах других горных систем запада Кольского п-ова, а также Финской Лапландии. В Норвегии травяной ярус таких лесов, отнесенных к ассоциации Aconito-Piceetum Bjørnd. 1980 (Bjørndalen, 1980) и типу lavurt-utforming med spredte høystauder (Fremstad, 1998), обогащен *Aconitum septentrionale*. В составе типа, однако, преобладают флористически близкие березовые криволесья из *Betula czerepanovii* с *Geranium sylvaticum, Filipendula ulmaria* s.l. и *Cicerbita alpina* (Betuletum geraniosum subalpinum Nordh. 1943), обычные в подгольцовом поясе. В них отсутствуют сфагновые мхи (Nordhagen, 1943), свойственные здесь скорее хвойным, чем лиственным лесам.

Subass. veratrosum lobeliani – е. чемерицево-гераниевый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 5–7). Субассоциация северной тайги

бассейна р. Печоры, самая теплообеспеченная из всех трех (табл. 2). Почвы песчаные, реже легко- или тяжелосуглинистые, не завалунены.

Древостои сформированы *Picea obovata* с примесью *Betula pubescens* до 2–3 единиц по составу в 1-м ярусе. Сомкнутость последнего снижена не столь значительно, как в дереновой субассоциации. Как правило, она составляет 0.5–0.6. Второй ярус березово-еловый, сомкнутостью обычно 0.2; соотношения обилий видов в составе яруса различны в разных вариантах. Высота 1-го яруса в норме 20–21, 2-го – 11 м; бонитет III. Береза почти догоняет ель по высоте. В подросте малочисленные ель и береза (ПП по 1–2% каждого вида). Общее ПП подроста и подлеска 5–15%, высота 1.5–2 м. В подлеске *Juniperus communis* сочетается с *Sorbus gorodkovii, S. sibirica, Salix myrsinifolia* и другими евросибирскими таежными кустарниками: *Rosa acicularis, Lonicera pallasii* s.l., *Ribes spicatum* s.l. (incl. *R. hispidulum*), при усилении заболачивания также *R. nigrum* и *Spiraea media.* Единична, но постоянна *Salix caprea*, тогда как *S. phylicifolia* редка, а *Alnus incana* полностью отсутствует.

В травяном ярусе согосподствуют *Geranium sylvaticum* s.l. *Filipendula ulmaria* s.l. и/или *Calamagrostis langsdorffii,* либо может доминировать какой-то один из двух последних видов, тогда как герань переходит на роль доминанта 2-го порядка или даже вида-спутника. Доминантом 2-го порядка в большинстве вариантов выступает и *Equisetum sylvaticum*; в отдельных вариантах на эту роль выходят также *E. palustre* или *Gymnocarpium dryopteris.* Среди спутников большее обилие характерно для *Viola epipsila, Veratrum lobelianum, Ranunculus subborealis, Cirsium heterophyllum.* Не столь обильны, но постоянны *Trollius europaeus, Aconitum septentrionale,* а в западинах – *Comarum palustre* и *Carex cespitosa.* Изредка встречается гипоарктомонтанная *Viola biflora*. При стволах доминирует *Oxalis acetosella* либо доминанты не выражены вовсе. В числе спутников могут присутствовать *Vaccinium vitis-idaea, Maianthemum bifolium, Linnaea borealis, Rubus arcticus* и *R. chamaemorus. Vaccinium myrtillus* всегда малообильна. В целом роль кустарничков снижена.

Veratrum lobelianum избрана имяобразующим таксоном субассоциации как самый обильный сопутствующий вид высокотравья, характерный для рассматриваемых ельников в бассейне Печоры. Изредка он встречается и в Прибеломорье, но его расселение вдоль морских берегов шло на небольших абсолютных высотах в «малую ледниковую эпоху» XIV–XIX вв. (Раменская, 1983). Здесь чемерица связана с лугами и приручейными березняками, но не со сфагновыми ельниками на водоразделах.

Общее ПП мохового яруса сравнительно с дереновой субассоциацией снижено до 45–50% и только в типичном варианте

достигает 75%. В большинстве вариантов на коврах и в западинах согосподствуют *Sphagnum warnstorfii* и *Plagiomnium ellipticum*. Лишь в кисличном варианте (см. ниже) первый вид замещается на *Sphagnum girgensohnii*. Из видов-спутников наиболее значим *Rhizomnium pseudopunctatum*. При стволах доминирует *Pleurozium schreberi* – один или деля господство с *Hylocomium splendens*.

Многочисленность и неоднородность детерминантов служит индикатором дифференциации нанорельефа. В числе этих видов мезоэвтрофные мезогигрофиты и гигрофиты западин (*Equisetum palustre, Carex cespitosa, C. rhynchophysa, Caltha palustris, Veronica longifolia, Galium palustre, Bryum weigelii, Pseudobryum cinclidioides*) сочетаются со свойственными микроповышениям и коврам мезотрофными и мезоэвтрофными мезофитами. Первые представлены *Equisetum pratense, Atragene sibirica, Ribes spicatum* s.l., *Oxalis acetosella*, эпиксилом *Pohlia nutans*. Вторые – это *Milium effusum, Lathyrus pratensis, Vicia sepium, Conioselinum tataricum, Valeriana wolgensis, Plagiochila porelloides, Timmia austriaca, Cirriphyllum piliferum*. Еще две биоэкогруппы – мезоэвтрофные гигромезофиты ковров (*Veratrum lobelianum, Parnassia palustris, Crepis paludosa, Rhizomnium punctatum*) и мезотрофные гигрофильные и гигромезофильные мхи ковров и промоин (*Climacium dendroides, Calliergon cordifolium, Calliergonella lindbergii, Rhytidiadelphus subpinnatus*).

Среди детерминантов выделяется группа субконтинентальных евросибирских бетулярных видов (*Milium effusum, Veratrum lobelianum, Atragene sibirica, Conioselinum tataricum, Valeriana wolgensis*), тогда как океанические виды отсутствуют.

Еще одна группа мезоэвтрофных евросибирских трав бетулярного флороэлемента объединяет чемерицевую субассоциацию с уральской сабинскоосковой. В нее входят *Aconitum septentrionale, Ranunculus subborealis* (гигромезофиты), *Thalictrum kemense* и *Galium boreale* (мезофиты). Последние три вида субконтинентальные, тогда как *Aconitum septentrionale* скорее нейтрален в отношении фактора континентальности и обычен в подгольцовом поясе гор Норвегии (Bjørndalen, 1980; Kielland-Lund, 1981; Fremstad, 1998). К группе примыкают и евросибирские лесные кустарники – мезотрофные мезофиты *Rosa acicularis* и *Lonicera pallasii* s.l.

При рассмотрении субассоциации становится очевиден синтаксономический параллелизм между ельниками мезоэвтрофными сфагновыми и травяными без сфагнового ковра. В рамках последних при переходе из средней тайги в северную ельники аконитовые сменяются гераниевыми (Василевич, 2005). В нашем случае более южным аналогом субассоциации можно считать высокотравный

вариант ельников аконитово-таволговых сфагновых (P. sphagno warnstorfii-aconitosum (Кучеров, Кутенков, 2021)).

Бореально-лесная группа Betula pubescens–Picea abies s.l. сближает субассоциацию с дереновой, а Melica nutans–Geum rivale и Rubus arcticus– Rhytidiadelphus triquetrus – с большинством ее вариантов. *Galium uliginosum* объединяет синтаксон лишь с var. Carex juncella, *Maianthemum bifolium* – с var. Phegopteris connectilis, а группа Pellia neesiana– Sanionia uncinata – с var. Cicerbita alpina (табл. 1).

Ельники субассоциации в основном описаны нами на водоразделе Ижмы и Печоры в радиусе 15 км от п. Нижний Одес и в долине р. Велью (приток Средней Печоры) у п. Линавож. Лишь один из вариантов отмечен также в бассейне р. Усы. Однако они могут быть обнаружены и в других северотаежных районах Республики Коми, откуда известны описания флористически сходных сообществ (Самбук, 1932; Юдин, 1948). Чтобы уверенно отнести последние к конкретному варианту, необходимо большее число описаний.

Возможно, синонимом субассоциации является P. herboso-polytrichosum с *Geranium sylvaticum, Gymnocarpium dryopteris, Cirsium heterophyllum* и *Veratrum lobelianum*, описанный на богатых почвах при застойном увлажнении без указания региона (Рысин, Савельева, 2002).

В составе субассоциации выделяются три варианта, различных по почвенной экологии и режимам заболачивания.

Var. Oxalis acetosella – кисличный вариант (табл. 1, рис. 1: № 5). Наименее заболочен из всех трех. Торф толщиной 15–40 см, на береговых валах истончается до 1–2 см. Среди ровных участков есть промоины. Часто нанорельеф трехкомпонентный с господством микроповышений, чья высота из-за вывалов достигает 1–1.5 м.

Характеристики 1-го яруса древостоя как у субассоциации в целом. Во 2-м ярусе березы больше, чем ели. Общее ПП подроста и подлеска невелико (5%). В подлеске сравнительно с другими вариантами несколько больше *Sorbus gorodkovii* и/или *S. sibirica.*

Общее ПП травяного яруса по сравнению с другими синтаксонами возрастает до 95%. Согосподствуют *Geranium sylvaticum* s.l. и *Calamagrostis langsdorffii,* а *Gymnocarpium dryopteris, Equisetum sylvaticum* и *Viola epipsila* служат доминантами 2-го порядка. Среди сопутствующих видов большее обилие свойственно *Veratrum lobelianum, Atragene sibirica, Ranunculus subborealis* и *Cirsium heterophyllum.* Не столь обильны, но постоянны *Trollius europaeus, Ligularia sibirica, Valeriana wolgensis, Aconitum septentrionale, Thalictrum kemense, Filipendula ulmaria* s.l., *Carex cespitosa.* На микроповышениях доминирует *Oxalis acetosella,* местами спускающаяся и на ковры. Сопутствуют ей *Vaccinium vitis-idaea, Maianthemum bifolium* и *Rubus arcticus.*

В моховом ярусе ровных участков и западин согосподствуют *Sphagnum girgensohnii* и *Plagiomnium ellipticum* с примесью *Climacium dendroides* и *Rhytidiadelphus subpinnatus*. *Sphagnum warnstorfii* отсутствует. На микроповышениях *Pleurozium schreberi* доминирует вместе с *Hylocomium splendens*.

Детерминанты варианта – олигомезотрофные (*Festuca ovina*) и мезотрофные (*Poa lapponica, Carex brunnescens, Hieracium* agg. *vulgatum, Mnium spinosum*) мезофиты микроповышений в сочетании с мезоэвтрофными бореальными субконтинентальными лесными (*Moehringia lateriflora, Ligularia sibirica*) и полизональными пойменно-луговыми (*Deschampsia cespitosa, Poa pratensis, Achillea millefolium* s.l.) растениями ковров и западин. С var. typica вариант объединяет группа бореальных евросибирских (*Carex globularis, Rubus humulifolius*) и полизональных (*Ranunculus repens, Sphagnum squarrosum, Bryum pseudotriquetrum*) гигромезофитов и гигрофитов с различными требованиями к богатству почвы – от олигомезотрофов (*Carex globularis*) до эвтрофов (*Ranunculus repens*). Группа Rubus saxatilis–Barbilophozia lycopodioides сближает вариант с дереновой субассоциацией. Нехарактерны *Carex loliacea* и эпиксилы из группы *Brachythecium salebrosum–Cladonia cornuta*.

Именно этот вариант, помимо описаний на водоразделе Ижмы и Печоры, выявлен в крайнесеверной тайге бассейна р. Усы (рис. 1).

Var. typica – типичный вариант (табл. 1, рис. 1: № 6). Торфяная залежь достигает мощности 50–170, лишь иногда истончаясь до 15–25 см. Нанорельеф чаще трехкомпонентный с преобладанием микроповышений высотой 30–80 (120) см либо с примерно равным соотношением последних и ковров. На глубокие западины и ямы приходится 5–30% площади сообщества.

Характеристики 1-го яруса древостоя как в предыдущем варианте. Во 2-м ярусе ель и береза представлены практически поровну. Общее ПП подроста и подлеска достигает 15% за счет возрастания ПП *Juniperus communis*. В высоком травяном ярусе согосподствуют *Filipendula ulmaria* s.l. и *Calamagrostis langsdorffii*, а *Geranium sylvaticum* s.l. становится доминантом 2-го порядка вместе с *Equisetum sylvaticum* и *E. palustre*. Обильные виды-спутники – *Viola epipsila* и *Ranunculus subborealis*. Меньшее ПП у *Gymnocarpium dryopteris, Veratrum lobelianum, Bistorta major, Cirsium heterophyllum* и (в западинах) у *Carex cespitosa* и *Comarum palustre*. *Aconitum septentrionale и Trollius europaeus* малообильны, но постоянны. Доминанты микроповышений не выражены; *Oxalis acetosella* становится сопутствующим видом. Наряду с ней несколько больше ПП у *Vaccinium vitis-idaea, Linnaea borealis* и *Rubus chamaemorus*.

Общее ПП мохового яруса максимально для субассоциации, но

моховой покров все же не смыкается. Господствует *Sphagnum warnstorfii*. *Plagiomnium ellipticum* – доминант 2-го порядка, а *Sphagnum girgensohnii* и *Rhizomnium pseudopunctatum* – сопутствующие виды. На микроповышениях доминирует один лишь *Pleurozium schreberi*, а *Hylocomium splendens* переходит на роль спутника.

Собственная дифференциация варианта близка к негативной. Единственный диагностический вид – *Cardamine dentata,* евросибирский болотно-лесной мезоэвтрофный мезогигрофит. При этом многовидовая группа объединяет вариант с var. Carex atherodes. В ее составе преобладают мезогигрофиты и гигрофиты (*Carex canescens, Ribes nigrum, Straminergon stramineum*). Но есть и гигромезофиты (*Blepharostoma trichophyllum, Brachythecium mildeanum*), а также мезотрофные мезофиты, растущие при стволах (*Moneses uniflora, Pyrola rotundifolia, Rhodobryum roseum*) и на валеже (*Peltigera canina* s.l., *Cladonia coniocraea*), и мезоэвтрофные мезофиты, тяготеющие к наилку на корнях (*Mnium stellare*).

Болотно-луговой мезоэвтрофный гигромезофит *Bistorta major* объединяет вариант и с subass. caricosum sabynensis, указывая на его уральские флористические связи. *Rubus chamaemorus* сближает вариант не только с уральской, но и со многими вариантами фенноскандской субассоциации. С var. Oxalis acetosella его объединяет группа Carex globularis–Rubus humulifolius, а группа Sorbus gorodkovii–Dicranum scoparium и *Pyrola minor* отличают его от var. Carex atherodes. Нет *Hieracium* agg. *diaphanoides* и *Scapania uliginosa*.

Возможно, к лесам типичного варианта близок P. mixto-herboso-sphagnosum, отмеченный на Среднем Тимане на известняках по р. Айюве в 140 км от устья. В травяном ярусе этого сообщества согосподствуют *Geranium sylvaticum* и *Equisetum sylvaticum,* в моховом – *Sphagnum girgensohnii* и *Plagiomnium affine* s.l. (Юдин, 1948).

Var. Carex atherodes – остистоосоковый вариант (табл. 1, рис. 1: № 7). Почвы всегда легкие; мощность торфа 20–60 см. Характерно сочетание высоких (до 40 см) и низких (5–15 см) кочек и западин с водой. В конце июня на последние может приходиться до 30–70% площади ценоза, но вскоре бóльшая часть западин обсыхает.

Сравнительно с двумя предыдущими, этот вариант более обводнен, что сказывается и на характеристиках древостоя. Сомкнутость и высота 1-го яруса снижаются до 0.4 и 14 м, 2-го – до 0.1 и 8 м, бонитет до IV–V. Во 2-м ярусе ели больше, чем березы. В целом подроста мало. Однако общее ПП подроста и подлеска сохраняется на уровне 15% за счет увеличения ПП *Juniperus communis* (при стволах) и особенно *Salix myrsinifolia*.

В травяном ярусе доминирует *Filipendula ulmaria* s.l. Доминанты 2-го порядка – *Calamagrostis langsdorffii* и тяготеющие к

обводненным участкам *Carex rhynchophysa* и *C. atherodes. Geranium sylvaticum* s.l. возглавляет список сопутствующих видов, в который в порядке убывания ПП входят также *Viola epipsila, Ranunculus subborealis, Cirsium heterophyllum, Gymnocarpium dryopteris, Equisetum sylvaticum, Trollius europaeus, Aconitum septentrionale, Comarum palustre, Equisetum palustre, Carex cespitosa, Geum rivale. Veratrum lobelianum* малообильна. Как и в предыдущем варианте, доминанты на микроповышениях не выражены. Из числа не столь обильных видов отметим *Vaccinium vitis-idaea, Maianthemum bifolium, Rubus chamaemorus. Oxalis acetosella* единична.

В моховом ярусе ковров и западин в практически равных пропорциях согосподствуют *Sphagnum warnstorfii* и *Plagiomnium ellipticum.* К ним, как и в типичном варианте, примешиваются *Sphagnum girgensohnii* и *Rhizomnium pseudopunctatum.* Доминанты при стволах также не выражены. *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* не обильны.

В составе детерминантной группы варианта преобладают мезоэвтрофные (*Carex atherodes, Urtica dioica, Brachythecium rivulare*) и мезотрофные (*Carex disperma, Sphagnum centrale, Calliergon giganteum*) гигромезофиты и гигрофиты. Представлены также мезофиты из состава эпифитной и эпиксильной брио- и лихеносинузий (*Dicranum fuscescens, Plagiothecium denticulatum, P. laetum* s.l., *Cladonia cenotea, C. chlorophaea* s.l.), но не синузии приствольных повышений, как в других вариантах.

С сабинскоосоковой субассоциацией, помимо *Bistorta major*, вариант сближает маловидовая группа бореальных мезофитов, объединяющая *Spiraea media* и *Ptilium crista-castrensis.* Эти виды, однако, столь различны по своим требованиям к минеральному питанию, что состав группы стоит счесть случайным. *Hieracium* agg. *diaphanoides* до некоторой степени сближает вариант с var. Oxalis acetosella. Виды из групп Carex globularis–Rubus humulifolius и Sorbus gorodkovii–Dicranum scoparium отсутствуют.

Сообщества варианта выявлены нами лишь близ п. Нижний Одес. К этим ельникам, возможно, близок P. fontinale (herbosum) из окрестностей п. Усть-Цильма на Печоре – крайнесеверотаежный ключевой ельник с обилием *Geranium sylvaticum, Equisetum palustre, Filipendula ulmaria* s.l. и *Aconitum septentrionale* (ПП по 10%) и присутствием *Carex atherodes* (3%). В моховом ковре согосподствуют *Sphagnum teres* и *Plagiomnium affine* s.l. (Самбук, 1932: 232, № 139).

Subass. caricosum sabynensis – **е. сабинскоосоково-герониевый сфагново-зеленомошный** (табл. 1, рис. 1: № 8). Синтаксон описан с восточного макросклона Полярного Урала из верховий рек Лапта-Пай, Нелкаёган (Ямало-Ненецкий автономный округ) и Хулга (Ханты-

Мансийский автономный округ). Исходно назван Rivularipiceetum betulosum (Сочава, 1927), затем приводился как P. calamagrostio-sabino-caricosum (Юдин, 1948). Сообщества крайнесеверной тайги, развиты в нижней части горно-лесного пояса по берегам ручьев на выветренном габбро на высоте 300–450 м над у. м. Нанорельеф кочковатый с промоинами. Мощность торфа не указана, однако в горах более вероятны мелкозалежные сообщества.

Первый ярус древостоя разрежен, сформирован одной лишь *Picea obovata*. Это самые высокоствольные (15 м) леса среди всех типов ельников Полярного Урала (Сочава, 1927); бонитет между IV и V, ближе к первому значению. Фрагментарно развитый 2-й ярус образован куртинами *Betula czerepanovii*. Подрост отсутствует; в разреженном низком подлеске – единичные кусты *Juniperus sibirica, Salix myrsinifolia* s.l., *Betula nana, Rosa acicularis* и *Lonicera pallasii* s.l.

Кустарничково-травяной ярус сомкнутый, с ПП, близким к 100% (возможно, покрытие завышено). На кочках и оторфованных приствольных повышениях доминируют *Vaccinium vitis-idaea* и *Empetrum hermaphroditum*; из сопутствующих видов обильна *Rubus arcticus*. В межкочьях согосподствуют *Carex sabynensis* и виды бетулярного высокотравья: *Calamagrostis langsdorffii, Geranium krylovii, Aconitum septentrionale*. Доминанты 2-го порядка – *Thalictrum kemense* и *T. alpinum*. Из спутников обильны *Bistorta major, Alchemilla murbeckiana, Trollius europaeus*. Как и во многих типах горных приручейных ельников, здесь представлены растения безлесных сообществ подгольцового пояса, расселяющиеся вниз по течению ручьев. Помимо *Carex sabynensis* и *Thalictrum alpinum,* это *Sanguisorba officinalis* и *Pachypleurum alpinum.*

Carex sabynensis – горнотундровый урало-сибирский вид ангаридского генезиса (Юрцев, 1968), свойственный также сырым лугам, моховым болотам и берегам ручьев в Заенисейской Сибири и на Алтае (Горчаковский, 1969). В Гипоарктике он обычен на плато Путорана, но отсутствует в равнинных тундрах западносибирского сектора. Считается, что вид проник из Средней Сибири на Урал вдоль южной окраины западносибирского ледникового щита, а затем вымер в Западной Сибири. Такой же путь расселения реконструируется и для других сибирских осок: *C. misandra, C. rupestris, C. williamsii, C. marina*. Уральские находки *C. sabynensis* и подобных ей видов к югу от 60° с. ш. приурочены к неоледеневавшим участкам, т.е. они древние. В максимуме оледенения Русской и Западносибирской равнин эти виды уже росли на Урале. Однако не меньшее число находок *C. sabynensis* расположено от г. Сабля до Полярного круга. Этот отрезок Урала многократно подвергался оледенениям. Но именно здесь наиболее

высока концентрация арктоальпийских видов, что предполагает существование приполярно-уральского рефугиума в эпоху Валдайского оледенения (Толмачев, 1952).

Моховой покров пятнистый; в промоинах развиты лишь редкие куртины *Sphagnum warnstorfii* и *Tomentypnum nitens*. Таежные зеленые мхи и *Aulacomnium palustre* тяготеют к микроповышениям.

Детерминанты субассоциации – гипоарктические, отчасти также арктоальпийские (*Thalictrum alpinum*) и метаарктические (*Carex rariflora*) виды. Среди них есть и континентальные (*Carex sabynensis, Pachypleurum alpinum*), и субокеанические (*Betula czerepanovii, B. nana*), но больше всего нейтральных. Преобладают мезотрофы, но есть и мезоэвтрофы (*Viola biflora, Tomentypnum nitens*), и олиготрофы (*Betula nana*). По своему отношению к влажности виды варьируют от мезогигрофитов (последние два) до мезофитов (*Carex sabynensis*); по числу видов господствуют гигромезофиты. Из полизональных видов к блоку примыкает *Sanguisorba officinalis.*

Группа Aconitum septentrionale–Atragene sibirica объединяет субассоциацию с чемерицевой. При этом ПП *Aconitum septentrionale* и *Thalictrum kemense* заметно больше в уральских сообществах. Примечательно отсутствие многих бореальных видов, отмеченных в других субассоциациях, прежде всего из групп Betula pubescens–Picea abies s.l. и Melica nutans–Geum rivale, в том числе ели в подросте и 2-м ярусе древостоя. «Выпадают» и многие травянистые виды из свиты ели, а также мохообразные и лишайники из групп Pellia neesiana–Sanionia uncinata и Brachythecium salebrosum–Cladonia cornuta.

Заключение. В рамках ассоциации ельников гераниевых сфагновых в Европейской России и на Урале нами выделено три субассоциации, две из них соответственно с четырьмя и тремя вариантами, всего 8 синтаксонов (табл. 1). Северотаежный ареал ассоциации определяется зональным режимом теплообеспеченности, а дифференциация и ареалы субассоциаций в ее составе – градиентом океаничности/континентальности климата (табл. 2). Дифференциация вариантов зависит от внутриландшафтного положения сообществ, их заболоченности и обводненности. Леса всех синтаксонов развиты на силикатных почвообразующих породах. Почти повсеместный рыхлый плащ осадочных карбонатных пород объясняет отсутствие подобных ельников на севере Архангельской области.

Авторы признательны д.б.н. В.А. Бакалину (БСИ ДВО РАН), к.б.н. А.И. Максимову, к.б.н. М.А. Бойчук (ИБ КарНЦ РАН) и А.Г. Безгодову (АО «КамНИИКИГС») за определение сложных для идентификации сборов мохообразных.

Список литературы

Василевич В.И. 1995. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. Т. 80. № 6. С. 28-39.

Василевич В.И. 2004. Травяные ельники Европейской России // Бот. журн. Т. 89. № 1. С. 13-27.

Горчаковский П.Л. 1969. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Тр. ИЭРЖ УФАН СССР. Вып. 66. С. 1-286.

Забоева И.А. 1975. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во. 344 с.

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*. С. 609-944. (Arctoa. Т. 11, прилож. 2.)

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.

Клеопов Ю.Д. 1941. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 183-256.

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., Зверев А.А. 2021. Ценотические позиции бореальных видов растений в сообществах широколиственно-лесной зоны // Turczaninowia. Т. 24. № 3. С. 89-110. DOI: 10.14258/turczaninowia.24.3.8

Кучеров И.Б., Зверев А.А. 2022. Ценотические позиции неморальных и бореонеморальных видов растений в сообществах таежной зоны // Turczaninowia. Т. 25. № 3. С. 129-152. DOI: 10.14258/turczaninowia.25.3.13

Кучеров И.Б., Кутенков С.А. 2021. 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., Разумовская А.В. 2022. Таволгово-вахтовые сфагновые мезоэвтрофные ельники Европейской России // Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер. биология и экология. № 1 (65). С. 114-140. DOI: 10.26456/vtbio242

Морозова О.В., Коротков В.Н. 1999. Классификация лесной растительности Костомукшского заповедника // Заповедное дело. Т. 5. С. 56-78.

Морозова Р.М. 1991. Лесные почвы Карелии. Л.: Наука. 184 с.

Никольский П.Н., Изотов И.И. Очерк растительности полосы вдоль

Парандово-Ругозерского тракта // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 345-394.

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.

Самбук Ф.В. 1932. Печорские леса // Тр. Бот. музея АН СССР. Т. 24. С. 63-245.

Сочава В.Б. 1927. Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги // Тр. Бот. музея АН СССР. Т. 21. С. 1-78.

Список лихенофлоры России / Урбанавичюс Г.П., сост.; Андреев М.П., отв. ред./ 2010. СПб.: Наука. 194 с.

Сукачев В.Н. 1931. Руководство к исследованию типов леса. 3-е изд. М.: Сельхозгиз. 328 с.

Толмачев А.И. 1952. К истории развития флор Советской Арктики // Ареал. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 13-19.

Толмачев А.И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 156 с.

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.

Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: «Мир и семья–95». 991 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.

Юрцев Б.А. 1966. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л.: Наука. 94 с.

Юрцев Б.А. 1968. Флора Сунтар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука. 236 с.

Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В. 1978. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука. С. 9-104.

Bjørndalen J.E. 1980. Urterike granskoger i Grenland, Telemark // Blyttia. V. 38. S. 49-66.

Cajander A.K. 1909. Über Waldtypen // Acta Forest. Fenn. V. 1. № 1. S. 1-175.

