

УДК 574.3 + 581.9: 581.527.7

DOI: 10.26456/vtbio438

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ПОЛЕМОХОРНОЙ ГЕТЕРОГЕНИЗАЦИИ БИОСИСТЕМ

А.А. Нотов¹, Л.А. Жукова²

¹Тверской государственной университет, Тверь

²Марийский государственный университет, Йошкар-Ола

Изучение полемохоров представляет большой интерес для популяционной биологии. Массовый занос среднеевропейских растений в Восточную Европу способствовал гетерогенизации биосистем всех уровней. Весьма интересен комплексный анализ поливариантности онтогенеза полемохоров во вторичном ареале. Особого внимания заслуживают процессы гибридизации полемохоров с аборигенными видами региональной флоры. С этих позиций актуально изучение модельных ценопопуляций видов рода *Primula* в районах Ржевской битвы.

Ключевые слова: *полемохоры, биологические инвазии, беллигеративные ландшафты, ценопопуляции, популяционная биология, Ржевская битва, Великая Отечественная война, Тверская область.*

Введение. Популяционный аспект имеет большое значение для развития разных направлений экологии и биогеографии (Юрцев, 1987; Злобин, 2009; Злобин и др., 2013; Розенберг, Гелашвили, 2013; Животовский, Османова, 2019, 2020; Животовский, 2021; Антонова и др., 2024). При анализе биологических инвазий и популяций адвентивных видов возникает ряд специфических проблем (Хорун, 2014; Vinogradova et al., 2021; Tokhtar et al., 2021; Виноградова, 2024). Полемохоры – весьма оригинальная группа чужеродных растений, что определяет актуальность детальной оценки роли их популяций в гетерогенизации биосистем различного уровня (Нотов А., Нотов В., 2019; Решетникова и др., 2021; Панасенко, 2022; Нотов и др., 2022а, 2023, 2024).

В целостном осмыслении с позиции популяционной биологии нуждаются феномены полемохории, которые были выявлены в районе стратегических перевалочных пунктов Ржевско-Вяземского плацдарма (Нотов и др., 2022а, 2023, 2024). Весьма интересны популяции с чертами «неявной» полемохорности. Для их анализа, а также для дифференциации внутрипопуляционных полемохорных фракций пока еще не разработаны адекватные подходы и методы (Жукова, Нотов, 2025).

Цель данной статьи: обратить внимание на важность комплексного изучения популяций полемохоров и сопряженных с ними феноменов для развития популяционной биологии и инвазионной экологии. Задачи: 1) выяснить особенности полемохорной гетерогенизации биосистем; 2) отметить основные методические трудности и проблемы; 3) определить актуальные направления будущих исследований.

Методика. Мы проанализировали разноплановые материалы и источники литературы, связанные с путями трансформации ландшафтов и биогеоценозов в результате полемохорного заноса чужеродных видов и военных действий. Оценены масштабы и направления преобразования биоты регионов Центральной России и биосистем разного уровня во время Великой Отечественной войны и в последующие этапы (Чичагов, 2014; Нотов и др., 2019, 2020, 2021, 2022а, б, 2023, 2024; Огуреева и др., 2020; Решетникова, 2020; Бигильдина и др., 2021; Решетникова и др., 2021; Панасенко, 2022; Титовец, Решетникова, 2022; Щербаков, 2024 и др.). Обобщены сведения о биологии и фитоценологии видов полемохоров в Центральной Европе и во вторичном ареале. Проанализированы данные о динамике ценологических позиций и процессов натурализации, состоянии их популяций (Mowat, 1961; Фельбаба-Клушина, 1995; Wheeler, Hutchings, 2002; Фадеева, 2008; Taylor, Woodell, 2008; Brys, Jacquemyn, 2009; Сенников, 2012; Jung et al., 2012; Найденева, Оспищева, 2015; Решетникова и др., 2021; Нотов и др., 2019, 2020, 2021, 2022б, в; Aavik et al., 2025). Учтены также результаты биоклиматического моделирования пределов параметров распространения потенциальных полемохоров (Korolkova, Vasilkov, 2019; Королькова, Васильков, 2020). Особое внимание уделено проблемным вопросам, перспективам комплексного изучения полемохоров и экосистем с их участием (Сенников, 2012; Нотов и др., 2019, 2022а, б, в, 2023, 2024; Решетникова, 2020; Решетникова и др., 2021; Панасенко, 2022; Титовец, Решетникова, 2022; Щербаков, 2024; Цуриков, Нотов, 2025 и др.).

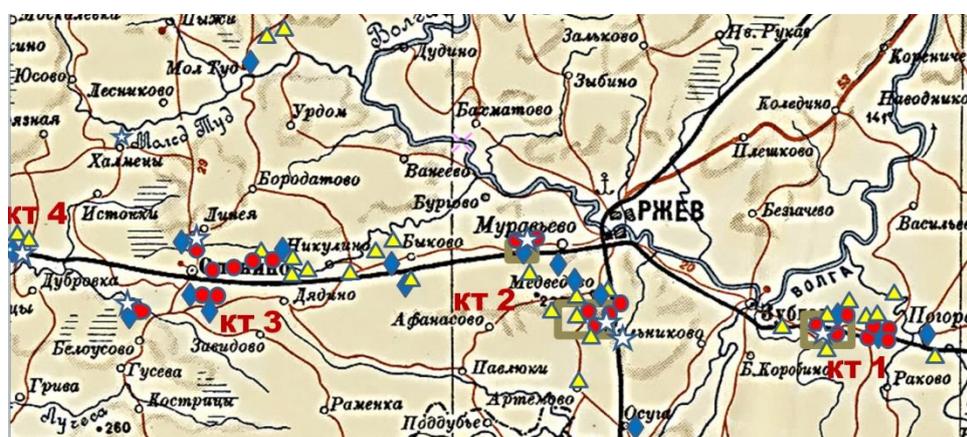


Рис. 1. Ключевые модельные территории (КТ) в районе Ржевской битвы (1942–1943 гг.):
 КТ 1 – пл. 208 км – Ревякино; КТ 2 – Рождествено – Мончалово;
 КТ 3 – Оленино – Чертолино; КТ 4 – Мостовая;

ромб – *Heraclium sphondylium*; круг – *Pimpinella major*; звезда – *Primula elatior*;
 треугольник – *Parnassia vulgaris*; контур – значительное видовое разнообразие полемохоров

Основной модельной территорией стали районы боевых действий Ржевской битвы (1942–1943 гг.), расположенные в пределах Тверской области. Более детально изучены окрестности ключевых перевалочных пунктов (рис. 1), в которых полно реализовались уникальные феномены

полемохории, обусловленные колоссальным объемом заноса чужеродных диаспор (Нотов и др., 2019, 2020, 2021, 2022а, б, 2023). В прежних работах эти явления интерпретированы как варианты «неявной» полемохорности и «депортации» сообществ (фитоценозов). Данные явления обусловили многомерную гетерогенизацию биосистем и природных комплексов разного уровня (Нотов и др., 2024). Именно в этих стратегически крайне значимых перевалочных пунктах очень полно проявились все отмеченные феномены полемохории. Здесь, несмотря на сукцессионную динамику растительного покрова, более 80 лет сохраняются ассоциации, сходные со средневропейскими (Решетникова и др., 2021; Нотов и др., 2024). Самая сложная биогеографическая гетерогенность биосистем отмечена на перевалочных пунктах Погорело-Городищенской операции (КТ-1), а также на КТ-2 рядом с платформой Рождествено (рис. 1) и в окрестностях военной базы около станции Мончалово (Нотов и др., 2019, 2020, 2021, 2022а, б, 2023). В них начат комплексный анализ всех компонентов биоты (Нотов и др., 2024; Цуриков, Нотов, 2025; Kotkova et al., 2025).

