

УДК 581.9 (470.331)
DOI: 10.26456/vtbio202

PHYTEUMA NIGRUM* В ЭКОСИСТЕМАХ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

**А.А. Нотов¹, В.А. Нотов^{2,1}, Л.В. Петухова¹, А.Ф. Мейсунова¹,
Л.В. Зуева¹, С.А. Иванова¹, Е.А. Андреева¹**
¹Тверской государственный университет, Тверь
²МБОУ СОШ № 3, пос. Редкино (Тверская область)

В Зубцовском районе Тверской области обнаружена полевая популяция *Phyteuma nigrum* F.W.Schmidt. Охарактеризована специфика местообитаний. Рассмотрены особенности биологии и экологии *P. nigrum*.

Ключевые слова: *Phyteuma nigrum*, экология, фитоценология, Тверская область, адвентивные растения, полевые, Великая Отечественная война.

Введение. Специальный поиск полевых в Центральной России подтвердил возможность продолжительного сохранения в местах дислокации немецких войск значительного разнообразия среднеевропейских растений (Решетникова и др., 2021). Полученные результаты свидетельствуют также о том, что Великая Отечественная война стала важным фактором генезиса флоры. Детальный анализ экологии растений-полевых и сообществ с их участием может внести существенный вклад в развитие инвазивной биологии (Сенников, 2012; Нотов и др., 2020а; Решетникова и др., 2021 и др.). Актуально выяснение характера распространения и ценологической роли среднеевропейских видов в региональных экосистемах.

Интересным модельным объектом может быть *Phyteuma nigrum* F.W.Schmidt. Этот среднеевропейский вид обнаружен в Тверской области недавно (Нотов А., Нотов В., 2020а). Он отмечен также в Брянской, Ленинградской, Новгородской, Псковской и Смоленской областях (Цвелев, 2000; Сорокина, 2008; Маевский, 2014; Ефимов, Конечная, 2018; Куропаткин и др., 2018; Панасенко, 2020; Панасенко и др., 2020). Хотя *P. nigrum* был рекомендован к охране в Смоленской и Ленинградской областях (Цвелев, 2000; Фадеева, 2008; Перечень..., 2012), и в некоторых местонахождениях вид рассматривается как

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

компонент природной флоры (Сорокина, 2008) его флорогенетический статус нуждается в уточнении. По-видимому, появление *P. nigrum* в Центральной России связано с полемохорными заносами (Панасенко, 2020; Решетникова и др., 2021). Вполне возможно полемохорное происхождение части популяций *P. nigrum*, отмеченных на Северо-Западе Европейской России, где он встречается нередко вместе с другими среднеевропейскими видами недалеко от границы линии фронта. Вероятно, с военными событиями следует связывать и находку *P. nigrum* в окрестностях деревни Петрово Холмского района Новгородской области (Куропаткин и др., 2018). В 1942 г. в этом районе реализовывалась масштабная наступательная Торопецко-Холмская операция (Вилинов, 1988).

Актуален специальный анализ распространения и экологии *P. nigrum* в Зубцовском районе Тверской области. Единственное в области местонахождение этого вида приурочено к окрестностям пл. 208 км, где в период оккупации располагался активно используемый войсками вермахта перевалочный пункт (Нотов А., Нотов В., 2020а; Нотов и др., 2020а, б). Особого внимания заслуживает сопряженная встречаемость *P. nigrum* с другими полемохорами, которая оказала существенное влияние на формирование и динамику сообществ этой модельной территории.

Методика. Полевые исследования проведены в 2020–2021 гг. в Зубцовском районе Тверской области, в окрестностях пл. 208 км. Эта территория в 1941–1942 гг. подвергалась продолжительной оккупации и использовалась в качестве важного перевалочного пункта (Osteuropa..., 1943; Тверские..., 2001; Герасимова, 2007 и др.). До настоящего времени здесь сохранились сообщества со значительным разнообразием полемохоров (Нотов А., Нотов В., 2019, 2020; Нотов и др., 2020а, б, г).

Нами проанализированы экотопы и фитоценозы, в которых встречается *P. nigrum*, выявлен видовой состав сообществ. Анализ экологии и фитоценологии проведен с учетом распространения в составе растительного покрова других полемохоров. Выявлены основные ассоциации и типы растительности. Их геоботанические описания выполняли по традиционным методикам (Полевая..., 1964; Воронов, 1973; Ипатов, 1998). Фотографирование ассоциаций с *P. nigrum* и наиболее характерных сезонных аспектов производили с помощью фотоаппарата Canon PowerShot SX30 IS (рис. 1). Расположение особей *P. nigrum* и местонахождения всех полемохоров были закартированы с помощью навигатора Garmin GPSmap 60CSx (Нотов и др., 2020а, б). Регулярное посещение модельных территорий в течение всего вегетационного периода позволило выявить сезонную динамику сообществ.