Eurola S., Hicks S., Kaakinen E. 1984. Key to Finnish mire types // European Mires. L.: Acad. Press. 117 p.

Fremstad E. 1998. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. // NINA Temahefte. V. 12. S. 1-279.

Haapasaari M. 1988. The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia

and its zonation // Acta Bot. Fenn. V. 135. P. 1-219.
Hämet-Ahti L. 1963. Zonation of the mountain birch forests in northernmost Fennoscandia // Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. V. 34. № 4. P. 1-127.
Hultén E, Fries M. 1986. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Konigstein: 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.
Kielland-Lund J. 1981. Die Waldgesellschaften SO Norwegens // Phytocoenologia. V. 9. № 1-2. S. 53-250.
Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz A., Matuszkiewicz J.-M. 1995. Zur Syntaxonomie der Waldgesellschaften im Nationalpark Oulanka, Nordost-Finnland // Aquilo. Ser. Bot. V. 35. S. 1-29.
NASA prediction of worldwide energy resources. 2021. https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/ (accessed on Nov. 06, 2021).
Nordhagen R. 1943. Sikilsdalen og Norges fjellbeiter. En Plantensosiologisk monografi // Bergens Mus. Skr. V. 22. S. 1-607.
Regel K. 1927. Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola. T. II. Lapponia Ponojensis und Lapponia Imandrae // Mémoires de la Faculté des Sciences de L'Université de Lithuanie. Kaunas: Valstubes Spaustuve. S. 135-356.
Tuhkanen S. 1980. Climatic parameters and indices in plant geography // Acta Phytogeogr. Suec. V. 67. P. 1-105.
Weber H. E., Moravec J., Theurillat J.-P. 2000. *International code of phytosociological nomenclature. 3rd edition* // J. Veget. Sci. № 11. P. 739-768.

MESOEUTROPHIC CRANE'S-BILL PEATMOSS SPRUCE FORESTS OF EUROPEAN RUSSIA AND URALS

I.B. Kucherov[1], S.A. Kutenkov[2], V.V. Chepinoga[3]
[1]Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg
[2]Institute of Biology, Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk
[3]Irkutsk State University, Irkutsk

Mesoeutrophic crane's-bill-peatmoss spruce forests, dominated by *Picea × fennica* or *P. obovata*, *Geranium sylvaticum* s.l., and *Sphagnum warnstorfii*, have been classified in northern-boreal European Russia and the Urals using the dominant-determinant approach to vegetation. 3 subassociations, 2 of them with either 4, or 3 variants, are recognized within the association **Piceetum warnstorfii-sphagnoso-geraniosum** (see Table 1). The northern-boreal association ranges are determined by the warmth supply regime, whereas the determination and ranges of subassociations are governed by the oceanicity/continentality gradient (see Table 2). Forests of **subass. cornosum suecicae** are represented on shallow peat in Fennoscandia. Those of **subass. veratrosum** occur in the Pechora R. basin on deep peat deposits in most variants. Stands of **subass. caricosum sabynensis** grow on mountain slopes in the Polar Urals. Variants within

subassociations are distinguished according to intralandscape positions, paludification, and water flow regime of communities. Forests of all the syntaxa grow in brook valleys and are restricted to silicate bedrock.
Keywords*: classification of vegetation, climate oceanicity/continentality gradient, European Russia, mesoeutrophic paludification, northern boreal-forest subzone, spruce mires.*

Об авторах:

КУЧЕРОВ Илья Борисович – доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197022, 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, Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, 185910, Республика Карелия, Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11, e-mail: effort@krc.karelia.ru.

ЧЕПИНОГА Виктор Владимирович – доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники Иркутского государственного университета, 664005, Иркутская обл., Иркутск, ул. К. Маркса, д. 1, e-mail: victor.chepinoga@gmail.com.

Кучеров И.Б. Гераниевые сфагновые мезоэвтрофные ельники Северной тайги Европейской России и Урала / И.Б. Кучеров, С.А. Кутенков, В.В. Чепинога // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 185-215.

Дата поступления рукописи в редакцию: 23.01.23
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.23

УДК 582. 33/34 (470. 324)
DOI: 10.26456/vtbio299

БРИОФЛОРА СТАРИННЫХ УСАДЕБНЫХ ПАРКОВ ЛИПЕЦКОЙ ОБЛАСТИ

Н.Н. Попова
Воронежская госдарственная академия спорта, Воронеж

В 2014–2021 гг. проведено бриологическое обследование старинных усадебных парков Липецкой обасти. Для каждого объекта даны сведения об исторических владельцах, доле естественных ландшафтов, степени сохранности усадебных комплексов, их исторической и научной ценности; указаны бриологические показатели. Приведен список выявленных видов (114) с указанием местонахождений, частоты встречаемости, антропогенной устойчивости, приуроченности к субстратам, типам ландшафтов. В бриофлоре парков преобладают гемерофобные виды с низкой встречаемостью. Особенностью липецких старинных парков является относитетельно равномерное эколого-субстратное распределение. Видовое богатство мохообразных выше в пейзажных частях парков – около 100 видов; в регулярных частях парков выявлено около 65 видов. Наличие в бриофлоре редких и индикаторных видов (13 видов из основного и 18 – из мониторингового списков Красной книги Липецкой области) подтверждают важную роль старинных усадебных парков в сохранении биоразнообразия мохообразных среднерусской лесостепи. Из всех изученных парков 35% объектов имеют статус охраняемых. На основе комплексного анализа выявлено 30 наиболее ценных объектов, ряд из них рекомендован к охране.
Ключевые слова**:** *биоразнообразие, бриофлора, Липецкая область, мохообразные, Красная книга, редкие виды, парки, усадьбы.*

Введение. Бриологический интерес к объектам культурного наследия вызван тем, что в условиях Центра России, где природные ландшафты либо полностью утрачены, либо предельно трансформированы, – усадебные комплексы до сих пор представляют собой рефугиумы старовозрастных древесных насаждений, формируя особый фитоклимат и разнообразный спектр местообитаний, благоприятных для поселения мхов. Богатый видовой состав экзотов, используемых в оформлении усадебных парков, позволяет предполагать наличие ряда редких заносных видов как сосудистых растений, так и мохообразных. Усадебные комплексы в ряде случаев имеют статус памятников природы или музеев-заповедников, а, следовательно, инвентаризация всех компонентов биоты в них

© Попова Н.Н., 2023

особенно актуальна (Волкова, Нотов, 2006; Нотов, 2008; Нотов, Волкова, 2008; Нотов и др., 2009). Данная статья продолжает серию публикаций по бриофлоре старинных усадебных парков средней полосы европейской России (Попова, 2018; 2019).

Методика. Бриологические исследования в старинных усадебных парках Липецкой области ведутся автором статьи с 2014 г. Липецкая область в ее современных границах образована в 1954 году; ее восточная территория до революции входила в состав Тамбовской губернии, западная – Орловской, северная – Рязанской и Тульской, а южная – Воронежской губерний. В результате повторных посещений уточнен видовой состав мохообразных в ряде объектов по сравнению с опубликованными ранее сведениями (Попова, 2016). Гербарные сборы мохообразных, хранятся в фондовых гербарии заповедника «Галичья гора» (VU). Номенклатура таксонов приводится по сводкам мхов и печеночников России (Потемкин, Софронова, 2009; Флора…, 2017, 2018, 2020, 2022). Известные на настоящий момент усадебные парки Липецкой области и их фрагменты обследованы примерно на 95%, то есть более 80-ти объектов (рисунок). Историческая информация о сохранившихся старинных усадьбах и их фрагментах получена, главным образом, из публикаций С.Д. Юрова (2020), А.Ю. Клокова и А.А. Найденова (Усадьбы…, 2018), некоторые установочные материалы и сведения о дендрофлоре – из публикаций В.С. Сарычева (2014), С. И. Машкина, В.И. Данилова (1970).

Понятие «усадебный парк» рассматривается нами достаточно широко и включает усадебный дом, хоязйственные постройки (или их руины), малые архитетурные формы, собственно парк (или его фрагменты), остатки фруктовых садов, пруды, окультуренные прилегающие естественные ландшафты. Вероятно, в данном контексте правильнее использовать термин «усадебный комплекс», но учитывая его крайнюю неполночленность в большинстве объектов, а также лучшую сохранность именно парковых и фруктовых насаждений, мы пользуемся словосочетанием «усадебный парк».

Ряд обследованных усадеб не включен в список, поскольку они не представляют особой ценности как образцы садово-паркового искусства, а в большинстве случаев – и как объекты культурного наследия. К таковым можно отнести следующие усадьбы: Волконских в с.с. Верхний Студенец и Варваро-Борки, Голеновского в с. Ильины, Пушкиных в с. Кореневщино, Рахмановых в с. Капитанщино (Липецкий район; здесь и далее в скобках указан администартивный район); Шиловских в с. Савинки, Кошелевой в с. Кузьминка (Лебедянский); Бехтеевых в с. Липовка, Викулиных в с. Хмелинец (Задонский); Ширяева в с. Петропавловка (Данковский); Голицына в с. Ламское (Становлянский); Позднякова в с. Новотроицкое

(Долгоруковский), Ростовцевых в с. Лутошкино, (Краснинский); Долгорукова в с. Доброе (Добровский); Мясново – Мазараки в с. Хворостянка (Добринский); усадьбы неизвестных владельцев в с.с. Первомайское, Загрядчино (Лев-Толстовский), Осиновские Прудки (Данковский), Пластинка (Добринский) и некоторые другие.

Рисунок. Размещение усадебных парков на территории Липецкой области

Несмотря на активное воссоздание усадебного комплекса Чернышова – Муравьева-Карского в с. Скорняково-Архангельское (Задонский), парковый ансамбль был за долгие годы полностью утрачен. Практически ничего не осталось и от знаменитых бунинских яблоневых садов в с. Озерки (Елецкий), в запустении находятся фрагменты парка и старнная церковь в с. Васильевское (Краснинский) – бывшем имении родственников М.Ю. Лермонатва Арсеньевых. Вдохновляющих среднерусских пейзажей, равно как и тенистых парковых аллей не осталось и в окрестностях имения писателя-натуралиста М. Пришвина в с. Хрущево-Левшино (Становлянский).

Результаты и обсуждение. В составе бриофлоры старинных усадебных комплексов Липецкой области выявлено 114 видов

мохообразных, из них 6 печеночников. Эта цифра существенно больше, чем в парках сопредельных Воронежской и Тамбовской областей, где видовое рзнообразие колеблется в пределах 65 – 90 видов (Попова, 2018; 2019). Видимо, это связано с более благоприятными показателями влажности, а также облием известняковых обнажений, существенно обогащающих спектр местообитаний в пейзажных частях парков. Среднее количество видов на 1 объект – 21 вид. Бриофлора усадебных парков составляет около 50% от объема всей липецкой бриофлоы.

В таблице 1 приводится список выявленных видов с указанием ряда характеристик, расшифрованных в Примечании.

Большинство видов (63%), присутствующих в бриофлоре старинных парков, имеют низкие показатели встречаемости – до 10% (то есть 1 – 7 местонахождений), при этом видов, встреченных однократно, – 26, дважды – 11, трижды – 12. Часто встречаются лишь около 10% выявленных видов (имеют более 50 местонахождений); встречаемость 100% отмечена лишь для *Brachythecium salebrosum, Ceratodon purpureus, Leskea polycarpa, Lewinskya speciosa, Pylaisia polyantha.* Встречаемость 11-20% характерна для 10% видового состава, от 21 до 50% – для 17%.

Видов антропогенно устойчивых (гемерофильных) – 22%, относителньо устойчивых – 30% и малоустойчивых – 48%. Примерно таково же соотношение между группами видов, выделенными по характеру состояния популяций: хорошее состояние отмечено у 30%, удовлетворительное – у 25% и неудовлетворительное – у 45% видового состава. Полученные данные вполне согласуются с таковыми для сопредельных территорий (Попова, 2018, 2019).

По приуроченности к типам ландшафта мохообраные распределены следующим образом: преимущественно с естественными ландшафтами связано 45% видов, только с культурными – 11%, прочие виды (44%) отмечены как в естественных, так и в культурных ландшафтах; в абсолютных значениях – в пейзажных частях парков произрастает около 100 видов, в регулярных частях парков – около 65 видов.

Эколого-субстатное распределение довольно равномерное – на древесных субстратах (стволы деревьев, комлевая часть, гнилая древесина) выявлено 47 видов, на почвенных субстратах – 53, на каменистых (как антропогенных, так и природных) – около 50 видов, причем среди последних довольно представительна группа петрофитов, приуроченных к выходам известняков и песчаников, встречающихся в пейзажных частях парков (*Didymodon rigidulus. Orthotrichum anomalum, Grimmia muehlenbeckii, Hedwigia mollis, Schistidium apocarpum, Schistidium submuticum, Paraleucobryum*

longifolium). Если представить субстратное распределениев (древесные: напочвенные: каменистые) в долях от единицы, то в липецких усадьбах оно выглядит следующим образом – 1:1,2:1,1, для сравнения в воронежских – 1:0,9:0,6.

Таблица 1

Видовой состав мохообразных усадебных парков Липецкой области

Вид	В	У	СП	ТЛ	С	Объекты
Abietinella abietina (Hedw.) M. Fleisch.	16	1	2	nl	s	14, 15, 18, 34, 36, 39, 44, 60, 61, 68
Amblystegium serpens serpens (Hedw.) Bruch et al.	91	3	3	nl, kl	s, t, r	1 – 3, 5 – 9, 11 – 41, 43, 45 – 49, 51 – 68, 70
Anomodon attenuatus (Hedw.) Huebener (*Psudoanomodon attenuatus* (Hedw.) Ignatov & Fedosov)	1,4	1	1	nl	t	35
Anomodon longifolius (Brid.) Hartm. (*Anomodontella longifolia* (Schleich. ex Brid.) Ignatov &Ignatova)	10	1	1	nl	t, r	14, 34 – 36, 38, 39, 42
Anomodon viticulosus (Hedw.) Hook. et Taylor	1,4	1	1	nl	r	36
Atrichum undulatum (Hedw.) P. Beauv.	18	2	2	nl	s	9, 11, 13, 14, 19, 20, 27, 34, 45, 49, 61, 67, 68
Barbula unguiculata Hedw.	75	3	3	kl	s, r	1, 5, 6, 10, 11, 13 – 27, 29, 30, 33 – 41, 43, 45 – 50, 52 – 54, 57 – 61, 63 – 66, 68, 70, 71
Brachytheciastrum velutinum (Hedw.) Ignatov et Huttunen	31	2	3	nl	s, t	9, 11 – 13, 15, 27, 29, 31, 32, 34, 42, 43, 49, 50, 53, 61, 63, 65, 68, 69, 70
Brachythecium albicans (Hedw.) Bruch et al.	7	1	3	nl, kl	s, r	8, 9, 44, 61, 62
Brachythecium campestre (Muell. Hal.) Bruch et al.	48	1	3	nl, kl	s, r	1, 2, 8, 11, 14, 15, 17 – 19, 22 – 24, 27, 29, 33, 36, 39, 42 – 44, 46, 47, 49, 54, 56, 58, 60 – 62,67 – 69, 71
Brachythecium mildeanum (Schimp.) Schimp.	24	2	2	nl, kl	s, t, r	12 – 16, 18, 30 – 33, 35, 36, 48, 53, 57, 61, 63
Brachythecium rivulare Bruch et al.	7	1	2	nl	r	18, 34 ,60, 63,

						68
Brachythecium rotaeanum De Not	23	1	2	nl, kl	t	2, 16, 17, 19, 29, 31 – 33, 38, 39, 42, 54, 56, 57, 61, 63
Brachythecium rutabulum De Not	25	3	3	nl, kl	s, t, r	7, 12, 15, 17, 18, 27, 30, 33, 40, 42, 53 – 56, 61, 65, 68, 69
Brachythecium salebrosum (F. Weber et D. Mohr.) Bruch et al.	100	3	3	nl, kl	s, t, r	1-71
Bryum argenteum Hedw.	45	3	3	kl	s, r	1 – 4, 6, 10, 14, 15, 25 – 27, 30, 31, 33, 34, 36 – 39, 41, 46, 50, 51, 53, 59 – 61, 63, 68, 70, 71
Bryum caespiticium Hedw.	41	3	3	nl, kl	s, r	1, 2, 8, 9, 11, 14, 15, 21 – 23, 26 – 28, 31, 34 – 37, 39, 40, 45, 46, 48, 51, 58, 61, 64, 65, 70
Bryum creberrimum Taylor	10	2	3	nl, kl	r	5, 14, 15, 17, 40, 60, 61
Bryum lonchocaulon Muell. Hal	1,4	1	1	nl	r	34
Bryum moravicum Muell. Hal	45	2	3	nl, kl	s, t	4, 5, 12 – 15, 26, 27, 30 – 32, 34 – 36, 39 – 42, 46, 48 – 50, 53, 54, 61 – 63, 65 – 68, 71
Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaerth.	13	1	2	nl, kl	s, t	1, 15, 18, 30, 33, 35, 40, 57, 61
Callicladium haldanianum (Grew.) H.F. Crum	13	1	2	nl	t	8, 9, 12, 20, 32, 42, 45 ,61, 68
Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb.	1,4	1	2	nl	s	55
Calliergonella lindbergii (Mitt.) Hedenaes	1,4	1	2	nl	s	14
Campyliadelphus chrysophyllus (Brid.) R.S. Chopra	1,4	1	1	nl	r	14
Campylophyllum calcareum (Crundw. et Nyholm) Hedenaes	6	1	1	nl	r	34 – 36, 39
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	100	3	3	nl, kl	s, r	1-71
Chiloscyphus polyanthos (L.) Corda	3	1	1	nl	t	18, 55
Cirriphyllum piliferum (Hedw.) Grout	6	1	1	nl	s	28, 61, 67, 68
Climacium dendroides (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	4,2	1	1	nl	s	55, 61, 68
Cratoneuron filicinum (Hedw.) Spruce	6	1	2	nl, kl	s, r	15, 18, 33, 68
Dicranella heteromalla (Brid.) Schimp.	3	1	2	nl, kl	s	20, 68

Dicranella varia (Hedw.) Schimp.	4,2	2	2	nl, kl	s	12, 30, 61
Dicranum montanum Hedw.	14	1	1	nl	t	8, 9, 12, 17, 44, 45, 51, 61, 62, 68
Dicranum polysetum Sw.	3	1	1	nl	t	9, 67
Dicranum scoparium Hedw.	24	1	2	nl, kl	t, r	8, 9, 12, 19, 20, 25, 28, 32, 42, 44, 45, 49, 51, 56, 61, 62, 67, 68
Dicranum tauricum Sapjegin	1,4	1	1	kl	t	2
Didymodon fallax (Hedw.) R.H. Zander	10	2	2	nl, kl	r	14, 18, 35, 36, 39, 40, 45
Didymodon rigidulus Hedw.	9	1	1	nl	r	15, 22, 31, 34, 42, 43
Drepanocladus aduncus (Bruch et al.) Hedenaes	20	3	3	nl, kl	s, t, r	5, 11, 12, 15, 18, 19, 30, 45, 49, 59, 63
Eurhynchium angustirete (Broth.) T. Kop.	1,4	1	2	nl	s	61
Eurhynchiastrum pulchellum (Hedw.) Ignatov et Huttunen	4,2	2	2	nl, kl	s	14, 67, 68
Fissidens bryoides Hedw.	3	2	2	kl	s	20, 28
Fissidens gracilifolius Brugg.-Nann. & Nyholm	4,2	2	1	nl, kl	r	19, 34, 42
Fissidens taxifolius Hedw.	32	2	2	nl, kl	s	2, 11, 14 – 17, 19, 20, 27, 33 – 36, 45, 47, 54, 56, 57, 61, 62, 67 – 69
Funaria hygrometrica Hedw.	18	3	3	kl	s	13 – 15, 18, 30, 35, 40, 41, 47, 48, 61, 68, 70
Grimmia muehlenbeckii Schimp.	1,4	1	2	nl	r	44
Grimmia pulvinata Hedw.	1,4	2	1	nl	r	2
Hedwigia mollis Iignatov, Ignatova et Fedosov	1,4	1	2	nl	r	44
Herzogiella seligeri (Brid.) Z.Iwats.	4,2	1	1	nl, kl	t	25, 42, 61
Homalia trichomanoides (Brid.) Z. Iwats.	7	1	1	nl	t	11, 13, 14, 34, 61
Hygroamblystegium humile (P. Beauv.) Vanderp., Goffinet et Hedenaes	10	2	2	nl, kl	s, t, r	12, 17, 18, 33, 59, 61, 68
Hygroamblystegium varium (Hedw.) Moenk.	6	1	1	nl, kl	s, r	15, 25, 30, 55
Hypnum cupressiforme Hedw.	51	2	3	nl, kl	t, r	2, 4, 5, 7, 9, 13 – 16, 19, 25, 26, 29, 30, 32, 34 – 36, 39, 41, 42, 44, 45, 48, 49, 51, 54 – 56, 58, 60, 61, 63, 65, 68
Lepidozia reptans (L.) Dum.	1,4	1	1	nl	r	44
Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wilson	6	3	2	kl	r	15, 33, 40, 68
Leptodictyum riparium (Hedw.) Warnst.	42	3	3	nl, kl	s, t,	3, 5, 11, 12,

					r	15, 16, 17, 19, 27, 30, 33, 35, 38, 39, 41, 47, 49, 53 – 55, 57, 59 – 64, 67, 68, 70
Leskea polycarpa Hedw.	100	3	3	nl, kl	t, r	1-71
Leucodon sciuroides (Hedw.) Schwaegr.	25	2	1	nl, kl	t	2, 5, 12, 14, 16, 19, 20, 27, 31, 38, 40, 46, 47, 51, 54 – 56, 60, 67
Lewinskya speciosa (Nees) F. Lara, Farilleti et Groffinet	100	3	3	nl, kl	t, r	1-71
Lophocolea heterophylla (Schrad.) Dum.	10	1	1	nl, kl	t	12, 15, 19, 30, 46, 61, 63
Lophocolea minor Nees. (Brid) Holmen et E.Warncke	7	2	1	nl	s	14, 15, 34, 61, 68
Marchantia polymorpha L.	7	2	1	nl	s, t, r	15, 33, 40, 55, 68
Mnium marginatum (Dicks.) P.Beauv.	1,4	1	1	nl	s	68
Mnium stellare Hedw.	3	1	1	nl	s	34, 68
Nygolniella obtusifolia (Brid) Holmen et E.Warncke	38	3	2	nl, kl	t	1, 4, 5, 14, 23, 25, 27 – 30, 32, 37, 45 – 47, 53, 54, 57, 58, 60, 61, 65, 67, 68, 70, 71
Orthotrichum affine Brid.	62	2	2	kl	t	10, 16, 36, 38
Orthotrichum anomalum Hedw.	3	1	1	nl	r	14, 34
Orthotrichum pallens Sw. ex anon	17			nl, kl	s, t, r	15, 22, 30, 35, 41, 50, 55, 61, 62, 67, 68, 69
Orthotrichum pumilum Sw. ex anon	64	3	3	nl, kl	t	1 – 3, 6, 7, 11 – 14, 17 – 20, 23 – 27, 29, 31, 34 – 36, 39 – 46, 48,51 – 54, 58, 59, 61, 63 – 66, 68, 70, 71
Oxyrrhynchium hians (Hedw.) Loeske	89	3	3	nl, kl	s, r	1 – 9, 11 – 36, 38 – 40, 42 – 57, 59 – 61, 64, 65, 67 – 71
Paraleucobryum longifolium (Hedw.) Loeske	1,4	1	1	nl	r	44
Physcomitrium pyriforme (Hedw.) Hampe	1,4	1	1	nl	s	61
Plagiomnium affine (Blandow ex Funk) T.J.Kop.	1.4	1	2	nl	s	9
Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T.J. Kop.	51	2	2	nl, kl	s, t, r	2, 3, 5, 8, 11, 12, 14, 15, 17, 19, 23, 27, 32 – 36, 39, 40,

						42, 44 – 46, 49, 51, 53, 55, 56, 58 – 61, 63, 65, 67, 68
Plagiomnium ellipticum Brid.) T.J. Kop.	4,2	1	1	nl	s	11, 18, 61
Plagiomnium medium (Bruch et al.) T.J. Kop.	1,4	1	1	nl	s	68
Plagiomnium undulatum (Hedw.) T. J. Kop.	3	1	1	nl	s	61, 68
Plagiothecium cavifolium (Brid.) Z. Iwats.	4,2	1	1	nl	s	11, 44, 68
Plagiothecium denticulatum (Hedw.) Bruch et al.	6	2	1	nl	t	15, 61, 63 ,68
Plagiothecium laetum (Hedw.) Bruch et al. (*Plagiothecium rossicum* Ignatov & Ignatova)	21	2	1	nl, kl	t	8, 12, 15, 28, 32, 45, 48, 49, 51, 61, 63, 68
Plagiothecium nemorale (Mitt.) A. Laegr.	1,4	1	1	nl	s	55
Platygyrium repens (Brid.) Bruch et al.	35	3	3	nl, kl	t	8 – 13, 16, 19, 24, 27 – 30, 32, 40, 42 – 44, 51, 56, 59, 61, 62, 67, 68
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	6	2	2	nl	t	8, 9, 61, 68
Pohlia melanodon (Brid.) A.J. Shaw	7	2	1	nl, kl	s	12, 27, 33, 60, 61
Pohlia nutans (Hedw.) Lindb.	13	2	1	nl, kl	s	4, 8, 9, 12, 15, 20, 56, 61, 62
Polytrichum juniperinum Hedw.	3	2	2	nl	r	9, 44
Polytrichum piliferum Hedw.	4,2	2	2	nl	r	9 ,44, 63
Porella platyphylla (L.) Pfeiff.	4,2	1	1	nl	t	12, 39, 68
Pseudoleskeella nervosa (Brid.) Nyholm	47	3	3	nl, kl	t, r	2, 5, 7, 11, 13 – 17, 19, 20, 22, 27, 28, 29, 32, 34 – 36, 38 – 41, 44, 46, 51, 53, 55, 60, 63, 67, 68, 71
Pylaisia polyantha (Hedw.) Bruch et al.	100	3	3	nl, kl	t, r	1-71
Pulvigera lyelii (Hook. et Taylor) Plášek, Sawicki et Ochyra	1,4	1	1	kl	t	34
Radula complanata (L.) Dum.	25	1	1	nl, kl	t	5, 11 – 14, 29, 33 – 36, 39, 40, 51, 55, 61, 63, 65, 68
Rhizomnium punctatum (Hedw.) T.J. Kop.	3	1	1	nl	t	55, 68
Rhodobryum roseum Hedw.	1,4	1	1	nl	s	61
Rhynchostegium murale (Hedw.) Bruch et al.	3	1	1	nl	r	34, 45
Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst.	1,4	1	2	kl	s	61
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst. (*Hylocomiadelphus triquetrus* (Hedw.) Ochyra & Stebel)	1,4	1	2	nl, kl	s	61

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske	4,2	2	1	nl	t	32, 48, 67
Schistidium apocarpum (Hedw.) Bruch et al.	7	2	1	nl, kl	r	2, 28, 44, 62, 63
Schistidium submuticum (Hedw.) Bruch et al.	11,3	2	1	nl, kl	r	14, 15, 22, 31, 34, 36, 39, 44
Sciuro-hypnum curtum (Lindb.) Limpr.	10	2	2	nl	t	5, 9, 32, 41, 61, 63, 68
Sciuro-hypnum populeum (Hedw.) Ignatov et Huttunen	11,3	1	1	nl, kl	t, r	28, 34, 40, 41, 44, 61, 63, 65
Sciuro-hypnum reflexum (Starke) Ignatov et Huttunen	44	2	3	nl, kl	t	2, 3, 5, 11 – 18, 20, 21, 23, 28, 29, 32 – 36, 39, 42, 44, 49, 51, 53, 56, 61,63, 68
Serpoleskea subtilis (Hedw.) Loeske	13	2	2	nl	t	15, 18, 28, 34, 35, 42, 61, 63, 68
Stereodon pallescens (Hedw.) Mitt. (*Jochenia pallescens* (Hedw.) Hedenaes)	66	3	3	nl, kl	t	3 – 9, 11 – 16, 19, 20, 23 – 29, 31 – 36, 38 – 40, 42, 43, 45, 46, 49, 51, 55, 56, 60, 62 – 65, 67 – 69
Syntrichia ruralis Hedw.) F. Weber et D. Mohr.	24	3	3	nl, kl	s, r	1, 9, 14, 15, 26, 34 – 36, 39, 40, 44, 49, 50, 61, 62, 63, 68
Taxiphyllum wisgrillii (Garov.) Wijk et Margad.	3	1	1	nl	r	34, 35
Thuidium assimile (Mitt.) A. Jaeger	1,4	1	1	nl	s	45, 61
Tortula acaulon (With.) R.H. Zander	6	3	3	nl, kl	s	35, 37, 61, 62
Tortula muralis Hedw.	1,4	2	1	kl	r	45
Tortula muralis var. *aestiva* Hedw.	25	3	2	nl, kl	r	14, 21, 22, 27, 31, 34 – 36, 40, 42, 45, 48, 59, 60 – 62, 66, 68
Tortula truncata (Hedw.) Mitt.	4,2	2	2	kl	s	6, 48, 56
Weissia brachycarpa (Nees et Hornsch.) Jur.	1,4	1	1	kl	s	35

Примечание: В – встречаемость В % (в большинстве случаев данные округлены до целых значений); У – антропогенная устойчивость в баллах: 1 – встречается преимущественно в естественных ненарушенных сообществах, 2 – встречается в малонарушенных естественных и старовозрастных искусственных сообществах, 3 – встречается в сильно нарушенных естественных и искусственных сообществах; СП – состояние популяций: 1 – неудовлетворительное, 2 – относительно удовлетворительное, 3 – хорошее (оценивалось по совокупности параметров – покрытию, наличию спороношений, облику дерновинок); ТЛ – приуроченность к типам ландшафтов: культурные (kl): аллеи и куртинные посадки, фруктовые сады, пруды с древесными обсадками, исторические строения) и естественным ландшафтам (nl): запущенные лесопарки, опушки, лесные ручьи, родники, склоны оврагов, выходы песчаников и др.; С – субстраты: s – почва, t – древесные субстраты, r – каменистые субстраты.

