УДК 581.9 +581.527.7 (470.331) DOI: 10.26456/vtbio283

ДИНАМИКА ФИТОЦЕНОЗОВ С УЧАСТИЕМ ПОЛЕМОХОРОВ В ОКРЕСТНОСТЯХ ПОСЕЛКА МОНЧАЛОВО (ТВЕРСКАЯ ОБЛАСТЬ)*

А.А. Нотов¹, В.А. Нотов^{2,1}, Л.В. Зуева¹, С.А. Иванова¹, Е.А. Андреева¹, Д.А. Мидоренко¹

¹Тверской государственный университет, Тверь ²МБОУ СОШ № 3, пос. Редкино (Тверская область)

Проанализирована динамика фитоценозов с растениями полемохорами в окрестностях поселка Мончалово (Тверская область, Ржевский район). Охарактеризована специфика их местообитаний, экологии и встречаемости. Комплекс военных складов около Мончалово во время Великой Отечественной войны был ключевым стратегическим объектом Ржевско-Вяземского плацдарма. Наиболее обычными здесь полемохорами стали Primula elatior (L.) Hill, Pimpinella major L., Arrhenatherum elatius (L.) P. Beauv. ex J. et C. Presl, Heracleum sphondylium L. Проведена предварительная оценка инвазивного потенциала полемохоров. Более высокую активность проявляют Primula elatior, Pimpinella major. По всей территории быстро распространяется Primula elatior. Она может доминировать в различных сообществах, расселяется вдоль дорог и тропинок, на заросших открытых участках, опушках, в лесных фитоценозах и на низинных болотах. Рекомендуется осуществлять мониторинг динамики дальнейшей натурализации полемохоров.

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

Введение. Исследование полемохоров в России стало новым направлением комплексного анализа чужеродных видов, которое представляет большой интерес для развития инвазионной биологии (Сенников, 2012; Решетникова, 2015; Решетникова и др., 2021; Панасенко, 2021; Токhtar et al., 2021; Vinogradova et al., 2021; Нотов и др., 2022а, б). Особое значение для решения концептуальных проблем, связанных с полемохорными заносами, имеет детальное изучение ключевых модельных территорий со значительным разнообразием

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

[©] Нотов А.А., Нотов В.А.,Зуева Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А., Мидоренко Д.А., 2022

полемохоров и сообществ с их участием (Решетникова и др., 2018, 2019, 2020, 2021; Нотов А., Нотов В., 2019; Нотов и др., 2019а, б, 2020а, б, 2022а, б; Панасенко, Решетникова, 2021). В этом отношении крайне интересны основные объекты Ржевско-Вяземского плацдарма, который стал ключевым стратегическим районом в период реализации наступательных операций Ржевской битвы (1942–1943 гг.) (Сандалов, 1960; История..., 1976; Герасимова, 2007, 2016; Мягков, 2013; Калашников, 2018; Нотов и др., 2022а). Продолжительная оккупация, концентрация колоссальных сил немецкой армии, масштабные транспортировки, строительство новых дорог, активные боевые действия способствовали массовому заносу семян чужеродных растений. Одним из узловых объектов Ржевско-Вяземского плацдарма стал поселок Мончалово, около которого располагался крупнейший комплекс военных складов (Osteuropa..., 1943; Герасимова, 2016; Калашников, 2018). Эта территория характеризуется значительным участием полемохоров и оригинальностью их видового состава (Нотов и др., 2021а, 2022а). Актуален ее комплексный анализ и выяснение особенностей распространения и натурализации полемохоров.

Цель работы – выяснение динамики фитоценозов с участием полемохоров в окрестностях поселка Мончалово.

Методика. Полевые исследования проведены в 2019–2022 гг. в окрестностях поселка Мончалово Ржевского района Тверской области. Изучены основные экотопы, фитоценозы и ландшафты в пределах поселка, железнодорожной станции Мончалово, территории бывшей войсковой части № 67730 и военной базы с разушенным складами, а также деревни Мончалово и вдоль демотированной железной дороги Мончалово-Заволжский. Эти объекты входят в состав выделенной нами при изучении полемохоров ключевой территории КТ 2 (Нотов и 2022а). Благодаря железной дороге Рождествено-Папино-Медведево-Мончалово, построенной в 1942 г. войсками вермахта, все отмеченные населенные пункты и связанные с ними участки в период оккупации стали важным стратегическим узлом Ржевско-Вяземского плацдарма. При анализе материалов, собранных в окрестностях сопоставляли данными Мончалово, МЫ ИХ c специальных исследований, проведенных в районе платформы Рождествено и насленных пунктов Медведево, Дубровка, Папино (Нотов А., Нотов В., 2020а, б; Нотов. и др., 2019а, б, 2020а–г, 2022а).

При выяснении динамики ландшафтов, растительного покрова, связи с военными объектами и транспортными путями изучены карты периода Великой Отечественной войны, довоенного и послевоенного времени (Топографическая..., 1853; Карта..., 1935–1940; Osteuropa..., 1943; Топографические..., 1989; Подробная..., 1991–2005) (рис. 1).