Рис. 1. Фитоценозы с *Phyteuma nigrum* (июнь 2020 г.) фото В.А. Нотова

По данным литературы и электронных ресурсов выяснены эколого-фитоценотические особенности *P. nigrum* и отмеченных вместе с ним полемохоров в Центральной Европе, специфика состава среднеевропейских сообществ (Mucina, 1997; Hegedusova et al., 2012, 2020; Préservons..., 2010–2020; Lengyel et al., 2016; Mucina et al., 2016; Velev, 2018; Phyteuma..., 2021) (табл. 1, 2). Посредством соотнесения картографических материалов довоенного и послевоенного периодов и современной ландшафтной структуры оценена степень трансформации растительного покрова модельной территории в период оккупации и боевых действий Ржевской битвы (1942–1943 гг.). Оценена вероятность полемохорного заноса *P. nigrum* и сопряженных с ним среднеевропейских видов. Рассмотрена возможность формирования полемохорных популяций некоторых видов с более широким долготным распространением (Нотов, Нотов, 2019, 2020; Нотов и др., 2020а, б, г). Выявлен характер влияния сукцессионной динамики фитоценозов на состав и структуру ассоциаций с участием *P. nigrum*.

Результаты и обсуждение. На модельной территории в военное время функционировал переезд, который был приурочен к месту пересечения Погорельского участка старого Зубцовского тракта и Московско-Виндавской железной дороги (Osteuropa..., 1943). В 1941–1942 гг. он использовался войсками вермахта в качестве перевалочного пункта. На нем разгружали вагоны и переправляли грузы, сено и фураж к складам и в оккупированные немцами деревни.

P. nigrum – стержнекорневой травянистый поликарпик с полурозеточными побегами и утолщенным главным корнем. В окрестностях пл. 208 км он распространен в луговых и опушечных фитоценозах (рис. 1) в условиях нормального увлажнения. Степень антропогенной и сукцессионной трансформации его местообитаний различна. Состояние полосы отвода железной дороги в настоящее время контролируется, луговые участки периодически выкашиваются.

Общая площадь территории, на которой встерчается *P. nigrum*, около 0,4 га. Расселения за ее пределы не происходит. Размещение особей в пространстве равномерное. Иногда встречаются небольшие скопления (5–16 особей). Представлены виргинильные и генеративные растения среднего уровня жизненности. В 2021 г. в общей сложности отмечено 576 особей, из которых 407 приурочены к луговым участкам, 155 – к опушечным, и 14 – к рудеральным сообществам.

Цветение обильное. В 2020 г. оно продолжалось с 31 мая по 24 июня. Коробочки и семена образуются регулярно. Выкашивание не препятствует сменному возобновлению. *P. nigrum* сохраняется и на участках, поврежденных весенним палом.

P. nigrum встречается преимущественно в луговых разнотравно-злаковых, злаково-разнотравных и злаковых ассоциациях с другими

полемохорами, как правило, в условиях среднего увлажнения (рис. 1). Они приурочены к полосе отвода Московско-Виндавской железной дороги.