В бриофлоре ряда объектов (18 парков) преобладают гемерофильные, антропогенно устойчивые виды – более 75% видового состава; менее 50% видового состава слагают такие виды в 17 объектах. Наименьшее количество гемерофильных видов отмечено в парках, характеризующихся в целом наиболее высокими показателями биоразнообразия: Шаталовка (25%), Рязанка и Барсуково (по 35%).

В некоторых парках (всего 11) присутствуют так называемые «уникальные» виды, то есть обнаруженные только в одном из объектов:

Барсуково (№ 61) – *Eurhynchium angustirete, Physcomitrium pyriforme, Rhodobryum roseum, Rhytidiadelphus squarrosus, R. triquetrus;*

Ключ Жизни (№ 35) – *Anomodon attenuatus, Weissia brachycarpa;*

Знаменское (№ 44) – *Grimmia muehlenbeckii, Hedwigia mollis, Lepidozia reptans, Paraleucobryum longifolium;*

Рязанка (№ 68) – *Mnium marginatum, Plagiomnium medium;*

Воронец (№ 36) – *Anomodon viticulosus;*

Шаталовка (№ 34) – *Bryum lonchocaulon, Pulvigera lyelii;*

Замарайка (№ 2) – *Dicranum tauricum, Grimmia pulvinata;*

Полибино (№ 14) – *Calliergonella lindbergii, Campyliadelphus chrysophyllus;*

Тележенка (№ 55) – *Calliergon cordifolium, Plagiothecium nemorale;*

Ярлуково (№ 9) – *Plagiomnium affine;*

Оберец (№ 45) – *Tortula muralis*

В 75% объектов выявлены редкие виды. Группа редких видов рассматривается нами довольно широко, в нее включены виды основного и мониторингового списков Красной книги Липецкой области (Красная…, 2014), а также некоторые индикаторные и интересные в эколого-географическом плане виды. Наибольшая доля редких видов вывлена в таких объектах как Большие Хомяки (33%), Царевка (32%), Шаталовка (30%), Знаменское (32%), Барсуково (33%), Тележенка (42%), Рязанка (52%).

В Красную книгу Липецкой области (Красная…, 2014) занесены, а также рекомендуются к занесению в третье издание следующие виды:

Dicranum tauricum (категория 4) – облигатный эпиксил рассеянного распространения в лесостепи; собран на старом пне в запущенной липовой аллее в небольшом количестве, № 2 – не имент природоохранного статуса;

Eurhynchium angustirete (категория 3) – неморально-бореальный вид, собран на подстилке в старых коллекционных посадках хвойных, площадь покрытия – несколько квадратных дециметров, № 61;

Hedwigia mollis (категория 3) – эвриголарктический ацидофильный петрофит, отмечен на глыбах песчаников в овраге, выходящем к пруду, самая обильная популяций в области, № 44 – не имеет природоохранного статуса;

Homalia trichomanoides (категория 3) – неморальный эпифит, индикатор хорошей сохранности широколиственных лесов; произрастает на основаниях стволов дуба, осины, клена остролистного, площади популяций – 1-5 квадратных дециметров, № 11, 13 – не имеют природоохранного статуса, 14, 34, 61);

Lepidozia reptans (рекомендуемая категория 2) – бореальный ацифдофльный печеночник, собран на глыбах песчаника, общая площадь популяции около 1 квадратного дециметра, № 44 – не имеет природоохранного статуса;

Leucodon sciuroides (категория 3) – неморальный эпифит, индикатор хорошей сохранности широколиственных лесов, находок 18; в большинстве случаев площади популяций не превышают 0.5 квадпатных дециметра; объекты № 2, 12, 16, 17, 19, 33, 38, 41, 46, 47, 51, 55, 56 – не имеют природоохранного статуса;

Paraleucobryum longifolium (категория 3) – бореальный ацидофильный петрофит, собран на глыбах песчаника, площадь популяций – 1-3 квадратных дециметра, № 44 – не имеет природоохранного статуса;

Plagiomnium undulatum (рекомендуемая категория 2) – бореальный лесной вид, липецкой области на восточной границе ареала, произрастает на опаде в пойме р. Рановы, № 68; на хвойной подстилке на коллекционном участке дендропарка, № 61; площади популяций – до нескольких квадратных дециметров;

Porella platyphylla (категория 3) – неморальный эпифит, индикатор хорошей сохранности широколиственных лесов, собран на стволах клена остролистного в небольших количествах, № 12 – не имеет природоохранного статуса, 39, 68;

Pulvigera lyelii (рекомендуемая категория 2) – редкий неморальный эпифит, ареал которого расположен на северо-западе европейской России; отмечено несколько небольших подущечек на стволе старой липы, с выводковыми тельцами, единственная находка в области, № 34;

Rhodobryum roseum (категория 3) – неморально-бореальный вид, индикатор хвойно-широколиственных лесов; произрастает на подстилке в старых коллекционных посадках хвойных, покрытие – около 2 квадратных дециметров, № 61;

Rhynchostegium murale (категория 3) – бореальный кальцефильный петрофит, отмечен на влажных кусках известнка в

пересыхающих руслах родников в небольшом количестве, № 34, 45 – не имеет природоохранного статуса;

Rhytidiadelphus squarrosus (рекомендуемая категория 2) – бореальный лесной вид, индикатор хвойно-широколиственных лесов; собран на подстилке в старых коллекционных посадках хвойных, покрытие около 3 квадратных дециметровединственная находка в области, № 61.

Из видов, занесенных в мониторинговвй список, в бриофлоре усадебных парков отмечены: неморальные эпифиты – *Anomodon attenuatus, A. longifolius, A. viticulosus,* петрофиты – *Bryum lonchocaulon, Fissidens gracilifolius, Grimmia muehlenbeckii, Taxiphyllum wisgrillii, Orthotrichum anomalum, Sciuro-hypnum populeum,* эпикислы – *Herzogiella seligeri, Hygroamblystegium varium,* бореально-неморальные виды напочвенного покрова – *Cirriphyllum piliferum, Plagiothecium nemorale, Mnium stellare, M. marginatum, Plagiomnium medium, Rhytidiadelphus triquetrus,* а также аридный вид *Weissia brachycarpa.*

В Таблице 2 приводится перечень изученных усадебных парков. Для каждого объекта даны сведения об исторических владельцах, доле естественных ландшафтов, степени сохранности усадебных комплексов, их исторической и научной ценности, приведены бриологические показатели.

По видовому разнообразию мохообразных наибольшую долю составляют парки, где выявлено не более 20 видов – 56% (из них 31% имеют в составе брифолоры до 15 видов, 25% – от 16 до 20). Относительно высокое видовое богатство (22 – 30 видов) выявлено в 31% изученных объектов. Лишь в 13% усадебных парков бриофлора насчитывает свыше 30 видов (Красное Знамя, Шаталовка, Баловнево, Ключ Жизни, Полибино, Рязанка, Барсуково; здесь и далее для объекта приводится только название населенного пункта или его номер, соответствующий Табл. 2).

Таблица 2

Характеристика изученных усадебных парков

№	Объекты	Административ-ный район	Владельцы	СО	ЦО	ЕЛ	ВР	% r	% gf
1	Парк в с. Захаровка	Воловский	А .В. Романов	1	2	1	15	0	93
2	Парк в с. Замарайка	Воловский	Гусарев	2	2	1	22	15	50
3	*Парк в с. Спасское	Воловский	Л. С. Поляков	2	1	1	15	0	68
4	*Парк в с. Аннино	Грязинский	Бурцевы, Бартеневы	1	1	1	14	0	79
5	*Парк в с. Корбовка	Грязинский	Л. Д. Вяземский	3	3	3	22	10	41
6	*Парк в с. Плеханово	Грязинский	Племянниковы, Плехановы	3	2	1	11	9	91
7	*Парк в с. Красное	Грязинский	Б. Г. Бланк	2	2	1	12	0	75
8	*Парк в с. Петровка	Грязинский	Семеновы-Тян-Шанские	2	3	2	19	0	58
9	Лесопарк в с. Ярлуково	Грязинский	Горелов	2	2	2	27	4	50
10	Парк в г. Грязи	Грязинский	Сеченовы, Сальковы	2	3	1	8	10	63
11	Лесопарк в с. Кузовка	Грязинский	Масловы	3	3	3	27	15	44

12	Парк в с. Красное Знамя	Грязинский	Вельяминовы	2	2	2	32	9	50
13	Парк в с. Синявка	Грязинский	Синявины, Кощелевы, Хвощинские, Хрущевы	1	2	2	20	5	65
14	*Парк в с. Полибино	Данковский	Полибины, Нечаевы, С.Д. Нечаев-Мальцев	3	3	2	40	18	57
15	*Парк в с. Баловнево	Данковский	Муромцевы	2	3	2	39	10	45
16	Парк в с. Ягодное	Данковский	Хомяковы	2	2	1	18	11	56
17	Парк в с. Долгое	Данковский	Краснопильская	2	2	2	19	5	58
18	Парк в с. Головинщино	Данковский	Не известны	2	2	2	23	17	57
19	Парк в пос. Садовый	Данковский	Бибиковы-Раевские	2	2	3	24	12	46
20	Парк в с. Спешнево-Ивановское	Данковский	Хомяковы	1	2	1	22	5	41
21	Парк в с. Круглое	Данковский	Хомяковы	1	2	1	10	0	90
22	Парк в с. Березовка	Данковский	Нечаевы	1	2	1	13	9	77
23	Парк в с. Барятино		Барятинский	2	2	1	16	0	75
24	Парк в с. Пушкино, Новочеркутино	Добринский	Салтыковы, Охотниковы, Голицыны	2	2	1	12	0	92
25	Парк в с. Дубовое	Добринский	Вельяминовы	2	3	1	16	13	69
26	Парк в с. Павловка	Добринский	Скуратовы	1	2	1	15	0	80
27	*Парк в с. Трубетчино	Добровский	Васильчиковы	2	3	1	27	4	63
28	Парк в с. Большие Хомяки	Добровский	Хомяковы, Бехтеевые	2	2	1	24	25	46
29	Парк в с. Ивановка	Добринский	Вельяминовы	1	1	2	17	6	71
30	*Парк в с. Долгоруково	Долгоруковский	Н.И. Салтыков	2	3	2	23	4	63
31	*Парк в с. Стегаловка	Долгоруковский	Ведровы	3	3	2	19	15	63
32	*Парк в с. Тульское	Долгоруковский	Мещерские	2	2	3	22	9	41
33	Парк в с. Царевка	Долгоруковский	С .Н. Василенко	2	2	3	28	18	43
34	*Парк в усадьбе «Шаталовка» в с. Чернышевка	Елецкий	Агарковы, Шаталовы, С.И. Хвостов	2	3	2	40	35	25
35	*Парк в с. Ключ Жизни	Елецкий	Шаталовы, Желудковы, Заусайловы	3	3	3	32	18	38
36	*Парк в с. Воронец	Елецкий	Даниловы, Жемчужниковы Хвостовы	2	3	2	30	26	40
37	*Парк в г. Елец	Елецкий	А. Н. Заусайлов	3	1	1	10	0	100
38	Парк в с. Крутое	Елецкий	Попов	2	2	2	17	12	53
39	Парк в с. Дерновка	Елецкий	Талдыкины	2	2	3	26	19	60
40	*Парк в с. Репец	Задонский	И. И. Кожин	2	3	2	27	11	59
41	Парк в с. Невеж-Колодезское	Задонский	Викулины, Хвостовы	1	2	1	20	5	65
42	Парк в с. Быково	Измалковский	А. В. Совков, Е. Т. Булгаков	3	3	2	25	20	46
43	Парк в с. Троицкое	Измалковский	Аксенов	2	3	1	15	13	80
44	Парк в с. Знаменское	Измалковский	Чичерины, Логофет	2	3	3	28	25	46
45	Парк в с. Оберец	Измалковский	Не известны	3	3	3	27	15	41
46	Парк в с. Архангельское	Краснинский	Танеев	2	2	1	19	5	68
47	Парк в с. Гудаловка	Краснинский	Не известны	2	1	1	14	7	71
48	Парк в с. Пятникцкое	Краснинский	Гузеевы	1	1	1	21	9	43
49	Парк в с. Дегтевая	Краснинский	Не известны	2	2	2	16	0	50
50	Парк в с. Решетово-Дуброво	Краснинский	Решетов	2	2	1	12	0	75
51	Парк в с. Знаменское	Лев-Толстовский	Толстые-Знаменские	2	2	2	17	12	47
52	*Парк в с. Троекурово	Лебедянский	Троекуровы, Салтыковы	3	3	1	9	0	100
53	Парк в с. Шовское	Лебедянский	Дурасовы Н. И. Игумнов	1	2	2	19	0	63
54	Парк в с. Павловское	Лебедянский	Емельяновы, Боборыкины	2	2	1	20	10	65
55	Парк в с. Тележенка	Липецкий	Хозиковы	2	3	1	24	38	42
56	Парк в с. Терново	Липецкий	Перемежко-Галич	2	2	3	19	11	42

57	Парк в с. Вешаловка	Липецкий	Татищевы, Кожины	1	3	1	14	0	64
58	Парк в с. Кузьминка	Липецкий	Сеченовы	1	1	1	13	0	92
59	*Нижний и Верхний парк в г. Липецк	Липецкий	Городской парк	3	3	1	15	0	73
60	*Парк в с. Пальна-Михайловка	Становлянский	Перваго, Стаховичи	2	3	3	22	9	73
61	*Парк в с. Барсуково	Становлянский	Арцыбашев	3	3	3	64	17	35
62	Парк в с. Кропотово-Лермонтово	Становлянский	Лермонтовы	2	3	2	22	9	59
63	*Парк в с. Борки	Тербунский	Олсуфьев, А. В. Романов	3	3	3	31	16	39
64	Парк в с. Бреславка (Борисов сад)	Усманский	Н. Марин, Е. Шубин	2	2	1	14	0	93
65	*Парк в с. Конь-Колодезь	Хлевенский	Сенявин	2	3	1	19	5	58
66	*Парк в с. Урусово	Чаплыгинский	Свиридовы, Елютины, Вегенер	1	2	1	10	0	90
67	*Парк в с. Денисовка (Саликов сад)	Чаплыгинский	Н. Я. Бланк, Бунины	2	2	2	25	8	48
68	*Парк в с. Рязанка	Чаплыгинский	Семеновы-Тян-Шанские	3	3	2	52	21	35
69	Парк в урочище Алмазово	Чаплыгинский	Семеновы-Тян-Шанские	1	2	2	13	0	85
70	Парк в с. Солнцево	Чаплыгинский	Д. Д. Иванов	2	2	1	16	0	88
71	Парк в с. Воскресеновка	Чаплыгинский	Кареевы	1	2	1	11	0	91

Примечание: звездочкой отмечены парки, имеющие статус памятника природы; ЦО – ценность объекта: 1 – низкая, 2 – средняя, 3 – высокая; СО – состояние объекта: 1 – неудовлетворительное, 2 – удовлетворительное, 3 — относительно хорошее (при оценке учитывались возраст и состояние древесных насаждений, наличие элементов композиционно-планировочной структуры, степень зарастания древесно-кустарниковой растительностью, общее санитарное состояние и пр.); ЕЛ – доля естественных ландшафтов баллах*:* 1 – от 5 до 10%, 2 – от 11 до 15%, 3 – более 15%); ВР – видовое разнообразие мохообразных; % r – доля редких видо;, % gf – доля гемерофильных видов (округлены до целых).

Из всех изученных объектов неудовлетворительное состояние отмечено для 23% (Захаровка, Березовка, Аннино, Синявка, Пятницкое и др.), удовлетворительное – для 58% и относительно хорошее – для 20% объектов (Рязанка, Баловнево, Быково, Подибино, Барсуково и др.).

По показателю природной и культурно-исторической значимости наибольшую долю составляют объекты средней ценности – 51%, причем культурно-исторический аспект в ряде случаев превалирует. Группа объектов высокоценных составляет 39%, малоценных – около 10%.

Более 15% площади естественных ландшафтов имеют лишь 20% изученных объектов (Тульское, Коробовка, Кузовка, Дерновка, Знаменское и др.), 10 – 15% площади приходится на естественные ландшафты в 30% объектах и менее 10% – также в 30%. Практически полностью отсутствуют естественные ландшафты в таких парках: Плеханово, Красное, Грязи, Спешнево-Ивановское, Новочеркутино, Елец, Троицкое, Решетово-Дуброво, Троекурово, Кузьминка, Урксово, Солнцево, Воскресеновка, Барятино).

Ниже приводится описание изученных объектов, сгруппированных по признакам культурно-исторической, ландшафтно-экологической, дендрологичсекой, бриологической, эстетической ценности, а также сохранности основных компонентов усадебных комплексов.

I ГРУППА ОБЪЕКТОВ характеризуется низкими показателями видового разнообразия (10-15 видов, редких видов нет, доля гемерофильных видов 65-100%), а также невысокой культурно-исторической и ботанической ценностью, неудовлетворительным состоянием. Примеры: **№ 21, 23, 24, 50, 58, 71**. Площади таких усадебных парков обычно 3 – 5 га, доля естетственных ландшафтов не превышает 5%, зачастую, они отсутствуют вовсе. Древостой представлен, как правило, кленом остролистным (*Acer platanoides* L), липой мелколистной (*Tilia cordata* Mill.), тополем серебристым (*Populus alba* L.), отдельными экземплярами ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.). Композиционная структура утрачена, реже прослеживаются аллейные посадки, оконтуривающие парк, а в квадратах, ограниченных аллеями, доживают свой век старые фруктовые деревья.

В эту группу объектов входят и некоторые парки, имеющие достаточно высокое рекреационное и культурно-историческое значение (перечислены ниже), но показатели биоразнообарзия и их сохранность весьма низкие.

№ 1 Захаровка. От усадьбы великого князя остался руинирванный, многократно перстренный гланый дом, небольшой пруд, от парка – маловозрастные фрагменты древесных насаждений.

№ 24 Новочеркутино. Устройство богатой усадьбы в селах Новочеркутино и прилегающем Пушкино связано с именем князя Н. Б. Голицына, который в конце XVIII века возвел прекрасный барский особняк и храм, разбил огромный французский парк. Имение Голицыных славились крестьянским хором, народным театром, прекрасным концертным залом. Однако высокий уровень культуры владельцев сочетался с крайней бедностью простого народа и жестоким с ним обращением. От богатой усадьбы остались лишь фрагменты аллей, фруктового сада, отдельно стоящие старовозрастыне экземпляры дуба черешчатого.

№ 26 Павловка. Добринские земли были пожалованы Иваном Грозным своему сподвижнику Малюте Скуратову для освоения и защиты южных границ государства. Один из потомков известного опричника построил в начале XIX века имение и церковь, сохранившиеся до сих пор. Руинированный барский дом заброшен и доживает последние дни, окружающий его парк представляет собой

многократно возобнавлявшуюся кленовую рощу. На территории усадьбы расположено лечебное учреждение.

№ 29 Ивановка. Как и все Вельяминовские владения на востоке Липецкой области, после революции усадьба претерпела значительные разрушения – усадебный дом не сохранился, в крайне руинированном состоянии находится церковь и отдельно стоящая колокольня в виде мечети или сторожевой башни; запущенный парк с преобладанием клена остролистного, липы, тополя серебристого расположен на западной окраине села, примыкая к берегам небольшой речки.

II ГРУППА ОБЪЕКТОВ храктеризуется невысокими показателями биоразнообразия – в среднем около 15 видов при отсутствиии редких видов и высокой доле гемерофилов (около 70%). Нижеперечисленные объекты имеют охранный статус, видимо, культурно-исторический аспект был определяющим при объявлении ряда парков памятниками природы; бриологическая ценность их невелика; состояние в лучшем случае удовлетворительное (за исключенем городского парка г. Ельца).

№ 3 Спасское. В начале XX века Л. С. Поляковым были возведены многочисленные усадебные постройки по прогерссивным для того времени технологиям. Хозяйство было крупным и хорошо организованным. Усадьба была обнесена глубоким рвом; имелся обширный парк и традциционные фруктовые сады. В настоящее время сохранились лишь флигели и фрагментарные парковые насаждения.

№ 4 Аннино. Парк входит в состав лесного урочища Аннинское, расположенного на правобережье р. Матыры. Элементы садово-паркового ландшафта полностью утрачены. Преобладают местные виды – клен остролистный, береза бородавчатая (*Betula pendula* Roth.), липа мелколистная, дуб черешчатый (*Quercus robur* L.). На территории лесопарка ранее размещался оздоровительный лагерь, ныне заброшенный. При историческом описании имения Бартеневых, кроме указания на небольшой плодовый сад никаких других сведений о парковых насажедниях не отмечалось (Усадьбы…, 2018; Юров, 2020). Богатая дендрофлора, упоминаемая для дендрологического памятника природы «Парк в с. Аннино» (Машкин, Данилов, 1970; Сарычев, 2014) значительно обеднена. Возникают сомнения, что эти данные приведены именно для усадьбы Бартеневых.

№ 6 Плеханово. Место самой усадьбы Плехановых точно неизвестно, она была типичной мелкопоместной усадьбой с обязательным парком, аллеи которого обрамляли фруктовые сады; имелись и небольшие пруды, ныне практически высохшие. В парке, который большей частью расположен на территории психоневрологической больницы, сохранилось лишь несколько аллей

из относительно старых лип, берез, тополей белого и черного (*Populus nigra* L.). За пределами больницы имеются протяженные липовые аллеи, более напоминаюшие запущенные лесополосы. На прилегающем поле с многолетними культурами найден эпигейный вид спорадической встречаемости – *Tortula truncata.* Несмотря на охранный статус, парк не является образцом садово-паркового искусства, причем он не был таковым и при жизни владельцев.

№ 7 Красное. В усадебном парке Б. Г. Бланка, расположенном на выровненном плато, выходящем к пойме р. Усмань, в середине прошлого века отмечалось около 25 древесных видов, включая хвойные экзоты (Машкин, Данилов, 1970); старовозрастные дубы, липы, вязы (*Ulmus laevis* Pall.) в настоящее время представлены единично, геометрия аллей просматривается с трудом.

№ 8 Петровка. Усадьба Бланков – Семеновых располагалась в живописном месте – у слияния рек Лукавки с Байгорой, непосредственно примыкая к стровозрастной дубраве на ее правобережье. Посадки хвойных и прочих экзотов были предприянты сыном П.П. Семенова-Тян-Шанского Измаилом, и относятся к началу XX века; до настоящего времени сохранились дишь единичные экземпляры. Композиционно-планировочная структура парка практически не сохранилась, погиб в середине 80-гг. (после переезда существовавшей в нем школы) и усадебный дом. Видовое разнообразие мохообразных нескольку выше, чем в вышеописанных обектах (19 видов), однако редких и интересных видов не выявлено.

№ 37 Елец. Парк заложен купцом А.Н. Заусайловым в конце XIX в. как ботанический сад, в котором проводились опыты по интродукции растений. В настоящее время композиционная структура парка сильно изменена. Старинные аллейные посадки не сохранились, представлены лишь отдельные старовозрастные экземпляры клена, каштана (*Aesculus hippocastanum* L.), липы; куртины хвойников практически не сохранились. Окультуренность ландшафта слишком высока и не всегда оправдана с экологической и эстетической точек зрения.

№ 52 Троекурово. Парк в бывшей усадьбе князей Троекуровых расположен в центре села, содержится в относительном порядке; парк исключительно регулярного стиля с аллеями из тополя белого, клена остролистного, березы бородавчатой, ясеня обыкновенного; хвойные экзоты представлены единично; возраст насаждений – около 80 лет; дендрофлора насчитывала в середине прошлого века 32 вида (Машкин, Данилов, 1970).

№ 59 Липецк. Нижний парк расположен в центре города в пойме правобережной части долины р. Воронеж. Заложен парк в 1805 году, дендрофлора – около 50 древесно-кустарниковых видов

(Машкин, Данилов, 1970; Сарычев, 2014). Имеются выходы подземных вод, для отвода которых сооружена система дренажных каналов. Отдельными фрагментами представлены естественные ольховые, пойменно-луговые и болотные сообщества. Верхний парк примыкает к Нижнему в юго-западной части, он приурочен к правому склону долины и заложен на месте коренной дубравы.

По параметрам биоразнообразия мохообразных к этой же группе парков можно отнести следующие объекты, они не имеют природоохранного статуса, но в ряде случаев представляют историческую или эстетическую ценность.

№ 10 Дубовая роща. Расположена на восточной окраине г. Грязи; в бриофлоре всего 13 видов, из относительно редких – лишь *Orthotrichum affine*; объект имеет большое дендрологическое значение, поскольку сохранность старовозрастных экземпляров дуба (не менее 150-200 лет) хорошая, объект требует бережной ландшафтной реставрации.

№ 64 Бреславка. Борисов сад, назван по имени владельца Бориса Шубина, в настоящее время служит местом отдыха жителей села. Аллеи из липы и клена, открывающие перспективу на полноводный пруд хорошо сохранились.

№ 49 Дегтевая. Неплохо сохранился пейзажный парк по берегам полноводых прудов, а также отдельные старовозрастные экземпляры липы.

