

УДК 581.9 +581.527.7 (470.331)

DOI: 10.26456/vtbio243

## **ОСОБЕННОСТИ НАТУРАЛИЗАЦИИ НЕКОТОРЫХ ПОЛЕМОХОРОВ В ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ\***

**А.А. Нотов<sup>1</sup>, В.А. Нотов<sup>2,1</sup>, Л.В. Зуева<sup>1</sup>, Л.В. Петухова<sup>1</sup>,  
С.А. Иванова<sup>1</sup>, Е.А. Андреева<sup>1</sup>**

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

<sup>2</sup>МБОУ СОШ № 3, пос. Редкино (Тверская область)

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

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

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

---

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

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

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

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

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

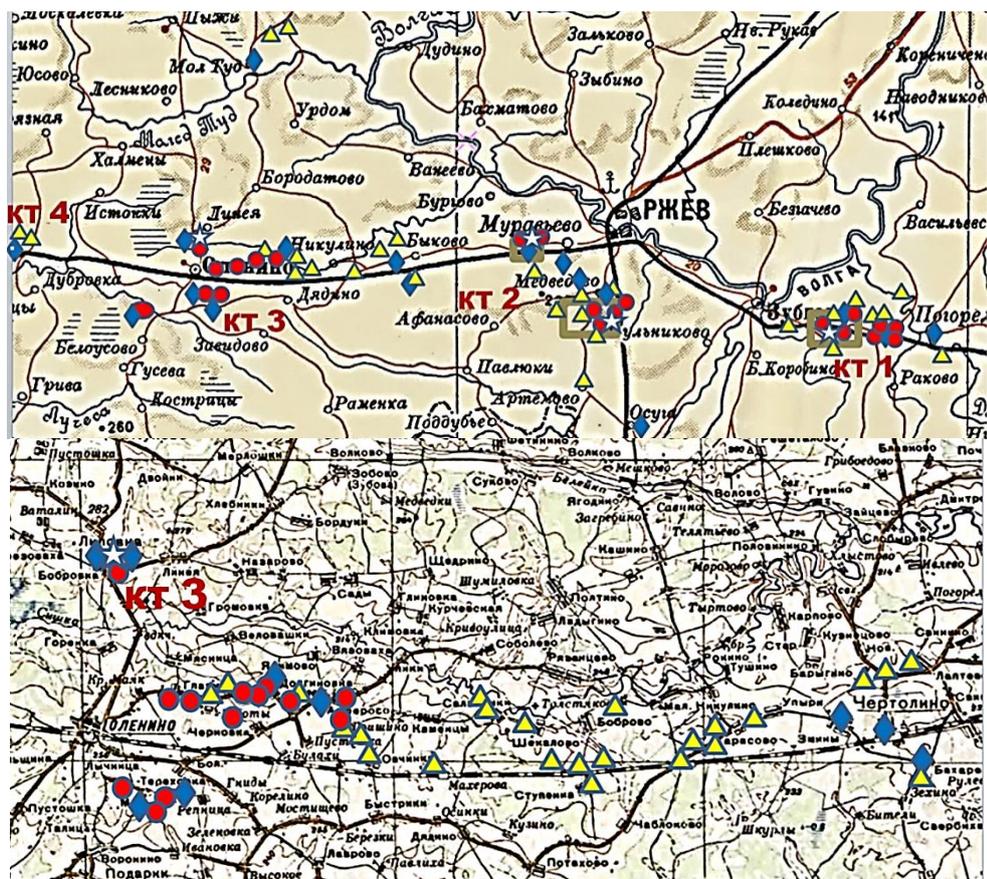


Рис. 1. Местонахождения некоторых полемохоров в районах боевых действий Ржевской битвы (1942–1943 гг.):