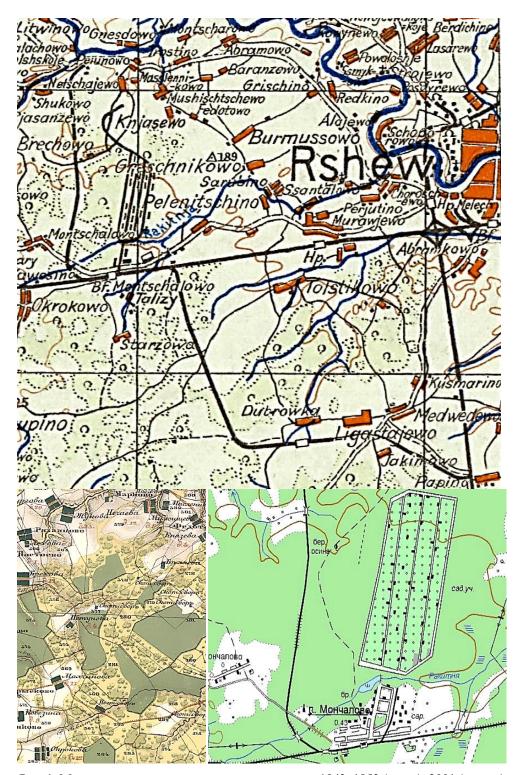


Рис. 1. Модельная территория на картах разных лет: 1943; 1853 (слева); 2001 (справа) (по: Топографическая..., 1853; Osteuropa..., 1943; Подробная..., 1991–2005)

Проанализированы документальные материалы и литература по боевым действиям и событиям Ржевской битвы (Сандалов, 1960; История..., 1976; Тверские..., 2001; Герасимова, 2007, 2016; Мягков, 2013; Калашников, 2018 и др.). Рассмотрены источники, отражающие историю использования окрестностей Мончалово в качестве военной базы и связанных с ней воинских частей (Рыбкин, 2010; Симонов, 2010; И годы..., 2011; Отношение..., 2015; Афанасьев, 2020; Мирзаян, 2021).

В окрестностях поселка Мончалово и примыкающих к нему объетов закартированы все местонахождения полемохоров (402 пункта мониторинга) и все ценопопуляционные локусы каждого модельного вида (всего более 900), 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 пространственном распределении полемохоров. Для представления и обобщающего 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 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 и шкалы (Нотов и др., 2022а). Выясняли возможность семенного и вегетативного возобновления, уровень жизненности особей. Более детально изучены особенности экологии и биологии *Primula elatior, Pimpinella major, Colchicum autumnale*.

Результаты и обсуждение. Уровень и характер использования территории Мончалово и его окретностей, структура ее ландшафтов и экотопов сильно изменялись в разные исторические периоды. Это обусловило значительную гетерогенность флоры и растительности, непростую динамику фитоценозов. Данные обстоятельства усложняют анализ полемохоров и определяют необходимость дополнительных комментариев о специфике территории и выборе модельных видов.

Характеристика модельной территории

Модельная территория находится в междуречье Ракитни и реки Дунки, которые являются правыми притоками Волги (Подробная..., 1991–2005). С севера примыкает русло Волги (рис. 1). Вдоль южной границы проходил Торопецко-Бельский тракт, и на реке Ракитня около деревни, называемой в те времена Молчаново, была первая на пути от Ржева почтовая станция (Симонов, 2010; СНМ..., 2011). До создания Московско-Виндавской железной дороги основные площади занимали крупные лесные массивы (Топографическая..., 1853). В настоящее время леса различного возраста, большей частью, мелколиственные, окружают район ликвидированной сейчас войсковой части № 67730. Они отнесены к кварталам Чертолинского участкового лесничества (Характеристика..., 2022). Частично лесные сообщества сохранялись в Мончалово и на месте бывших военных баз с комплексом армейских складов в течение всего времени использования территории для нужд обороны. Об этом свидетельствуют встречающиеся на данный момент рядом с разрушенными складами фрагменты разных старовозрастных лесных фитоценозов.

Только в 1901 г. при открытии Московско-Виндаво-Рыбинской железной дороги около станции Мончалово возник поселок. В 1930 г. был основан Мончаловский известковый завод, к которому от Мончалово проложили железнодорожную ветку, соединившую потом станцию с поселком Заволжским (Подробная..., 1991–2005). Военностратегическое значение территория у станции Мончалово приобрела в 1931 г. после организации центрального военного склада Народного комиссариата обороны № 35 при войсковой части № 11777 (И годы..., 2011). Летом 1941 г. часть передислоцировалась в Горьковскую область и делала все возможное для снабжения нашего фронта боеприпасами. В 1942 г. она была передислоцирована в Ярославскую область и обеспечивала боевые действия Ленинградского фронта, а зимой 1944 г. часть перемещена в г. Торопец на место расположения 3998-го военного склада (И годы..., 2011).