№ 53 Шовское. Английсикй парк в имении гвардии полковника В. А. Дурасова был заложен в конце XIX века. Среднерусские пейзажи окрестностей привлекали художников, которым на лето сдавалась усадьба. До недавнего времени существовал активно разрушающийся деревянный усадебный дом, окруженный запущенным парком без всяких намеков на следы былой планировки. В этом селе была еще усадьба Бобровых – Зарецких, следов от которой также практически не осталось.

№ 57 Вешаловка (бывшее Знаменское). Во времена владения села Татищевыми по проекту В. И. Баженова была построена в 1784 г. знаменитая церковь Знамения иконы Божьей Матери в готическом стиле. Усадебный дом и прочие постройки, а также плодовый сад были достаточно скромны. Грандиозное переустройство усадьбы было предпринято новым владельцем М. И. Кожиным – представителем богатейшей династии липецких предпринимателей. Архитектура монументального главного дома, башен, хозяйственных построек были выдержаны в том же стиле, что и церковь. Важной составлющей усадебного ансамбля были огромный (1200 на 400 м) французский парк и плодовый сад; непосредственно перед домом был разбит традиционный пышный партер. Аллеи из лиственных и

хвойных деревьев перемежались с аллеями из красивоцветущих кустарников, многочисленными цветниками и оранжереями; каскады прудов, ажурные ограды, мостики и беседки дополняли декоративное оформление парка. Судьба по отношению к этой богатейшей и красивейшей усадьбы оказалась особенно безжалостной – в 1918 г. она распродана на слом, и сейчас ничего кроме церкви, разрушенной башни, размытых плотин прудов и небольшого крайне запущенного кленового парка о ней не напоминает; в бриофлоре 14 широкораспространеных видов. Несмотря на большие потери, усадебный комплекс нуждается в комплексной реставрации, после чего может служить достойным туристическим объектом.

№ 70 Солнцево. Усадьба Д. Д. Иванова, заложенная в начале XIX века, была окружена большими садами и парком; в настоящее время сохранился главный дом, в котором функционирует школа, красивые пруды, обрамленные купами старых сесребристых тополей, квадраты бывших садов, обрамленные старвозрастными липовыми и дубовыми аллеями; объект имеет высокую ландшафтно-эстетическую ценность; бриофлора насчитывает 16 широкораспространенных видов.

III ГРУППА ОБЪЕКТОВ характеризуется относительно невысокими показателями биоразнообразия мохообразных (14-20 видов), но в них отмечены редкие виды; по значимости и состоянию объекты имеют средние баллы, из элементов усадебных комплексов присутствуют фрагменты парков, фруктовые сады, реже пруды: № 17 Долгое (*Hygroamblystegium humile),* № 22 Березовка **(***Schistidium submuticum, Didymodon rigidulus*), № 25 Дубовое (*Hygroamblystegium varium, Herzogiella seligeri*), № 38 Крутое. (*Leucodon sciuroides, Didymodon rigidulus*), № 41 Невежколодезное (*Sciuro-hypnum populeum*), № 43 Троицкое (*Leucodon sciuroides*), № 46 Архангельское (*Leucodon sciuroides, Lophocolea heterophylla*), № 47 Гудаловка (*Leucodon sciuroides*), № 56 Парк в с. Терново (*Leucodon sciuroides, Tortula truncata*).

Ниже перечислены объекты из этой группы, имеющие достаточно большое культурно-историческое значение.

№ 51 Знаменское. Село принадлежло основателю роды Толстых-Знаменских П. А. Толстому – сподвижнику Петра Первого и прадеду писателя Л. Н. Толстого. Расцвет имения приходится на вторую половину XVIII века, когда были возведены многочисленные постройки, каменная церковь, был заложен огомный липовый парк в голландском стиле. Все материальные свидетельства существовании в Знаменском графской усадьбы в революцию были полностью уничтожены. Лишь запущенные аллеи парка на берегу пруда, самосевом восстановившиеся на месте прежних насаждений и мемориальный камень на месте Знаменской церки напоминают о

родине великого писателя. Бриофлора парка насчитывает 17 видов, в ее составе присутствуют бореальные представители «березового» комплекса *Dicranum montanum, D. scoparium, Plagiothecium laetum,* неморальные эпифиты *Radula complanata, Leucodon sciuroides.* Объект имеет большое мемориальное значение и должен входить в комплекс памятных мест Л. Н. Толстого наряду со станцией Лев-Толстой (бывшее с. Астапово), где писатель скончался.

№ 54 Павловское. По описаниям одного из владельцев имения писателя П. Д. Боборыкина усадебный двор был окружен вековым лесом, имелся небольшой сад и малоухоженный цветник. Особенных успехов в ведении хозяйства владелец не достиг, и в конце XIX века родовое имение было продано лебедянскогому купцу А. М. Игумнову, которым были заложены близ церкви и прудов большие фруктовые сады; лишь эти три элемента усадебного комплекса сохранились сегодня. Из двух десятков выявленных видов интересен *Leucodon sciuroides* – индикатор хорошей сохранности лиственных насаждений.

№ 65 Конь-Колодезь. Усадебный парк адмирала Синявина расположен на крутом террасе левобережья р. Дон, и состоит из двух частей. Дендрофлора ранее насчитывала около 40 видов (Машкин, Данилов, 1970). Сохранились аллеи из старовозрастных лип, имеется несколько трехсотлетних экземпляров дуба черешчатого, а также сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.). В усадебный комплекс входит хорошо сохранившийся главный усадебный дом, образующий единое целое с домовой церковью. Брифолора насчитывает 19 видов, относительно редкий – *Sciuro-hypnum populeum.* Удовлетворительное состояние ценных исторических и природных объектов старинного села Конь-Колодезь вполне может служить основанием для включения данного объекта в туристические маршруты. Имение в Малой Байгоре ныне с. Синявка (**№ 13 Синявка)**. было вторым по значимости владением флотоводцев Синявиных. После неоднократных продаж в конце XIX века оно принадлежало Хвощинским, которые обустроили в усадьбе весьма прогрессивное хозяйство, особенно известное своими яблоневыми садами. В составе усадебного комплекса были обширный парк, аллеи которого выходили к пристани на реке Байгоре, мощеные дорожки, фонтан. В настоящее время остались руины Покровской церкви, едва просматривающиеся аллеи в небольшом фрагменте кленового парка. Видовое ранообразие мхов: 20 видов, редкий: *Homalia trichomanoides*

IV ГРУППА ОБЪЕКТОВ – ценные в природном и культурно-историческом аспектах объекты; состояние в большинстве случаев удовлетворительное; видовое разнообразие мохообразных составляет 20-30 видов, доля редких видов колеблется от 5 до 38% (№55). Ряд объектов имеет статус памятников природы (№ 24, 30, 31, 32, 40, 60),

прочим объекты этой группы целесообразно присвоить природоохранный статус.

№ 2 Замарайка. Усадьба члена государственной Думы Гусарева к концу XIX века была очень богатой и хорошо спланировнной. Строгие аллеи из каштанов и елей (не сохранились), множество цветников, оранжереи с экзотическими растениями, фруктовые сады, каскады прудов (сохранились частично), беседки в обширном парке – все эти компоненты усадебного комплекса создавали особый оазис столичной культуры. В настоящее время имеется довольно большой средневозрастный липово-кленовый парк с хорошо просматривающими аллеями. Примыкающее к усадьбе урочище Идолки с многочисленными выходами песчаников, практически утрачено в ходе лесомелиорации. В составе брифолоры 22 вида, редкие: эпиксил *Dicranum tauricum,* эпифит *Leucodon sciuroides,* петрофиты *Grimmia pulvinata, Schistidium apocarpum.*

№ 9 Ярлуково. Поместье на берегу живописной р. Матыры (ныне водохранилище) принадлежало мелкопоместным дворянам Гореловым. Усадебный дом находился в окружении естетственного соснового леса – Красной рощ, только она и осталась от бывших владений. Брифлора (27 видов) типична для средневозрастных сосняков с участием березы. Учитывая развитый травостой, характерные виды лесной подстилки (*Pleurozium schreberi, Dicranum polysetum*) представлены фрагментарно; выявлен и вид спорадичного распространения в лесостепи – *Plagiomnium affine.*

№ 11 Кузовка. От усадьбы помещиков Масловых осталась лишь руинированная церковь и лесопарк на восточной стороне владений. Большой по площади (около 50 га) искусственный дубовый лес на склоне долины реки Байгоры представляет большую ценность для равниннной восточной части Липецкой области. Бриофлора насчитывает 27 видов, среди них редкие виды: *Plagiomnium ellipticum, Plagiothecium cavifolium, Radula complanata, Homalia trichomanoides.*

№ 18 Головинщино. Кленовый парк расположен на склоне небольшого ручья, просматривается главная аллея, ведущая к мощному роднику, спадающего с крутого уступа в виде небольшого водопада. Это обусловило обилие редких кальцефильных гигрофитов: *Brachythecium rivulare, Chiloscyphus polyanthos, Cratoneuron filicinum, Hygroamblystegium humile, Didymodon fallax* (всего 23 вида). В состав усадебного комплекса входит и старинная руинированная церковь.

№ 19 Садовый. Парк расположен на правобережье реки Дон, смыкаясь с естественной дубравой, рельеф которой осложнен пересыхающим водотоком с выходами мелких известняков. Композиционная структура парка утрачена, но границы оконтурены

сохранившейся обваловкой. Видовое разнообразие 24 вида, редкие: *Fissidens gracilifolius, Leucodon sciuroides, Leucodon sciuroides*

№ 20 Спешнево-Ивановское. Об образцовом хозяйстве А. С. Хомякова в настоящее время почти ничего не напоминает. Не осталось даже следов крупных винокуренных заводов. Ажурная кирпичная стена, окружавшая парк, мощеная парадная («красная») дорога утрачены. На месте парка в северной части села разрослась самосевом кленовая роща, контуры которой четко очерчены обваловкой. Видовое богаство мохообразных 22 вида, среди них представители ацидофильного «березового» комплекса из дикрановых и плагиотециевых мхов, нечастые в парках эпиксильные и эпигейные мохообразные *Lophocolea heterophylla, Fissidens bryoides, Dicranella heteromalla,* а также эпифит *Leucodon sciuroides.* Большой парк на северной окраине села Ягодное (**№ 16)** тех же владельцев сохранидся значительно лучше. Липовые и кленовые деревья 70-100-летнего возраста формируют протяженные щирокие аллеи, однако заваленные буреломом и постепенно зарастающие молодой порослью. Ранее большой пруд сильно зарос, и мелеет. Бриофлора насчитывает 18 видов, среди них редкие неморальные эпифиты *Leucodon sciuroides, Orthotrichum affine.*

№ 27 Трубетчино. Обширный парк в усадьбе князей Васильчиковых расположен на плато, которое выходит к пологой запруженной балке. Рельеф парка осложнен многочисленными выемками по забору песка, в настоящее время заросшими древесно-кустарниковой растительностью, а иногда заполненными водой. Четко просматриваются лишь несколько старовозрастных аллей из тополя белого, липы мелколистной, клена остролистного; в составе дендрофлоры ранее насчитывалось 25 видов (Машкин, Данилов, 1970). От усадебного комплекса осталось довольно много руинированных хозяйственных построек. В составе брифолоры выявлено 27 видов, из редких – *Leucodon sciuroides.*

№ 28 Большие Хомяки. Большая благоустроенная усадьба с комплексом хозяйственных построек, конным и винокуренным заводом, плодовыми садами, дубовым лесом была построена в период владения Бехтееевых (середина XIX века). В настоящее время от процветавшей усадьбы остались единичные руинированные постройки, одичавшие дубовая роща и кленовый парк с крупной глыбой песчаника в центральной части. Видовое разнообразие (27 видов) и доля редких видов (25%) доволно высокие, причем в составе бриофлоры присутствуют виды различной экологической приуроченности – *Callicladium haldanianum, Leucodon sciuroides, Sciuro-hypnum populeum, Herzogiella seligeri, Cirriphyllum piliferum, Schistidium apocarpum.*

№ 30 Долгоруково. Усадебный парк генерала Н.И. Салтыкова расположен в левобережной пойме и террасах р. Снова. Дендрофлора насчитывада 32 вида (Машкин, Данилов, 1970), в большем количестве присутствуют старые могучие деревья тополя белого. На территории парка имеются заболоченные луговые участки, пруд, ручьи, что обусловило наличие ряда гигрофильных видов, среди которых довольно редкие *Hygroamblystegium varium, Dicranella varia, Lophocolea heterophylla*.

№ 31 Стегаловка. Бывший усадебный парк Ведровых расположен на правобережье р. Свишни; в настоящее время – это территория дома отдыха. В парке регулярного стиля сохранилось несколько аллей из липы мелколистной, ясеня обыкновенного; экзоты единичны (Машкин, Данилов, 1970); возраст отдельных деревьев – около 100 лет. Видовое разнообразие мохообразных невелико (19 видов), но присутствуют *Leucodon sciuroides, Didymodon rigidulus, Schistidium submuticum* (последние 2 вида собраны на глабых известняка, используемых в ландшафтном оформлении).

№ 32 Тульское. Историческая планировка парка в усадьбе князей Мещерских практически не сохранилась, но просеки и исходные ряды посадок просматриваются. Дендрофлора насчитывает около 20 древесно-кустарниковых видов [2], в основном местного происхождения. В качестве объекта охраны взята прилегающая к бывшему парку средневозрастная байрачная дубрава. Исторический интерес представляет восстанавливающаяся старинная церковь. В составе бриофлоры (22 вида) присутствует богатый «березовый» комплекс видов, включающий *Plagiothecium laetum, Sciuro-hypnum curtum, Callicladium haldanianum, Sanionia uncinata*.

№ 33 Царевка. Имение в указанном селе принадлежало композитору С.Н. Василенко. Ажурный, кирпично-деревянный господский дом был уничтожен совсем недавно, непосредственно перед признанием усадьбы объектом культурного наследия. Общие границы усдебного парка отчетливы, но планировка полностью утрачена, в настоящее время он представяет собой кленово-липовый лес, смыкающийся с дубравой на крутой излучине правобережья реки Сновы. Нагорная дубрава переходит в пойменный ольшаник, у подножия коренного берега бьют многочисленные родники; указанные обстоятельства обусловили довольно высокие показатели биоразнообразия – 28 видов, редких – 18%: *Cratoneuron filicinum, Porella platyphylla, Marchantia polymorpha, Leptobryum pyriforme, Hygroamblystegium humile.*

№ 39 Дерновка. Усадьба купца Талдыкина, построенная в 1868 г., расположена в столь живописном месте, что особой необходимости формирования парковых насаждений не было. Усадьба занимает

узкую полосу в нижней части очень крутого скалистого берега долины р. Воргол, поросшего дубово-липовым лесом. В настоящее время хорошо сохранился дом для служащих, контора, паровая мельница, остатки грота и фонтана, выполненных из натурального известняка; просматриваются и контуры липовой аллеи. Видовое разнообразие 26 видов, редкие: *Anomodon longifolius, Didymodon fallax, Campylophyllum calcareum, Schistidium submuticum.*

№ 40 Репец. Усадебный комплекс первых владельцев липецких железоделательных заводов Кожиных начал складываться в конце XVIII века. Парк регулярного стиля примыкает к лесному массиву. За счет подпруживания мельничной плотиной реки Репец, территория усадьбы оказалось с двух сторон окружена рекой. Композиционная основа парка сохранились и в настоящее время; хорошо представлены аллейные посадки из очень старых лип, дендрофлора в середине прошлого столетия насчитывала около 20 видов (Машкин, Данилов, 1970). Значительную историко-культурную ценность представляют руины церкви XVIII века в стиле барокко школы архитектора Растрелли. До 2014 г. в усадебном доме функционировала школа, после ее переезда перспективы усадебного комплекса неясны. Видовое разнообразие мохообразных: 26 видов, редкие: *Leucodon sciuroides, Sciuro-hypnum populeum, Leptobryum pyriforme.*

№ 42 Быково. Формирование усадебного комплекса купцов Булгаковых, а позже Совковых, началось в первой половине XIX века. Усадьба расположена на правобережье реки Большой Чернавы, и до недавнего времени сохранность ее была относительно высокой. Конторский корпус, водяная мельница, развалины барского дома, обширный парк регулярного стиля с включением большого количества хвойных и лиственных экзотов – все эти элементы провинциальной русской усадьбы обусловливают высокую культурно-историческую и природную значимость объекта. Видовое разнообразие мохообразных: 25 видов, редкие: *Anomodon longifolius, Fissidens gracilifolius, Herzogiella seligeri.*

№ 44 Знаменское. Усадебный комплекс Чичериных – Логофет в настоящее время включает обмелевшие пруды, руинированную старинную церковь, аллеи запущенного парка с двухсотлетними экземплярами дуба и липы. Наибольшую бриологическую ценность представляет пейзажная часть парка, спускающаяся в естественную подпруженную балку с обилием выходов кврцитовых песчаников. Бриофлора насчитывет 28 видов, причем доля редких видов значительна – 25%, среди них присутствуют ацидофильные петрофиты *Grimmia muehlenbeckii, Hedwigia mollis, Paraleucobryum longifolium, Schistidium apocarpum*, а также *Plagiothecium cavifolium, Lepidozia*

reptans. Объект имеет высокую ценность, причем, охраны заслуживает как его исторический, так и природный компонент.

№ 45 Оберец. Усадьба неизвестных владельцев располагалась на юго-западной окраине села, на опушке Адамовского леса. В настоящее время сохранились руины старинной церкви, развалины господского дома, аллеи пейзажного парка, спускающиеся в пойму р. Чернавы, отмирающие фруктовые деревья. Древостой представлен липой, дубом и кленом остролистным, возраст около 70-100 лет. Разнообразие брифолоры (27 видов) связано с наличием крутого оврага, по руслу пересыхающего водотока встречаются известняковые камни, а также врезанной в склон дубравы подъездной аллеи. Редкие виды: *Tortula muralis, Thuidium assimile, Rhynchostegium murale.*

№ 48 Пятницкое. Старинное село Пятникое в настоящее время переживает нелучшие времена. О былом процветании свидетельствует старинная церковь, старинная арка и флигели, где ранее размещалась больница, а также фрагменты парка. В составе брифолры 21 вид, из относительно редких присутствуют *Sanionia uncinata* и *Tortula truncata.*

№ 55 Тележенка. Усадьба дворян Хозиковых распологалась в нескольких километрах от села. В настоязее время от нее осдлся только парк с фруктовым садом и груды кирпича от разрушенного усадебного дома. Парк кленовый, планировка утрачена. Бриологические показатели весьма высокие – 24 вида, доля редких 38% (*Calliergon cordifolium, Chiloscyphus polyanthos, Hygroamblystegium varium, Climacium dendroides, Marchantia polymorpha, Plagiothecium nemorale, Leucodon sciuroides*), что связано с небольшим непересыхающим топким болотцем.

№ 60 Пальна-Михайловка. Парк расположен на месте старинного усадебного комплекса, принадлежащего сначала М. В. Перваго, а затем Стаховичам. Сохранились дворцовые усадьбы на обоих берегах р. Пальны, церковь. Парк непосредственно смыкается с естественными дубравами, аллея из дуба черешчатого ведет к мосту через речку; общий рисунок парка потерян. Ранее отмечалось большое количество экзотов – до 20 видов (Машкин, Данилов, 1970); с восточной стороны фасада здания ряд деревьев вырублен. Историко-мемориальное значение усадебного ансамбля, в котором сочетаются разные архитектурные стили, очень велико. Из редких видов присутствует *Leucodon sciuroides*, а также нечастый гигрофит *Brachythecium rivulare* (всего 22 вида).

№ 62 Кропотово-Лермонтово. Село Кропотово принадлежало отцу М.Ю. Лермонтова, здесь бывал и сам поэт – как в юные годы, так и перед поезкой на Кавказ. От имения не осталось никаких следов, кроме больших прудов и фрагментов старинного парка, в котором

присутствуют вековые деревья вяза. Из относительно редких мхов можно нахвать лишь петрофит *Schistidium apocarpum* (всего 22 вида).

V ГРУППА ПАРКОВ характеризуется высокой ценностью – как ландшафтно-биологической, так и культурно-исторической, все они, за исключением № 12, являются памятниками природы. Видовое разнообразие мохообразных превышает 30 видов, достигая максимума в 64 вида (№ 61), доля редких видов также существенна – от 10 до 35% (№ 34). Как правило, объекты, входящие в эту группу, расположены на живописных берегах рек, имеют значительные площади (20 – 100 га), сложную и неплохо сохранившуюся композиционную структуру, включающую элементы как регулярных, так и пейзажных парков. Закладка этих усадебных комплексов, свявзана с именами известных деятелей культуры, государственного управления и относится к концу XVIII – середине XIX веков.

№ 5 Коробовка. Английский парк в усадьбе Вельяминовых – Вяземских заложен в конце XVIII века; расположен в излучине реки Байгоры, естественным образом смыкаясь с нагорной дубравой и поймой заболоченного лесного ручья. Княжеский дом-дворец, выстроенный в псевдотюдоровском стиле, располагался на живописном берегу реки. В обширном парке были устроены многочисленные беседки, фонтаны, гроты, мостики; в озеленении, помимо местных видов, использовались и экзоты, выращенные в собственных теплицах или питомниках. От усадебного комплекса осталась лишь старинная церковь, лучше сохранилась больница (сейчас также заброшена), выстроенная Б. Л. Вяземским для местных крестьян и окруженная обширным, ныне запущенным парком. На космоснимках до последнего времени можно было различить «вяземские поля» – угодья, обрамленные многоярусными полезащитными лесополосами. К числу безвозвратных утрат относится и Лотаревская степь – заповедный участок богаторазнотравной северной степи, бережно охраняемый владельцами и полностью уничтоженный сразу после революции. Видовое богатство мохообразных: 22 вида; редкие: неморальные эпифиты *Leucodon sciuroides, Radula complanata.*

№ 12 Красное Знамя. Сельцо Никольское (ныне поселок красное Знамя) принадлежало известному и очень богатому дворянскогому роду Вельяминовых. В 80-х гг. XIX века по проекту зодчего П.С. Бойцова был выстроен господский дом-замок, в стилистике которого присутствовали готические и ренессансные черты. Дом располагался в лесном массиве на правобережье реки Байгоры. Парковые насаждения были обширными, окружали пруды и строгими аллеями опдходили к дому. В годы революции имение Вельяминовых, как и их ближайших соедей и родственников

Вяземских было жестого разграблено и разорено. В настоящее время усадебный парк трансформировался в кленовый лес, но пруды и аллеи сохранились. Видовое богатство мохообразных: 32 вида; редкие: неморальные эпифиты *Radula complanata, Porella platyphylla.* Объект заслуживает присвоения статуса памятника природы.

№ 14 Полибино. Редкий по красоте и исторической значимости усадебный комплекс, в который входили дворец, огромный парк и фруктовые сады, создавался на протяжении XVIII – XIX. В усадьбе гофмейстера Нечаева-Мальцева, расположенной вдоль северного склона оврага, выходящего к реке Дон, в настоящее время сохранились главный усадебный дом, водонапорная башня архитектора В.Г. Шухова, зашлюзованные пруды; фрагменты парка. Полибино было знаменито и первым в России музеем Куликовской битвы, основанным С.Д. Нечаевым в 1817 г.

Усадебный парк, площадью около 10 га, расположен на приводораздельном плато, с восточной стороны примыкает к каменисто-степному склону балки, открывающейся в р. Дон. Планировка парка была смешанной – партер был оформлен в пышном французском стиле. Направления трех аллей совпадали с осями дворца, самая длинная аллея вела к оврагу и заканчивалась беседкой. Южная часть парка имела пейзажную планировку, подчиненную окружающим ландшафтам, включающим долину Дона, степную балку с выходами известняков. В настоящее время композиционная структура сильно изменена. Кленовые и липовые аллеи из липы разделяют фруктовый сад, неоднократно горевший, на кварталы. Дендрофлора к середине прошлого века насчитывала более 30 видов (Машкин, Данилов, 1970). Многочисленные малые архитектурные формы (беседки, гроты, фонтаны), украшавшие парк, полностью утрачены. Часть сада вырублена и занята жилой застройкой, в низовьях балки кустарно разрабатывается известняк. Несмотря на многие утраты, значение усадьбы Нечаевых-Мальцевых в историко-культурном наследии России переоценить трудно. Видовое богатство мохообразных: 40 видов, редкие: кальцефилы *Calliergonella lindbergii, Campyliadelphus chrysophyllus, Didymodon fallax, Schistidium submuticum;* эпифиты *Homalia trichomanoides, Leucodon sciuroides.*

№ 15 Баловнево. Земли в Данковском районе принадлежали рду Муромцевых с концв XVII века. Расцвет усадьбы связан с именем М.В. Муромцева – генерала-поручика, друга Г.А. Потемкина и верного подданного Екатерины Великой, который в конце XVIII века создал один из выдающихся усадебных комплексов провинциальной России. Это было крупное, благоустроенное хозяйство, включающее разнообразные заводы и фабрики, фруктовые сады и редкий по красоте парк. В планировке парка принимал участие знаток садово-

паркового искусства А.Т. Болотов. Огромная площадь, сложная композиционная структура, каскады прудов, обилие павильонов и малых архитектурных форм определяли сходство парка с со столичными царскими резиденциями. После революции усадьба не избежада участи боольшинства русских провинциальных усадеб. В настоящее время сохранились церковь архитектора В.И. Баженова, водонапорная башня, ворота парка, система прудов, аллеи парка из старовозрастных деревьев дуба, клена остролистного, тополя белого, с участием отждельных хвойных экзотов; состав дендрофлоры 38 видов (Машкин, Данилов, 1970); возраст отдельных деревьев достигает 350 лет. Видовое богатство мохообразных: 39 видов, редкие: кальцефилы *Hygroamblystegium varium, Cratoneuron filicinum, Didymodon rigidulus, Schistidium submuticum,* собранные на камнях в ручье и по берегам прудов.

№ 34 Шаталовка. Строительство усадьбы в том виде, в котором она описана как памятник архитектуры и дендрологический памятник природы, связана с именем последнего владельца С.А. Хвостова. Им в середине 80-х гг. XIX века и был сформирован целостный усадебный комплекс. В основе композиции усадьбы – сочетание окружающих природных и культурных ландшафтов. Парк расположен на крутом правобережье р. Быстрая Сосна. В северной части парк прорезан глубоким оврагом с выходами девонских известняков и родником в устьевой части. Планировка парка решена в виде сетки взаимно перпендикулярный аллей из старовозрастных лип, кленов, ясеней. В составе дендрофлоры парка (всего 52 вида) много экзотов (Машкин, Данилов, 1970). В настоящее время сохранился руинированный усадебный дом в готическом стиле, каретные сараи, остатки грота и каменные водоспуски у родника. Несмотря на охранный статус усадьба, безвозвратно разрушается. Видовое богатство мохообразных: 40 видов; редкие: *Anomodon longifolius, Homalia trichomanoides? Radula complanata, Fissidens gracilifolius, Pulvigera lyelii, Orthotrichum anomalum, Rhynchostegium murale, Sciuro-hypnum populeum, Campylophyllum calcareum, Taxiphyllum wisgrillii, Didymodon rigidulu, Bryum lonchocaulon, Mnium stellare.* Группа редких видов включает как неморальные эпифиты, так и богатый комплекс кальцефидьных петрофитов, произрастающих на известняках в крутом овраге, спускающемся к реке Быстрой Сосне.