Таблица 1

Компоненты видового состава сообществ с участием *Phyteuma nigrum*

| |
|--|
| <p><i>Achillea millefolium</i> L.^{1,2}, <i>Agrostis capillaris</i> L.^{1,3,4}, <i>Agrostis stolonifera</i> L., <i>Ajuga reptans</i> L.², <i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. 1.^{1,2,4}, <i>Allium angulosum</i> L., <i>Alopecurus pratensis</i> L.^{1,2,3,4}, <i>Angelica sylvestris</i> L., <i>Anthoxanthum odoratum</i> L.^{1,2,3}, <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.^{1,2,4}, <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. et C. Presl^{1,2,3}, <i>Betonica officinalis</i> L.², <i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Breauv.^[1], <i>Briza media</i> L.^{1,2}, <i>Bromopsis inermis</i> Holub^[1], <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth, <i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth^[1], <i>Campanula glomerata</i> L.³, <i>Campanula patula</i> L.^{1,2,4}, <i>Carex acuta</i> L., <i>Carex hirta</i> L., <i>Carex leporina</i> L., <i>Carex pallescens</i> L.^{1,2}, <i>Carum carvi</i> L.^{2,3,4}, <i>Centaurea jacea</i> L.^{1,2}, <i>Cerastium holosteoides</i> Fries^{1,2}, <i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop., <i>Chaerophyllum aureum</i> L.^{2,3}, <i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill³, <i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.^[2], <i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Bess., <i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.^{3,4}, <i>Colchicum autumnale</i> L.^{2,3}, <i>Convallaria majalis</i> L.^[1], <i>Cynosurus cristatus</i> L.^{1,2}, <i>Dactylis glomerata</i> L.^{1,2,3}, <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P.Beauv.^{3,4}, <i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski^[1], <i>Equisetum arvense</i> L.², <i>Equisetum pratense</i> Ehrh.¹, <i>Equisetum sylvaticum</i> L., <i>Festuca heterophylla</i> Lam.², <i>Festuca pratensis</i> Huds.^{1,2}, <i>Festuca rubra</i> L.^{1,2,3}, <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim., <i>Fragaria vesca</i> L.¹, <i>Galium boreale</i> L.¹, <i>Galium mollugo</i> L.^{1,2}, <i>Geranium pratense</i> L.^{1,2,3}, <i>Geranium sylvaticum</i> L.^{3,4}, <i>Geum rivale</i> L.^[1], <i>Heracleum sphondylium</i> L.^{1,2,3,4}, <i>Hieracium umbellatum</i> L.¹, <i>Hypericum maculatum</i> Crantz^{3,4}, <i>Juncus effusus</i> L., <i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.^{1,2}, <i>Lathyrus pratensis</i> L.^{1,2}, <i>Leontodon autumnalis</i> L.¹, <i>Leontodon hispidus</i> L.^{1,2}, <i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.^{1,2}, <i>Listera ovata</i> (L.) R.Br.^[3], <i>Luzula multiflora</i> (Ehrh ex Retz.) Lej.², <i>Lysimachia vulgaris</i> L., <i>Melampyrum nemorosum</i> L., <i>Meum athamanticum</i> Jacq.³, <i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv., <i>Muscari botryoides</i> (L.) Mill.³, <i>Myosotis palustris</i> (L.) L.^[2], <i>Phleum pratense</i> L.^{1,2,4}, <i>Phyteuma nigrum</i> F.W.Schmid^{3,4}, <i>Phyteuma spicatum</i> L.^{3,4}, <i>Pimpinella major</i> (L.) Huds.^{1,2,3,4}, <i>Plantago lanceolata</i> L.², <i>Plantago media</i> L.^{1,2}, <i>Poa palustris</i> L.^[1], <i>Poa pratensis</i> L.², <i>Poa supina</i> Schrad.^[2], <i>Poa trivialis</i> L.^[2], <i>Potentilla anserina</i> L., <i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.³, <i>Primula elatior</i> (L.) Hill³, <i>Primula veris</i> L.^[1], <i>Prunella vulgaris</i> L.^{1,2}, <i>Ptarmica vulgaris</i> Hill.¹, <i>Ranunculus acris</i> L.², <i>Ranunculus auricomus</i> L., <i>Ranunculus repens</i> L., <i>Ranunculus polyanthemus</i> L.³, <i>Rubus saxatilis</i> L., <i>Rumex acetosa</i> L.^{1,2}, <i>Salvia pratensis</i> L.^{[1],1,3}, <i>Sanguisorba officinalis</i> L.^{2,3}, <i>Scrophularia nodosa</i> L., <i>Solidago virgaurea</i> L., <i>Stellaria graminea</i> L.^{1,2,3}, <i>Succisa pratensis</i> Moench, <i>Tanacetum vulgare</i> L.^[1], <i>Thalictrum aquilegifolium</i> L., <i>Thalictrum lucidum</i> L.^[1,2], <i>Thlaspi arvense</i> L., <i>Trifolium pratense</i> L.^{1,2,3}, <i>Trisetum flavescens</i> (L.) Beauv.^{1,2,3,4}, <i>Trollius europaeus</i> L.³, <i>Urtica dioica</i> L.^[1], <i>Veronica chamaedrys</i> L.^{1,2,3}, <i>Veronica longifolia</i> L., <i>Vicia cracca</i> L.^{1,2,4}, <i>Vicia sepium</i> L.^{1,2,3,4}, <i>Viola canina</i> L.¹</p> |
|--|

Примечание. Жирный шрифт – полемохорные заносы, полемохоры-доминанты подчеркнуты. Курсив – диагностические виды класса *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937 (MOL), прямой шрифт – диагностические виды соподчинённых синтаксонов:

¹ – порядок *Arrhenatheretalia elatioris* Tüxen 1931 (MOL-01); ^[1] – его ассоциации;

² – союз *Arrhenatherion elatioris* Luquet 1926 (MOL-01A);

³ – союз *Trisetum flavescens-Polygonion bistortae* Br.-Bl. et Tx. ex Marschall 1947 [*Polygonum bistortae-Trisetion flavescens* Br.-Bl. et Tx. ex Marschall 1947] (MOL-03A)

⁴ – ass. *Geranio sylvatici-Trisetum flavescens* Knapp ex Oberdorfer 1957

(по: Mucina, 1997; Hegedusova et al., 2012, 2020; Mucina et al., 2016; Velez, 2018; *Phyteuma*..., 2021).