Основными модельными видами в популяционных исследованиях были *Colchicum autumnale* L. (рис. 2), *Cruciata laevipes* Oriz, *Phyteuma nigrum* F.W.Schmidt (Нотов и др., 2020, 2021, 2022в, 2024). Значительный популяционный полиморфизм и весомая роль процессов гибридизации отмечена на КТ-1 и КТ-2 в местах совместного произрастания *Primula elatior* (L.) Hill и *P. veris* L. (рис. 3, 4, 5) (Нотов и др., 2022а, 2024; Жукова, Нотов, 2025). В этих пунктах собран гербарный материал для более детального анализа гетерогенности ценопопуляций *P. elatior* и *P. veris* (рис. 3–5). Экологическая поливариантность проанализирована у *Cruciata laevipes* на КТ-2 около дер. Папино (Нотов и др., 2020). Здесь выявлено разнообразие фитоценозов и экотопов с *Cruciata laevipes* (рис. 6). Эти данные сопоставлены со сведениями об экологии вида в Центральной Европе (Нотов и др., 2020, 2022а).

Результаты и обсуждение. Ключевые задачи популяционной биологии связаны с выявлением взаимосвязи размерных и структурных параметров популяций и динамики их функционирования и развития (Злобин, 2009; Злобин и др., 2013; Животовский, Османова, 2019, 2020). Для полемохорной фракции эти закономерности особенно значимы и еще недостаточно изучены (Vinogradova et al., 2021; Нотов и др., 2024). Наши исследования не только подтверждают устойчивость популяций ряда видов, но и возможность достижения ими высокой численности, способности к активной экологической и структурной дифференциации. Особое место занимают ценотически значимые виды, в числе которых *Colchicum autumnale*, *Cruciata laevipes*, *Phyteuma nigrum*, *Pimpinella major*, *Primula elatior* (рис. 2) (Нотов и др., 2019, 2020, 2021, 2022а, б).



Рис. 2. Клоны-гнезда *Colchicum autumnale* и локусы с их концентрацией, окрестности дер. Ревякино (Зубцовский р-н), 13.05.2022 г., фото В.А. Нотова

Эти черты сочетаются с различными типами поливариантности и популяционным полиморфизмом, что усиливает специфику отдельных ценопопуляционных локусов (Нотов и др., 2022в, 2024). Проявления такой гетерогенности недостаточно исследованы в пределах первичных ареалов видов (Taylor, Woodell, 2008; Brys, Jacquemyn, 2009; Jacquemyn et al., 2009; Tendal et al., 2018; Aavik et al., 2025). В Восточной Европе в полемохорных популяциях их анализ практически не проводили (Нотов и др., 2022в). Эти свойства наряду с последствиями масштабного заноса чужеродных семян стали основой для реализации выявленных нами феноменов полемохории (Нотов и др., 2024). Они также весьма значимы для понимания направлений развития популяционной биологии и инвазионной экологии (Нотов и др., 2024; Жукова, Нотов, 2025). В этой связи при описании результатов предварительного изучения популяций полемохоров, мы уделили внимание проявлениям поливариантности, популяционного полиморфизма и популяционному аспекту феноменов полемохории.

Поливариантность и популяционный полиморфизм

Эти явления крайне важны для осмысления динамики развития, ценопопуляций, анализа механизмов пространственной и структурной дифференциации (Злобин, 2009; Животовский, Османова, 2019, 2020; Животовский, 2021; Кашин и др., 2024). Они имеют ключевое значение для формирования популяционной биогеографии инвазионных видов и полемохоров, разработке подхода к выявлению их экогеографических единиц, экогеографических агрегаций.

В ценопопуляциях *Colchicum autumnale* обнаружены проявления поливариантности путей онтогенеза, биоморф, способов репродукции (Нотов и др., 2022в). Они обусловлены различной ролью вегетативного размножения, которое в некоторых сообществах и местообитаниях обуславливает массовое образование многокомпонентных клонов-гнезд (рис. 2). Нами выявлено 5 популяций этого вида, которые расположены в окрестностях пл. 208 км и дер. Ревякино (Зубцовский р-н), пл. Рождествено, дер. Папино и пос. Мончалово (Ржевский р-н). В ходе сукцессий в ряде случаев происходила их дифференциация на несколько ценопопуляций. В каждом местонахождении отмечено не менее 50–100 особей (Нотов и др., 2020в). Самая высокая численность отмечена около дер. Ревякино. В 2022 г. отмечено более 500 особей, а с учетом дочерних в 219 клонов-гнездах, всего особей – более 1200.

Локусы с максимальной концентрацией клонов и числом особей в гнездах приурочены к сообществам с высококонкурентными видами растений. Среди них *Urtica dioica* L., *Rubus caesius* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. В среднем в клонов-гнездах по 4–5 дочерних особей. Выявлено 10 клонов, в каждом из которых – 10 и более особей. В двух клонов – по 15 особей (рис. 2).



Рис. 3. Фитоценозы с *Crucjata laevipes* около дер. Папино (Ржевский р-н), 14.06.2020 г., фото В.А. Нотова

Значительная экологическая поливариантность отмечена у *Cruciata laevipes* около дер. Папино (рис. 4). Этот вид отмечен нами во всех типах фитоценозах, сформировавшихся в ходе сукцессий растительного покрова на территории площадью 10,5 га (Нотов и др., 2020). Однако ценотическая роль *C. laevipes* и участие других полемохоров сильно различаются. Фитоценозы с *C. laevipes* разнообразны по структуре и видовому составу, приурочены к экотопам, в разной степени сопряжены с железной дорогой Ржев–Вязьма и грунтовой дорогой Папино–Пустошки (Нотов и др., 2020).