№ 35 Ключ Жизни. Усадьба в с. Пажень начала обустраиваться с конца XVIII века. Существенная перепланировка усадьбы и расцвет усадьбы связаны с именем богатого елецкого купца К.П. Желудкова. Роскошный дом, парк с многочисленными беседками, мостиками, гротами, пруд с гондолами и лебедями, оранжереи, плодовые сады – входили в состав крупного усадебного комплекса.

Парк расположен на склонах лесной балки, выходящей к ручью Пажень. Насаждения парка сформированы на основе естественной дубравы, однако в состав дендрофлоры было включено и более 40 экзотов (Машкин, Данилов, 1970; Сарычев, 2014). Большую ценность представляет единственная большая аллея из дуба черешчатого 100-150-летнего возраста, ведущая к большому пруду; сохранились остатки каменного моста и грота. Объект имеет высокую значимость как природную (выходы известняков и песчаников, дубрава, родник карстового происхождения) так и культурную (городище железного века, старые каменоломни, старовозрастные парковые насаждения). В паре километров к северу была расположена усадьба, принадлежавшая купцам Заусайловым, за невероятную красоту долины р. Пажень они называли свои владения «Ключ Жизни». В 1914 г. Заусайловы купили и соседнее имение «Пажень», организовав под Ельцом промышленное производство плодовых вин. Просуществовав до середины XX века, производство постепенно прекратилось, о былом процветании усадьбы свидетельствуют отдельные хозяйственные постройки, Черникин пруд и единичные аллеи старинного парка. Видовое богатство мохообразных: 32 вида; редкие: *Campylophyllum calcareum, Didymodon fallax, Taxiphyllum wisgrillii, Anomodon longifolius, A. attenuatus, Radula complanata, Weissia brachycarpa.*

№ 36 Воронец. Парк расположен на придолинном плато левобережья р. Воронец, заложен Хвостовыми около 130-150 лет назад. При планировке усадебного комплекса были учтены и органично использованы живописные ландшафты реки Воронец – скалы с отепненными и облесенными участками. Ранее парк имел ландшафтную планировку, включал аллеи и куртинные насаждения декоративных кустарников. Крестообразные аллеи, сформированные липой и кленом, расходящиеся от небольших прудов, ограничивали боскеты с фруктовыми садами. Северная часть парка обрывается крутым склоном долины с выходами девонских известняков. В настоящее время структура насаждений в значительной степени изменена, а усадебный дом искажен многочисленными перестройками до неузнавемости. Видовое богатство мохообразных: 30 видов; редкие: *Anomodon longifolius, A. viticulosus, Schistidium submuticum, Radula complanata, Orthotrichum affine.*

№ 61 Барсуково. Лесная опытно-селекционная станция была создана в 1925 г. на базе бывшего поместья профессора Арцыбашева – специалиста по декоративному садоводству. Дендрологичсекая коллекция насчитывает почти 2000 видов, разновидностей и форм и является одной из богатейших в Европе (Сарычев, 2014). В настоящее время статус ООПТ изменен – это Дендрологический парк, территориально входящий в Мещерский государственный заказник

комплексного профиля. Уровень видового богатства мохообразных нивысший – 64 вида, комплекс редких видов включает в основном лесные виды – как неморальные эпифиты, так и бореальные виды лесной подстилки хврйных лесов: *Rhytidiadelphus triquetrus, R. squarrosus, Eurhynchium angustirete, Rhodobryum roseum, Plagiomnium undulatum, Herzogiella seligeri, Thuidium assimile, Homalia trichomanoides, Sciuro-hypnum populeum, Cirriphyllum piliferum, Sciuro-hypnum populeum.*

№ 63 Борки. Парк расположен на правобережье реки Олым среди естественного дубового массива – Романова леса; своеобразие урочищу придают выходы крупных глыб аптских песчаников с отпечатками ископаемой флоры. Сохранился дворцовый ансамбль псевдоготического стиля начала XX века, принадлежащий Шереметьевых, а позже – великим князьям Романовым. С южной и восточной сторон от дома находился обширный пейзажный парк, организованный по трехлучевой схеме, связывающей усадебные строения, плотину и пруды. В конце XIX веке в усадьбе был организован питомник по лесоразведению. В настоящее время старовозрастных насаждений практически нет, не сохранилась и садово-парковая планировка. Дворец приватизирован, отремонтирован, парк огорожен, проложены асфальтовые дороги за счет вырубки широких просек, доступ граждан прекращен. По непоянтным причинам статус охраняемой территории утерян. В целом бриофлора Романова леса насчитывает более 50 видов мохообразных, среди которых много редких петрофитов: *Hedwigia mollis, Taxiphyllum wisgrilli, Conocephalum conicum, Grimmia pulvinata, G. laevigata, Homalia trichomanoides, Paraleucobryum longifolium.* Видовой состав усадебного парка существенно беднее – около 30 видов; редкий: *Sciuro-hypnum populeum.* Необходимо восставновление природоохранного статуса и включение в его территорию всех ценных ландшафтов Романова леса.

№ 68 Рязанка. Объект в настоящее время имеет статус памятника природы, однако в перспективе планируется создание национального парка «Родина П.П. Семенова-Тян-Шанского» на территории Липецкой и Рязанской областей. Усадебный парк расположен на правобережье реки Ранова. В дендрологической коллекции парка насчитывается около 116 древесно-кустарниковых видов, из них около 60 экзотов (сосна сибирская кедровая, липа рассеченнолистная, бархат амурский, лжетсуга серая и др.), многие из них посажены самим П.П. Семеновым-Тян-Шанским (Машкин, Данилов, 1970; Сарычев, 2014). Усадьба содержится в идеальном порядке, культурные и естественные ландшафты сочетаются весьма гармонично. Видовое богатсов мохообразных: 52 вида; редкие:

Chiloscyphus polyanthos, Plagiomnium medium, P. undulatum, Plagiothecium cavifolium, Porella platyphylla, Rhizomnium punctatum.

В состав проектируемого национального парка входит еще несколько усадебных объектов: **№ 69 Алмазово** – запущенный кленово-липовый парк с остатками пруда, показатели биоразнообразия невысокие; **№ 66 Урусово** – усадьба Свиридовых – Елютиных – Вегенеров кроме хозяйственных построек, скоромного господского дома и небольшого сада никаких садово-парковых красот не имела; в бывшем имении Буниных-Кропоткиных до последнего времени располагалась школа, а на заднем плане сохранились аллеи из ясеня обыкновенного и лип, а также отдельные экземпляры ели канадской; бриофлора парка весьма скудна; более интересен парк **№ 67 Денисовка** или Сальков сад, имеющий статус Памятника природы. К этому ли месту относятся данные С.И. Машкина, В.Д. Ланилова (1970) о богатой дендрофлоре (более 40 видов) не совсем ясно; в настоящее время этот запущенный парк по периметру имеет хорошо сохранившуюся обваловку, почти высохший пруд и преимущественно липово-кленовыне древесные насаждения. Бриофлора укаанных объектов скудна и состоит из широкораспространенных видов.

Заключение. На основе проведенных исследований можно заключить, что бриофлора усадебных парков Липецкой облати, насчитывающая 114 видов, является одной из наиболее богатых среди регионов Центрального Черноземья. Высокий уровень таксономического, ботанико-географического и экологического разнообразия объясняется значительной долей в структуре усадебных комплексов естетственных ландшафтов известнякового севера Среднерусской возвышенности. В составе бриофлоры выявлен ряд видов регионального статуса охраны. Особенно велика роль старинных усадеб в аспекте сохранения неморального эпифитного бриокомплекса. Наиболее ценными с исторической, дендрологической, бриологической точек зрения являются объекты, имеющие статус памятников природы: Барсуково, Рязанка, Шаталовка, Воронец, Ключ Жизни, Баловнево, Полибино, Коробовка. Ряд усадебных парков рекомендуется к охране: Красное Знамя, Тележенка, Оберец, Царевка, Головинщино, Быково, Большие Хомяки, Знаменское, Ягодное, Садовый, Спешнево-Ивановское.

Автор выражает благодарность доценту кафедры географии, биологии и химиии Липецкого государственного педагогического университета имени П.П. Семенова-Тян-Шанского Шубиной Юлии Эдуардовне за помощь в поиске исторических материалов.

Список литературы

Волкова О.М., Нотов А.А. 2006. О флоре усадебных парков Торжокского района Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 2. С. 96-100

Красная книга Липецкой области. Том 1. Растения, грибы, лишайники. 2014 / Под ред. А.В. Щербакова. Липецк. 696 с.

Машкин С.И., Данилов В.И. 1970. Старые парки и дендрарии – ценные памятники природы. Природа Липецкой области и ее охрана. Воронеж. С. 133-144.

Нотов А.А. 2008. Флора объектов культурного наследия национального парка «Завидово» // Вестн. ТвГУ.Серия Биология и экология. Вып. 8. С. 143-158.

Нотов А.А., Волкова О.М. 2008. Лишайники усадеб и старинных сел Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 7. С. 135-152.

Нотов А.А., Титов А.Н., Гимельбрант Д.Е. 2009. Калициоидные грибы и лишайники усадеб и старинных сел Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 13. С. 174-185.

Попова Н.Н. 2016. Бриофлора дендрологических памятников природы Липецкой области // Бот. журн. Т. 101. № 8. С. 938-952.

Попова Н. Н. 2018. Бриофлора старинных усадебных парков Воронежской области // Бот. журн. Т. 103. № 5. С. 586-606.

Попова Н. Н. 2019. Бриофлора старинных усадебных парков Тамбовской области // Бот. журн. Т. 104. № 3. С. 363-377.

Потемкин А.Д., Софронова Е.В. 2009. Печеночники и антоцеротовые России. Т. 1. СПб.-Якутск. 368 с.

Сарычев В.С. 2014. Природное наследие Липецкой области: каталог особо охраняемых ландшафтов и объектов. Кемерово. 256 с.

Усадьбы Липецкого края. Новые исследования 2018 / Сост. Клоков А. Ю., Найденов А. А. Липецк. 448 с.

Флора мхов России / М.С. Игнатов (отв. ред.). Т. 2. 2017. М. 560 с.; Т. 4. 2018. М. 543 с.; Т. 5. 2020. М. 600 с.; Т. 6. 2022. М. 472 с.

Юров С.Д. 2020. Липецк в прошлом. Усадьбы и их владельцы в конце XVIII-начале XIX веков. Липецк. 473 с.

BRYOFLORA OF ANCIENT RESIDENTIAL PARKS OF THE LIPETSK REGION

N.N. Popova
Voronezh State Academy of Sports, Voronezh

In 2014–2021, a briological survey of the ancient manor parks of the Lipetsk region was conducted. For each object, information is given about the historical owners, the proportion of natural landscapes, the degree of preservation of manor complexes, their historical and scientific value; briological indicators are indicated. The list of identified species (114) is given, indicating the locations, frequency of occurrence, anthropogenic stability, proximity to substrates, types of landscapes. Hemerophobic species with low occurrence predominate in the bryoflora of parks. A feature of Lipetsk ancient parks is a relatively uniform ecological and substrate distribution. The species richness of mosses is higher in the landscape parts of parks – about 100 species; about 65 species have been identified in the regular parts of parks. The presence of rare and indicator species in the bryoflora (13 species from the main and 18 from the monitoring lists of the Red Book of the Lipetsk region) confirm the important role of ancient manor parks in preserving the biodiversity of mossy Central Russian forest-steppe. Of all the parks studied, 35% of the objects have the status of protected. Based on a comprehensive analysis, 30 of the most valuable objects have been identified, a number of which are recommended for protection.
Keywords*: biodiversity, bryoflora, Lipetsk region, mossy, Red Book, rare species, parks, estates.*

Об авторе

ПОПОВА Наталия Николаевна – доктор биологических наук, профессор кафедры медико-биологических, естетственно-научных и математических лисциплин, ФГБОУ ВО «Воронежская государственная академия спорта», 394000, Воронеж, ул. Карла Маркса, 59, e-mail: leskea@vmail.ru.

Попова Н.Н. Бриофлора старинных усадебных парков Липецкой области / Н.Н. Попова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 216-249.

Дата поступления рукописи в редакцию: 16.01.23
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.23

УДК 581.9 +581.527.7 (470.331)
DOI: 10.26456/vtbio300

ПОЛЕМОХОРЫ В ЭКОСИСТЕМАХ РАЙОНА БОЕВЫХ ДЕЙСТВИЙ ПОГОРЕЛО-ГОРОДИЩЕНСКОЙ ОПЕРАЦИИ*

А.А. Нотов[1], В.А. Нотов[2,1], С.А. Иванова[1], Л.В. Зуева[1], Е.А. Андреева[1]
[1]Тверской государственный университет, Тверь
[2]МБОУ СОШ № 3, пос. Редкино (Тверская область)

Изучены фитоценозы с растениями-полемохорами, приуроченные к району боевых действий Погорело-Городищенской наступательной операции (4–23 августа 1942 г.) (Тверская область). Охарактеризованы местообитания полемохоров и особенности их экологии. Наиболее широко распространены *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. et C. Presl, *Pimpinella major* L., *Ptarmica vulgaris* Hill, *Heracleum sphondylium* L., *Trisetum flavescens* (L.) P. Beauv., *Primula elatior* (L.) Hill. Только в пределах данного района Тверской области отмечены *Muscari botryoides* (L.) Mill., *Phyteuma nigrum* F.W. Schmidt, *Phyteuma spicatum* L., *Pimpinella major* var. *rubra* Hoppe ex Mérat. Проведена предварительная оценка инвазивного потенциала полемохоров. Более высокую активность проявляет *Pimpinella major*. Этот вид может доминировать в различных сообществах. Рекомендуется осуществлять мониторинг динамики дальнейшей натурализации полемохоров.
Ключевые слова: *адвентивные растения, полемохоры, биологические инвазии, инвазионная биология, экология, натурализация, Тверская область, Великая Отечественная война, Погорело-Городищенская наступательная операция.*

Введение. В настоящее время исследования полемохоров в Центральной России активно развиваются (Решетникова и др., 2021; Панасенко, 2021; Tokhtar et al., 2021; Vinogradova et al., 2021; Нотов и др., 2022б, в). Их результаты помогли выявить ряд принципиально новых для инвазионной биологии феноменов и вопросов. Часть из них связана с полемохорным заносом из Центральной Европы семян растений, представленных в аборигенной флоре восточноевропейских регионов, или с возможностью формирования в местах массовых инвазий фитоценозов, сходных со среднеевропейскими сообществами

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

© Нотов А.А., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В., Андреева Е.А., 2023

(Нотов А., Нотов В., 2019, 2020б; Нотов и др., 2020а, в, г, 2021а, б, 2022б; Решетникова и др., 2021 и др.). Эти феномены сопряжены с проблемой выяснения флорогенетического статуса популяций редких растений и другими аспектами анализа полемохоров (Решетникова, 2015, 2020; Решетникова и др., 2018, Нотов и др., 2018, 2020в, г, 2021в). Во многих случаях однозначно связать появление выявленных видов с военным временем не удается, что определяет актуальность разработки специальных подходов (Сенников, 2012; Кожин и др., 2016; Щербаков, Решетникова, 2017; Решетникова и др., 2018; Нотов и др., 2018, 2022а, б; Korolkova, Vasilkov, 2019; Королькова, Васильков, 2020; Решетникова, 2020). В этой связи особое значение приобретают детальные исследования на модельных территориях со значительным разнообразием полемохоров и сообществ с их участием (Решетникова и др., 2018, 2019, 2020, 2021; Нотов А., Нотов В., 2019; Нотов и др., 2020а, б, 2022а, б, в; Панасенко, Решетникова, 2021).

Крайне интересен в этом отношении район боевых действий Погорело-Городищенской операции (Нотов и др., 2019б, 2020а, 2022б). Она была реализована в июле–августе 1942 г. и стала первой наступательной операцией Ржевской битвы (1942–1943 гг.) (Сандалов, 1960; История…, 1976). Продолжительная оккупация, концентрация значительных сил немецкой армии, активные боевые действия способствовали массовому заносу семян чужеродных растений. Ключевым стратегическим объектом стала Московско-Виндавская железная дорога, с которой были связаны основные транспортные пути того времени (Osteuropa…, 1943). На месте приуроченных к ней крупных перевалочных пунктов отмечено максимальное разнообразие полемохоров (Нотов и др., 2019б, 2020в, г, 2021а, 2022а). Актуально комплексное исследование этого модельного района и выявление динамики формирования и функционирования сообществ с участием полемохоров.

Цель нашей работы – выяснение особенностей распространения полемохоров в районе Погорело-Городищенской операции и оценка роли полемохорных заносов в динамике растительного покрова.

Методика. Полевые исследования проведены в 2019–2022 гг. в Зубцовском муниципальном округе Тверской области. Общая площадь модельного района около 8,5 тысяч км^2. Изучены ландшафты и фитоценозы около населенных пунктов и транспортных магистралей, которые были связаны с осуществлением Погорело-Городищенской операции. Все эти объекты приурочены к выделенной нами ранее ключевой территории КТ 1 (Нотов и др., 2022б). Особое внимание уделено участкам Московско-Виндавской железной дороги и бывших почтовых трактов, а также активно используемым немцами в период оккупации населенным пунктам (рис. 1).

При выяснении динамики ландшафтов и растительного покрова, ее связи с историческими событиями использованы карты периода Великой Отечественной войны, довоенного и послевоенного времени (Топографическая…, 1853; Карта…, 1935–1940; Osteuropa…, 1943; Топографические…, 1979; Подробная…, 1991–2005). Изучены также документальные материалы и литература (Тверская…, 1862; Сандалов, 1960; История…, 1976; Тверские…, 2001; Герасимова, 2005; Stahel, 2009; СНМ…, 2011; Грин, Чернов, 2012; Сенников, 2012 и др.).

Закартированы все местонахождения видов, предположительно связанных с полемохорными заносами (256 пунктов мониторинга), и ценопопуляционные локусы каждого модельного вида (всего более 600), 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 расположении находок полемохоров. Для обобщающего анализа данных были 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 видов полемохоров, картографированных способом значков (Нотов и др., 2019б, 2020б, в).

В каждом местообитании мы описывали особенности экотопа, почвенного покрова, основные ассоциации и типы растительности. Геоботанические описания выполняли по традиционным методикам (Полевая…, 1964; Воронов, 1973; Ипатов, 1998). Группировка вариантов сообществ с полемохорами произведена с учетом структуры изученных природных комплексов и пограничных местообитаний. Оценивали численность, обилие и активность полемохоров. При определении ценотических позиций модельных видов и интегральной фитоценотической активности использовали предложенный ранее нами подход (Нотов и др., 2022б). Выясняли возможность семенного и вегетативного возобновления. Более детально изучены особенности экологии и биологии *Pimpinella major, Colchicum autumnale, Phyteuma nigrum, Primula elatior* (Нотов и др., 2019б, 2021в, 2022а, б, в).

Результаты и обсуждение. Структура ландшафтов и экотопов района реализации Погорело-Городищенской операции менялась в разные исторические периоды. Это обусловило сложную динамику растительного покрова. Особая значимость результатов проведенных исследований для разработки подхода к оценке роли полемохорных заносов определяет необходимость специальных комментариев о специфике модельной территории и выборе модельных видов.

Особенности модельной территории

Ключевая территория КТ 1 находится на правом берегу Волги в междуречье Вазузы и Шоши (Подробная…, 1991–2005; Нотов и др., 2022б). В довоенное время от г. Зубцова в западном направлении через Каргашино, Корчмидово и Старое проходил Зубцовско-Погорельский тракт, а к югу через Бухонтово и Хлепень по Сычевскому тракту шел путь на Сычевку (Топографическая…, 1853; СНМ…, 2011). К югу от Старое через Ровное, Раково и Денежное был выход на Гжацкий тракт. В середине XIX в. севернее и южнее деревни Старое значительные площади занимали лесные и болотные ландшафты, немалая часть которых сохранилась до настоящего времени (Топографическая…, 1853; Подробная…, 1991–2005). Однако между Каргашино и Фоминское было много населенных пунктов и сельскохозяйственных угодий (Топографическая…, 1853; Тверская…, 1862; СНМ…, 2011). После создания Московско-Виндавской железной дороги заселенность и освоенность территории повысились.

Во время Великой Отечественной войны железная дорога стала важнейшим стратегическим объектом. Через прилегающие тракты и грунтовые дороги она обеспечивала связь со многими населенными пунктами Зубцовского и Погорельского районов, со Смоленской и Калужской областями (Карта…, 1935–1940; Osteuropa…, 1943). Как перевалочные пункты использовали места близкого расположения к Московско-Виндавской железной дороге важных транспортных путей. На участке между Зубцовом и Погорелым Городищем большое значение имел железнодорожный переезд на ее пересечении с Погорельским трактом около деревень Каргашино и Чичаково. С ним были связаны наиболее крупные оккупированные населенные пункты – Карганово, Кузьминово, Никольское, уходили дороги на Козлово, Казаркино, Рыльцово, Бартенево, Аполево, (Osteuropa…, 1943). В 1941–1942 гг. в окрестностях этого переезда располагался большой перевалочный пункт, на котором выгружали из вагонов значительные объемы сена и фуража для немецкой кавалерии. Это обусловило высокое разнообразие полемохоров и возможность формирования здесь фитоценозов, сходных со среднеевропейскими луговыми сообществами (рис. 1) (Нотов А., Нотов В., 2019, Нотов и др., 2019б, 2020а, в, г, 2021б, в, 2022б). В настоящее время около этого переезда находится остановочный пункт – платформа 208 км. Эту первую модельную территорию мы обозначили как МТ 1, или в сокращенном варианте как К, в соответствии с названием ближайшего крупного населенного пункта – Каргашино (рис. 1, табл. 1–3).

Вторым важным перевалочным пунтом был участок около деревни Ревякино (на картах середины XIX в. Николаевский Выселок). Через нее Погорельский тракт недалеко от деревни Старое соединялся

с Гжацким трактом (Топографическая…, 1853; Osteuropa…, 1943). У деревни Ревякино проходила Московско-Виндавская железная дорога, и был железнодорожный переезд. Здесь также выгружали в больших количествах сено и фураж, которые отвозили в оккупированные населенные пункты – Старое, Ровное, Корчмидово, Федоровское, Губинка. По Гжацкому тракту была связь с Раково, Праслово, Денежное. На месте этого перевалочного пункта выявлено большое разнообразие полемохоров (рис. 1) (Нотов и др., 2022б). Данную модельную территорию мы обозначили как МТ 2, или Р, по названию опорного населенного пункта – Ревякино (рис. 1, табл. 1–3).

Рис. 1. Схема Погорело-Городищенской оперерации (по: Сандалов, 1960) и местонахождения некоторых полемохоров:
МТ – модельная территория; МТ 1 (К) – окрестности дер. Каргашино (пл. 208 км, Аполево, Бартенево, Карганово, Каргашино, Никольское, Чичаково); МТ 2 (Р)– около дер. Ревякино (Корчмидово, Курково, Ревякино, Ровное, Старое); ромб – *Heracleum sphondylium*; круг – *Pimpinella major*; звезда – *Primula elatior*; треугольник – *Ptarmica vulgaris*

В целом район реализации Погорело-Городищенской операции является крайне интересной модельной территорией для разработки подходов к комплексному анализу феномена полемохорных инвазий и их роли в динамике растительного покрова (Нотов и др., 2019а, б, 2020а, 2022б, в; Нотов А., Нотов В., 2019). Неоднородность района в отношении ландшафтной структуры, вариантов воздействия в военный период, масштабов полемохорных заносов, а также наличие объектов, на которые попадали колоссальные объемы чужеродного семенного материала, дают возможность анализировать любые аспекты биологии и экологии полемохоров (Нотов и др., 2019б, 2022в).

Обилие старинных сел и магистральных транспортных путей, раннее сельскохозяйственное освоение территории позволяют собрать ценный фактический материал, который необходим для выяснения критериев оценки времени и способов заноса среднеевропейских видов. Исследования в этом направлении важны для формирования подхода к обоснованию полемохорного статуса и связаны с проблемой разграничения полемохорных инвазий, последствий натурализации в усадебных парках и заносов в разные исторические периоды (Нотов и др., 2018; Решетникова и др., 2021).

В 1941–1942 гг. около Каргашино и Ревякино были важные перевалочные пункты. На них сформировались многокомпонентные фитоценозы с полемохорами, которые, несмотря на сукцессионную динамику растительного покрова, сохраняются уже более 80 лет, (Нотов и др., 2020а, в, г, 2021б, в, 2022б; Решетникова и др., 2021 и др.). Такие сообщества являются уникальной моделью для изучения биологии и экологии среднеевропейских видов во вторичном ареале и выяснения роли полемохорных заносов в формировании популяций растений, представленных в аборигенной флоре восточноевропейских регионов (Нотов А., Нотов В., 2019; Нотов и др., 2020а, б, г, 2021в, 2022а, б). В рамках второго направления возможно становление нового раздела инвазионной биологии, изучающего феномен, который пока еще не получил определенного названия (Глоссарий…, 2012; Баранова и др., 2018). В некоторой степени его можно соотнести с представлениями о «псевдоаборигенности» (Баранова, 2003; Нотов А., Нотов В., 2009). Однако это понятие неоднозначно, практически не используется, и не было сопряжено с анализом полемохоров. Кроме того выявленный феномен включает более широкий круг явлений, связанных с развитием популяций или группы особей представленного в аборигенной флоре региона вида, которые возникли из полемохорно занесенных диаспор. При этом образуются полемохорные популяции или полемохорные группы особей в пределах аборигенной популяции. Для анализа таких популяций встречающихся в аборигенной флоре видов подходы пока еще не разработаны (Нотов А., Нотов В., 2019).

Таблица 1

Распространение некоторых возможно связанных с полемохорными заносами видов в районе реализации Погорело-Городищенской операции (1942 г.)