Военная база рядом с Мончалово занимала территорию общей площадью около 700 га и исходно была сложно структурирована. Функционировали подъездные железнодорожные пути, разгрузочные и погрузочные пункты с платформами. Три линии складских помещений были связаны с укрепленными камнем дорогами (рис. 1). Лесные участки хорошо маскировали стратегические объекты. Судя по числу хранилищ в частично адаптированной в послевоенное время прежней схеме их размещения, в пределах базы функционировало более 60 крупных складов (рис. 2). Безусловно, подобный объект представлял большую ценность для войск вермахта. Весь период оккупации, который продолжался 17 месяцев, немецкие части активно

укрепляли и широко использовали военную базу в Мончалово. Благодаря ветке железной дороги Рождествено-Папино-Медведево-Мончалово, специально построенной в 1942 г. войсками вермахта, появилась прямая связь с Ржево-Вяземской железной дорогой. Железнодорожная ветка, соединяющая Мончалово с известковым заводом, обеспечивала связь с населенными пунктами правого берега Волги (Osteuropa..., 1943; Топографические..., 1989; Подробная..., 1991–2005) (рис. 1). Все это сделало Мончаловскую военную базу и связанные с ней транспортные пути важнейшим стратегическим узлом Ржевско-Вяземского плацдарма. Масштабы перевозок военных грузов были колоссальны (Герасимова, 2007, 2016; Калашников, 2018). При исключительной концентрации боевых сил противника потребность в фураже и сене для лошадей была огромной (Buchner, 2001; Fowler, 2001; Jarymowycz, 2008; Stahel, 2009; Решетникова и др., 2021), поэтому объем заносимых семян среднеевропейских растений на ключевую территорию КТ 2 достигал потрясающего уровня. Об этом свидетельствует высокое разнообразие полемохоров на крупных перевалочных пунктах около Рождествено и Папино, а также на территории бывшего комплекса складов в Мончалово (Нотов и др., 2019а, б, 2020а-г, 2021а, б, 2022а; Нотов А., Нотов В., 2020а, б).

После освобождения Ржевского района от немецких оккупантов территория военной базы в Мончалово очень долго имела важное стратегическое значение. Ее деятельность обеспечивали войсковые части 55443-123 (5162644), а позднее 67730 (Рыбкин, 2010; Симонов, 2010; Отношение..., 2015; Афанасьев, 2020). Послевоенный комплекс армейских складов и внутренних коммуникаций базы в течение всего времени ее активного существования в целом сохранял структуру, сформировавшуюся в период оккупации, о чем свидетельствует сопоставление карт разных лет, а также современных спутниковых снимков (Osteuropa..., 1943; Подробная..., 1991–2005) (рис. 1, 2). Это обусловило относительную стабильность функционирования части фитоценозов с полемохорами, приуроченных к территории военной базы. Однако в период расцвета войсковой части 67730 за объектами базы осуществлялся интенсивный уход. В ряде случаев это приводило к существенной трансформации сформировавшихся сообществ с участием полемохоров. Около некоторых складов иногда высаживали декоративные растения. По железнодорожным путям могли заноситься различные адвентивные виды. Все это способствовало появлению новых чужеродных видов различного происхождения, например, Artemisia dubia Wall. ex Besser, Iris × germanica L., а иногда преимущественно западно- и южноевропейских растений, например, Aquilegia vulgaris L., Narcissus poëticus L., Dianthus barbatus L.



Рис. 2. Распространение некоторых полемохоров в окрестностях Мончалово: ромб — Heracleum sphondylium; круг — Pimpinella major; звезда — Primula elatior; треугольник — Ptarmica vulgaris; квадрат — Colchicum autumnale

С течением времени степень изменения структуры ключевого стратегического объекта военного периода КТ 2, его транспортной сети и прилегающих ландшафтов постепенно увеличивалась. Вначале произошла ликвидация внешних дорог. После окончания войны была демонтирована железная дорога Рождествено—Папино—Медведево—Мончалово, которая еще отмечалась на некоторых картах 1980-х гг. (Топографические..., 1989). Оставшиеся участки ее насыпи в настоящее время заросли вторичными мелколиственными лесами и кустарниками, но некоторые фрагменты частично просматриваются на спутниковых снимках (Нотов и др., 2019б, 2020б). В 2010-е гг. была заброшена железнодорожная ветка Мончалово—Заволжский. Сейчас она демонтирована, а участки насыпи во многих местах зарастают серой ольхой и ивами.