Вдоль железнодорожной насыпи вид встречается в рудеральных и луговых фитоценозах с полемохорами и сорными видами. В них явно доминирует *Arrhenatherum elatius* (рис. 4). *C. laevipes* в разнотравно-злаковых и злаково-разнотравных луговых ассоциациях вдоль железной дороги также нередко встречается вместе с *Arrhenatherum elatius*. Однако в них обычно доминируют аборигенные луговые злаки. *C. laevipes* отмечен и в луговых мелкозлаковых вариантах. В сходных по составу травяного яруса опушечных фитоценозах *C. laevipes* устойчива и на участках зарастающих серой ольхой.

На месте защитных древесных насаждений и насыпей запасных железнодорожных путей и грунтовой дороги сформировались лесные сообщества из березы и осины, местами с участием ели, а также дуба и тополя (*Populus suaveolens* Fisch.), которые были в посадках вдоль железной дороги. *C. laevipes* хорошо удерживается в нитрофильно-травяных вариантах мелколиственных сообществ смешанного состава, в ряде случаев встречается в осинниках и сероольшаниках (рис. 4). Весьма разнообразны опушечные фитоценозы с *C. laevipes*, связанные с этими лесными вариантами. В некоторых местах вдоль опушек он устойчив и в сообществах с *Chamaenerion angustifolium*. (рис. 4).

C. laevipes регулярно встречается и на заболоченных участках с *Carex acuta*, *Carex cespitosa*, *Carex vesicaria* L., *Calamagrostis canescens* (Weber) Roth., зарастающих серой ольхой. Мозаика фитоценозов с признаками заболачивания сложная, но избыточное увлажнение не препятствует сохранению в них *C. laevipes* (рис. 4).

Спектр сообществ с участием *C. laevipes* весьма широкий. В них достаточно полно представлены диагностические виды синтаксонов средневропейской растительности, где в диагностическом компоненте есть *C. laevipes* (Нотов и др., 2020). С учетом тенденций трансформации ландшафта и сукцессионной динамики *C. laevipes*, вероятно, как и другие полемохоры вначале был элементом луговых и рудеральных сообществ, похожих на ассоциации союза *Arrhenatherion elatioris*. По мере развития нитрофильных ассоциаций *C. laevipes* сохранил устойчивость и в этих фитоценозах. Сохранение вида в лесных фитоценозах свидетельствует о реализации во вторичном ареале адаптивного потенциала, проявляемого в Центральной Европе (Нотов и др., 2020, 2022б).

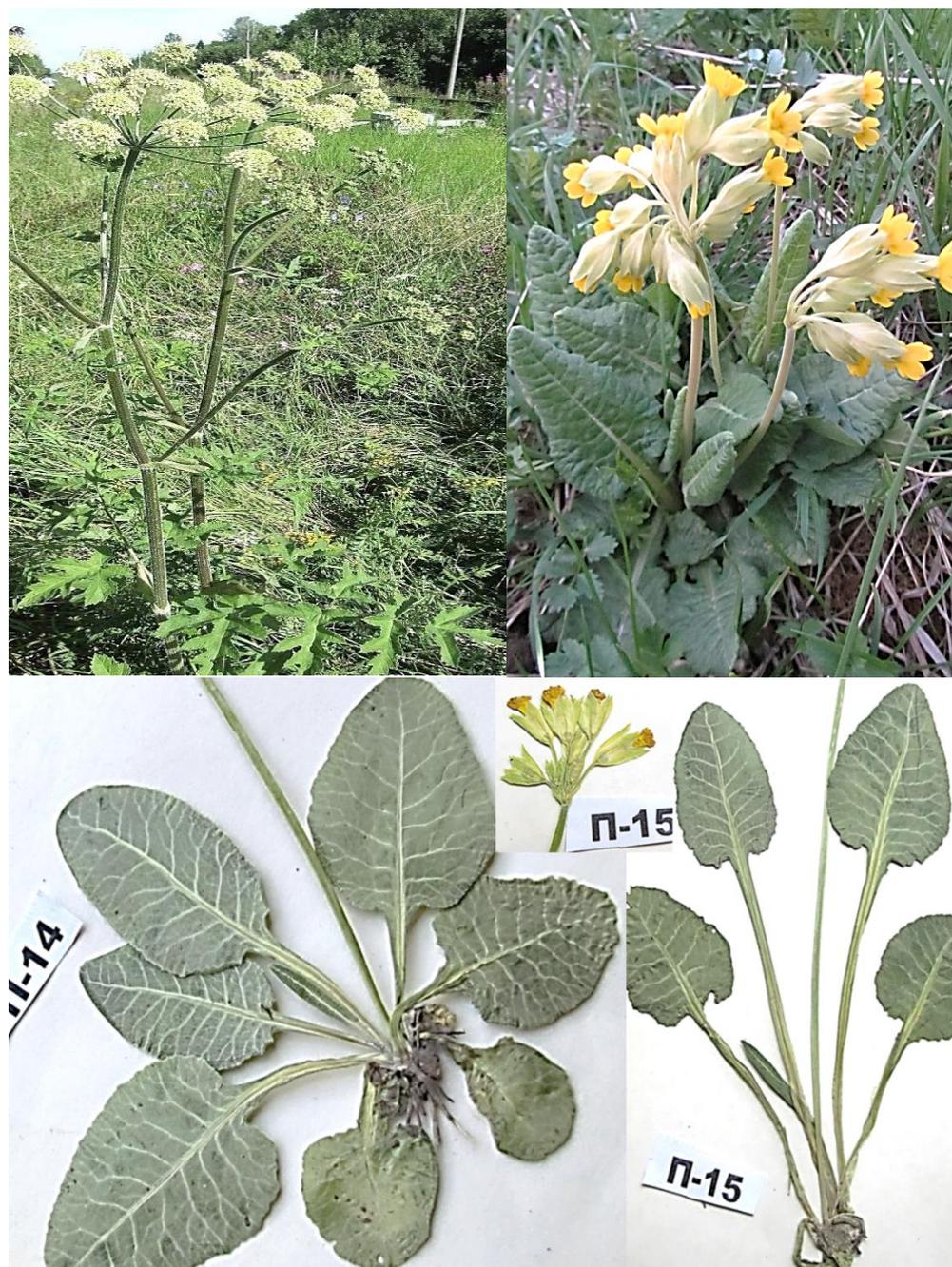


Рис. 4. Ценопопуляции полемохоров с гибридами и высоким полиморфизмом:
гибрид *Heracleum sphondylium* × *H. sibiricum*, у пл. Рождествено (Ржевский р-н),
10.08.2019 г., (вверху, слева);
полиморфизм *Primula veris* в местах совместного произрастания с *P. elatior*:
около пл. 208 км (Зубцовский р-н), 13.05.2022 г. (вверху, справа),
в окрестностях пл. Рождествено, 22.05.2022 г. (образцы П-14 и П-15)
фото В.А. Нотова