№	Вид	Местонахождения	ВО	СО
1	***Allium angulosum*** L. * [***3***, 7, 10, *11*, ***14***, 17, 20, ***22***, 23, *25*, *28*, ***29***]	**К** (**208 км**)	**ПП**	**Лу**, Ру
2	*Aquilegia vulgaris* L. [***3***, 6, 9, *11*, 12, ***14***, 16, 19, ***22***, *25*, *26*, ***29***]	**К** (208 км) (рис. 2); **Р** (Курково, Ревякино, Ровное, Старое); Губинка, Логвино	НП, ПП	Лу, Ру
3	***Arrhenatherum elatius*** (L.) P.Beauv. ex J.Presl et C.Presl [*1*, 2, ***4***, 5, 6, 7, 8, 9, 10, *11*, 12, *13*, ***14***, *15*, 16, 17, 18, 19, 20, 21, ***22***, 23, *24*, *25*, *26*, 27, *28*, ***29***, 30]	**К** (**208 км**, Аполево, **Бартенево**, Карганово, **Каргашино**, Никольское); **Р** (**Курково**, **Ревякино, Ровное**, Старое); 176 км, 188 км, Александровка, Аристово, **Зубцов**, **Княжьи Горы**, Обовражье, **Погорелое Городище**	**ЖД**, НП, **ПП**	**Лу**, Нб, Оп, **Ру**
4	***Bellis perennis*** L. [***3***, 5, ***14***, ***22***, *24*, *25*, ***29***]	**К** (Каргашино, Никольское); **Р** (Курково, Ревякино, **Ровное**, Старое); Губинка, Логвино, Княжьи Горы, Коровкино, Праслово, Погорелое Городище, Поддубное	НП, **ПП**	**Лу**, **Ру**
5	***Cardaminopsis arenosa*** (L.)Hayek [***3***, ***4***, ***22***, *24*, 27]	**К** (**208 км**, Бартенево); **Р** (Курково, **Ревякино,** Ровное, Старое); Аристово, **Зубцов**, **Княжьи Горы**, Обовражье, **Погорелое Городище**	**ЖД**, ПП	Лу, **Ру**
6/	***Carex brizoides*** L. [2, ***3***, 8, 9, *11*, 12, ***14***, 16, 19, ***22***, *25*, *26*, ***29***]	**Р** (**Ревякино**)	**ПП**	Ле, Оп
7	*Carex disticha* Huds. [*1*, ***3***, 10, *11*, ***14***, 20, ***22***, 23, *25*, 27, *28*, ***29***]	**К** (208 км)	ПП	Лу
8	*Carex hartmanii* Cajand. [***3***, 6, 9, *11*, 12, *13*, ***14***, 16, 19, ***22***, *25*, *26*, ***29***]	**Р** (Ревякино)	ПП	Лу–Оп
9	***Fragaria moschata*** Duch. [2, ***3***, 6, 8, 10, *11*, 12, ***14***, 16, 19, 20, ***22***, 23, *25*, *26*, 27, ***29***]	**К** (208 км, Бартенево); **Р** (Ревякино, Ровное); Логвино, Борки.	**ПП**	**Ле**, Оп, Ру
10	*Chaerophyllum aureum* L. [*1*, ***3***, 7, 9, *11*, ***14***, 17, 20, ***22***, 23, *25*, *26*, 27, ***29***]	**К** (208 км) (рис. 2)	ПП	Лу–Ру
11	***Colchicum autumnale*** L. [*1*, 2, ***3***, 6, 7, 8, 9, 10, 12, *13*, ***14***, 16, 17, 18, 19, 20, ***22***, 23, *24*, *25*, *26*, 27, *28*, ***29***, 30]	**К** (**208 км**); **Р** (**Ревякино**) (рис. 2)	**ПП**	**Лу**, Нб Оп, Ру
12	***Festuca heterophylla*** Lam. [2, ***3***, 6, 8, 9, *11*, *13*, ***14***, 16, 17, 19, 20, ***22***, 23, *25*, *26*, ***29***]	**К** (208 км) (рис. 2); **Р** (**Ревякино**)	ПП	Ле, Лу–Оп
13	*Festuca nigrescens* Lam. [***3***, 8, *11*, 12, ***14***, 16, ***22***, *25*, *26*, ***29***]	**Р** (Ревякино)	ПП	Лу
14	***Heracleum sphondylium*** L. [*1*, 2, ***3***, ***4***, 6, 7, 8, 9, 10, *11*, 12, *13*, *15*, 16, 17, 18, 19, 20, 21, ***22***, 23, *24*, *25*, *26*, 27, *28*, ***29***, 30]	**К** (208 км, Аполево, Бартенево, Каргашино, Никольское); **Р** (Ревякино, Ровное); Княжьи Горы, Погорелое Городище, Юрьевское	Д, ЖД, **НП**, **ПП**	Ле, Лу, Оп, **Ру**
15	*Iris sibirica* L. [***3***, ***14***, ***22***, *26*, ***29***]	**К** (208 км)	ПП	Лу
16	***Lilium martagon*** L. [2, ***3***, 6, 8, 9, *11*, 12, *13*, ***14***, 19, ***22***, *25*, *26*, ***29***]	**К** (208 км); **Р** (Ревякино); Борки Логвино,	ПП	Лу–Оп, Ру
17	*Meum athamanticum* Jacq. [*1*, ***3***, 10, *11*, 12, ***14***, 18, 20, ***22***, 23, *25*, 27, ***29***]	**К** (208 км)	ПП	Лу, Лу–Оп
18	*Muscari botryoides* (L.) Mill. [***3***, *11*, ***14***, 17, 20, ***22***, 23, *24*, *25*, *28*, ***29***]	**К** (208 км) (рис. 2)	ПП	Лу, Лу–Оп

Окончание табл. 1

№	Вид	Местонахождения	ВО	СО
19	*Myosotis sylvatica* Ehrh. ex Hoffm. [2, ***3***, 6, 8, 9, *11*, 12, ***14***, 16, ***22***, *24*, *25*, *26*, ***29***]	**К** (208 км); **Р** (Ревякино, Ровное) Губинка, Логвино	ПП	Ле, Оп, Ру
20	***Phyteuma nigrum*** F.W.Schmidt [*1*, ***3***, 7, 9, 10, *11*, 12, ***14***, 17, 18, 21, ***22***, 23, *24*, *25*, 27, *28*, ***29***]	**К** (**208 км**) (рис. 2) **Р** (Ревякино)	**ПП**	Ле, **Лу**, Оп, Ру
21	*Phyteuma spicatum* L. [***3***, ***14***, 20, ***22***, 23, *25*, *28*, ***29***]	**К** (208 км)	ПП	Лу–Оп
22	***Pimpinella major*** (L.) Huds. [*1*, 2, ***3***, ***4***, 5, 6, 7, 8, 9, 10, *11*, 12, *13*, ***14***, *15*, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 23, *24*, *25*, *26*, 27, *28*, ***29***, 30]	**К** (**208 км**, Аполево, Бартенево, Каргашино, **Нико**льское, Чичаково); **Р** (**Ревякино**, **Ровное**, Старое);	Д, **ЖД**, **НП**, **ПП**	Ки, Ле, **Лу**, Нб, **Оп**, **Ру**
23	*Pimpinella major* var. *rubra* (Hoppe) Fiori et Bég. [*1*, ***3***, 7, 9, 10, *11*, 12, ***14***, 17, 18, 20, 21, ***22***, *24*, *25*, 27, *28*, ***29***]	**К** (208 км) (рис. 2); **Р** (Курково)	ПП	**Лу**, Лу–Оп
24	***Poa supina*** Schrad. [***3***, ***4***, 5, *11*, ***14***, 18, 19, 20, ***22***, 23, *25*, *26*, *28*, ***29***]	**К** (208 км); **Р** (Ревякино, **Ровное**); Княжьи Горы, Погорелое Городище, Юрьевское	**НП**, ПП	Лу, **Ру** Лу–Ру,
25	***Primula elatior*** (L.) Hill [*1*, 2, ***3***, ***4***, 6, 7, 8, 9, 10, *11*, 12, *13*, ***14***, 16, 17, 18, 19, 20, 21, ***22***, 23, *24*, *26*, 27, *28*, ***29***]	**К** (**208 км**); **Р** (Курково, Ревякино); Губинка	НП, **ПП**	Ки, Ле, **Лу**, Нб, Оп, Ру
26	***Ptarmica vulgaris*** Hill. [2, ***3***, 6, 8, 9, 10, *11*, 12, *13*, ***14***, *15*, 16, 19, ***22***, *24*, *25*, ***29***, 30]	**К** (208 км, Аполево, Бартенево, Карганово, Никольское, **Старое**); **Р** (Корчмидово, **Ревякино**, Ровное); Александровка, Зубцов, Мозжарино, Носово, Почурино	**Д**, ЖД, НП, **ПП**	Ки, Ле, **Лу**, Нб, Оп, **Ру**
27	*Salvia pratensis* L. [***3***, 5, 7, 9, 10, *11*, ***14***, 17, 20, ***22***, 23, *25*, ***29***]	**К** (208 км) (рис. 2); Зубцов	ПП	Лу, Лу–Ру
28	*Sanguisorba officinalis* L. [*1*, ***3***, 7, *11*, ***14***, 18, 20, 21, ***22***, 23, *24*, *25*, ***29***]	**К** (208 км)	ПП	Лу, Лу–Оп
29	***Trisetum flavescens*** (L.) P. Beauv. [*1*, 2, ***3***, ***4***, 6, 7, 8, 9, 10, *11*, 12, *13*, ***14***, *15*, 16, 17, 18, 19, 20, 21, ***22***, 23, *24*, *25*, *26*, 27, *28*, 30]	**К** (**208 км**, Каргашино); **Р** (**Ревякино**, Ровное, Старое); Александровка, Княжьи Горы, Погорелое Городище	Д, ЖД, НП, **ПП**	Лу, Лу–Ру, Лу–Оп, Нб, **Ру**
30	*Veronica vindobonensis* (M.A.Fisch.) M.A.Fisch. [***3***, *11*, ***14***, ***22***, *26*, ***29***]	**Р** (Ревякино, Ровное)	ПП	Лу, Лу–Ру

Примечание. Для видов, появление которых хотя бы на некоторых участках модельного района могло быть связано с полемохорными инвазиями, учтены только местонахождения, представляющие интерес для оценки степени вероятности заноса в 1941–1942 гг. из Центральной Европы (см. пояснения в тексте).

* – в квадратных скобках отмечены выявленные сопутствующие виды, для их порядковых номеров в первых двух столбцах таблицы приняты следующие обозначения: *курсив* – диагностические виды класса *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937 (MOL); **жирный** шрифт – диагностические виды порядка *Arrhenatheretalia elatioris* Tüxen 1931 (MOL-01) (по: Mucina, 1997; Préservons…, 2010–2022; Velev, 2018 и др.).

Жирным шрифтом выделены названия видов, которые могут быть ценотически важными компонентами фитоценозов, а также типы местонахождений, военных объектов и сообществ, где проявилась их значимая роль. При наличии хотя бы одного случая доминирования вида в ассоциациях его название **подчеркнуто**.

Модельные территории: **К** – МТ 1, **Р** – МТ 2 (см. рис. 1).

ВО – военные объекты: Д – военные дороги, подъездные пути к окопам, складам; ЖД – железные дороги; НП – населенные пункты; ПП – крупные перевалочные пункты.

СО – сообщества: Ки – кустарниковые ивняки, Ле – лесные, Лу – луговые, Нб – низинные травяные болота, Оп – опушечные, Ру – рудеральные и придорожные, для пограничных местообитаний символы смежных сообществ соединены тире.

При анализе полемохорных заносов в районе осуществления Погорело-Городищенской операции актуально расширение списка модельных видов. Кроме «типичных» полемохоров, представляющих занесенные в 1941–1942 гг. среднеевропейские растения, следует включать виды, появление которых с разной степенью вероятности могло быть связано с военным временем (табл. 1).

Уровень трансформации ландшафтов модельной территории различен (Хохлова и др., 2012). После окончания войны частично восстановлены сельскохозяйственные угодья, разрушенные деревни и поселки. Существенно преобразована транспортная сеть. В 1990-х гг. основной автомагистралью стала Федеральная трасса М-9 «Балтия» (Новорижское шоссе). Многие участки бывших почтовых трактов потеряли прежнее значение и были утрачены (Топографические…, 1979; Подробная…, 1991–2005). Сильно изменили состояние ландшафтов процессы деградации сельского хозяйства в начале 2000-х гг. Однако до настоящего времени сохраняются экосистемы с полемохорами. Они приурочены к населенным пунктам, которые активно использовали оккупанты, к участкам у железных и грунтовых дорог, к подъездным путям около окопов (табл. 1). Полемохоры обнаружены в деревнях и поселках со старыми домами и хозяйственными постройками (Нотов и др., 2019а, б, 2021а). Значительная часть этих населенных пунктов связана с Московско-Виндавской железной дорогой (рис. 1).

В целом растительный покров модельного района мозаичен. На облесенных территориях представлены вторичные мелколиственные леса. Более обычны травяные осинники и березняки, сероольшаники, смешанные леса с серой ольхой. Местами широко распространены кустарниковые ивняки. Фрагменты старовозрастных неморальных ельников и елово-осиновых сообществ встречаются редко. На месте залежей и заброшенных полей продолжается формирование молодых сероольшаников, осинников, березняков и смешанных лесных фитоценозов. На избыточно увлажненных участках представлены различные типы низинных травяных и лесных болот. Обочины дорог нередко зарастают сероольшаниками.

Около старых домов и на перевалочных пунктах сохраняются луговые разнотравно-злаковые, злаково-разнотравные и злаковые ассоциации (рис. 2) (Нотов и др., 2019а, б, 2020а, в, г, 2021б, в, 2022б). Обычны также рудеральные сообщества разного состава. На насыпях дорог, в кюветах, на участках с несомкнутым растительным покровом распространены придорожные и пустошные сообщества различного состава и структуры. Сложная мозаика сукцессий позволяет детально изучать эколого-ценотическую специфику полемохоров и динамику фитоценозов с их участием (Нотов и др., 2020а, 2022б).

Рис. 2. Фитоценозы около пл. 208 км с *Chaerophyllum aureum*, *Salvia pratensis*, *Pimpinella major* subsp. *rubra*, *Aquilegia vulgaris*, *Muscari botryoides*, *Festuca heterophylla*, *Phyteuma nigrum* и у дер. Ревякино с *Colchicum autumnale*, 2020–2022 гг. (фото В.А. Нотова)

Таблица 2

Компоненты фитоценозов опорных перевалочных пунктов, представляющие диагностические виды класса *Molinio-Arrhenatheretea* и его синтаксонов

К,Р* *Achillea millefolium* L.[1, 2], К,Р Agrostis capillaris L.[1, 3, 4], К,Р *Agrostis stolonifera* L., К,Р *Ajuga reptans* L.[2], К,Р Alchemilla vulgaris L. s. l.[1, 2, 4, 5], **К *Allium angulosum*** L., К,Р *Alopecurus pratensis* L.[1, 2, 3, 4], К,Р *Angelica sylvestris* L., К,Р *Anthoxanthum odoratum* L.[1,2 3], К,Р *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.[1, 2, 4], **К,Р *Arrhenatherum elatius*** (L.) J. et C. Presl[1, 2, 3], **К,Р Aquilegia vulgaris** L.[4], Р **Bellis perennis** L.[1, 2, 4], К,Р *Betonica officinalis* L.[2], К,Р *Bistorta major* Gray[4], К,Р Brachypodium pinnatum (L.) P.Beauv.[1], К,Р Briza media L.[1, 2], К,Р Bromopsis inermis Holub[1], К,Р Calamagrostis arundinacea (L.) Roth, К,Р Calamagrostis epigeios (L.) Roth[1], К Campanula cervicaria L.[2], К,Р Campanula glomerata L.[3], К,Р *Campanula patula* L.[1, 2, 4], К,Р **Cardaminopsis arenosa** (L.) Hayek[2, [2]], К,Р *Carex acuta* L., К,Р *Carex cespitosa* L., **К Carex disticha** Huds.[6], **Р Carex hartmanii** Cajand.[6], К,Р *Carex hirta* L., К,Р *Carex leporina* L., К,Р Carex pallescens L.[1, 2], К,Р Carex praecox Schreb.[6], К,Р *Carex vulpina* L., К,Р *Carum carvi* L.[2, 3, 4], К,Р *Centaurea jacea* L.[1, 2], Р *Centaurea phrygia* L.[1,4], К,Р Cerastium arvense L.[1], К,Р Cerastium holosteoides Fries[1, 2], К,Р Chamaenerion angustifolium (L.) Scop., Р Chaerophyllum aromaticum L.[4], **К Chaerophyllum aureum** L.[2, 3], К,Р Cichorium intybus L.[1], К,Р *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill[3, 5], К *Cirsium palustre* (L.) Scop.[[2]], К,Р Cirsium setosum (Willd.) Bess., К,Р *Coccyganthe flos-cuculi* (L.) Fourr.[3,4], **К,Р Colchicum autumnale** L.[2,3], К,Р Convallaria majalis L.[[1]], К,Р *Crepis paludosa* (L.) Moench, К,Р *Cynosurus cristatus* L.[1, 2], К,Р *Dactylis glomerata* L.[1,2,3], К,Р *Deschampsia cespitosa* (L.) P.Beauv.[3, 4], К,Р Elytrigia repens (L.) Desv. ex Nevski[[1]], К,Р Equisetum arvense L.[2], К,Р Equisetum pratense Ehrh.[1], К,Р Equisetum sylvaticum L., **К,Р Festuca heterophylla** Lam.[2], **Р *Festuca nigrescens*** Lam.[2, 3, 5], К,Р *Festuca pratensis* Huds.[1, 2], К,Р *Festuca rubra* L.[1, 2, 3, 5], К,Р *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., К Fragaria viridis Duch.[[1]] К,Р Fragaria vesca L.[1], К,Р *Galium boreale* L.[1], К,Р *Galium mollugo* L.[1, 2], К,Р *Galium palustre* L., К,Р *Galium uliginosum* L., К,Р *Geranium pratense* L.[1,2,3], К,Р *Geranium sylvaticum* L.[3,4], К,Р Geum rivale L.[[1]], К,Р *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilger, **К,Р *Heracleum sphondylium*** L.[1,2,3,4], К,Р Hieracium umbellatum L.[1], К,Р Hypericum maculatum Crantz[3, 4, 5], **К *Iris sibirica*** L., К,Р *Juncus compressus* Jacq., Р Juncus conglomeratus L.[6], К,Р *Juncus effusus* L., К,Р *Knautia arvensis* (L.) Coult.[1,2], К,Р *Lathyrus pratensis* L.[1, 2], К,Р *Leontodon autumnalis* L.[1], К,Р *Leontodon hispidus* L.[1, 2], К,Р *Leucanthemum vulgare* Lam.[1, 2], К,Р Listera ovata (L.) R.Br.[[3]], Р **Lilium martogon** L.[[2]], К,Р Lotus corniculatus L.[1], К,Р Luzula multiflora (Ehrh ex Retz.) Lej.[2], К,Р Luzula pallescens Swartz[2], К,Р *Lysimachia nummularia* L., К,Р *Lysimachia vulgaris* L., К,Р Melampyrum nemorosum L., К,Р *Mentha arvensis* L., **К Meum athamanticum** Jacq.[3, 5], К,Р Moehringia trinervia (L.) Clairv., **К Muscari botryoides** (L.) Mill.[3], К,Р *Myosotis palustris* (L.) L.[[2]], К,Р *Phleum pratense* L.[1, 2, 4] **К,Р Phyteuma nigrum** F.W.Schmidt[3,4], **К Phyteuma spicatum** L.[3,4], **К,Р *Pimpinella major*** (L.) Huds.[1,2,3,4], **К,Р P. major** var. **rubra** (Hoppe) Fiori et Bég.[[1],3], К,Р Pimpinella saxifraga L.[1,2], К,Р *Plantago lanceolata* L.[2], К,Р *Plantago media* L.[1, 2], К,Р Poa angustifolia L.[2], К,Р *Poa palustris* L.[[1]], К,Р *Poa pratensis* L.[2], **К,Р *Poa supina*** Schrad.[[2]], К,Р *Poa trivialis* L.[[2]], К,Р *Potentilla anserina* L., К,Р Potentilla argentea L.[2], К,Р Potentilla erecta (L.) Raeusch.[3], К,Р Potentilla thuringiaca Bernh. ex Link [[1]], К Picris hieracioides L.[1], **К,Р *Primula elatior*** (L.) Hill[3], К,Р Primula veris L.[[1]], К,Р *Prunella vulgaris* L.[1,2], **К,Р *Ptarmica vulgaris*** Hill.[1, 6], К,Р *Ranunculus acris* L.[2], К,Р Ranunculus auricomus L., К,Р *Ranunculus repens* L., К,Р Ranunculus polyanthemos L.[3], Р *Rorippa sylvestris* (L.) Besser, К,Р Rubus caesius[2], К,Р Rubus saxatilis L., К,Р *Rumex acetosa* L.[1, 2], **К Salvia pratensis** L.[[1], 1, 3], **К *Sanguisorba officinalis*** L.[2, 3], К,Р Scrophularia nodosa L., К,Р Solidago virgaurea L., К,Р *Stellaria graminea* L.[1, 2, 3], К,Р *Scirpus sylvaticus* L., К,Р *Succisa pratensis* Moench, К,Р Tanacetum vulgare L.[[1]], К,Р Thalictrum aquilegifolium L., К,Р Thalictrum lucidum L. [1, 2], К,Р Thlaspi arvense L., К,Р *Trifolium pratense* L.[1,2,3], К,Р *Trifolium repens* L.[1,2], **К,Р *Trisetum flavescens*** (L.) Beauv.[1, 2, 3, 4], К,Р *Trollius europaeus* L.[3], К,Р Urtica dioica L.[[1]], К,Р *Valeriana officinalis* L., К,Р *Veronica chamaedrys* L.[1, 2, 3], К,Р *Veronica longifolia* L., К,Р *Veronica serpyllifolia* L.[1, [2]], **Р *Veronica vindobonensis*** (M.A. Fisch.) M.A. Fisch.[1, 2], К,Р *Vicia cracca*[1, 2, 4], К,Р *Vicia sepium* L.[1, 2, 3, 4], К,Р Viola canina L.[1]

Примечание. * К – МТ 1, Р – МТ 2 (см. рис. 1). **Жирный** шрифт – полемохоры и виды, возможно связанные с полемохорными заносами. *Курсив* – диагностические виды класса *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937 (MOL), прямой шрифт – диагностические виды его синтаксонов:

[1] – порядок *Arrhenatheretalia elatioris* Tüxen 1931 (MOL-01) и [[1]] – его ассоциации;

[2] – союз *Arrhenatherion elatioris* Luquet 1926 (MOL-01A) и [[2]] – его ассоциации;

[3] – союз *Triseto flavescentis-Polygonion bistortae* Br.-Bl. et Tx. ex Marschall 1947 (MOL-03A);

[4] – ассоциация *Geranio sylvatici-Trisetetum flavescentis* Knapp ex Oberdorfer 1957;

[5] – ассоциация *Meo athamantici-Festucetum rubrae* Bartsch et Bartsch 1940;

[6] – другие синтаксоны *Molinio-Arrhenatheretea* (Mucina, 1997; Préservons…, 2010–2022; Velev, 2018 и др.).

Таблица 3

Фитоценотические особенности некоторых видов, возможно связанных с полемохорными заносами, в модельном районе и в Центральной Европе

Р	Л	О	Вид	FAG	PUB	GER	MOL	MUL	FES	POP	PUR	SCH	EPI
1	3		*Allium angulosum*				MOL*, 05F, 05D**						
	1		*Aquilegia vulgaris*	FAG, 02		01	*[03A]****						
4	4	+	*Arrhenatherum elatius*			GER, 01B, 05D	MOL, 01A, *[01F, 03A]*		01A				02C
1	1		*Bellis perennis*			MOL	01,01A,01C,*[01C,03A]*						
3	1		*Cardaminopsis arenosa*				01A, *[01A]*						
		3	*Carex brizoides*	FAG, 03A			*[01A]*			02A, 02C			*[05A]*
	1		*Carex disticha*				05B, 05F					SCH	
		1	*Carex hartmanii*				05A, 05C					SCH, 03B	
1	1		*Chaerophyllum aureum*				03A, *[01A]*	01A					EPI, 02C
	2	1	*Colchicum autumnale*	03A			MOL, 01A, 03A *[01A, 03A]*		01A	02A, 02C	01B		
	1	1	*Festuca heterophylla*	FAG		01B, 05D	01A						
	2		*Festuca nigrescens*				MOL, 01A, 01C, 03A, *[01A, 03A]*						
1	2	1	*Fragaria moschata*	03A		01							
1	1	+	*Heracleum sphondylium*	02B			MOL, 01A, 03A, 08C, *[01F, 03A]*	MUL 01A	01A	02A	01B		02B, 02C, 03A, 05A
	1		*Iris sibirica*				MOL						
1	2	1	*Lilium martagon*	FAG			*[01A, 03A]*						
	1	+	*Meum athamanticum*				03A, *[01A, 03A]*						
	+		*Muscari botryoides*				03A						
			Myosotis sylvatica	FAG									
+	2	1	*Phyteuma nigrum*				03A, *[03A]*						
		+	*Phyteuma spicatum*	FAG		01B	03A, 01B *[03A]*	01A		02A			
3	3	1	*Pimpinella major*		01B		MOL, 01, 01A, 03A, 03B, *[03A]*	01A		02A			01A
	1	+	*P. major* var. *rubra*				03A, 03B						
2	+		*Poa supina*				MOL, 03B, 03C, *[01C]*	03A, 04A					
+	2	2	*Primula elatior*	03A	01B		MOL, 03A, 03B *[03A]*	03A		02A, 02C			
+	1	+	*Ptarmica vulgaris*				MOL, 05A, 05C, 05F						
1	1		*Salvia pratensis*				01, 03A *[01F, 03A]*		FES				
	1		*Sanguisorba officinalis*				MOL, 01, 03A, 05A, 05B, 05D					01A	
2	2	1	*Trisetum flavescens*				MOL, 01, 01A, 01E, 03A *[03A]*						
	+		*Veronica vindobonensis*			GER	01						

Примечание. Сообщества МТ 1 и МТ 2: Р – рудеральные, Л – луговые, О – опушечные, указано максимальное обилие по Браун-Бланке (по: Воронов, 1973). Классы растительности Европы: **FAG** – *Carpino-Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968; **PUB** – *Quercetea pubescentis* Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959; **GER** – *Trifolio-Geranietea sanguinei* T. Muller 1962; **MOL** – *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937; **MUL** – *Mulgedio-Aconitetea* Hadac et Klika in Klika et Hadac 1944; **FES** – *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soo 1947; **POP** – *Alno glutinosae-Populetea albae* P. Fukarek et Fabijanic 1968; **PUR** – *Salicetea purpureae* Moor 1958; **SCH** – *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae* Tx. 1937; **EPI** – *Epilobietea angustifolii* Tx. et Preising ex von Rochow 1951 [incl. *Galio-Urticetea* Passarge ex Kopecky 1969]. Указаны синтаксономические коды (по: Mucina et al., 2016): * – классов, ** – союзов (только цифровая часть кода), для которых вид является диагностическим, *** – союзов, включающих ассоциации, в которых вид имеет диагностическое значение.

Модельные виды

Задача обоснования полемохорного статуса связана с одной из наиболее дискуссионных проблем инвазионной биологии (Щербаков, Решетникова, 2017; Нотов и др., 2018; Решетникова и др., 2018, 2021; Решетникова, 2020). Появление в составе флоры Центральной России среднеевропейских видов могло осуществляться многими путями и в разные исторические периоды (Нотов и др., 2018). Актуален поиск критериев, позволяющих различать полемохорные инвазии, варианты натурализации интродуцентов дворянских усадеб и парков, заносы, не связанные с военными действиями. Еще труднее дифференцировать полемохорные популяции видов растений, ареал которых охватывает Центральную и Восточную Европу (Нотов А., Нотов В., 2019, 2020а, б; Нотов и др., 2019б, 2021а, 2022б). Проведенные ранее исследования подтвердили необходимость специального анализа каждой конкретной находки и популяции (Нотов и др., 2018, 2022б; Решетникова и др., 2021). Особое значение имеют территории с большим разнообразием полемохоров и фитоценозов с их участием.

Важным критерием полемохорного статуса популяции можно считать ее сопряженную встречаемость с другими полемохорами, а также с диагностическими видами среднеевропейских ассоциаций с их участием (Нотов А., Нотов В., 2019, 2020а, б; Нотов и др., 2020а, б, г, 2021а, 2022б). Для видов, которые распространены в Центральной и Восточной Европе, большое значение имеют особенности экотопа и тип фитоценоза в местообитаниях связанных с ними полемохоров. Некоторые виды, приуроченные в Центральной России к низинным болотам или специфическим экотопам, в Центральной Европе нередко встречаются в луговых сообществах вместе со среднеевропейскими растениями, занесенными в Россию в качестве полемохоров (Нотов А., Нотов В., 2019, 2020а, б; Нотов и др., 2021а, 2022б). При анализе в местах массового заноса полемохоров популяции среднеевропейского вида, который широко культивируют как декоративное растение, большое значение имеет наличие или отсутствие морфологических признаков сортовой селекции (Нотов А., Нотов В., 2020а, б).