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

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

Общая площадь модельной территории около 6,5 тысяч км<sup>2</sup>. На ней выявлены и изучены участки с достаточной для встречаемости полемохоров степенью сохранности прежних ландшафтов и объектов военного времени. Местонахождения полемохоров приурочены к 72 населенным пунктам, в которых продолжительное время проживали оккупанты (в их числе утраченные и нежилые в настоящее время деревни), к многочисленным участкам у железных, грунтовых дорог, подъездных путей к окопам и военным складам (табл. 1, рис. 1). Полемохоры обнаружены в деревнях и поселках с сохранившимися старыми домами и хозяйственными постройками, довоенными каменными зданиями, которые активно использовались немцами в качестве казарм, госпиталей, конюшен, складских помещений (Нотов и др., 2019а, б, 2021а). Значительная часть этих населенных пунктов примыкает к двум участкам Московско-Виндавской железной дороги: Оленино – Чертолино (КТ 1) и Зубцов – Погорелое Городище (КТ 1).

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

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

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

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

На модельной территории закартированы все местонахождения полемохоров (854 пункта мониторинга) и все ценопопуляционные локусы каждого модельного вида (всего более 1200), что позволило уточнить пространственную структуру сообществ с полемохорами. Географические координаты определяли навигатором Garmin GPSmap 60CSx. Средствами программы GPS TrackMaker все полевые материалы конвертированы и преобразованы в формат Microsoft Excel. Электронная таблица содержит информацию обо всех пунктах мониторинга и пространственном распределении полемохоров. Для представления и анализа данных задействованы стандартные методы геоинформационных исследований в среде программ ESRI ArcGIS Desktop 10.6 и облачной ГИС-платформы ArcGIS Online. В результате создана серия электронных карт местонахождений полемохоров, картографированных способом значков (Нотов и др., 2019б, 2020б, в).

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

Таблица 1

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

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

Окончание табл. 1

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

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

**Жирным шрифтом** выделены названия полемохоров, которые могут быть в фитоценозах ценотически значимыми видами, а также ключевые территории (КТ), местонахождения, типы военных объектов и сообщества, в которых вид хотя бы один раз встречен с большим обилием на площади более 100 м<sup>2</sup>.

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

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

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

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

### *Модельные виды*

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

### *Подходы к анализу*

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

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

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

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

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

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

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

**Результаты и обсуждение.** Модельные виды полемохоров существенно различаются по характеру распространения и частоте встречаемости (табл. 1). Часть видов известна лишь из единичных местонахождений, которые приурочены только к одной или двум КТ. Больше всего специфических видов на КТ 1 и КТ 2. Только в пределах КТ 1 обнаружены *Carex disticha*, *C. flacca*, *C. hartmanii*, *C. tomentosa*, *Cruciata glabra*, *C. laevipes* (табл. 1). Огромные размеры этой КТ, ее исключительное стратегическое значение, колоссальные масштабы транспортных перевозок и интенсивности использования войсками вермахта позволяют предположить возможность находок еще не отмеченных редких полемохоров при более детальном изучении комплекса военных складов около Мончалово. Специфическими для КТ 2 видами являются *Chaerophyllum aureum*, *Muscari botryoides*, *Phyteuma nigrum*. Ранее здесь встречался и *Phyteuma spicatum* (см. выше). В этом крупнейшем перевалочном пункте обнаружено также много полемохорно занесенных видов, распространенных не только в Центральной, но и в Восточной Европе (Нотов А., Нотов В., 2019, 2020а, б; Нотов и др., 2020в, г, 2021б, в). Только в пределах КТ 3 отмечена *Carex brizoides*, а на КТ 4 – *Festuca nigrescens* (рис. 2, табл. 1). Однако нельзя исключить их возможные находки на КТ 2.

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

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

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

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

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

Таблица 2

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

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

Примечание. Пл тах – максимальная площадь территории, занимаемая ценопопуляциями (ЦП) вида в одном местонахождении (в м<sup>2</sup>): А – менее 50, Б – 50–100, В – более 100–1000, Г – более 1000.