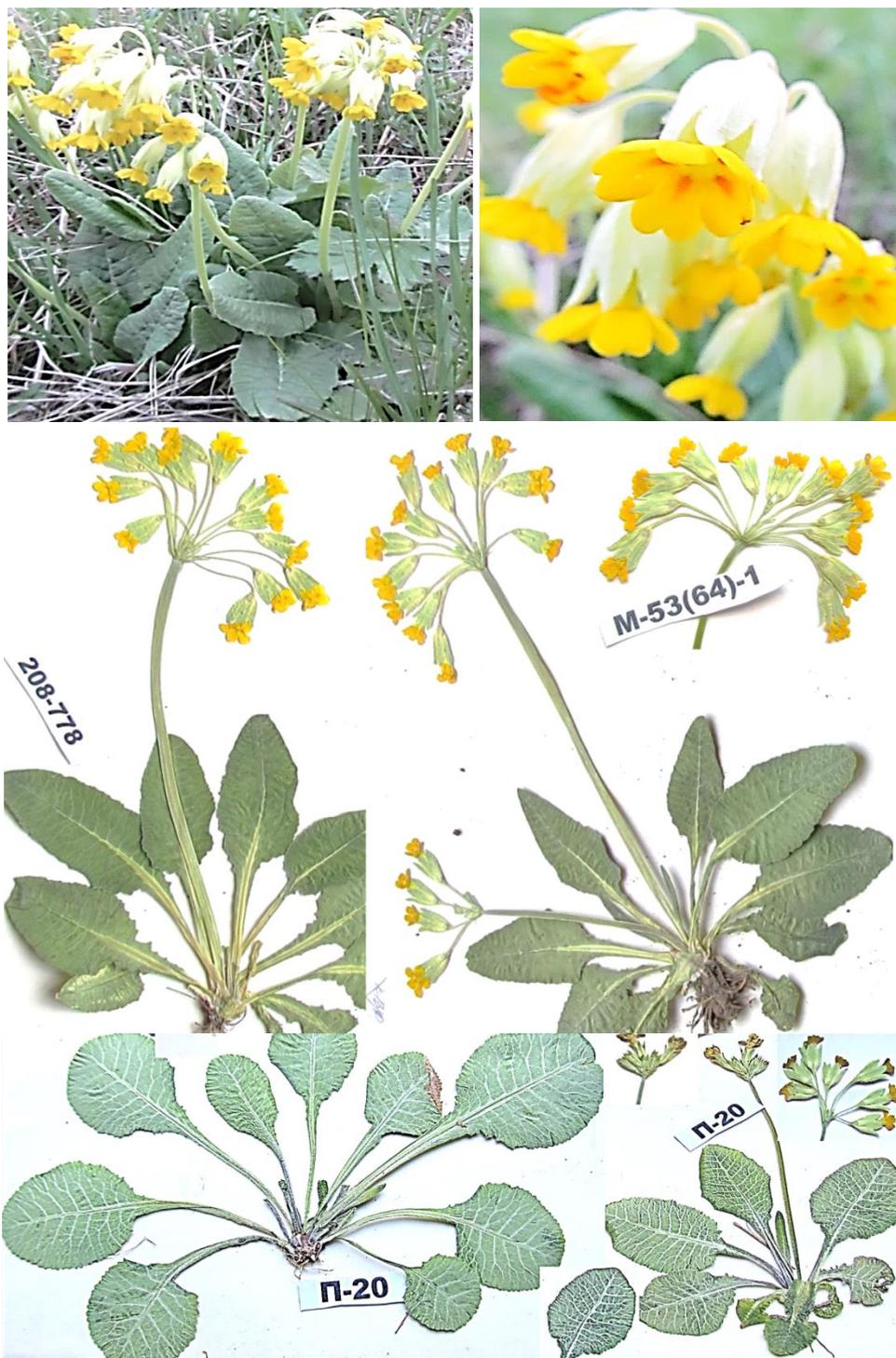


Рис. 5. Полиморфизм *Primula veris* при совместном произрастании с *P. elatior*: у пл. 208 км (Зубцовский р-н), 13.05.2022 г. (вверху и образец 208-778), в окрестностях ст. Мончалово, (Ржевский р-н), 31.05.2022 г. (образец M-53(64)-1), около пл. Рождествено, 22.05.2022 г. (образец П-20) фото В.А. Нотова