Благодаря длительному функционированию военной базы и войсковой части в Мончалово дольше других объектов сохранялись комплексы складов. Однако в 2012 г. войсковая часть № 67730 была ликвидирована, склады разрушены, и вся территория военной базы оказалась заброшенной. В настоящее время происходит ее активное зарастание лесом. Складкие помещения находятся в руинированном состоянии. От многих остались только фрагменты фундаментов. На большей части территории распространены лесные фитоценозы различного возраста и состава (рис. 2, 3). Сохраняются фрагменты старовозрастных неморальных ельников, осинников, елово-осиновых сообществ, травяных березняков, реже смешанных лесов с серой ольхой и сероольшаников (рис. 3). Продолжается также формирование молодых сероольшаников, осинников, березняков, смешанных лесных фитоценозов. На избыточно увлажненных участках расположены разные типы низинных травяных и лесных болот. Вдоль крупных водотоков, подпруженных бобровыми плотинами, сформировались обширные тростниковые заросли, топкие ивняки и березняки, выпадающие затопленные участки леса с сухстойными березами, осинами, елями. Обочины дорог нередко зарастают сероольшаниками. В целом растительный покров территории бывшей военной базы весьма мозаичен. Около остатков складских помещений сохраняются луговые разнотравно-злаковые, злаково-разнотравные и злаковые ассоциации. Обычны также рудеральные сообщества разного состава. У складов и вдоль дорог нередко снытевые ассоциации. На насыпях дорог и в кюветах, на месте разрушенных складских помещений, на участках с несомкнутым растительным покровом сформировались разнообразные придорожные и пустошные сообщества различного состава и структуры. В ассоциациях с высококонкурентными видами более обычны Aegopodium podagraria L., Calamagrostis epigeios (L.) Roth, Phragmites. australis (Cav.) Trin. ex Steud., Urtica dioica L.



Рис. 3. Фитоценозы с *Primula elatior* и другими полемохорами около пос. Мончалово, 5.05.2022 г. (фото В.А. Нотова)

В поселке Мончалово представлены в основном рудеральные и придорожные сообщества. Фрагменты луговых фитоценозов также нередко содержат рудеральные и сорные растения. Выкашивание нерегулярное. После ликвидации воинской части произошла сильная деградация инфраструктуры населенного пункта (Афанасьев, 2020; Мирзаян, 2021). Существенно ухудшилось общее состояние его экосистем. В сообществах с высококонкурентными видами обильны Aegopodium podagraria, Bromopsis inermis Holub, Calamagrostis epigeios, Urtica dioica.

Значительная мозаичность, непростая динамика ландшафтов и экотопов, многократное изменение режима использования модельной территории и уровня антропогенного воздействия на ее экосистемы существенно усложняет анализ натурализации полемохоров. Однако сложная сеть сукцессионных смен обусловливает возможность более детального изучения эколого-ценотической специфики полемохоров и закономерностей функционирования фитоценозов с их участием. Окрестности Мончалово — одна из немногих ключевых территорий Ржевско-Вяземского плацдарма, на которой возможно специальное исследование характера воздействия полемохорных заносов на лесные экосистемы (Нотов и др., 2019а, б, 2020а, б, 2022а). С учетом разных объектов, расположенных в окрестностях поселка и бывшей военной базы, общая площадь мончаловского участка ключевой территории КТ 2 около 2,5 тысяч км².

Модельные виды

Занос среднеевропейских видов в Центральную Россию мог осуществляться неоднократно, разными способами и в разное время (Нотов и др., 2018; Решетникова и др., 2021). Сейчас все более явно осознается также возможность появления в результате полемохорных заносов на оккупированных территориях популяций растений, ареал которых охватывает Центральную и Восточную Европу (Нотов А., Нотов В., 2019, 2020а, б; Нотов и др., 2019б). Все это существенно усложняет установление полемохорного статуса для местонахождений среднеевропейских видов, и еще в большей степени для популяций растений с более широким долготным распространением. В этой связи подбор видов и популяций для анализа результатов полемохорных заносов должен осуществляться независимо применительно к каждой конкретной территории и находке (Нотов и др., 2018; Решетникова и др., 2021).

Выбирая полемохоры для анализа мы, прежде всего, учитывали виды, имеющие преимущественно среднеевропейские ареалы или широко распространенные в Центральной Европе, местонахождения которых в пределах модельной территории, вероятно, связаны с периодом оккупации и активным использованием немецкой армией

военной базы. Как правило, они встречаются вместе с другими полемохорами, а также диагностическими видами представленных в Центальной Европе сообществ (Mucina, 1997; Préservons..., 2010–2022; Mucina et al., 2016; Veley, 2018). В данной работе в состав модельных полемохоров мы включили Arrhenatherum elatius и Trisetum flavescens. Активное расселение данных видов в Тверской области связано с различными историческими периодами, путями и способами заноса (Нотов, 2009, 2012; Виноградова и др., 2011; Нотов и др., 2018, 2019а, 2022а). Однако в пределах военной базы эти виды приурочены к ассоциациям с диагностическим компонентом распространенных в Центральной Европе сообществ. Аналогичные по составу ассоциации с участием полемохоров отмечены нами на других ключевых территориях Ржевско-Вяземского плацдарма (Нотов и др., 2020а, в, г, 20216, 2022а). Ранее была обоснована возможность полемохорного заноса Carex disticha, C. flacca (Нотов А., Нотов В., 2020a, б). Из недостаточно обособленных видов мы учитывали обычную в пределах базы Veronica vindobonensis, но исключили Dactylis polygama Horv.