Для дальнейшей разработки отмеченного подхода к анализу роли полемохорных заносов состав списка модельных объектов при изучении района реализации Погорело-Городищенской операции был расширен (табл. 1, 3). В него включены представители 5 описанных ниже групп видов. Появление этих видов с разной степенью вероятности могло быть связано с полемохорными инвазиями. На модельной территории они, как правило, встречаются вместе с другими полемохорами, а также с диагностическими видами среднеевропейских сообществ (Mucina, 1997; Préservons…, 2010–2022; Mucina et al., 2016; Velev, 2018). При выделении групп кроме

характера сопряженности с полемохорными инвазиями были учтены также степень приуроченности первичного ареала к Центральной Европе, роль других путей заноса и расселения в Центральной России, уровень таксономической обособленности вида.

Группа 1. Виды со среднеевропейскими ареалами или широко распространенные в Центральной Европе. Все находки их в модельном районе связаны с полемохорными заносами. Модельные объекты: *Chaerophyllum aureum, Festuca heterophylla, Festuca nigrescens, Heracleum sphondylium, Meum athamanticum, Phyteuma nigrum, Phyteuma spicatum, Pimpinella major, Primula elatior, Ptarmica vulgaris.*

Группа 2. Среднеевропейские или обычные в Центральной Европе виды. Только часть их местонахождений можно однозначно соотнести с полемохорными заносами. Однако военный период оказал существенное влияние на их быстрое расселение. Модельные объекты: *Arrhenatherum elatius, Poa supina, Trisetum flavescens*, возможно, *Cardaminopsis arenosa*. В этой работе при анализе учтены только те местонахождения, в которых полемохорный статус этих видов более или менее вероятен (табл. 1).

Группа 3. Недостаточно обособленные виды или микровиды агрегатов, агамно-половых комплексов, которые распространены преимущественно в Центральной Европе. В этой работе учтена пока только *Veronica vindobonensis*, которая стала обычным полемохором на ключевой территории КТ 2 в Ржевском районе (Нотов и др., 2021а). Актуально специальное изучение других представителей этой группы, более обычных (*Dactylis polygama* Horv.) и редких среднеевропейских агамных микровидов (Решетникова и др., 2021).

Группа 4. Преимущественно среднеевропейские виды, большая часть местонахождений которых обусловлена интродукцией в качестве декоративных растений. Однако в некоторых случаях не исключена и возможность их заноса вместе с другими полемохорами (Нотов А., Нотов В., 2020а, б; Нотов и др., 2020г, 2021а, в, 2022б). Модельные объекты: *Aquilegia vulgaris, Bellis perennis, Colchicum autumnale, Fragaria moschata, Lilium martagon, Muscari botryoides, Myosotis sylvatica*. В данной работе учтены только те находки, которые могут быть интересны для выяснения роли полемохорных заносов в укреплении позиций этих чужеродных видов в региональной флоре (табл. 1).

Группа 5. Виды, распространенные в Центральной и Восточной Европе, которые в совокупности с «типичными» у нас полемохорами образуют диагностические компоненты среднеевропейских сообществ. В некоторых случаях эколого-ценотическая амплитуда этих видов в Центральной Европе шире по сравнению с Центральной Россией, что позволяет им быть характерными представителями среднеевропейских

луговых фитоценозов (Нотов А., Нотов В., 2020а, б; Нотов и др., 2020г, 2021а, в, 2022б). Модельные объекты: *Allium angulosum, Carex disticha, Carex hartmanii, Salvia pratensis, Sanguisorba officinalis*.

В связи с принятым комбинативным подходом к анализу разнообразия модельных видов и количественным характером проявления основополагающих свойств, эти группы оказываются не всегда достаточно четко обособлеными. Однако используемый нами вариант классификации способствует вяснению важных особенностей распространения и эколого-ценотической приуроченности растений, которые в разной степени сопряжены с полемохорными заносами.

Распространение и эколого-ценотические особенности основных групп модельных видов

Даже с учетом только 30 отобранных нами для детального анализа модельных таксонов (табл. 1, 3) разнообразие полемохорного компонента флоры района осуществления Погорело-Городищенской операции значительное. Оно вполне сопоставимо с уровнем видового богатства полемохоров территории Ржевско-Вяземского плацдарма и Центральной России в целом (Решетникова и др., 2021; Нотов и др., 2022б). Распределение выявленных видов в пределах исследованного района весьма неравномерное (рис. 1, табл. 1). Места с максимальной концентрацией находок, самым большим числом видов и их наиболее высокой активностью приурочены к участкам Московско-Виндавской железной дороги (рис. 1), имевшей ключевое стратегическое значение в годы Великой Отечественной войны. Особую роль в полемохорных инвазиях играли перевалочные пункты около Каргашино и Ревякино, которые мы обозначили как МТ 1 и МТ 2 (рис. 1, табл. 1, 2). Большое значение в расселении и сохранении полемохоров имели связанные с этими перевалочными пунктами оккупированные немцами деревни, расположенные вдоль бывших крупных почтовых трактов. Благодаря отсутствию полных разрушений, поддержанию до настоящего времени режима более или менее регулярного выкашивания на сенокосах и придомовых территориях в некоторых деревнях (например, Ровное, табл. 1) сохранилось большое разнообразие полемохоров и сообществ с их доминированием (Нотов и др., 2019а, б, 2022б). Определенную роль играли менее крупные военные дороги и подъездные пути к окопам (1, табл. 1). На удаленных от мест активных военных действий объектах выявлены только единичные местонахождения наиболее обычных полемохоров, как правило, *Heracleum sphondylium* (рис. 1).

Группы модельных видов существенно различаются по своему значению в формировании чужеродной фракции флоры, сопряженной с полемохорными заносами. Безусловно, ведущую роль играла первая группа, к которой отнесены все «типичные» полемохоры.

Модельные виды группы 1. Некоторые из них получили очень широкое распространение во всех регионах Центральной России, подвергавшимся продолжительной оккупации и принимавшим участие в актиных боевых действиях. Среди таких видов *Pimpinella major, Ptarmica vulgaris, Heracleum sphondylium, Primula elatior* (Нотов и др., 2019а, б, 2020а, в, 2022б; Решетникова и др., 2021). Более высокую ценотическую активность из них проявили *Pimpinella major, Primula elatior*. Они нередко доминируют в разных типах сообществ (Нотов и др., 2019а, б, в, 2020а, 2022б; Решетникова и др., 2021). В районе реализации Погорело-Городищенской операции *Pimpinella major* стала инвазионным видом. Однако *Primula elatior* здесь менее активна, хотя на Мончаловском участке ключевой территории КТ 2 она также является обычным доминантом в рудеральных, луговых, лесных и даже болотных фитоценозах и быстро распространяется по разным типам местообитаний (Нотов и др., 2022 а, б). *Ptarmica vulgaris* и *Heracleum sphondylium* в районе Погорело-Городищенской модельной территории – весьма обычные массовые виды, хотя их доминантная роль менее выражена (Нотов и др., 2019а, б, 2020а, 2022б).

Пока уникальными полемохорами Погорело-Городищенской модельной территории являются *Phyteuma nigrum, Phyteuma spicatum, Pimpinella major* var. *rubra*. (табл. 1). К сожалению, в настоящее время ценопопуляция *Phyteuma spicatum* уже утрачена (Нотов и др., 2022б).

Модельные виды группы 2. Роль в формировании и укреплении позиций полемохорного компонента флоры разных ее видов сильно различается. В образовании фитоценозов с полемохорами особое значение принадлежит доминантам и диагностическим видам луговых сообществ класса *Molinio-Arrhenatheretea* и порядка *Arrhenatheretalia elatioris*, а также соподчиненных им синтаксонов. В числе последних союзы *Arrhenatherion elatioris* и *Triseto flavescentis-Polygonion bistortae* (табл. 2, 3). Благодаря частому массовому заносу *Arrhenatherum elatius, Trisetum flavescens* и сопряженных с ними видов, распространенных в Центральной Европе, на ключевых перевалочных пунктах модельного района сформировались ассоциации сходные со среднеевропейскими (Нотов А., Нотов В., 2019, 2020 б, Нотов и др., 2020а, г, 2021в, 2022б). Помимо доминирования в сложных многокомпонентных сообществах на многих участках модельного района *Arrhenatherum elatius* нередко сформировал одновидовые ассоциации, занимающие очень большие площади. Такие ассоциации отмечены в других регионах Центральной России (Нотов и др., 2019а, 2022б; Семенищенков, Панасенко, 2019; Панасенко, 2019; Решетникова и др., 2021). При достаточно широком распространении *Trisetum flavescens* в местах полемохорных инвазий в луговых ассоциациях модельного района он доминирует редко, и его одновидовые ассоциации, как правило, не встречаются.

Оба этих вида в пределах Погорело-Городищенской модельной территории и на участках Ржевско-Вяземского плацдарма сыграли важную ценотическую роль в трансформации растительного покрова и стали инвазионными растениями (Нотов и др., 2019а, 2022б). Однако во многих районах Тверской области распространение этих видов не было обусловлено военными событиями (Виноградова и др., 2011). Активное расселение *Trisetum flavescens* в Тверском крае связано с различными историческими периодами, путями и способами заноса (Бакунин, 1879; Невский, 1952; Виноградова и др., 2011; Нотов и др., 2018, 2019а). Однако полемохорные заносы существенно укрепили позиции этих видов в адвентивной флоре, обусловили их активное расселение в послевоенное время (Решетникова и др., 2021).

Установление связи других представителей этой группы с полемохорными инвазиями достаточно проблематично. Однако представленность *Cardaminopsis arenosa* и *Poa supina* в качестве диагностических видов в луговых ассоциациях синтаксонов *Molinio-Arrhenatheretea* и *Arrhenatherion elatioris*, а также сопряженная встречаемость этих модельных видов на МТ 1 и МТ 2 с другими диагностическими среднеевропейскими видами данного класса и порядка (табл. 2, 3) могут свидетельствовать о вероятности полемохорного заноса. Максимальная активность *Cardaminopsis arenosa* и *Poa supina* проявляется именно на этих территориях. Быстрое расселение *Cardaminopsis arenosa* по Московско-Виндавской железной дороги, вероятно, обусловлено полемохорными заносами.

Модельные виды группы 3. Интерес к детальному изучению этой группы только формируется и требует проведения специальных исследований, а также координации деятельности специалистов по систематике сложных агамно-половых комплексов (Решетникова и др., 2021). Анализ разнообразия специфических среднеевропейских микровидов может существенно дополнить представления о роли полемохорных заносов. Значительная ценотическая активность *Veronica vindobonensis*, являющейся дигностическим видом союза *Arrhenatherion elatioris*, на ключевой территории КТ 2 в Ржевском районе, а также сопряженная встречаемость этого представителя на КТ 2 с другими диагностическими видами этого синтаксона (табл. 2, 3) подтверждают целесообразность дальнейшего изучения микровидов и слабообособленных таксонов с преимущественно среднеевропейским распространением. В пределах Погорело-Городищенского модельного района *Veronica vindobonensis* выявлена на перевалочном пункте с максимальным разнообразием типов сообществ с участием видов, распространенных в Центральной Европе (Нотов и др., 2022б).

Модельные виды группы 4. Дифференциация полемохорных заносов в данной группе осложняется продолжительной историей

культивирования ее представителей в качестве декоративных растений (Виноградова и др., 2011; Нотов и др., 2018). На МТ 1 и еще в большей степени на МТ 2 *Aquilegia vulgaris, Bellis perennis, Colchicum autumnale, Fragaria moschata, Lilium martagon, Muscari botryoides,* отмечены в луговых ассоциациях вместе с другими диагностическими среднеевропейскими видами синтаксонов луговой растительности (табл. 2, 3). Возможность участия этих модельных видов в качестве компонентов луговых ассоциаций в сообществах Центральной Европы (табл. 3) также может свидетельствовать о вероятности полемохорного заноса. Преимущественно лесные виды *Fragaria moschata, Lilium martagon, Myosotis sylvatica* (табл. 2) на МТ 1 и МТ 2 встречаются в луговых или опушечных сообществах (табл. 1). Актуален подобный анализ других модельных территорий со значительным разнообразием полемохоров и многокомпонентных сообществ с их участием.

Модельные виды группы 5. Это принципиально новая для инвазионной биологии группа модельных объектов. Изучение ее представителей только начинается. Важным критерием их поиска является сопряженная встречаемость с «типичными» полемохорами, в совокупности с которыми они формируют диагностические комплексы среднеевропейских сообществ. Облегчают выявление интересных модельных объектов различия по сравнению с Центральной Европой в характере их эколого-ценотической приуроченности и более редкая встречаемость в регионах Центральной России. На основе такого анализа удалось высказать предположение о возможном появлении отдельных популяций некоторых распространенных в Средней России видов в результате полемохорного заноса (Нотов А., Нотов В., 2020а, б; Нотов и др., 2020г, 2021а, в, 2022б). Среди них редкие в Тверской области растения – *Allium angulosum, Carex disticha, Carex hartmanii, Salvia pratensis, Sanguisorba officinalis*. В других областях отмечали полемохорные популяции *Avenella flexuosa* (L.) Drejer и *Cerastium arvense* L. (Решетникова и др., 2018, 2021; Korolkova, Vasilkov, 2019; Королькова, Васильков, 2020).

Фитоценозы с полемохорами как объекты инвазионной биологии

Детальные исследования растительного покрова на опорных перевалочных пунктах района реализации Погорело-Городищенской операции могут существенно дополнить представления о феномене полемохорных инвазий, одним из проявлений которого можно считать и занос семян видов, встречающихся в Центральной и Восточной Европе. Для разработки соответствующего подхода необходим синтез методов популяционной генетики, биогеографии и фитоценологии. В качестве потенциальных объектов интересны, прежде всего, виды, которые в совокупности с наиболее «типичными» полемохорами

образуют диагностические компоненты среднеевропейских сообществ. На территории бывшего Ржевско-Вяземского плацдарма интересным объектом может быть *Juncus conglomeratus*. Этот диагностический вид союза *Molinion caeruleae* Koch 1926 (MOL-05A) является ценотически значимым компонентом луговых фитоценозов с полемохорами на ключевой территории КТ 2 (Нотов и др., 2020б, 2022б). Здесь в ассоциациях с *Juncus conglomeratus* обычны другие диагностические виды этого союза, из которых на КТ 2 с полемохорными заносами сопряжены *Carex flacca* Schreb., *Carex tomentosa* L., *Ptarmica vulgaris*. Совместно с ними встречаются также полемохоры, которые имеют диагностическое значение для класса *Molinio-Arrhenatheretea* (MOL) и его синтаксонов. В их числе *Arrhenatherum elatius, Colchicum autumnale, Heracleum sphondylium, Juncus inflexus, Pimpinella major, Primula elatior, Trisetum flavescens* (Нотов и др., 2020б, 2022б). Подобная сопряженность и сходство фитоценозов, возникших в местах наиболее крупных инвазий, со среднеевропейскими луговыми сообществами, а также относительно редкая встречаемость *Juncus conglomeratus* в пределах Ржевского района могут свидетельствовать о возможном полемохорном статусе некоторых популяций.

Другая принципиально новая задача инвазионной биологии связана с анализом динамики формирования и функционирования в местах массовых полемохорных заносов сообществ сходных со среднеевропейскими (Нотов А., Нотов В., 2020а, б; Нотов и др., 2020г, 2021а, в, 2022б; Решетникова и др., 2021). В луговых сообществах на МТ 1 и МТ 2 достаточно полно представлены диагностические виды класса *Molinio-Arrhenatheretea* и соподчиненных синтаксонов. Среди них порядок *Arrhenatheretalia elatioris*, союзы *Arrhenatheretalia elatioris* и *Triseto flavescentis-Polygonion bistortae*. В общей сложности на двух этих модельных территориях отмечено 150 диагностических видов (табл. 2) этих синтаксонов. В их числе 81 вид, характерный для класса *Molinio-Arrhenatheretea*, 51 – для порядка *Arrhenatheretalia elatioris*, 55 – для союза *Arrhenatherion elatioris*, 35 – для союза *Triseto flavescentis-Polygonion bistortae* (табл. 2). Полнота сходства с луговыми сообществами Средней Европы подтверждает возможность переноса в ходе масштабных полемохорных инвазий всех ключевых компонентов «чужеземного» ценоза, их активной интеграции и функционирования в составе трансформированного фитоценоза. Вероятно, данный феномен можно образно охарактеризовать как «депортацию сообществ». Он, безусловно, нуждается в более детальном осмыслении и разработке адекватных подходов к его анализу. Такой анализ позволит выявить механизмы развития, функционирования и сукцессионной динамики фитоценозов, образующихся благодаря «натурализации» компонентов «депортированных» сообществ. Его результаты помогут существенно

дополнить представления о роли разных факторов в поддержании видового богатства и определенной структуры сообществ (Миркин и др., 2009, 2010; Миркин, Наумова, 2012; Курченко и др., 2016; Акатов и др., 2022). Крайне интересным может быть сопосталение процессов «сборки» многокомпонентных сообществ с полемохорами, ассоциаций газонов, парковых композиций и агрофитоценозов (Дзыбов, Шлыкова, 2010; Лазарев и др., 2016 и др.). Актуально развитие методических основ подхода Браун-Бланке к описанию сообществ и синтаксонов с участием полемохоров, а также детальный анализ всех выявленных ассоциаций (Миркин и др., 2009, 2010; Купреев, Семенищенков, 2022; Нотов и др. 2022а, б). Необходимо также формирование понятийногго аппарата, который позволит в полной мере отразить многогранность процессов и явлений, обусловленных полемохорными заносами и динамикой натурализации разных компонентов (Нотов и др. 2022б).

Заключение. Таким образом, экосистемы, приуроченные к району боевых действий Погорело-Городищенской наступательной операции (4–23 августа 1942 г.), предсталяют особый интерес для комплексного изучения роли полемохорных инвазий в динамике растительного покрова. В модельном районе встречается не менее 30 видов, появление которых могло быть связано с полемохорными заносами. Они представляют пять основных групп модельных видов, которые отличаются характером сопряженности с полемохорными инвазиями, степенью приуроченности ареала к Центральной Европе, уровенем таксономической обособленности.

Наиболее широко распространены *Arrhenatherum elatius*, *Pimpinella major*, *Ptarmica vulgaris*, *Heracleum sphondylium*, *Trisetum flavescens*, *Primula elatior*. Самая высокая активность и значимая ценотическая роль характерна для *Pimpinella major*, *Arrhenatherum elatius*. Он стали обычными доминантами в разных фитоценозах. Максимальное разнообразие полемохоров и многокомпонентных сообществ отмечено на ключевых перевалочных пунктах около деревень Каргашино и Ревякино.

Актуален мониторинг динамики дальнейшей натурализации видов, сопряженных с полемохорными заносами. Он имеет большое значение и в связи с особой ценностью модельного района для разработки методических основ инвазионной экологии и биологии полемохоров.

Авторы выражают глубокую благодарность А.В. Халиманчуку (Военно-исторический поисковый центр «Память 29 армии»), руководителю поискового отряда «Звезда» В.В. Стрельникову за ценные консультации. Мы очень признательны профессору Л.А. Жуковой за продуктивное обсуждение результатов и подходов к их анализу.

Список литературы

Акатов В.В., Акатова Т.В., Афанасьев Д.Ф., Ескина Т.Г., Сазонец Н.М., Сушкова Е.Г., Чефранов С.Г. 2022. Воздействие доминантов на видовое богатство растительных сообществ в контексте энергетической гипотезы // Журнал общей биологии. Т. 83. № 5. С. 336-345.

Бакунин А.А. 1879. Список цветковых растений Тверской флоры // Тр. Санкт-Петерб. о-ва естествоиспыт. Т. 10. С. 195-368.

Баранова О.Г. 2003. «Псевдоаборигенность» некоторых представителей флоры Удмуртии // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Материалы науч. конф. / ред. В.С. Новиков, А.В. Щербаков. М.; Тула. С. 18-19.

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 // Фиторазнообразие Восточной Европы. Т. 12. № 4. С. 4-22.

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.

Воронов А.Г. 1973. Геоботаника. М.: Высшая школа. 384 с.

Герасимова С.А. 2005. Первая Ржевско-Сычёвская наступательная операция 1942 года: Новый взгляд // Ржевская битва 1941–1943 гг.: [электронный ресурс]. URL: http://rshew-42.narod.ru/1rso.html (дата обращения: 26.02.2023).

Глоссарий 2012: Основные термины и понятия, используемые при изучении адвентивной и синантропной флоры: [электроннный ресурс]. URL: https://www.sites.google.com/site/tltrbo/home/forum/glossarij (дата обращения: 26.02.2023).

Дзыбов Д.С., Шлыкова Т.Д. 2010. Основы конструирования новых кормовых агрофитоценозов комплексного использования // Вестн. Рос. акад. сельскохоз. наук. № 1. С. 73-76.

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.

Грин Г.Я., Чернов В.А. 2012. К 70-летию Погорело-Городищенской и Ржевско-Сычёвской операций 1942 года // СОЛДАТ.ru: Новости: [электрон. ресурс]. URL: https://www.soldat.ru/news/920.html (дата обращения: 26.02.2023).

Карта РККА Европы и Европейской части СССР, десятикилометровка 1935–1940: [электрон. ресурс]. URL: http://www.etomesto.ru/map-rkka_europe/ (дата обращения: 26.02.2023).

Кожин М.Н., Боровичев Е.А., Костина В.А., Петровский М.Н., Сенников А.Н. 2016. Новые и редкие виды сосудистых растений Мурманской области. Сообщение 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 121. Вып. 6. С. 64-68.

Королькова Е.О., Васильков Я.Е. 2020. Биоклиматическое моделирование распространения западноевропейских видов сосудистых растений для установления их полемохорного происхождения на территории Средней России // Информационные технологии в исследовании биоразнообразия. материалы III Нац. Науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 100-летию со дня рождения академика РАН П.Л. Горчаковского. С. 314-315.

Купреев В.Э., Семенищенков Ю.А. 2022. Обзор синтаксонов псаммофитной травяной растительности Южного Нечерноземья России // Растительность

России. № 45. С. 39-73.

Курченко Е.И., Ермакова И.М., Сугоркина Н.С., Петросян В.Г., Маслов Ф.А. 2016. Об устойчивости и циклической изменчивости растительности пойменных лугов (по итогам мониторинга Залидовских лугов Калужской области в 1980–2010 гг.) // Социально-экологические технологии. № 2. С. 19-38.

Лазарев Н.Н., Уразбахтин З.М., Соколова В.В., Гусев М.А. 2016. Газоны: устойчивость, долголетие, декоративность. М.: Изд-во РГАУ-МСХА. 162 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2012. Проблема видового богатства растительных сообществ (современное состояние) // Успехи современной биологии. Т. 132. № 3. С. 227-238.

Миркин Б.М., Широких П.С., Мартыненко В.Б., Наумова Л.Г. 2010. Анализ закономерностей формирования видового богатства растительных сообществ с использованием синтаксономии и экологических шкал // Экология. № 4. С. 243-247.

Миркин Б.М., Ямалов С.М., Баянов А.В., Наумова Л.Г. 2009. Вклад метода Браун-Бланке в объяснение причин видового богатства растительных сообществ // Журнал общей биологии. Т. 70. № 4. С. 285-295.

Невский М.Л. 1952. Флора Калининской области: Определитель покрытосеменных (цветковых) растений дикой флоры. Калинин: Обл. кн. изд. Ч. 2: [Leguminosae – Najadaceae]. С. 309-1033.

Нотов А.А., Мейсурова А.Ф., Зуева Л.В., Андреева Е.А. 2018. Среднеевропейские виды во флоре Тверского региона на рубеже XIX–XX веков // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2. С. 204-215.

Нотов А.А., Нотов В.А. 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 // Разнообразие 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., Зуева Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А., Мидоренко Д.А. 2022а. Динамика фитоценозов с участием полемохоров в окрестностях поселка Мончалово (Тверская область) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(68). С. 100–119.

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

Нотов А.А., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В., 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.

Нотов А.А., Петухова Л.В., Степанова Е.Н., Мейсурова А.Ф., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В. 2022в. Биоморфологические исследования как элемент комплексного анализа полемохоров Тверской области // Биоморфология растений: традиции и современность: Материалы Междунар. науч. конф. (г. Киров, 19–21 октября 2022 г.). Киров: Вятский гос. ун-т. С. 261-266.

Панасенко Н.Н. 2019. *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl в Брянской области // Разнообразие растительного мира. № 3(3). С. 26-38.

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.

Подробная топографическая карта Тверской области 1991–2005 // ЭтоМесто: [электрон. ресурс]. Режим доступа: http://www.etomesto.ru/map-tver_topographic-map/ (дата обращения: 16.12.2022).

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. 2020. Проблемы охраны растений, обитающих в Центральной России на восточной границе ареала // Флора и охрана генофонда: материалы Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию со дня рождения В.С. Новикова (Москва, 2–6 ноября 2020 г.). М: Типография МГУ. С. 84-90.

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.

Семенищенков Ю.А., Панасенко Н.Н. 2019. Находки редких видов сосудистых растений в Брянской области в 2015–2018 гг. // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. № 1 (17). С. 54-63.

Сенников А.Н. 2012. Горькая память земли: Растения-полемохоры в Восточной Фенноскандии и Северо-Западной России // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: материалы IV Междунар. науч. конф. Ижевск. С. 182-185.

СНМ Зубцовского уезда 2011 // Архивные карты: [электрон. ресурс]. Режим доступа: http://boxpis.ru/svg/?p=1671 (дата обращения: 20.03.2023).

Тверская губерния 1862. Списки населенных мест Российской империи, составленные и издаваемые Центральным статистическим комитетом Министерства внутренних дел: [по сведениям 1859]. Вып. 43 / ред. И. Вильсон. СПб.: изд. Центр. стат. ком. Мин. внутр. дел. XXXVIII, [2], 454 с.

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.

Топографическая межевая карта Тверской губернии Ржевского уезда 1853. М.: Изд. Рус. Геогр. о-ва. 12 л.

Топографические карты СССР, РСФСР, Калининская область 1979. Лист О-36-142 Зубцов // Топографические карты СССР 1:100000: Ленинградская, Новгородская, Вологодская и Тверская области. 1975–1990. Квадрат О-36.

Хохлова Е.Р., Богданова Л.П., Дорофеев А.А. 2012. Оценка антропогенной измененности ландшафтов Верхневолжья для целей экологического мониторинга // Проблемы региональной экологии. № 6. С. 168-172.

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.

Mucina L. 1997. Conspectus of classes of the European vegetation // Folia Geobotanica et Phytotaxonomica. V. 32. № 2. P. 117-172.

Mucina L., Bueltmann 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.

Korolkova E.O., Vasilkov Ya.E. 2019. Bioclimatic modeling of *Avenella flexuosa* (L.) Drejer distribution in connection with its possible polemochoral origin on the territory of Central Russia // Социально-экологические технологии. № 4. С. 414-425.

Osteuropa 1: 300000: Deutsche Heereskarte. 1943. 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: 10.03.2023).

Préservons la Nature 2010–2022: Site Internet non-commercial: Liste des familles de plantes: [electronic resource]. URL: https://www.preservons-la-nature.fr/flore/famille/index.html. (дата обращения: 10.03.2023).

Stahel D. 2009. Operation Barbarossa and Germany's Defeat in the East. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 483 p.

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.

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.