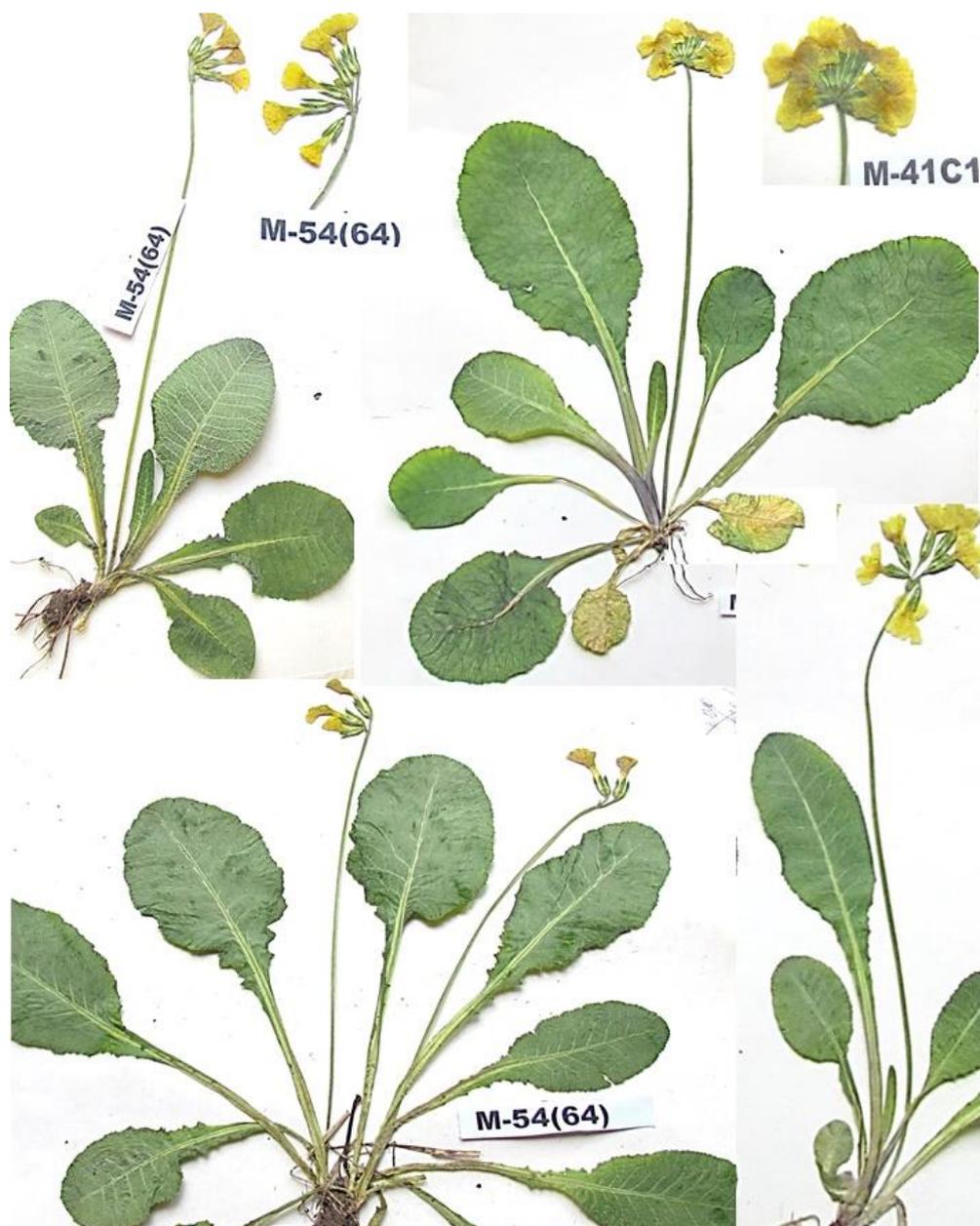


Рис. 6. Полиморфизм *Primula elatior*, Мончалово (Ржевский р-н), 31.05.2022 г.
фото В.А. Нотова

Гетерогенность популяций полемохоров увеличивают процессы гибридизации и варианты популяционного полиморфизма. Для данной фракции флоры они еще не исследованы. В Центральной России выявлена гибридизация полемохоров с аборигенными видами. Отмечены гибриды *Pimpinella major* × *P. saxifraga*, *Heracleum sphondylium* × *H. sibiricum*

(рис.4), *Primula elatior* × *P. veris* (Нотов, 2019; Решетникова и др., 2021; Майоров, 2025). Найден также гидрид между двумя чужеродными видами – *Phyteuma nigrum* × *P. spicatum* (Майоров, 2025).

При гибридизации, сопряженной с высоким полиморфизмом, возникают большие таксономические трудности, которые осложняют идентификацию и анализ популяций. Возможно образование сложных многовидовых комплексов (Камелин, 2009; Шнеер и др., 2023). Среди групп, часть видов которых появилась в Центральной России в результате полемохорного заноса, особенно интересны виды рода *Primula*. Интерес к ней у систематиков и эволюционистов стал расти после работ Ч. Дарвина (Christy, 1897; Valentine, 1952; Mowat, 1961; Langer, Saukel, 1993; Taylor, Woodell, 2008; Brys, Jacquemyn, 2009; Jacquemyn et al., 2009; Keller et al., 2016, 2021). До сих пор она находится в центре внимания (Deschepper et al., 2017; Tendal et al., 2018; Aavik et al., 2025; Triest, Van Rossum, 2025).

Выявленные на ключевых территориях района Ржевской битвы в сообществах с особым разнообразием полемохоров места совместного произрастания *Primula elatior* и *P. veris* способны стать уникальными моделями для популяционной биогеографии и генетики популяций. В них на КТ-1 и КТ-2 полно представлен полиморфизм среднеевропейских популяций этих видов. Здесь встречаются, например, фенотипы *P. veris* с обильным сизоватым опушением, широкояйцевидными пластинками листьев и короткими черешками (рис. 4, 5). Некоторые из них похожи на *P. veris* var. *columnae* (Ten.) В. Bock (*P. veris* subsp. *suaveolens* (Bertol.) Gutermann et Ehrend). Есть также фенотипы с сочетанием признаков, которое характерно для выделяемых иногда у *P. veris* в Центральной Европе подвидов, разновидностей (Langer, Saukel, 1993; Brys, Jacquemyn, 2009 и др.). Представленные на КТ-1 и КТ-2 популяции *P. elatior* также весьма неоднородны (рис. 6) и отображают природный полиморфизм вида (Christy, 1897; Taylor, Woodell, 2008).

Широко распространены гибриды *Primula elatior* с *P. veris*, в образовании которых могут участвовать все разновидности и подвиды этих видов (Tendal et al., 2018). Как гибридные виды описаны *P. × media* Peterm., *P. × aranensis* Cadevall, *P. × bifrons* Chatenier, *P. × legionensis* Rothm., *P. × tomasinii* Gren. et Godron. Кроме того, *P. elatior* и *P. veris* образуют гибриды еще и с обычной для Центральной Европы *P. vulgaris* Huds. (Mowat, 1961; Schmidt-Lebuhn et al., 2012; Tendal et al., 2018). Ряд особей на КТ-1 и КТ-2 являются, по-видимому, гибридами.

Только проведение детальных исследований с использованием методов популяционной генетики позволит корректно интерпретировать разнообразие популяционных комплексов видов *Primula*, образовавшихся на КТ-1 и КТ-2. По-видимому, в эти пункты в результате полемохории были занесены различные подвиды и разновидности *P. elatior* и *P. veris* и их гибриды. Возможно, в данных местообитаниях изначально были и аборигенные популяции *P. veris*. Высокая гетерогенность образовавшихся

комплексов с чужеродными популяциями *P. elatior* и полемохорными внутривидовыми фракциями *P. veris* и гибридов этих видов может усиливаться также благодаря гибридизации, происходящей в настоящее время. Моделирование структуры подобных комплексов осложняется в связи с проявлением различных форм «неявной» полемохории.

Феномены полемохории

Анализ экосистем в месте стратегических перевалочных пунктов Ржевско-Вяземского плацдарма, в которых длительное время регулярно попадали огромные объемы семян из Центральной Европы, позволил выявить три ключевых феномена (Нотов и др., 2024):

- 1) полемохорные внутривидовые фракции и популяции видов, встречающихся в оккупированном регионе;
- 2) «депортация» чужеродных сообществ (фитоценозов);
- 3) многомерная биогеографическая гетерогенность беллигеративных ландшафтов (полемохорная гетерогенизация биосистем).

Феномены обусловлены грандиозными объемами многократно заносимых диаспор всех видов средневропейских сообществ, включая растения с центральноевропейскими ареалами и с широким долготным распространением (Нотов А., Нотов В., 2019; Нотов и др., 2023).

1. «Неявная» полемохорность. Подтвердить образование части особей и всей популяции из полемохорно занесенных диаспор для видов, представленных в региональной флоре, даже с помощью всех современных методов генетики популяций крайне сложно. Данный феномен был ассоциирован с «неявной» полемохорностью (Нотов и др., 2024). Он мог быть реализован у видов с разными флорогенетическими статусами. В их числе крайне редкие и обычные во флоре региона аборигенные растения, различные по частоте встречаемости, времени и способу иммиграции адвентивные виды (Нотов и др., 2022а, б 2023). Необходимы детальные популяционно-генетические исследования на ключевых территориях Ржевско-Вяземского плацдарма. Лишь в редких случаях возможно его выявление этого феномена в ходе анализа данных биогеографии, экологии и фитоценологии. В Тверской области на ключевых перевалочных пунктах в результате полемохории могли возникнуть некоторые популяции *Allium angulosum* L., *Carex disticha* Huds., *C. hartmaniorum* Cajander, *Salvia pratensis* L., *Sanguisorba officinalis* L. (Нотов А., Нотов В., 2019; Нотов и др., 2022а, б, 2023).