Таблица 2

Фитоценоотические особенности *Phyteuma nigrum* и сопутствующих полемохорных видов на модельной территории и в Центральной Европе

| Р | Л | О | Вид | FAG | PUB | GER | MOL | MUL | FES | POP | PUR | SCH | EPI |
|-----|-----|---|--|-----|-----|--------------------|-----------------------------------|------------|-----|-------------|-----|-----|-----------------------------|
| 2 | 3 | | <i>Allium angulosum</i> | | | | MOL*, 05D** | | | | | | |
| 3-4 | 3-4 | + | <i>Arrhenatherum elatius</i> | | | GER 01B, 05D | MOL, 01A, [01F, 03A]*** | | 01A | | | | 02C |
| 1 | + | | <i>Chaerophyllum aureum</i> | | | | 03A, [01A] | 01A | | | | | EPI, 02C |
| | 1 | | <i>Colchicum autumnale</i> | 03A | | | MOL, 01A, 03A [01A, 03A] | | 01A | 02A, 02C | 01B | | |
| | | + | <i>Festuca heterophylla</i> | FAG | | 01B, 05D | 01A | | | | | | |
| 1 | | | | | | GER 01 | | | | | | | |
| 1 | 1 | + | <i>Heracleum sphondylium</i> | 02B | | | MOL, 01A, 03A, 08C, [01F, 03A] | MUL 01A | 01A | 02A | 01B | | 02B, 02C, 03A, 05A |
| | 1 | + | <i>Meum athamanticum</i> | | | | 03A, [01A, 03A] | | | | | | |
| | | + | <i>Muscari botryoides</i> | | | | 03A | | | | | | |
| + | 2 | 1 | <i>Phyteuma nigrum</i> | | | | 03A, [03A] | | | | | | |
| | | + | <i>Phyteuma spicatum</i> | FAG | | 01B | 03A, 01B [03A] | 01A | | 02A | | | |
| 2-3 | 3 | 1 | <i>Pimpinella major</i> | | 01B | | MOL, 01, 01A, 03A, 03B, [03A] | 01A | | 02A | | | 01A |
| | 1 | + | <i>Pimpinella major</i> var. <i>rubra</i> | | | | 03A, 03B | | | | | | |
| + | 2 | 2 | <i>Primula elatior</i> | 03A | 01B | | MOL, 03A, 03B [03A] | 03A | | 02A, 02C | | | |
| + | + | | <i>Ptarmica vulgaris</i> | | | | MOL, 05A, 05C, 05F | | | | | | |
| 1 | + | | <i>Salvia pratensis</i> | | | | 01, 03A [01F, 03A] | | FES | | | | |
| | 1 | | <i>Sanguisorba officinalis</i> | | | | MOL, 01, 03A, 05A, 05B, 05D | | | | | 01A | |
| + | 2 | 1 | <i>Trisetum flavescens</i> | | | | MOL, 01, 01A, 01E, 03A [03A] | | | | | | |

Примечание. Сообщества модельной территории: Р – рудеральные, Л – луговые, О – опушечные. Указано максимальное обилие вида по Браун-Бланке (Воронов, 1973). Классы растительности Европы: FAG – *Carpino-Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968; PUB – *Quercetea pubescentis* Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959; GER – *Trifolio-Geranietea sanguinei* T. Muller 1962; MOL – *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937; MUL – *Mulgedio-Aconitetea* Hadac et Klika in Klika et Hadac 1944; FES – *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soo 1947; POP – *Alno glutinosae-Populetea albae* P. Fukarek et Fabijanic 1968; PUR – *Salicetea purpureae* Moor 1958; ALN – *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946; FRA – *Franguletea* Doing ex Westhoff in Westhoff et Den Held 1969; PHR – *Phragmito-Magnocaricetea* Klika in Klika et Novak 1941; SCH – *Scheuchzeriopalustris-Cariceteafuscae* Tx. 1937; EPI – *Epilobietea angustifolii* Tx. et Preising ex von Rochow 1951 [incl. *Galio-Urticetea* Passarge ex Kopecky 1969]. Указаны синтаксономические коды [по: Mucina et al., 2016]: * – классов, ** – союзов, для которых данный вид является диагностическим (только цифровая часть кода), *** – союзов, включающих ассоциации, в которых вид имеет диагностическое значение.