Не учтены пока при анализе полемохорной фракции некоторые преимущественно среднеевропейские виды, отдельные представители диагностических компонентов синтаксонов Molinio-Arrhenatheretea Тх. 1937 и Triseto flavescentis-Polygonion bistortae Br.-Bl. et Тх. ех Marschall 1947. Появление части исключенных чужеродных видов с большой вероятностью связано с культурой декоративных растений в поселке и около складов военной базы. В их числе Aquilegia vulgaris L., Bellis perennis L., Dianthus barbatus L., Narcissus poëticus L., Lysimachia punctata L. Хотя на отдельных ключевых территориях Ржевско-Вяземского плацдарма мы все же находили единичные местонахождения некоторых из этих видов, которые можно было бы предположительно связать с полемохорными заносами (Нотов А., Нотов В., 2020а, б; Нотов и др., 2021б), в окрестностях Мончалово отмеченные виды нельзя считать полемохорами.

Мы не рассматривали также вместе с полемохорами *Cynosurus cristatus* L., *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg., *Cardaminopsis arenosa* (L.) Науек. Эти виды включают в состав диагностических компонентов некоторых синтаксонов луговых сообществ Центральной Европы, где они достаточно широко распространены (Mucina, 1997; Préservons..., 2010–2022; Mucina et al., 2016; Velev, 2018). Однако два первых вида нередко встречались в Ржевско-Старицком Поволжье уже в довоенный период, а их чужеродный статус не вполне очевиден (Бакунин, 1879; Невский, 1952; Нотов, 2009, 2012). В настоящее время *Cardaminopsis arenosa* стала обычным видом в пределах Московско-Виндавской железной дороги. Тем не менее, роль военного периода в ее расселении не вполне ясна.

Таблица 1 Эколого-ценотические особенности некоторых полемохоров в окрестностях поселка Мончалово

Вид	Пл	Ценотические позиции вида										ИФА
	max,	Лу	Py	Оп	CO	Б,О	Е	Бл	Бт	И	С	
	\mathbf{M}^2	-	-								конкур	
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. et C. Presl	В	2,3	2,3	2		1			1		1 <i>Av</i> ,	II–
п, сз, юз, св , юв *											Ce, Bi	III
Carex disticha Huds. св	Α	1	1									Ι
Carex flacca Schreb. св	Α	1	1								1 <i>Ce</i>	Ι
Colchicum autumnale L. св	Б	2	2	1					1	1	1 Ce, Pa	II
Cruciata glabra (L.) Ehrend. юв	Б	1										I
Festuca heterophylla Lam. св	Α	1		1								Ι
Heracleum sphondylium L. п, юз, св, юв	Α	1	2	1							1 Ap, Ud	II
Pimpinella major (L.) Huds.	В	2	2	2	1	1			1	1	1 Ap, Ca,	III
п, сз, юз, св, юв											Ce, Ud	
Poa supina Schrad. п, юв	Α		1,2									
Primula elatior (L.) Hill	Γ	1,2	2,3	2,3	2,3	2	2	2	2	2,3	1, 2, Ap,	Ш
п, сз, юз, св, юв											Bi,Ca,,Ce	
											Pa,Ph,	
											Ss,Ud	
Ptarmica vulgaris п, юв	A	1	2	1							1 <i>Bi</i> , <i>Ce</i>	I
Trisetum flavescens (L.) Beauv. п, св , юв	Б	2	2	1							1 <i>Bi</i> , <i>Ce</i>	II
Veronica vindobonensis (M.A.Fisch.) M.A.Fisch.	Α	1	1	1								I
сз, юз , св , юв												

Примечание. * — Участки модельной территории: п — пос. Мочалово; Сектора военной базы: сз, юз — северо- и юго-западный, св, юв — северо- и юго-восточный, жирный шрифт — значительное обилие вида.

Пл тах — максимальная площадь территории, занимаемая ценопопуляциями (ЦП) вида в одном местонахождении (в м 2): А -50<, Б -50-100, В ->100-1000, Γ ->1000.

Ценотические позиции: 1 – вид удерживается при небольшой численности ЦП, 2 – сохраняется при высокой численности ЦП, 3 – доминант или содоминант.

Фитоценозы: Лу — луговые; Ру — рудеральные и придорожные; Оп — опушечные; Лесные: СО — сероольшаники, Б, О — березняки, осинники, осинники с березой; E — ельники и смешанные сообщества с елью; Болотные: Бл — лесные болота, E — травяные болота; Кустарниковые: E — ивняки.

С конкур — сообщества с доминированием высококонкурентных видов: $Ap-Aegopodium\ podagraria\ L.,\ Av-Artemisia\ vulgaris\ L.,\ Bi-Bromopsis\ inermis\ Holub,\ Ca-Chamaenerion\ angustifolium\ (L.)\ Scop.,\ Ce-Calamagrostis\ epigeios\ (L.)\ Roth,\ Pa-Phalaroides\ arundinacea\ (L.)\ Rausch.,\ Ph-Phragmites.\ australis\ (Cav.)\ Trin.\ ex\ Steud.,\ Ss-Scirpus\ sylvaticus\ L.,\ Ud-Urtica\ dioica\ L.$