2. «Депортация» сообществ. Примерами реализации этого феномена могут быть сложные многокомпонентные фитоценозы с полемохорами на КТ-1 (рис. 1). Несмотря на активную сукцессионную динамику растительности в окрестностях крупных перевалочных пунктов сообщества, сходные со средневропейскими ассоциациями, сохраняются уже более 80 лет (Нотов А., Нотов В., 2019; Решетникова и др., 2021; Нотов и др., 2022а, б, 2023). В ряде луговых фитоценозов на КТ-1 полно представлены диагностические виды класса *Molinio-*

Arrhenatheretea Tx. 1937 и ряда соподчиненных синтаксонов. В их числе порядок *Arrhenatheretalia elatioris*. Tüxen 1931, союзы *Arrhenatheretalia elatioris* Luquet 1926 и *Trisetum flavescens-Polygonum bistorta* Br.-Bl. et Tx. ex Marshall 1947. В общей сложности на этих двух территориях отмечено 148 диагностических видов указанных синтаксонов (Нотов и др., 2023). Из них 81 вид – для класса *Molinio-Arrhenatheretea*, 51 – для порядка *Arrhenatheretalia elatioris*, 55 – для союза *Arrhenatherion elatioris* и 35 – для союза *Trisetum flavescens-Polygonum bistorta*.

Сопоставимые данные получены и по ключевым военным объектам Ржевского района. Итоги такой «ценотической инвазии» многократно отчужденных и «депортированных» в виде суммарной продукции со всеми диаспорами из среднеевропейских ассоциаций в «аборигенные» можно считать аналогами натурализации.

3. *Многомерная биогеографическая гетерогенность.* Эта форма гетерогенности наиболее полно проявляется при реализации первых двух феноменов. Многомерность выражается в том, что во все типы биологических систем надорганизменного уровня могут включаться полемохорные компоненты. Благодаря воздействию полемохории на разнообразие биосистем популяционно-видового ранга и биоценозов происходит полемохорная трансформация растительности и флоры. Существенно возрастает гетерогенность биоты в связи с образованием чужеродных популяций и внутривидовых фракций видов, представленных во флоре региона. Кроме аборигенных и адвентивных популяций и видов во флоре появляются ещё полемохорные, а также элементы смешанного генезиса – аборигенно-полемохорные (Нотов и др., 2023). Встречаемость уникальных устойчивых фитоценозов, похожих на среднеевропейские сообщества, позволяет и в биоценоотическом покрове находить «полемохорные» и «аборигенно-полемохорные» ассоциации. Обосновать полемохорность объекта достаточно сложно, и она крайне неоднозначно соотносится с чужеродным и аборигенным статусом видов и популяций (Решетникова и др., 2021; Нотов и др., 2023). Биогеографическая гетерогенность беллигеративных ландшафтов может увеличиваться в ходе сукцессионной динамики растительного покрова, дальнейшей антропогенной трансформации флоры. Детальный анализ КТ-1 и КТ-2 позволил смоделировать этапы формирования вторичных лесных сообществ с полемохорами на основе луговых и рудеральных, а также формы включения ценотически более активных полемохоров в болотные фитоценозы (Нотов и др., 2020; 2022а, б, 2023). Эти материалы важны для оценки послевоенной адвентизации флоры и сукцессионной динамики растительности, которые способствовали усилению гетерогенности биосистем.

Осмысление феноменов полемохории имеет фундаментальное значение (Нотов и др., 2024). Оно будет способствовать формированию

адекватного терминологического базиса биогеографии, теоретической экологии, популяционной биологии, фитоценологии.

Ключевые территории района Ржевской битвы – уникальные модели для системного изучения феноменов полемохории. Актуален детальный популяционный анализ сложных агрегатов микровидов, агамно-половых комплексов (Решетникова и др., 2021; Нотов и др., 2023, 2024). Большой интерес представляет выявление разнообразия представителей рода *Alchemilla* L., микровиды которого склонны к полемохорным заносам (Piirainen, Chkalov, 2018). Нами организовано также изучение всех основных компонентов биоты. Оно позволяет регулярно выявлять новые для Тверской области виды лишайников и лишенофильных грибов (Коткова и др., 2023, 2024; Kotkova et al., 2025). Дальнейшее изучение данных групп интересно не только для оценки уровня видового разнообразия, но и с позиции выявления чужеродной фракции. Работ по адвентивным лишайникам и грибам еще очень мало (Essl, Lambdon, 2009; Osyczka, 2010). Исследуют в этом отношении, прежде всего, фитопатогенные грибы (Ширяев и др., 2024). Более того, лишайники и близкие к ним нелихенизированные грибы практически не изучали на объектах, связанных с войной (Gilbert, 2000; Wearn, Hudson, 2014). Пока не вполне ясна роль полемохорных заносов в их расселении (Цуриков, Нотов, 2025). На КТ-1 и КТ-2 в результате предварительного анализа обнаружено 11 видов лишенофильных грибов. Максимальное их богатство отмечено на Мончаловском участке, который имеет самую большую площадь, сложную структуру ландшафтов и растительного покрова (Цуриков, Нотов, 2025).

Заключение. Таким образом, изучение особенностей структуры и динамики популяций, сформировавшихся в результате полемохории, можно рассматривать как важный фактор развития популяционной биологии и формирования нового направления инвазионной экологии.

Актуален анализ разных типов поливариантности в популяциях полемохоров, включая биоморфологическую, экологическую и способов репродукции. Необходимо более детальное изучение популяционного полиморфизма и гибридизации. Интересно изучение комплекса видов *Primula*, выявление полемохорных внутривидовых фракций и форм полиморфизма.

Отдельной комплексной задачей может стать системный анализ феноменов полемохории. Отмеченные направления значимы не только для популяционной биологии. Они связаны с теоретическими основами широкого спектра биологических и экологических дисциплин. Среди них биогеография, фитоценология, биоморфология, популяционная генетика, аут- и синэкология, охрана биоты и рациональное природопользование.

Авторы выражают глубокую благодарность А.В. Халиманчуку (Военно-исторический поисковый центр «Память 29 армии»), руководителю поискового отряда «Звезда» В.В. Стрельникову за ценные консультации.