Режим умеренного выкашивания способствует длительному сохранению *P. nigrum* и поддержанию значительного разнообразия видового состава. В качестве доминантов выступают *Arrhenatherum elatius*, *Pimpinella major*, *Alopecurus pratensis*. Представлены основные характерные для луговых сообществ компоненты разнотравья – *Achillea millefolium*, *Campanula patula*, *Carum carvi*, *Centaurea jacea*, *Galium mollugo*, *Leucanthemum vulgare*, *Plantago media*, *Ranunculus acris*, *Ranunculus polyanthemos*, *Stellaria graminea* (табл. 1). С разным проективным покрытием встречаются обычные луговые злаки – *Agrostis capillaris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia cespitosa*, *Calamagrostis epigeios*, *Festuca pratensis*, *Festuca rubra*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis*. Из полемохоров местами обильны *Trisetum flavescens*, *Allium angulosum*, в некоторых случаях значительно участие *Primula elatior*, *Colchicum autumnale*, *Heracleum sphondylium* (табл. 2). Вместе с *P. nigrum* в составе луговых ассоциаций отмечены и более редкие полемохоры – *Pimpinella major* var. *rubra*, *Meum athamanticum*, *Muscari botryoides*, *Sanguisorba officinalis* (табл. 1, 2) (Нотов А., Нотов В., 2020а; Нотов и др., 2020а, б, г).

По периферии защитных лесонасаждений из вяза, березы и дуба сформировались опушечные фитоценозы с участием *P. nigrum* и других полемохоров (рис. 1). Здесь встречаются некоторые лесные и опушечные виды. В их числе *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Equisetum pratense*, *E. sylvaticum.*, *Fragaria vesca*, *Melampyrum nemorosum*, *Moehringia trinervia*, *Rubus saxatilis*, *Scrophularia nodosa* (табл. 1). Существенной особенностью таких сообществ является широкое распространение *Pimpinella major*. Местами обычна *Primula elatior*. Здесь отмечены единичные особи редкого полемохорного вида *Phyteuma spicatum*. Есть участки, на которых в состав опушечных фитоценозов вклиниваются заросли *Chamaenerion angustifolium*, распространяется *Urtica dioica*. Однако и в таких местообитаниях *Pimpinella major* весьма обильна, а *P. nigrum* не выпадает. В некоторой степени сходны по составу с опушечными сообществами зарастающие ивами, серой ольхой и березой участки вдоль защитных лесонасаждений и утраченной в настоящее время грунтовой дороги. На периферии этих участков местами сохранились фрагменты разложившихся пней от деревьев старой придорожной лесополосы. В местах, где формируется сомкнутый древостой, здесь встречаются некоторые лесные и опушечные виды – *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Equisetum sylvaticum*, *Fragaria vesca*, *Melampyrum nemorosum*, *Rubus saxatilis*. В этих фитоценозах также весьма обилён *Pimpinella major*. Из редких полемохоров встречаются *Festuca heterophylla*, *Meum athamanticum*. Хотя здесь участие *P. nigrum* по

сравнению с луговыми ассоциациями существенно ниже, этот вид в подобных местообитаниях достаточно устойчив.

Рудеральные сообщества сформировались на участках с нарушенным травяным покровом около грунтовых дорог и на откосах железнодорожной насыпи. По склонам насыпи местами образуются сплошные заросли из *Arrhenatherum elatius*. В зависимости от степени сомкнутости травяного яруса встречаются различные рудеральные и преимущественно сорные растения. Среди них, например, *Bromopsis inermis*, *Cirsium setosum*, *Elytrigia repens*, *Equisetum arvense*, *Thlaspi arvense* (табл. 1). Из полемохоров здесь отмечены *Chaerophyllum aureum*, *Heracleum sphondylium*, *Pimpinella major*, *Ptarmica vulgaris*, *Salvia pratensis*. Обилие их низкое. В подобных сообществах найдены лишь единичные особи *P. nigrum* (всего 14) и только на границе с луговыми ассоциациями.