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

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

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

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

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



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

*Эколого-ценотические особенности видов и динамика натурализации*

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

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

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

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

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

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

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

В окрестностях пунктов массового заноса может расселяться *Primula elatior*. Этот вид широко распространился в рудеральных и парковых фитоценозах в деревне Бобровка (рис. 2). Он отмечен также во вторичных мелколиственных лесных сообществах на КТ 1, КТ 2, КТ 3 (табл. 2).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### **Список литературы**

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

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

- Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. 2012. О функциональной структуре луговых и лесных сообществ // Бот. журн. Т. 97. № 4. С. 496-511.
- Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. 2016. О неоднородности растительного покрова лугов и лесов. // Бот. журн. Т. 101. № 4. С. 358-376.
- Леонова Н.Б., Горяинова И.Н. 2018. Эколого-ценотические позиции *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt и *Linnaea borealis* L. на северной периферии ареала. // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 43. С. 89-110.
- Мяжков М. 2013. Операция «Марс». Наступление под Ржевом и Сычевкой в конце 1942 года // Родина. № 2. С. 142-146.
- Наумова Л.Г. 2001. Адвентизация растительности: инвазивные виды и инвазительность сообществ // Успехи соврем. биол. Т. 121. № 6. С. 550-562.
- Нотов А.А., Нотов В.А. 2009. Основные направления изучения генезиса адвентивного компонента флор // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 14. С. 127-141.
- Нотов А.А., Нотов В.А. 2019. О полемохорных и аборигенных популяциях некоторых видов флоры Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(56). С. 84-102.
- Нотов А.А., Нотов В.А. 2020а. Новые данные о флоре Тверской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 125. Вып. 3. С. 38-41.
- Нотов А.А., Нотов В.А. 2020б. Дополнения к флоре Тверской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 125. Вып. 6. С. 40-45.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В. 2021а. Новые дополнения к флоре Тверской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 126. Вып. 6. С. 29-31.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Андреева Е.А. 2019а. Полемохоры Тверской области и проблема биологических инвазий // Разнообразии растительного мира. № 3(3). С. 22-27.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Андреева Е.А., Мидоренко Д.А. 2019б. О распространении некоторых растений-полемохоров в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3(55). С. 161-175.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Иванова С.А. 2020а. Сукцессионная динамика фитоценозов с участием полемохоров // Полевой журнал биолога. Т. 2. № 4. С. 260-271.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В., Мидоренко Д.А. 2020б. *Cruciata laevipes* в экосистемах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3(59). С. 74-85.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В., Мидоренко Д.А. 2020в. Экология и фитоценология *Primula elatior* в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2(58). С. 94-104.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Петухова Л.В., Зуева Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А. 2021б. *Meum athamanticum* в экосистемах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(64). С. 92-104.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Петухова Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А. 2020г. О полемохорных популяциях *Colchicum autumnale* // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(60). С. 95-105.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Петухова Л.В., Мейсунова А.Ф., Зуева Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А. 2021в. *Phyteuma nigrum* в экосистемах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2(62). С. 134-147.
- Панасенко Н.Н. 2013. Растения-«трансформеры»: признаки и особенности выделения // Вестн. УдмГУ. Сер. Биология. Науки о Земле. № 2. С. 17-22.