Список литературы

- Антонова Т.И., Арефьева М.А., Банаев Е.В. и др.* 2024. Лесные генетические ресурсы России: изучение, сохранение, использование, управление: Коллективная монография в 2-х книгах. Кн. 1. Пушкино. 546 с.
- Бигильдина Э.Р., Усманова А.Р., Сайфуллин И.Ю., Файрузов И.И.* 2021. Беллигеративные ландшафты: история вопроса, особенности формирования, проблемы использования // Астрахан. вестн. экол. образования. № 6(66). С. 30-40.
- Виноградова Ю.К.* 2024. Проблематика исследований инвазионной биологии растений в России и странах СНГ // Промышленная ботаника. Т. 24. № 1. С. 99-106.
- Животовский Л.А.* 2021. Генетика природных популяций. Йошкар-Ола. Вертикаль. 600 с.
- Животовский Л.А., Османова Г.О.* 2019. Популяционная биогеография растений. Йошкар-Ола: Вертикаль. 128 с.
- Животовский Л.А., Османова Г.О.* 2020. Экогеографические единицы и охрана внутривидового разнообразия // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 124-136.
- Жукова Л.А., Нотов А.А.* 2025. Полемохория и проблемы популяционной биологии // Экологические последствия войны: полемохоры в ландшафтах Восточной Европы: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 30-32.
- Злобин Ю.А.* 2009. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Унив. книга. 263 с.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А.* 2013. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Унив. книга. 439 с.
- Камелин Р.В.* 2009. Особенности видообразования у цветковых растений // Труды Зоологического института РАН. 2009. Т. 313. S1. С. 141-149.
- Кашин А.С., Богослов А.В., Крицкая Т.А., Шилова И.В., Кондратьева А.О., Пархоменко А.С.* 2024. Популяционный полиморфизм и особенности экологии представителей рода *Delphinium* L. в Европейской России. Саратов. 204 с.
- Королькова Е.О., Васильков Я.Е.* 2020. Биоклиматическое моделирование распространения западноевропейских видов сосудистых растений для установления их полемохорного происхождения на территории Средней России // Информ. технологии в исследовании биоразнообразия. М. С. 314-315.
- Коткова В.М., Афонина О.М., Алвердиева С.М. и др.* 2024. Новые находки водорослей, грибов, лишайников и мохообразных. 13 // Новости систематики низших растений. Т. 58-1. С. R1-R45.
- Коткова В.М., Чернядьева И.В., Давыдов Е.А. и др.* 2023. Новые находки водорослей, грибов, лишайников и мохообразных. 12 // Новости систематики низших растений. Т. 57-2. R1-R58.
- Майоров С.Р.* 2025. Растения-полемохоры в Центральной России: история, изученность и перспективы исследований // Экологические последствия войны: полемохоры в ландшафтах Восточной Европы. Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 43-45.
- Найденова Е.И., Остищева Н.В.* 2015. Морфобиологические особенности вида *Colchicum autumnale* L. при интродукции на Юге Среднерусской возвышенности // Исследования в области естеств. наук. № 6(42). С. 30-34.
- Нотов А.А., Мейсурова А.Ф., Иванова С.А., Нотов В.А.* 2024. Полемохоры как

- триггерный объект в науке и образовании // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(76). С. 130-144.
- 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., Зуева Л.В., Андреева Е.А., Мидоренко Д.А. 2019. 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., Андреева Е.А., Мидоренко Д.А. 2022а. Динамика фитоценозов с участием полемохоров в окрестностях поселка Мончалово (Тверская область) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(68). С. 100-119.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Петухова Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А. 2022б. Особенности натурализации некоторых полемохоров в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1(65). С. 141-163.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В., Андреева Е.А. 2023. Полемохоры в экосистемах района боевых действий Погорело-Городищенской операции // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1(69). С. 250-275.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В., Мидоренко Д.А. 2020. *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., Мейсурова А.Ф., Зуева Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А. 2021. *Phyteuma nigrum* в экосистемах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2021. № 2(62). С. 134-147.
- Нотов А.А., Петухова Л.В., Степанова Е.Н., Мейсурова А.Ф., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В. 2022в. Биоморфологические исследования как элемент комплексного анализа полемохоров Тверской области // Биоморфология растений: традиции и современность. Киров: Вятский гос. ун-т. С. 261-266.
- Огуреева Г.Н., Леонова Н.Б., Микляева И.М. и др. 2020. Биоразнообразие биомов России: равнинные биомы. М.: МГПУ. 623 с.
- Панасенко Н.Н. 2022. Роль инвазионных растений в современных процессах преобразования растительного покрова: дис. ... д-ра биол. наук. М. 390 с.
- Решетникова Н.М. 2020. Проблемы охраны растений, обитающих в Центральной России на восточной границе ареала // Флора и охрана генофонда. М: МГУ. С. 84-90.
- Решетникова Н.М., Нотов А.А., Майоров С.Р., Щербakov А.В. 2021. Великая Отечественная война как фактор флорогенеза: результаты поиска полемохоров в Центральной России // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 4. С. 297-317.
- Розенберг Г.С., Гелаивили Д.Б. 2013. 100 основных экологических проблем: взгляд из Великобритании // Биосфера. Т. 5. № 4. С. 374-383.
- 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. Ижевск. С. 182-185.
- Титовец А.В., Решетникова Н.М. 2022. Распространение чужеродных и

- инвазионных видов растений в границах особо охраняемых природных территорий на примере национального парка «Смоленское Поозерье» // Фитоинвазии: остановить нельзя сдаваться. М.: МГУ. С. 229-235.
- 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. С. 147-148.
- Фельбаба-Клушина Л.М. 1995. Биоэкология *Colchicum autumnale* L. и мониторинг состояния его популяций в Украинских Карпатах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ужгород. 25 с.
- Хорун Л.В. 2014. Проблемы инвазионной экологии растений в зарубежной научной литературе // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. № 3. С. 64-77.
- Цуриков А.Г. Нотов А.А. 2025. Лихенофильные грибы в экосистемах беллигеративных ландшафтов Ржевской битвы // Экологические последствия войны: полемохоры в ландшафтах Восточной Европы. Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию Победы в Великой Отечественной войне. Тверь. С. 87-89.
- Чичагов В.П. 2014. Военные преобразования равнин Прикаспия во время Великой Отечественной войны // Астрахан. вестн. экол. образования. № 2(28). С. 16-24.
- Ширяев А.Г., Булгаков Т.С., Змитрович И.В. 2024. Чужеродная микобиота России: видовой состав и его многолетняя динамика // Промышленная ботаника. Т. 24. № 2. С. 196-200.
- Шнеер В.С., Пунина Е.О., Домашкина В.В., Родионов А.В. 2023. Криптогибриды у растений – подводная часть айсберга // Бот. журн. 2023. Т. 108. № 12. С. 1037-1052.
- Щербаков А.В. 2024. Стоит ли искать растения-полемохоры в Центральном Черноземье и, если да, то где? // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2024: Материалы межрегион. науч. конф. Курск. С. 146-149.
- Юрцев Б.А. 1987. Популяции растений как объект геоботаники, флористики, ботанической географии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 581-588.
- Aavik Ts., Reitalu T., Kivastik M., Reinula I., Träger S., Uuemaa E., Barberis M., Biere A., Castro S., Cousins S.A.O., Csecserits A., Dariotis E., Fišer Ž., Grzejszczak G., Hui C.N., Hool K., Jacquemyn H., Julien M., Klisz M., Kmoch A. et al. 2025. A pan-european citizen science study shows population size, climate and land use are related to biased morph ratios in the heterostylous plant *Primula veris* // Journal of Ecology. 2025. Advance online publication. P. 1-19.
- Brys R, Jacquemyn H. 2009. Biological flora of the British Isles: *Primula veris* L. // J. Ecol. V. 97. P. 581-600.
- Brys, R., Jacquemyn, H. 2015. Disruption of the distylous syndrome in *Primula veris* // Annals of Botany. V. 115. P. 27–39.
- Christy R.M. 1897. *Primula elatior* in Britain: its distribution, peculiarities, hybrids, and allies // Journal of the Linnean Society (Botany). V. 33. P. 172-201.
- Deschepper, P., Brys, R., Fortuna, M. A., Jacquemyn, H. 2017. Analysis of spatial genetic variation reveals genetic divergence among populations of *Primula veris* associated to contrasting habitats // Scientific Reports. V. 7. 8847.