В пределах Центральной Европы *P. nigrum* в отличие от близкого преимущественно лесного вида *P. spicatum* распространен на лугах и пастбищах, выносит умеренное нарушение растительного покрова (Wheeler, Hutchings, 2002; *Phyteuma...*, 2014–2021, 2021). В лесных сообществах *P. nigrum* встречается редко (*Phyteuma...*, 2014–2021). В экосистемах Тверской области этот вид проявляет сходную фитоценотическую приуроченность. В течение почти 80 лет *P. nigrum* сохраняет свои эколого-ценотические позиции в луговых сообществах, которые сформировались на месте крупного перевалочного пункта Ржевско-Вяземского плацдарма. В данном местонахождении *P. nigrum* стал характерным компонентом разнотравья. Однако он достаточно устойчив и в прилегающих опушечных фитоценозах. *P. nigrum* может также сохраняться на участках, частично преобразованных в ходе пирогенных сукцессий, происходящих с формированием сообществ с *Chamaenerion angustifolium*. В придорожных фитоценозах с сорными и рудеральными растениями *P. nigrum* практически не встречается, хотя другие полемохоры в них могут оставаться продолжительное время. Нередко в придорожных экотопах образуются монодоминантные сообщества из *Arrhenatherum elatius* (Панасенко, 2019; Нотов и др., 2019, 2020а). В антропогенно трансформированных местообитаниях вполне устойчивы *Pimpinella major*, *Heracleum sphondylium* (Нотов и др., 2019, 2020а; Решетникова и др., 2021).

Фитоценотический спектр *P. nigrum* в пределах первичного ареала сравнительно узкий (*Préservons...*, 2010–2020; Velev, 2018; *Phyteuma...*, 2021). В среднеевропейских луговых сообществах *P. nigrum* является диагностическим видом союза *Trisetum flavescens-Polygonion bistortae* (MOL-03A) и некоторых соподчиненных синтаксонов (табл. 1, 2). Среди них ассоциация *Geranio sylvatici-*

Trisetum flavescens Knapp ex Oberdorfer 1957 (Velev, 2018). Данный союз относится к классу *Molinio-Arrhenatheretea* (MOL).

На изученной модельной территории в ассоциациях с участием *P. nigrum* достаточно полно представлен диагностический компонент этого класса и его союзов (табл. 1, 2) (Нотов А., Нотов В., 2019, 2020а; Нотов и др., 2020а, б, в). В его составе растения Центральной Европы и виды с более широким долготным распространением (табл. 1). Среди отмеченных в окрестностях пл. 208 км вместе *P. nigrum* средневропейских растений диагностическими для класса *Molinio-Arrhenatheretea* видами являются *Arrhenatherum elatius*, *Colchicum autumnale*, *Heracleum sphondylium*, *Pimpinella major*, *Primula elatior*, *Ptarmica vulgaris*, *Trisetum flavescens* (Mucina, 1997; Préservons..., 2010–2020; Velev, 2018). Диагностическое значение для этого класса имеют также *Allium angulosum*, *Sanguisorba officinalis*, появившиеся в этом местонахождении в результате полемохорного заноса (Нотов А., Нотов В., 2019; Нотов и др., 2020а). Среди сопряженных с *P. nigrum* полемохоров, еще больше видов, которые, как и он сам, являются диагностическими для союза *Trisetum flavescens-Polygonion bistortae* и его синтаксонов (табл. 1, 2). В их числе *Arrhenatherum elatius*, *Chaerophyllum aureum*, *Colchicum autumnale*, *Heracleum sphondylium*, *Meum athamanticum*, *Muscari botryoides*, *Phyteuma spicatum*, *Pimpinella major*, *Pimpinella major* var. *rubra*, *Primula elatior*, *Salvia pratensis*, *Sanguisorba officinalis*, *Trisetum flavescens* (Préservons..., 2010–2020; Hegedusova et al., 2012, 2020; Velev, 2018; *Phyteuma...*, 2021). Подобная сопряженность и репрезентативность диагностических для данных синтаксонов видов с широким долготным распространением (табл. 1) свидетельствуют о некотором сходстве фитоценозов нашей модельной территории с центральноевропейскими сообществами (Нотов и др., 2020а, б, г).

Динамика внедрения и сохранения полемохоров на ключевых территориях Ржевско-Вяземского плацдарма зависела, прежде всего, от широты эколого-фитоценотической амплитуды видов (Нотов и др., 2020а–г). По мере изменения ландшафтов и растительности могли изменяться ценоотические позиции полемохоров, которые выпадали на определенных участках или становились компонентами образующихся в ходе сукцессионных смен сообществ (Нотов и др., 2020а, в, г; Решетникова и др., 2021). Некоторые экологически более пластичные виды (*Pimpinella major*, *Cruciata laevipes*) смогли расширить исходный спектр допустимых для них фитоценозов (Нотов и др., 2019, 2020а, в, г). Более стенобионтные виды постепенно исчезали. *P. nigrum* имеет достаточно узкую эколого-фитоценотическую амплитуду (*Phyteuma...*, 2014–2021). Однако масштабы трансформации растительности и ландшафтов рядом с пл. 208 км в послевоенный период были не столь

значительными как в окрестностях изученного нами ранее ключевого перевалочного пункта Ржевско-Вяземского плацдарма (Нотов и др., 2020в). Благодаря регулярному выкашиванию состояние луговых фитоценозов в районе пл. 208 км относительно стабильное. *P. nigrum* продолжительное время удерживается в луговых ассоциациях. Вид не выпадает и в приграничных сообществах, хотя его ценоотические позиции более стабильны на лугах.