I — вид удерживается при небольшой численности ЦП преимущественно в луговых сообществах, сохраняющих стабильность в течение продолжительного времени, в ходе сукцессий выпадает; II — сохраняется при достаточно высокой численности ЦП в незональных сообществах, устойчивы к некоторым сукцессионным изменениям; III — благодаря высокой численности ЦП становятся ценотически значимыми видами, способен быть доминантом и содоминантом в незональных сообществах, устойчив в сообществах аборигенных высококонкурентных видов и при сукцессионных сменах, способен к расселению в смежные фитоценозы, включая фрагменты зональных сообществ

Эколого-ценотические особенности видов и динамика фитоценозов

Модельные виды полемохоров существенно различаются по характеру распространения и частоте встречаемости (табл. 1). Часть их известна лишь из единичных местонахождений, которые приурочены только к одному из секторов бывшей военной базы. Среди них *Carex disticha*, *C. flacca*, *Colchicum autumnale*, *Cruciata glabra*, *Festuca heterophylla* (табл. 1).

Заслуживает особого внимания сходство специфических и редких полемохоров, отмеченных на месте военной базы Мончалово и на территории крупного перевалочного пункта около платформы Рождествено и деревни Папино в районе начала железнодорожной ветки Рождествено-Папино-Медведево-Мончалово (рис. 1). Это сходство свидетельствует о целостности выделенной нами ранее ключевой территори КТ 2 (Нотов и др., 2022а). Огромные размеры 2, а также его исключительное мончаловского участка КТ стратегическое значение, колоссальные масштабы перевозок и интенсивности использования складов войсками вермахта позволяют предположить возможность находок на нем еще не отмеченных редких полемохоров, которые обнаружены в окрестностях Папино. Среди них, например, Carex hartmanii Cajand., С. tomentosa L., Cruciata laevipes Opiz и др. (Нотов и др., 20206, 2022a).

Большая часть специфических видов окрестностей Мончалово, максимальное разнообразие полемохоров и встречаемость фрагментов ассоциаций с диагностическими видами синтаксонов *Molinio-Arrhenatheretea* Тх. и *Triseto flavescentis-Polygonion bistortae* Вг.-ВІ. еt Тх. ех Marschall приурочены к северо-восточному сектору базы. К данному участку подходили подъездные железнодорожные пути, а около платформ пунктов разгрузки и погрузки располагалагались крупные хранилища. В этом районе сосредоточены местонахождения *Carex disticha, C. flacca, Colchicum autumnale, Festuca heterophylla*. Единственное местонахождение *Cruciata glabra* также приурочено к подъездным железнодорожным путям, но находится оно в юговосточном секторе базы.

Распределение более обычных видов также неравномерное (рис. 2). Максимальное число находок *Pimpinella major* локализовано в юго-западном и северо-восточном секторах базы. На первом из этих участков наиболее полно был реализован эколого-ценотический потенциал *Pimpinella major*, а на втором лучше представлены характерные луговые сообщества со значительным участием этого вида (табл. 1).

Минимальное богатство полемохоров северо-западного участка, вероятно, обусловлено подчиненной ролью этого арсенала, отсутствием магистральных внутренних транспортных путей, а также

наиболее ранней ликвидацией здесь складских помещений. Последнее обстоятельство способствовало почти полному зарастанию этого участка лесами и утрате прежних дорожных коммуникаций (рис. 2).

Степень реализации эколого-ценотического потенциала у наиболее обычных полемохоров на основных ключевых териториях Тверской области и в окрестностях Мончалово существенно различается (Нотов и др., 2022а). В Мончалово выявлена низкая активность *Ptarmica vulgaris*, более ограниченно распространен *Heracleum sphondylium*. Площади, занимаемые сообществами с доминированием *Pimpinella major* на мончаловской базе не столь велики (рис. 2). Вероятно, это обусловлено спецификой и интенсивностью использования территории, а также более значимым участием в ее исходном растительном покрове лесных фитоценозов. Натурализация в этих типах сообществ для данных видов имеет определенные ограничения (Нотов и др., 2019а, 6, 2020а, 2022а).

Освоение новых экотопов и участие в сукцессионных сменах *Colchicum autumnale* в окрестностях Мончалово и на других ключевых территориях происходило сходным образом (рис. 2) (Нотов и др., 2020г, 2022а). На базе в Мончалово этот вид смог адаптироваться к сообществам низинных болот.

Исследования в окрестностях Мончалово подтвердили крайне широкую эколого-фитоценотическую амплитуду у *Primula elatior* (табл. 1, рис. 3). Она смогла наиболее полно реализовать ценотический потенциал, который проявляется в растительном покрове Центральной Европы (Mucina, 1997; Préservons..., 2010–2022; Mucina et al., 2016; Velev, 2018; Нотов и др., 2020а, в, 2022а).