- Панасенко Н.Н.* 2021. Роль инвазионных растений в современных процессах преобразования растительного покрова: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Брянск. 38 с.
- Панасенко Н.Н., Решетникова Н.М.* 2021. Находки растений-полемохоров в урочище «Зеленинский лес» (Брянская область) // Бот. журн. Т. 106. № 7. С. 665-675.
- Петухова Л.В., Степанова Е.Н., Нотов А.А.* 2021. Особенности анатомического строения осевых органов *Phyteuma nigrum* // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(64). С. 123-130.
- Писаренко О.Ю., Лапшина Е.Д., Мульдьяров Е.Я.* 2011. Ценоотические позиции и экологические амплитуды мхов в растительных сообществах большого васюганского болота // Сиб. экол. журн. Т. 18. № 3. С. 379-393.
- Полевая геоботаника.* 1964. Т. 3 / Под. ред. А.А. Корчагина, Е.М. Лавренко, В.М. Понятовской. М.; Л.: Изд. АН СССР. 530 с.
- Решетникова Н.М.* 2015. Путь появления некоторых западноевропейских видов растений в Калужской области – путь следования немецкой армии в 1941–1943 гг. // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 8. № 4. С. 95-104.
- Решетникова Н.М., Нотов А.А., Майоров С.Р., Щербаков А.В.* 2021. Великая Отечественная война как фактор флорогенеза: результаты поиска полемохоров в Центральной России // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 4. С. 297-317.
- Решетникова Н.М., Щербаков А.В., Королькова Е.О.* 2019. Центрально-европейские виды в окрестностях д. Кобелево (Смоленская область) как следы Великой Отечественной войны // Бот. журн. Т. 104. № 7. С. 1122-1134.
- Решетникова Н.М., Щербаков А.В., Королькова Е.О.* 2020. Три участка военной истории – растения-полемохоры Калужской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(60). С. 106-132.
- Решетникова Н.М., Щербаков А.В., Фадеева И.Ф.* 2018. Материалы к флоре «Красного бора» – уникальной охраняемой территории Смоленской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4. С. 160-190.
- Сандалов Л.М.* 1960. Погорело-Городищенская операция. М.: Воениздат. 150 с.
- Селедец В.П.* 2000. Антропогенная динамика растительного покрова Российского Дальнего Востока. Владивосток: ТИГ ДВО РАН. 148 с.
- Семеновичев Ю.А.* 2005. Фитоценоотическая активность травянистых растений широколиственных лесов Судость-Деснянского междуречья // Современные наукоемкие технологии. № 10. С. 103-104.
- Сенников А.Н.* 2012. Горькая память земли: Растения-полемохоры в Восточной Фенноскандии и Северо-Западной России // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: материалы IV Междунар. науч. конф. (Ижевск, 4–7 дек. 2012 г.). Ижевск: Ижевск. ин-т компьютерных исследований. С. 182-185.
- СНМ Зубцовского уезда 2011а // Архивные карты: [электрон. ресурс]. Режим доступа: <http://boxpis.ru/svg/?p=1671> (дата обращения: 26.02.2022).
- СНМ Ржевского уезда 2011б // Архивные карты: [электрон. ресурс]. Режим доступа: <http://boxpis.ru/svg/?p=1681> (дата обращения: 26.02.2022).
- Тверские архивы в годы Великой Отечественной войны 1941–1945: К 60-летию освобождения г. Калинина.* 2001. Тверь: Арх. отд. адм. Твер. обл. 2001. 56 с.
- Тищенко М.П., Корольков А.Ю.* 2014. Эколого-ценоотические позиции молинии