Заключение. Единственное известное в Тверской области местонахождение *P. nigrum* приурочено к активно используемому в период оккупации войсками вермахта перевалочному пункту Ржевско-Вяземского плацдарма. Сопряженная встречаемость с другими диагностическими видами среднеевропейских луговых сообществ, представляющих класс *Molinio-Arrhenatheretea*, свидетельствует о полемохорном заносе *P. nigrum*. В период оккупации и военных действий этот вид был занесен в луговые фитоценозы в районе этого перевалочного пункта.

В настоящее время приуроченность *P. nigrum* к луговым ассоциациям сохраняется. Он встречается также на граничащих с ними фрагментах опушечных и рудеральных сообществ. В 2020 г. в окрестностях пл. 208 км отмечено 576 особей. При типичном для данного вида сезонном ритме развития осуществляется семенное возобновление. *P. nigrum* длительное время удерживается в месте заноса, но тенденции к активному расселению не проявляет.

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 ГКБ им. М.П. Кончаловского ДЗМ) за помощь в организации исследований. Мы очень признательны С.Р. Майорову (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова) за проверку правильности определения гербарного материала.

Список литературы

- Вилинов М.А. 1988. Особенности Торопецко-Холмской наступательной операции // Военно-исторический журнал. № 1. С. 38-45.
- Воронов А.Г. 1973. Геоботаника. М.: Высшая школа. 384 с.
- Герасимова С.А. 2007. Ржев 42. Позиционная бойня. М.: Яуза. 320 с.
- Ефимов П.Г., Конечная Г.Ю. 2018. Конспект флоры Псковской области (сосудистые растения). М.; СПб: КМК. 469 с.
- Ипатов В.С. 1998. Описание фитоценоза: Метод. рекомендации. СПб., 93 с.
- Куропаткин В.В., Конечная Г.Ю., Ефимов П.Г., Никитина С.В., Литвинова Е.М., Медведева Н.А., Шелудякова М.Б. 2018 Новые виды и находки