На мончаловском участке КТ 2 сложная исходная мозаика растительного покрова и сетчатый характер ее динамики и сукцессионных смен позволили существенно дополнить общие представления об экологии и биологии *Primula elatior* во вторичном ареале. Проявилась также способность этого вида к активному расселению в пределах территории, на которой происходил массовый занос этого вида. *Primula elatior* легко попадает в смежные фитоценозы, расположенные рядом с ее местообитаниями или вдоль дорог. Это не только луговые, рудеральные или придорожные сообщества, но и мелколиственные леса разного возраста. Выявлены многочисленные случаи появления *Primula elatior* в лесных фитоценозах довоенного возраста (рис. 3, табл. 1). В различных мелколиственных лесных сообществах она стала ценотически значимым видом и часто выступает в качестве доминанта (рис. 3).

Крайне важно, что этот вид может быть устойчив и в коренных лесных фитоценозах. Он успешно растет в неморальных ельниках, а также в смешанных сообществах с участием ели (рис. 3).

Выявлена тенденция к расселению *Primula elatior* в болотных фитоценозах. Среди них низинные травяные и лесные болота (табл. 1). На территории мончаловской военной базы большие площади заняты выпадающими лесными сообществами, затопленными в результате подпруживания крупных водотоков бобровыми плотинами. *Primula elatior* может расти на этих плотинах и в крупнотравных травяных болотах в ассоциациях с *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch., *Scirpus sylvaticus* L. и даже *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (рис. 3, табл. 1). *Primula elatior* нередко встречается также в заболоченных кустарниковых ивняках (табл. 1).

Primula elatior лучше других полемохоров удерживается в населенных пунктах. Она распространилась по всей территории поселка Мончалово (рис. 3). Специальные исследования деревень по Торопецко-Бельскому тракту, которые подвергались продолжительной оккупации, свидетельствуют о том, что Primula elatior может выступать в качестве индикаторного вида, подтверждающего интенсивное воздействие в период Великой Отечественной войны на экотопы активно используемых немцами деревень и поселков. Этот вид устойчив в крупнотравных травостоях с доминированием высококонкурентных аборигенных растений (табл. 1).

Заключение. Таким образом, окрестности поселка Мончалово представляют уникальную модельную территорию для исследования динамики фитоценозов с участием полемохоров и выяснения закономерностей натурализации этой группы чужеродных видов. Детальные исследования этой территории существенно дополняют характеристику наиболее стратегически значимой части бывшего Ржевско-Вяземского плацдарма, которая была описана ранее в качестве ключевой территории КТ 2 (Нотов и др., 2022а).

Сложная мозаика и динамика растительного покрова мончаловского участка, сетчатый характер сукцессий позволили обосновать значительную широту эколого-фитоценотической амплитуды *Primula elatior*, высокую устойчивость этого вида к сукцессионным изменениям. *Primula elatior* способна осваивать различные типы лесных фитоценозов.

Необходимы дальнейшие мониторинговые исследования и наблюдения. Актуально выяснение и сопоставление ценотических позиций и интегральной фитоценотической активности видов при изучении полемохоров на других модельных территориях.

Авторы выражают глубокую благодарность А.В. Халиманчуку (Военно-исторический поисковый центр «Память 29 армии») за ценные консультации. Мы очень признательны профессору Л.А. Жуковой за продуктивное обсуждение результатов и подходов к их анализу.