- голубой (*Molinia caerulea* (L.) Moench., Poaceae) на восточной границе ареала // Экология. № 4. С. 313-316.
- Топографическая* межевая карта Тверской губернии Ржевского уезда 1853. М.: Изд. Рус. Геогр. о-ва. 12 л.
- Топографические* карты СССР 1989. Лист О-36-141 Ржев // Топографические карты СССР 1:100000: Ленинградская, Новгородская, Вологодская и Тверская области. 1975–1990. Квадрат О-36.
- Шатохина А.В.* 2015. Эколого-ценотические позиции видов растений техногенных ландшафтов (Ерковецкий угольный разрез, Амурская область) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. № 14. С. 461-465.
- Широких П.С., Мартыненко В.Б., Башиева Э.З., Федоров Н.И., Мулдашев А.А., Наумова Л.Г.* 2021. Разнообразие широколиственных и сосново-широколиственных лесов на восточной границе их распространения // Растительность России. № 42. С. 63-117.
- Щербаков А.В., Решетникова Н.М.* 2017. Где искать растения-полемохоры в Смоленской области? // Изучение адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: итоги, проблемы, перспективы: материалы V междунар. науч. конф. (Ижевск, 6–8 сентября 2017 г.). Ижевск: Ижевский ин-т компьютерных исследований. С. 134-137.
- Alm T.* 2015. Plant species introduced by foreigners according to folk tradition in Norway and some other European countries: Xenophobic tales or not? // J. Ethnobiol. Ethnomed. V. 11. Art. 72.
- Mucina L.* 1997. Conspectus of classes of the European vegetation // Folia Geobotanica et Phytotaxonomica. V. 32. № 2. P. 117-172.
- Mucina L., 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.
- Rußland 1: 25000: Truppenaufgabe.* 1942. Grundmaterial: Russische Karte 1:50000. Stand 1938. Berichtigt 1941. Maßstab 1: 25000. Bearbeitung: Verm. u. Kart. Arb. (mot) 618 u. K.K.St. 427. Durch Armeekartenstelle 600. Kartenblatt 0-36-141-D-a Rshew.
- Osteuropa 1: 300000: Deutsche Heereskarte.* 1943a. Blatt Nr. Y 57 Kalinin. Grundkartenwerk: Russische Karte 1: 10000. Weitere Grundlagen: Rußland 1: 25000. Herausgegeben vom OKH GenStdH. Chef des Kriegskarten und Vermessungswesens 1941. Überarbeitet IV. 1943. [Electronic resource]. URL:[http://maps.mapywig.org/m/German\\_maps/series/300K\\_UvM/Y57\\_Kalinin\\_VI.1943.jpg](http://maps.mapywig.org/m/German_maps/series/300K_UvM/Y57_Kalinin_VI.1943.jpg). (дата обращения: 26.02.2022).
- Osteuropa 1: 300000: Deutsche Heereskarte.* 1943b. Blatt Nr. X 57 Rshew. Grundkartenwerk: Russische Karte 1: 10000. Weitere Grundlagen: Rußland 1: 25000. Herausgegeben vom OKH GenStdH. Chef des Kriegskarten und Vermessungswesens 1941. Überarbeitet VI. 1943. [Electronic resource]. URL: [http://maps.mapywig.org/m/German\\_maps/series/300K\\_UvM/X57\\_Rshew\\_VI.1943.jpg](http://maps.mapywig.org/m/German_maps/series/300K_UvM/X57_Rshew_VI.1943.jpg). (дата обращения: 26.02.2022).
- Préservons la Nature* 2010–2022. Site Internet non-commercial: [electronic resource].

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

- Tokhtar V.K., Vinogradova Yu.K., Notov A.A., Kurskoy A.Yu., Danilova E.S.* 2021. Main directions of the study of plant invasions in Russia // *Environmental & Socio-economic Studies*. V. 9. № 4. P. 45-56.
- Tokhtar V.K., Vinogradova Yu.K., Zelenkova V.N., Kurskoy A.Yu.* 2020. Can invasive plant species «differentiate» colonized ecotopes? // *EurAsian J. BioSciences*. V. 14. P. 2285-2292.
- Velev N.* 2018. *Arrhenatheretalia elatioris* uncritical checklist of Europe // *Phytologia Balcanica*. V. 24. № 1. P. 99-147.
- Vinogradova Yu.K., Tokhtar V.K., Notov A.A., Mayorov S.R., Danilova E.S.* 2021. Plant invasion research in Russia: basic projects and scientific fields // *Plants*. V. 10. № 7. Art. 1477.
- Wearn J.A.* 2016. Seeds of change – polemobotany in the study of war and culture // *J. War Cult. Stud.* V. 9. № 3. P. 271-284.

## NATURALIZATION FEATURES OF SOME POLEMOCHORES IN THE TVER REGION

**A.A. Notov<sup>1</sup>, V.A. Notov<sup>2,1</sup>, L.V. Zueva<sup>1</sup>, L.V. Petukhova<sup>1</sup>,  
S.A. Ivanova<sup>1</sup>, E.A. Andreeva<sup>1</sup>**

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

<sup>2</sup>Secondary School № 3, Redkino Settlement, Tver Region

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

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

*Об авторах:*

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

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

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

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

ИВАНОВА Светлана Алексеевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33; e-mail: dmitrievas@mail.ru.

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

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