- Essl F., Lambdon P.W. 2009. Alien bryophytes and lichens of Europe // Handbook of alien species in Europe. Invading nature. Ch. 3. Dordrecht: Springer. P. 29-42.
- Gilbert O. 2000. The lichens of disused World War 2 airfields // Lichenologist. V. 32. № 6. P. 585-600.
- Jacquemyn H., Endels P., Brys R., et al. 2009. Biological Flora of the British Isles: *Primula vulgaris* Huds. (*P. acaulis* (L.) Hill). Journal of Ecology 97 (4): 812–833.
- Jung L.S., Eckstein R.L., Otte A., Donath T.W. 2012. Biological flora of Central Europe: *Colchicum autumnale* L. // Perspectives of Plant Ecology, Evolution and Systematics. V. 13. P. 227-244.
- Keller B., de Vos J.M., Schmidt-Leubuh A.N., et al. 2016. Both morph- and species-dependent asymmetries affect reproductive barriers between heterostylous species // Ecology and Evolution. V. 6 (17). P. 6223-6244.
- Keller B., Ganz R., Mora-Carrera E., Nowak M.D., Theodoridis S., Koutroumpa K., Conti E. 2021. Asymmetries of reproductive isolation are reflected in directionalities of hybridization: integrative evidence on the complexity of species boundaries // New Phytologist. 2021. V. 229(3). P. 1795-1809.
- Korolkova E.O., Vasilkov Ya.E. 2019. Bioclimatic modeling of *Avenella flexuosa* (L.) Drejer distribution in connection with its possible polemochoral origin on the territory of Central Russia // Соц.-экологические технологии. № 4. С. 414-425.
- Kotkova V.M., Afonina O.M., Belyakov E.A. et al. 2025. New cryptogamic records. 15 // Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii. T. 59-1. R1-R26.
- Längner R., Saukel J. 1993. Systematics of *Primula veris* (Primulaceae) // Pl. Syst. Evol. V. 188. P. 31-55.
- Mowat A.B. 1961. An investigation of mixed populations of *Primula veris* and *P. vulgaris* // Transact. Bot. Soc. Edinburgh. V. 39 (2). P. 206-211.
- Osyczka P. 2010. Alien lichens unintentionally transported to the “Arctowski” station (South Shetlands, Antarctica) // Polar Biology. V. 33. № 8. P. 1067-1073.
- Piirainen M., Chkalov A. 2018. *Alchemilla parcipila* Juz. and *A. stellaris* Juz. as polemochores in Finland – the first records outside Russia – and the correct identity of *A. polemochora* S.E. Fröhner // Memo. Soc. Fauna Flora Fenn. V. 94. P. 67-77.
- Schmidt-Leubuh A.N., de Vos J.M., Keller B., Conti E. 2012. Phylogenetic analysis of *Primula* section *Primula* reveals rampant non-monophyly among morphologically distinct species // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 65 (1). P. 23-34.
- Taylor K., Woodell S.R.J. 2008. Biological Flora of the British Isles: *Primula elatior* (L.) Hill // Journal of Ecology. V. 96(5). P. 1098-1116.
- Tendal K., Ørgaard M., Larsen B., Pedersen C. 2018. Recurrent hybridisation events between *Primula vulgaris*, *P. veris* and *P. elatior* (Primulaceae, Ericales) challenge the species boundaries: using molecular markers to re-evaluate morphological identifications // Nordic Journal of Botany. V. 36 (9).
- Tokhtar V.K., Kurskoy A.Y., Vinogradova Y.K., Notov A.A., Danilova E.S. 2021. Main directions of the study of plant invasions in Russia // Environmental and Socio-Economic Studies. V. 9. № 4. P. 45-56.
- Triest L., Van Rossum F. 2025. When recreational infrastructure contributes to endangered species conservation: genetic evaluation of translocated *Primula vulgaris* (Primulaceae) populations in a golf course area // An. Bot. mcaf066.
- Valentine D.H. 1952. Studies in British Primulas. III. Hybridization between *Primula elatior* (L.) Hill and *P. veris* L. // The New Phytologist. V. 50. № 3. P. 383-399.

- Vinogradova Y.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. 1477.
- Wearn J., Hudson J. 2014. Lichens and war graves – from Kew's archives to the modern day // *British Lichen Society Bulletin*. V. 114. P. 23-26.
- Wheeler B.R., Hutchings M.J. 2002. *Phyteuma spicatum* L. // *J. Ecology*. V. 90. № 3. P. 581-591.

POPULATION ASPECTS OF POLEMOCHORE HETEROGENIZATION OF BIOSYSTEMS

A.A. Notov¹, L.A. Zhukova²

¹Tver State University, Tver

²Mari State University, Yoshkar-Ola

The study of polemochores is of great interest for population biology. A large-scale invasion of Central European plants into Eastern Europe contributed to the heterogenization of biosystems at all levels. A comprehensive analysis of the polyvariance of polemochore ontogeny in the secondary habitat is very interesting. The hybridization of polemochores with native species deserves special attention. The study of model cenopopulations of *Primula* species in the areas of Rzhev Battle is also relevant.

Keywords: *polemochores, biological invasions, belligerative landscapes, cenopopulations, population biology, Battle of Rzhev, Great Patriotic War, Tver region.*

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.

ЖУКОВА Людмила Алексеевна – Заслуженный деятель науки Российской Федерации, доктор биологических наук, почетный профессор ФГБОУ ВО «Марийский государственный университет», 424002, г. Йошкар-Ола, ул. Осипенко, д. 60; e-mail: pinus9@mail.ru.

Нотов А.А. Популяционные аспекты полемохорной гетерогенизации биосистем / А.А. Нотов, Л.А. Жукова // *Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология*. 2025. № 4(80). С. 168-186.

Дата поступления рукописи в редакцию: 02.09.25

Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25