Список литературы

- Афанасьев В. 2020. Город-призрак в мончаловских лесах // Ржевская правда: [электрон. ресурс]. Режим доступа: https://vk.com/wall-22464034_328358. (дата обращения: 16.12.2022).
- *Бакунин А.А.* 1879. Список цветковых растений Тверской флоры // Тр. Санкт-Петерб. о-ва естествоиспыт. Т. 10. С. 195-368.
- 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. 2007. Ржев 42. Позиционная бойня. М.: Яуза. 320 с.
- *Герасимова С.А.* 2016. «Я убит подо Ржевом»: трагедия Мончаловского «котла». М.: Яуза. 377 с.
- И годы огневые, и время мирных дней ... 2011 // Товары и услуги: Каталог статей: [электрон. pecypc]. Режим доступа: http://vesvladivostok.ru/publ/biznes/ehkonomika/i_gody_ognevye_i_vremja_mirnykh_dnej/57-1-0-33912. (дата обращения: 16.12.2022).
- 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/osugagrupp/topic/68643282679231; https://ok.ru/osugagrupp/topic/68643340285375 (дата обращения: 22.02.2022).
- Карта РККА Европы и Европейской части СССР, десятикилометровка 1935—1940: [электрон. pecypc]. URL: http://www.etomesto.ru/map-rkka_europe/ (дата обращения: 26.02.2022).
- Мирзаян А. 2021 Жители бывшего военного городка под Ржевом сетуют на разруху и отсутствие угля // Тверь24: [электрон. ресурс]. Режим доступа: https://tver24.com/2021/12/zhiteli-byvshego-voennogo-gorodka-pod-rzhevom-setuyut-na-razruhu-i-otsutstvie-uglya/ (дата обращения: 16.12.2022).
- *Мягков М.* 2013. Операция «Марс». Наступление под Ржевом и Сычевкой в конце 1942 года // Родина. № 2. С. 142-146.
- 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.* 2009. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь: Твер. гос. ун-т. 473 с.
- Нотов А.А., Мейсурова А.Ф., Зуева $\overline{\varLambda}$.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.* 2012. Сопряженный анализ компонентов флоры Тверской области: дис. ... д-ра биол. наук (03.02.01). М. 453 с.
- 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., 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., 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. 2021б. Phyteuma nigrum в экосистемах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2(62). С. 134-147.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Петухова Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А. 2022а. Особенности натурализации некоторых полемохоров в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1(65). С. 141-163.
- Нотов А.А., Петухова Л.В., Степанова Е.Н., Мейсурова А.Ф., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В. 2022б. 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.
- *Отношение*: В/ч 55443-123 (5162644) 2015. Версия 3 // OpenStreetMap: [электрон. pecypc]. Режим доступа: https://www.openstreetmap.org/relation/5162644/ history#map=13/56.2449/34.1261. (дата обращения: 16.12.2022).
- 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/maptver_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., 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. Центральноевропейские 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.
- *Рыбкин В.* 2010. Трагедия 29 армии // Ржевская правда: [электрон. ресурс]. Режим доступа: http://newrzhev.ru/articles.php?id=1389. (дата обращения: 16.12.2022).
- Сандалов Л.М. 1960. Погорело-Городищенская операция. М.: Воениздат. 150 с.
- 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.
- Симонов А. 2010. Два Мончалова // Быль нового Ржева: [электрон. ресурс]. Режим доступа: https://newrzhev.ru/social/item/1569-1357. (дата обращения: 16.12.2022).
- CHM Ржевского уезда 2011 // Архивные карты: [электрон. ресурс]. Режим доступа: http://boxpis.ru/svg/?p=1681 (дата обращения: 20.12.2022).
- *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.
- *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.
- Характеристика лесов Тверской области 2022 // Министерство лесного комплекса Тверской области: [электрон. ресурс]. Режим доступа: https://les.tver.ru/ deyatelnost-iogv/lesresurs/ (дата обращения: 20.12.2022).
- *Buchner A.* 2001. Das Handbuch der Deutschen Infanterie 1939–1945: Gliederung, Uniformen, Bewaffnung, Ausrüstung, Einsätze. Dörfler: Nebel-Verlag. 227 S.
- Fowler J.T. 2001. Axis Cavalry in World War II. Oxford: Osprey Publ. 48 p.
- Jarymowycz R.J. 2008. Cavalry from Hoof to Track. Westport: Greenwood Publ. Gr. 276p. *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.
- Osteuropa 1: 300000: Deutsche Heereskarte. 1943. Blatt Nr. X 57 Rshew. Grundkartenwerk: Russische Karte 1: 10000. Weitere Grundlagen: Rußland 1: 25000. Herausgegeben vom OKH GenStdH. Chef des Kriegskarten und Vermessungswesens 1941. Überarbeitet VI. 1943. [Electronic resource]. URL: http://maps.mapywig.org/m/German_maps/series/300K_UvM/ X57_ Rshew_VI. 1943.jpg. (дата обращения: 26.02.2022).
- Préservons la Nature 2010–2022. Site Internet non-commercial: [electronic resource]. URL: https://www.preservons-la-nature.fr/flore/famille/index.html. (дата обращения: 16.12.2022).
- 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.

DYNAMICS OF PHYTOCENOSES WITH POLEMOCHORES IN THE VICINITY OF MONCHALOVO SETTLEMENT (TVER REGION)

A.A. Notov¹, V.A. Notov^{2,1}, L.V. Zueva¹, S.A. Ivanova¹, E.A. Andreeva¹, D.A. Midorenko¹

¹Tver State University, Tver
²Secondary School № 3, Redkino Settlement, Tver Region

The dynamics of phytocenoses with polemochore plants in the vicinity of the Monchalovo settlement (Tver region, Rzhev district) is analyzed. The specifics of their habitats, ecology and occurrence are characterized. The complex of military warehouses near Monchalovo during the Great Patriotic War was a key strategic object of the Rzhev-Vyazma bridgehead. The most common polemochores here are *Primula elatior* (L.) Hill, *Pimpinella major* L., *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. et C. Presl, *Heracleum sphondylium* L. A preliminary assessment of invasive potential of polemochores was carried out. *Primula elatior*, *Pimpinella major* show higher activity. *Primula elatior* is spreading rapidly throughout the territory. It can dominate in various communities, grows along roads and paths, in

overgrown open areas, edges, in forest phytocenoses and in lowland swamps. It is recommended to monitor the dynamics of further naturalization of polemochores.

Keywords: polemochores, alien plants, naturalization, biological invasions, invasive biology, ecology, Monchalovo, 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. 33a, 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

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.

МИДОРЕНКО Дмитрий Адольфович – старший преподаватель кафедры туризма и природопользования, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: midorenko.da@tversu.ru.

Нотов А.А. Динамика фитоценозов с участием полемохоров в окрестностях поселка Мончалово (Тверская область) / А.А. Нотов, В.А. Нотов, Л.В. Зуева, С.А. Иванова, Е.А. Андреева, Д.А. Мидоренко // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 4(68). С. 100-119.