POLEMOCHORES IN THE ECOSYSTEMS OF MILITARY POGORELOYE GORODISHCHE OPERATIONS AREA

A.A. Notov[1], V.A. Notov[2,1], S.A. Ivanova[1], L.V. Zueva[1], E.A. Andreeva[1]

[1]Tver State University, Tver

[2]Secondary School № 3, Redkino Settlement, Tver Region

Phytocenoses with polemochore plants dated to the area of military Pogoreloye Gorodishche offensive operation (August 4–23, 1942) (Tver region) were studied. The features of their habitats and ecology are characterized. The most common polemochores here are *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. et C. Presl, *Pimpinella major* L., *Ptarmica vulgaris* Hill, *Heracleum sphondylium* L., *Trisetum flavescens* (L.) P. Beauv., *Primula elatior* (L.) Hill. However, *Muscari botryoides* (L.) Mill. *Phyteuma nigrum* F.W.Schmidt, *Phyteuma spicatum* L., and *Pimpinella major* var. *rubra* Hoppe ex Mérat in the Tver region are found only in this area. A preliminary assessment of invasive potential of polemochores was carried out. *Pimpinella major* is spreading rapidly throughout the territory. It can dominate in various communities. We recommend monitoring the dynamics of further naturalization of polemochores.

Keywords: *alien plants, polemochores, biological invasions, invasive biology, ecology, naturalization, Tver Region, Great Patriotic War, Pogoreloye Gorodishche offensive operations.*

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, ул. Диева, д. 33а, e-mail: vnotov123@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.

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.

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. Полемохоры в экосистемах района боевых действий Погорело-Городищенской операции / А.А. Нотов, В.А. Нотов, С.А. Иванова, Л.В. Зуева, Е.А. Андреева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 250-275.

Дата поступления рукописи в редакцию: 15.11.22
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.23

МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

УДК 574.2: 582.34 (470.331)
DOI: 10.26456/vtbi301

РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ВОЗДЕЙСТВИЯ КИСЛОТНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ МХА *LEWINSKYA SPECIOSA*

А.Ф. Мейсурова, Е.Ю. Бревдо
Тверской государственный университет, Тверь

Изучено влияние кислотных поллютантов на фотосинтетическую систему эпифитного мха *Lewinskya speciosa* Nees. Выяснено, что воздействие поллютантов вызывает существенное снижение содержания хлорофиллов (*a*+*b*), которое сопряжено с внешними морфологическими изменениями. Установлено двухкратное изменение суммарного содержания пигментов по сравнению с фоновыми концентрациями в зависимости от вида поллютанта. Величины соотношений хлорофиллов (*a*/*b*), как отражение адаптационных процессов возрастают в первые две недели и снижаются в последующие, достигая значения ниже фоновых. При воздействии поллютантов в большей степени изменяется содержание Хл *a*. Выявлено, что к действию аэрозоля HNO_3 *L. speciosa* проявляет большую чувствительность чем к H_2SO_4.
Ключевые слова: *биоиндикация, бриоиндикация, Тверь, пигментный анализ, Lewinskya speciosa, поллютанты, модельный эксперимент, серная кислота, азотная кислота, загрязнение атмосферы, хлорофилл.*

Введение. Биоиндикация является перспективным и эффективным методом оценки состояния окружающей среды (Израэль, 1984; Выходцева, 2015; Омарова и др., 2019). В качестве индикаторов часто используют лишайники, водоросли, мхи, голосеменные и цветковые растения (Мейсурова и др., 2009; Балакирев, 2013; Гордеева, 2016; Ворошилова, 2017; Завалий, 2017; Сафронова, 2022). Среди них, чувствительными биоиндикаторами к загрязнению воздушной среды являются эпифитные виды мхов. При оценке среды с помощью бриоиндикации используют данные, сопряженные с различными аспектами организации, связанные с популяционно-видовым, анатомо-морфологическим и физиолого-биохимическим уровнями (Корейкин 2007; Анищенко, 2012; Межибор, 2014; Боженко, 2015; Мейсурова и др., 2016; Бревдо и др., 2022; Цеплая, 2022). Перспективным направлением исследований является изучение особенностей эколого-физиологических адаптаций к стрессовым факторам (Онофрейчук и др., 2017). Весьма чувствительна к воздействию загрязнения среды фотосинтетическая

© Мейсурова А.Ф., Бревдо Е.Ю., 2023

система. Изменяется общее содержание пигментов, и их соотношение (Баженов, Шавнин, 1994; Воронина и др., 1999; Онофрейчук и др., 2017). Детальное изучение содержания пигментов у эпифитных видов мхов при воздействии разных поллютантов может существенно дополнить биоиндикационный подход. Оно позволит выявлять изменения на начальных стадиях загрязнения, в том числе кислотного. В качестве модельного объекта для проведения оценки влияния кислотного загрязнения целесообразно использование мха *Lewinskya speciosa* (Nees) F. Lara, Garilleti & Goffinet, который прежде называли *Orthotrichum speciosum* Nees (Федосов, 2018; Мейсурова и др., 2022). Известно, что кислотные загрязнители влияют на организм как биохимические агенты, нарушая структуру клеток, морфологические особенности и физиологические процессы (Межибор, Большунова, 2014; Мосталыгина и др., 2020). Благодаря относительной простой организации и высокой сорбционной способности мохообразные первыми реагируют на изменения концентраций кислотных поллютантов в окружающей среде. Они способны их перехватывать и аккумулировать.

Цель работы – оценка изменения содержания пигментов (хлорофиллов *a* и *b*) в образцах индикаторного вида *L. speciosa* при моделировании кислотного загрязнения. Задачи: 1) разработать схему экспериментов по воздействию кислотных поллютантов; 2) провести анализ содержания фотосинтетических пигментов в образцах *L. speciosa*, испытавших воздействие разных концентраций кислотных поллютантов; 3) оценить уровень изменения содержания хлорофиллов (Хл *a*, Хл *b*).

Методика. Эксперимент по воздействию кислотных поллютантов на *L. speciosa* провели в июле 2022 года в административном центре Тверской области – г. Твери. Вид *L. speciosa* широко распространен в регионе и в городе (Нотов и др., 2002; Нотов, 2007). В качестве модельной территории выбрана Комсомольская роща. Она является особо охраняемой природной территорией (ООПТ) регионального значения, где довольно полно сохранились фрагменты естественной растительности. В результате проведенных ранее исследований в Комсомольской роще отмечен самый низкий уровень антропогенного воздействия (Мейсурова и др., 2009; Мейсурова, Нотов, 2016; Мейсурова и др., 2017).

При выборе поллютантов для моделирования кислотного загрязнения использовали наиболее распространенные вещества, источником которых является транспорт, промышленность и сельское хозяйство (Чайка, Князев, 1993; Пиявкин и др., 2012; Мейсурова и др., 2016; Тогерсен, Тролле, 2016). Среди них серная (H_2SO_4) и азотные кислоты (HNO_3). Это типичные кислотные поллютанты, появление

которых обусловлено способностью диоксидов серы (SO_2) и азота (NO_2) растворяться в атмосферной влаге с образованием аэрозолей соответствующих кислот (Мейсурова и др., 2009; Мейсурова и др., 2016).

В природных условиях поглощение кислотных поллютантов происходит разными способами. При моделировании воздействия кислотных поллютантов применили способ, при котором поллютанты проникают внутрь образцов с осадками в виде дождей (искусственный дождь) с использованием распылителей (Мейсурова и др., 2016). Для этого, на территории Комсомольской рощи были выделены две дерновинки *L. speciosa,* субстратом для которых служил *Populus balsamifera* L. (56,88554с.ш. 358232 в.д.) и *Betula pendula* Roth. (6,88557 с.ш. 358233 в.д.). Еженедельно, одну из дерновинок опрыскивали с помощью распылителя разбавленной азотной кислотой, другую – серной кислотой. На каждый эксперимент по орошению расходовали по 30 мл 0,03%-го раствора. Процедуру орошения дерновин с мхом искусственным кислотным дождем повторяли в течение 5 недель. Перед каждым новым орошением осуществляли сбор образцов. В общей сложности обработано около 50 образцов с каждой из дерновин.

При отборе образцов *L. speciosa* фиксировали параметры климатических условий (температуру и влажность воздуха, освещенность). Уровень освещённости измеряли в трехкратной повторности с помощью люксметра «МЕГЕОН-21550». Эксперимент проводили при температуре – 24 –27^{0}С; влажность воздуха – 55%

Пигментный анализ образцов *L. speciosa*, испытавших кислотное воздействие, проводили в лаборатории ЦКП Тверского государственного университета. Содержание пигментов (Хл *a*, Хл *b*) определяли по общепринятой методике на фотоколориметре КФК-3-ЗОМЗ (Россия) при λ = 630, 647, 664 и 750 нм (ГОСТ 17.1.4.02-90; Мейсурова и др., 2021; Мейсурова и др. 2022). Для экстрагирования использовали ацетон (80%). Концентрацию Хл *a* рассчитали по формулам 1 и 2:

$$c_{xa} = 2{,}44\frac{D_{664}-D_{664}^{k}}{D_{664}}c'_{xa} \quad (1),$$

$$c'_{xa} = (11{,}85D_{664} - 1{,}54D_{647} - 0{,}08D_{630})\frac{V_э}{V_{пр}\cdot l} \quad (2),$$

где D_{630}, D_{647}, D_{664} и D_{750} – оптические плотности экстракта при λ = 630, 647, 664 и 750 нм; $V_э$ – объем экстракта, см^3; $V_{пр}$ – объем пробы, дм^3; l – длина кюветы, см.

Концентрацию Хл b определили по формуле 3:

$$c_b = (21{,}03D_{647} - 5{,}43D_{664} - 2{,}66D_{630})\frac{V_э}{V_{пр}\cdot l} \quad (3),$$

где D_{630}, D_{647}, D_{664} и D_{750} – оптические плотности экстракта при λ = 630, 647, 664 и 750 нм; $V_э$ – объем экстракта, $см^3$; $V_{пр}$ – объем пробы, $дм^3$; l – длина кюветы, см.

Величины оптических плотностей, используемые при расчете в формулах 1–3, выбирали с учетом поправки, равной оптической плотности при λ = 750 нм. Эта поправка вычитается из значения измеренной оптической плотности.

Статистическая обработка данных и определение параметров (средние значения концентрации хлорофиллов, их соотношения внутри вида, коэффициенты корреляции) проведены стандартными методами с использованием лицензионных программных продуктов Microsoft Office Excel 2013 (Мейсурова и др., 2020).

Результаты и обсуждение. Пигментный анализ образцов *L. speciosa*, испытавших действие поллютантов в виде искусственного дождя, показал следующие результаты (табл. 1). Так во всех образцах *L. speciosa,* которые опрыскивали разбавленной HNO_3, отмечено снижение содержание пигментов (Хл *a*, Хл *b*) по сравнению с фоновыми значениями (рис. 1). Если суммарное содержание хлорофиллов (*a*+*b*) в фоновой зоне составило 6,83 мг/г, то спустя 5 недель после воздействия, его содержание снизилось в 12 раз и составило всего 0,58 мг/г.

Величина соотношения хлорофиллов (*a*/*b*) в первые недели воздействия увеличилась по сравнению с фоном с 2,9 до 3,8 после второго орошения. Анализ образцов *L. speciosa*, испытавших воздействие разбавленной HNO_3 в последующие недели (3–5 недели) показал, снижение величины соотношения хлорофиллов (*a*/*b*) на фоне общего снижения содержания пигментов (рис. 2). Значение величины соотношения хлорофиллов (*a*/*b*) в образцах *L. speciosa* в конце эксперимента (после 5 раза) стало ниже фонового значения – 2,6. Известно, что величину соотношения хлорофиллов (*a*/*b*) рассматривают в качестве одного из показателей фотосинтетической активности, а при стрессовых условиях используют как маркер устойчивости. Изменение величины соотношений хлорофиллов (*a*/*b*) свидетельствует об адаптации работы фотосинтетического аппарата при воздействии на образцы поллютантами в результате разрушения пигментного фонда.

Выяснено, что на протяжении всего времени воздействия, содержание Хл *a* остается выше, чем Хл *b*. В результате воздействия поллютанта снижение содержания Хл *a* происходит быстрее, чем содержание Хл *b*. По сравнению с фоном, концентрация Хл *a* уменьшилась в 12 раз – с 5,10±0,1 мг/г до 0,42±0,1 мг/г; концентрация Хл *b* в 10 раз – с 1,73±0,6 мг/г до 0,16±0,2 мг/г. Отметим, что наибольшее снижение содержания Хл *a* и Хл *b* в образцах *L. speciosa*

произошло на третьей недели воздействия разбавленной HNO_3. В последующие недели воздействия поллютанта, снижение содержания пигментов происходит медленнее.

Таблица 1

Сравнительный анализ среднего содержания пигментов в образцах *L. speciosum* при воздействии разных поллютантов (HNO_3 и H_2SO_4)

№	HNO_3				H_2SO_4			
	Хл a, мг/г	Хл b, мг/г	Хл *a+b*	Хл a/b	Хл a, мг/г	Хл b, мг/г	Хл *a+b*	Хл a/b
0	5,10±0,1	1,73±0,6	6,83±0,4	2,9±0,3	6,66±0,1	3,6±0,1	10,26±0,4	1,8±0,2
1	4,87±0,5	1,31±0,4	6,18±0,4	3,7±0,5	4,83±0,2	2,08±0,3	6,91±0,2	2,3±0,1
2	3,97±0,5	1,03±0,4	5,00±0,5	3,8±0,2	3,16±0,2	1,11±0,4	4,27±0,3	2,8±0,5
3	2,02±0,3	0,58±0,1	2,6±0,6	3,5±0,4	2,56±0,2	1,01±0,2	2,66±0,6	2,5±0,3
4	1,52±0,1	0,46±0,1	1,98±0,1	3,3±0,3	1,78±0,1	0,80±0,3	2,58±0,4	2,2±0,3
5	0,42±0,1	0,16±0,2	0,58±0,2	2,6±0,4	1,01±0,1	0,58±0,1	1,59±0,1	1,7±0,4

Снижение содержания пигментов при воздействии разбавленной HNO_3 сопровождается морфологическими изменениями. Образцы *L. speciosa* меняли окраску от желто-зеленого до желтого. Сама дерновинка под воздействием разбавленной HNO_3 становилась более разреженной.

Рис. 1. Изменение содержания фотосинтетических пигментов в образцах *L. speciosa*, испытавших воздействие HNO_3 в течение 1–5 недель

Рис. 2. Изменение величины соотношения хлорофиллов (*a*/*b*) в образцах *L. speciosa*, испытавших воздействие HNO_3 и H_2SO_4 в течение 1–5 недель

Анализ образцов *L. speciosa*, испытавших воздействие разбавленной H_2SO_4, показал снижение содержания пигментов (Хл *a*, Хл *b*) по сравнению с нормой (рис. 3). Суммарное содержание хлорофиллов (*a*+*b*) к началу эксперимента составило 10,26 мг/г, а спустя 5 недель воздействия в модельных условиях снизилось в 6,5 раз и составила 1,59 мг/г. При воздействии разбавленной H_2SO_4 величина соотношения хлорофиллов (*a*/*b*) по сравнению с нормой увеличилась после второй недели орошения до значения 2,8, а после пятой недели орошения снизилась до значения 1,7 (рис. 2).

При воздействии разбавленной H_2SO_4 в образцах *L. speciosa* содержание Хл *a* всегда выше, чем Хл *b*. Выявлено сходное снижение содержания Хл *a* и Хл *b*. По сравнению с фоном концентрации Хл *a* и Хл *b* уменьшились в 6,6 и 6,2 раза соответственно, что значительно меньше, чем при воздействии разбавленной HNO_3 (рис. 3; табл. 2). Существенное уменьшение содержания Хл *a* и Хл *b* в образцах *L. speciosa* произошло на первой неделе воздействия разбавленной H_2SO_4. При дальнейшем воздействии поллютанта уменьшение содержания пигментов происходит медленнее.

Уменьшение содержания пигментов при воздействии разбавленной H_2SO_4 сопровождается сходными морфологическими изменениями, как и в опыте с HNO_3. Однако окраска изменяется быстрее при воздействии HNO_3 (уже на второй неделе), а с H_2SO4 – только на третьей неделе. С течением времени дерновинка под воздействием разбавленной кислоты стала более рыхлой, некоторые побеги отмирали.

Рис. 3. Изменение содержания фотосинтетических пигментов в образцах *L. speciosa*, испытавших воздействие H_2SO_4 в течение 1-5 недель

Таким образом, под воздействием разбавленных кислот (HNO_3, H_2SO_4) в образцах *L. speciosa* происходит снижение содержания пигментов по сравнению с фоновыми значениями. Выявлено двухкратное различие в суммарном содержании пигментов в образцах *L. speciosa* по сравнению с фоном в зависимости от вида поллютанта. Так под действием разбавленной HNO_3 суммарное содержание хлорофиллов (*a*+*b*) снизилось в 12 раз; H_2SO_4 – в 6,5 раз. Установлено, сходное изменение величины соотношений хлорофиллов (*a*/*b*) при воздействии разных поллютантов: в первые две недели воздействия отмечено ее увеличение, в последующие недели воздействия происходит ее снижение, достигая значений ниже фоновых к концу эксперимента. Изменение величины соотношения хлорофиллов (*a*/*b*) отражает адаптационные процессы в фотосинтетической системе и сопряжено с разрушением пигментного фонда под воздействием поллютантов. Выяснено, что скорость снижения Хл *a* в результате воздействия поллютантов всегда выше, чем скорость снижения Хл *b*. Однако в зависимости от поллютанта, скорости снижения концентраций хлорофиллов отличаются. Если при воздействии разбавленной HNO_3 скорость снижения концентрации Хл *a* выше, чем Хл *b*, то при воздействии H_2SO_4 – скорость снижения концентраций Хл *a* и Хл *b* примерно одинаковая. Снижение содержания пигментов сопровождается изменениями окраски от зеленой до желто-зеленой и желто, а также уменьшением плотности дерновинок. Скорость проявления морфологических изменений выше при воздействии разбавленной H_2SO_4. Однако, в целом, следует отметить, что к действию разбавленной HNO_3 *L. speciosa* особенно чувствительна, что согласуется с данными анализов, полученных ранее другими

методами. Проведенный Фурье-ИК спектральный анализ образцов мхов, собранных на сходной территории, показали наличие изменений в химическом составе, которые обусловлены присутствием в воздухе, прежде всего, диоксида азота (Бревдо, Мейсурова, 2022).

В дальнейшем, актуальны исследования ориентированные на сопряженный анализ содержания фотосинтетических пигментов в зависимости от концентрации других поллютантов, которые активно поглощаются мхами.

Заключение. Результаты моделирования кислотного загрязнения воздушной среды разными поллютантами показали высокую чувствительность фотосинтетической системы к их воздействию. Поллютанты вызывают стрессовую реакцию, в результате которой происходит существенное снижение содержания хлорофиллов (*a*+*b*) в образцах *L. speciosum.* Оно сопровождается изменением окраски. Более выражена реакция на кислотные поллютанты у Хл *a*. К разбавленной HNO_3 образцы *L. speciosum* более чувствительны, чем к H_2SO_4.

Список литературы

Анищенко Л.Н. 2012. Бриоиндикация состояния среды района опасных техногенных отходов (на примере ОУХО Брянской области) // Ученые записки Орловского гос. ун-та. Сер. Естественные, технические и медицинские науки. № 6-1. С. 364-369.

Баженов А.В., Шавнин С.А. 1994. Оценка степени поражения фотосинтеза сосны обыкновенной аэротехногенными выбросами // Экология. № 4. С. 89-91.

Балакирев И.В., Никишова А.С., Ильякова Е.Е., Липник С.И. 2013. Применение методов биоиндикации при экологическом мониторинге объектов добычи газа // Вести газовой науки. № 2(13), С. 118-121.

Боженко Н.П. 2015. Роль эпифитных мхов в накоплении загрязнителей атмосферы // Творчество юных – шаг в успешное будущее. Томск. С. 216-218.

Бревдо Е.Ю., Мейсурова А.Ф. 2022. Биоиндикационные возможности *Nyholmiella obtusifolia* при оценке состояния воздушной среды // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3(67). С. 145-156.

Воронина О.Е., Ефимцев Е.И., Татаринова Т.А. 1999. Пигментный аппарат растений в условиях антропогенного воздействия // Вестн. Московского государственного университета леса. № 2. С. 82.

Ворошилова А.Е. 2017. Использование растений в качестве тест-объектов биоиндикации при изучении экологичских дисциплин // Конкурентоспособность территорий: материалы XX Всеросийского экономического форума молодых ученых и стдентов. Екатеринбург. С. 36-38

Выходцева И.С., Рыхлова Т.А. 2015. Биоиндикация как метод оценки

окружающей среды: актуальность и перспективы исследования // Вестник ландшафтной архитектры. № 6. С. 44-47.

Гордеева И.В. . 2016. Использование элементов научно-исследовательской деятельности при обучении дисциплинам экологического профиля // Nauka-Rastudent.ru. № 4. С. 14

ГОСТ 17.1.4.02-90. Вода. 2010. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла а. Контроль качества воды: Сб. ГОСТов. М.: Стандартинформ.

Завалий А.А., Стрлельников И.И. 2017. Оценка использования дескрипторов формы листьев в целях биоиндикации на примере *Platanus x acerifolia* (Aiton) Willd. // Материалы Международной научной конференции студентов и молодых ученых. Том 2 / под общей редакцией С.В. Беспаловой. С. 69-71.

Израэль Ю.А. 1984. Экология и контроль состояния природной среды**.** Л.: Гидрометеоиздат. 560 с.

Корейкин А.А. 2007. Влияние загрязнения атмосферы на видовой и количественный состав мхов г. Чебоксары // Вестник Мордовского университета. № 4. С. 116-118.

Межибор А.М., Большунова Т.С. 2014. Биогеохимическая характеристика сфагновых мхов и эпифитных лишайников в районах нефтегазодобывающего комплекса Томской области // Известия Томского политехнического университета. Т. 325. № 1. С. 205-213.

Межибор А.М., Большунова Т.С. 2014. Биогеохимическая характеристика сфагновых мхов и эпифитных лишайников в районах нефтозагодобывающего комплекса Томской области // Известия Томского политех. ун-та. № 1. С. 205-213.

Мейсурова А.Ф., Борисова Е.М., Тарасова Е.М. 2021. Содержание фотосинтетических пигментов в талломах *Parmelia sulcata* в рекреационных зонах города Твери // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(64). С. 153-163.

Мейсурова А.Ф., Нотов А.А. 2016. Содержание металлов в лишайниках на особо охраняемых природных территориях, сопряженных с урбоэкосистемами // Журнал прикладной спектроскопии. Т. 83. № 4. С. 794-802.

Мейсурова А.Ф., Нотов А.А., Пунгин А.В. 2017.Фотосинтетические пигменты в образцах лишайника *Hypogymnia physodes* при разном уровне содержания металлов // Журн. прикладной спектроскопии. Т. 84. № 6 С. 961-968.

Мейсурова А.Ф., Нотов А.А., Пунгин А.В., Скрыпник Л.Н. 2020. Комплексный физико-химический анализ лишайника *Hypogymnia physodes* в разных фитоценозах // Журнал прикладной спектроскопии. Т. 87. № 5. С. 816-827.

Мейсурова А.Ф., Суворова А.А., Бревдо Е.Ю. 2022. Сравнительный анализ содержания фотосинтетических пигментов у некоторых видов мхов в рекреационных зонах города Твери // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3. С. 157-169.

Мейсурова А.Ф., Хижняк С.Д, Пахомов П.М. 2016. Фурье-ИК спектральный анализ атмосферного загрязнения с использованием лишайников. Тверь: ТвГУ. 159 с.

Мейсурова А.Ф., Хижняк С.Д., Пахомов П.М. 2009. ИК спектральный анализ химического состава лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. как метод оценки состояния атмосферы // Журнал прикладной спектроскопии. Т. 76. № 3. С. 447-453.

Мосталыгина Л.В., Елизарова С.Н., Костин А.В. 2020. Сорбционная способнсть мхов и лишайников Зауралья по отношению к иновов свинца // Химия растительного сырья. № 3. С. 315-321.

Нотов А.А. 2007. Материалы к флоре национального парка «Завидово» // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 6. С. 163-205.

Нотов А.А., Спирина У.Н., Игнатова Е.А., Игнатов М.С. 2002. Листостебельные мхи Тверской области (средняя полоса Европейской России) // Arctoa. 2002. Т. 11. С. 297-332.

Омарова Н.М., Ташенков А.К., Нуркасимова М.У., Кокораева А.К. 2019. Исследование состава мха – естественного биоиндикатора для мониторинга воздуха Восточно-Казахстанской области // Вестник Международного университета природы общества и человека «Дубна». № 1(42). С. 19.

Онофрейчук О.Н., Злыднев А.А., Анищенко Л.Н. 2017. Эколого-физиологические особенности видов лихено- и бриобиоты как комплексный показатель биомониторинга // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем материалы XV Всероссийской науч.-практ. конференции с международным участием. Т. 1 / отв. редактор Т. Я. Ашихмина. Киров. С. 190.

Пиявкин Г.Г., Пилов П.И., Пилова Е.П. 2012. Снижение выбросов оксида серы и при использовании на тепловых электростанциях обогащенного угля // Современная наука: исследования, идеи, результаты, технологии № 3, частн. Предприятие «Научно-производственная внедренческая компания «Триакон». С. 60

Сафронова Д.Р., Бауков А.М., Ерофеева Т.В. 2022. Использование лишайников в биоиндикации // Экология и природопользование: тенденции, модели, прогнозы, прикладные аспекты: материалы Национальной науч.-практ. конф.. Рязань. С. 131-134.

Федосов В.Э. 2018. Семейство Orthotrichaceae (Bryophyta) во флоре России: итоги ревизии и биогеографический обзор // Новости систематики низших растений. Т. 52-2. С. 519-534.

Цеплая Е.А. 2022. Бриоиндикационный мониторинг Горловско-Енакиевского промышленного конгломерата Донбасса // Вестник студенческого научного общества ГОУ ВПО «Донецкий национальный университет». Т 1. № 14. С. 109-114.

Чайка Е.А., Князев В.Н. 1993. Способ очистки дымовых газов от золы, оксидов серы и оксидов азота // Всесоюзный гос. научно-исследовательский и проектно-изыскательный институт «Теплоэлектропроект». СССР. С. 4

THE RESULTS OF MODELLING THE ACID POLLUTION IMPACT ON THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF THE *LEWINSKY SPECIOSA* MOSS

A.F. Meysurova, E.Yu. Brevdo
Tver State University, Tver

The article analyses the acid pollutants impact on the photosynthetic system of the epiphytic moss Lewinskya speciosa Nees. It is found out that the impact of pollutants causes a significant decrease in the content of chlorophylls (a+b) that is accompanied by external morphological changes. A twofold difference is found in the total content of pigments compared to the background, depending on the type of pollutants. The quantity of the chlorophyll ratio (a/b), as a reflection of the adaptation processes, increases in the first two weeks and decreases in the following, hitting the mark below the background. Cl a is mostly sensitive to pollutants. According to a thorough research, it is the epiphytic mosses *L. speciosum* that are more susceptible to HNO_3 aerosol effect than H_2SO_4.
Keywords*: bioindication, bryoindication, Tver, pigment analysis, Lewinskya speciosa, pollutants, model experiment, sulfuric acid, nitric acid, air pollution, chlorophyll.*

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.

БРЕВДО Екатерина Юрьевна – ассистент кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: ekaterina.brevdo@yandex.ru.

Мейсурова А.Ф. Результаты моделирования воздействия кислотного загрязнения на фотосинтетический аппарат мха *Lewinskya speciosa* / А.Ф. Мейсурова, Е.Ю. Бревдо // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 276-286.

Дата поступления рукописи в редакцию: 23.01.23
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.23

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 (69), 2023*
Подписной индекс: **85683** (интернет-каталог «Пресса России»)

Подписано в печать 12.04.2023. Выход в свет 14.04.2023
Формат 70 x 108 $^{1}/_{16}$. Бумага типографская № 1.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 16,68.
Тираж 500 экз. Заказ № 87.
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.