- сосудистых растений в Новгородской области // Бот. журн. Т. 103. № 8. С. 1031-1039.
- Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: КМК. 635 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. Дополнения к флоре Тверской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 125. Вып. 6. С. 40-45.
- Нотов А.А., Нотов В.А. 2020б. Новые данные о флоре Тверской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2020. Т. 125. Вып. 3. С. 38-41.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Андреева Е.А. 2019. Полемохоры Тверской области и проблема биологических инвазий // Разнообразие растительного мира. № 3(3). С. 22-27.
- 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. 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., Иванова С.А., Зуева Л.В., Мидоренко Д.А. 2020в. *Cruciata laevipes* в экосистемах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3(59). С. 74-85.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Петухова Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А. 2020г. О полемохорных популяциях *Colchicum autumnale* // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(60). С. 95-105.
- Панасенко Н.Н. 2019. *Arrhenatherum elatius* (L.) J. Presl et C. Presl в Брянской области // Разнообразие растительного мира. № 3(3). С. 26-38.
- Панасенко Н.Н. 2020. Полемохоры во флоре Брянской области // Растительность Восточной Европы и Северной Азии: материалы II Междунар. науч. конф. (Брянск, 12-14 октября 2020 г.). Брянск: РИСО БГУ. С. 47.
- Панасенко Н.Н., Решетникова Н.М., Семенщицков Ю.А., Харин А.В. 2020. К флоре памятника природы «Зеленинский лес» (Брянская область) // Разнообразие растительного мира. № 3(6). С. 16-27.
- Перечень (список) видов грибов, лишайников и растений, занесенных в Красную книгу Смоленской области (по состоянию на 1 марта 2012 г.) 2012 // Сайт Департамента Смоленской области по охране, контролю и регулированию использования лесного хозяйства, объектов животного мира и среды их обитания: [электрон. ресурс]. Режим доступа: <https://les.adminsmolensk.ru/files/295/griby-zaneseny-v-krasnuyu.pdf> (дата обращения: 12.05.2021).
- Полевая геоботаника 1964. Т. 3 / Под. ред. А.А. Корчагина, Е.М. Лавренко, В.М. Понятовской. М.; Л.: Изд. АН СССР. 530 с. 509.
- 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. 2021. Т. 82. № 4. С. 1–21.
- 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.
- Сорокина И.А. 2008. Флора долины реки Волхов и прилегающих территорий в границах Нижне-Волховского ботанико-географического района. Ч. 2. Анализ состава флоры // Вестн. Санкт-Петерб. ун-та. Сер. 3. Биология. № 4. С. 98-111.
- Тверские архивы в годы Великой Отечественной войны 1941–1945: К 60-летию освобождения г. Калинина. 2001. Тверь: Арх. отд. администрации Твер. обл. 2001. 56 с.
- Фадеева И.А. 2008. Возрастной состав и состояние ценопопуляций редкого для Средней России вида *Phyteum nigrum* F.W. Schmidt на территории Смоленской области // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: материалы междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию со дня рождения И.И. Спрыгина, 13–16 мая 2008 г. Ч. 1. Пенза: ПГПУ им. В.Г. Белинского. С. 147-148.
- Цвелев Н.Н. 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд. СПХВА. 781 с.
- Hegedusova K., Korzeniak J., Majekova J., Stoica A., Coldea G., Kuzemko A., Budzhak V., Tokaryuk A., Chorney I., Skodova I. 2020. Syntaxonomical revision of the *Trisetum flavescens*-*Polygonum bistortae* alliance in the Carpathians // Plant Biosystems. V. 155. № 1. P. 16-41.
- Hegedusova K., Ruzickova H., Senko D., Zuccarini P. 2012. Plant communities of the montane mesophilous grasslands (*Polygonum bistortae*-*Trisetum flavescens* alliance) in central Europe: Formalized classification and syntaxonomical revision // Plant Biosystems. 2012. V. 146. № 1. P. 58-73.
- Lengyel A., Illyés E., Bauer N., Csiky J., Király G., Purge D., Zoltán B.-D. 2016. Classification and syntaxonomical revision of mesic and semi-dry grasslands in Hungary // Preslia. V. 88. № 2. P. 201-228.
- 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., Chytrý 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., Tichý 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. 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.мапуwig.org/m/German_maps/series/300K_UvM/Y57_Kalinin_VI.1943.jpg. (дата обращения: 16.05.2021).
- Phyteuma nigrum* F.W.Schmidt – Raiponce noire 2021 // Préservons la Nature: Site Internet non-commercial: [electronic resource]. URL: <https://www.preservons-la-nature.fr/flore/taxon/6108.html>. (дата обращения: 16.05.2021).
- Phyteuma nigrum* 2014–2021 // Pladias: Database of the Czech flora and vegetation: [electronic resource]. URL: https://pladias.cz/en/taxon/data/Phyteuma_nigrum. (дата обращения: 16.05.2021).
- Préservons la Nature* 2010–2020. Site Internet non-commercial: [electronic resource]. URL: <https://www.preservons-la-nature.fr/flore/famille/index.html>. (дата обращения: 16.05.2021).
- Velev N. 2018. *Arrhenatheretalia elatioris* uncritical checklist of Europe // Phytologia Balcanica. V. 24. № 1. P. 99-147.
- Wheeler B.R., Hutchings M.J. 2002. *Phyteuma spicatum* L. // J. Ecology. V. 90. № 3. P. 581-591.

PHYTEUMA NIGRUM IN THE ECOSYSTEMS OF THE TVER REGION

**A.A. Notov¹, V.A. Notov^{2,1}, L.V. Petukhova¹, A.F. Meysurova¹,
L.V. Zueva¹, S.A. Ivanova¹, E.A. Andreeva¹**

¹Tver State University, Tver

²Secondary School № 3, Redkino Settlement, Tver Region

The polemochoral population of *Phyteuma nigrum* F.W. Schmidt was discovered in the Zubtsov District of the Tver Region. We describe specific habitats of plants from this population along with the features of the biology and ecology of *P. nigrum*.

Keywords: *Phyteuma nigrum*, ecology, phytocenology, Tver Region, adventive plants, polemochores, Great Patriotic War.

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.

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.

МЕЙСУРОВА Александра Федоровна – доктор биологических наук, декан биологического факультета, заведующая кафедрой ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: alexandrauraz@mail.ru.

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.

Нотов А.А. *Phyteuma nigrum* в экосистемах Тверской области / А.А. Нотов, В.А. Нотов, Л.В. Петухова, А.Ф. Мейсурова, Л.В. Зуева, С.А. Иванова, Е.А. Андреева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2021. № 2(62). С. 134-147.