

СОДЕРЖАНИЕ

Том 82, номер 4, 2021

(Воспроизводится в журнале “Current Contents”)

- От мониторинга популяции к математической модели:
новая парадигма популяционного исследования
Д. О. Логофет, Н. Г. Уланова 243
- Форма клеток бактерий. Некоторые особенности ультраструктуры,
эволюции и экологии
М. Д. Павлова, А. М. Асатурова, А. Е. Козицын 270
- Проблемы исследования процессов аккумуляции и гипераккумуляции
растениями химических элементов
Т. И. Сиромля, Ю. В. Загурская 283
- Великая отечественная война как фактор флорогенеза: результаты поиска
полемохов в центральной России
Н. М. Решетникова, А. А. Нотов, С. Р. Майоров, А. В. Щербаков 297
-

Памяти ученого

- Профессор В. Ф. Крапивин (1936–2021) 318
-
-

Contents

Vol. 82, No. 4, 2021

(Indexed in “Current Contents”)

From population monitoring to a mathematical model: The new paradigm of population research <i>D. O. Logofet, N. G. Ulanova</i>	243
Bacterial cell shape. Some features of ultrastructure, evolution and ecology <i>M. D. Pavlova, A. M. Asaturova, A. E. Kozitsyn</i>	270
Problems of investigation of chemical elements accumulation and hyperaccumulation by plants <i>T. I. Siromlya, Y. V. Zagurskaya</i>	283
The Great Patriotic War as a factor of florogenesis: Results of the search for polemochores in Central Russia <i>N. M. Reshetnikova, A. A. Notov, S. R. Mayorov, A. V. Shcherbakov</i>	297

In Memoriam

Professor V. F. Krapivin (1936–2021)	318
--------------------------------------	-----

УДК 574.34:512.643.8

ОТ МОНИТОРИНГА ПОПУЛЯЦИИ К МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ: НОВАЯ ПАРАДИГМА ПОПУЛЯЦИОННОГО ИССЛЕДОВАНИЯ

© 2021 г. Д. О. Логофет¹, *, Н. Г. Уланова², **

¹Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН, лаборатория математической экологии
Пыжевский пер., 3, Москва, 119017 Россия

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра экологии и географии растений
Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

*E-mail: danilal@postman.ru

**E-mail: nulanova@mail.ru

Поступила в редакцию 29.03.2021 г.

После доработки 19.04.2021 г.

Принята к публикации 25.04.2021 г.

Новая парадигма популяционного исследования — это формулировка традиционных и новаторских тем популяционной теории в терминах матричной модели динамики изучаемой популяции с дискретной (возрастной, стадийной или иного рода) структурой, изучение релевантных свойств этой модели, их интерпретация в биологических терминах и получение объективных количественных характеристик. Доступные знания биологии вида и способ мониторинга популяции определяют граф жизненного цикла организмов, который задает, в свою очередь, по стандартному правилу теории матриц, строение проекционной матрицы популяции (ПМП) — сердцевины матричной модели — и предопределяет ее дальнейшие свойства. Калибровка ПМП по эмпирическим данным придает количественную определенность ее элементам — демографическим параметрам популяции, — после чего нужные свойства и количественные показатели популяции получают соответствующими методами матричной алгебры. Обзор дает представление о широком спектре проблем, изучаемых в рамках новой парадигмы, и широких возможностях матричных моделей динамики популяций в решении этих проблем. Наиболее подробно рассмотрены задача и методические трудности оценки жизнеспособности популяции по данным многолетнего мониторинга ее структуры. Отмечены актуальные направления развития и применения математического аппарата матричных моделей.

DOI: 10.31857/S0044459621040035

В научных исследованиях, экспериментах или наблюдениях за популяциями растений или животных возникает потребность сравнивать состояние (в том числе и разновидовых) популяций в разных точках времени и/или пространства. В таких условиях особенно важно иметь показатель, который выражен числом и вычисляется по общей методике для разных объектов. Такой методикой служит *матричное моделирование* динамики популяций с дискретной структурой, и эта методика позволяет получить нужный показатель — *меру приспособленности* локальной популяции (На земле..., 2015).

Дискретная структура популяции возникает из представлений о *дискретности онтогенеза*, т.е. о существовании определенных и различных стадий, или этапов, в индивидуальном развитии особей данного биологического вида (Белякова и др., 2007; Держинский и др., 2013), и согласно этим представлениям происходит сбор эмпирических

данных о популяции изучаемого вида. В качестве основания для классификации особей может выступать возраст, размер, масса тела, физиологическое состояние, фенотип и т.п., т.е. любой наблюдаемый признак, если он подкреплен соответствующим знанием биологии вида. В ботанических исследованиях преобладают работы по анализу спектров возрастных состояний, по возрасту и жизненности (см. ниже), в зоологии — по возрасту, размерным категориям, физиологическому статусу, стадиям онтогенеза (Чеснова, Стриганова, 1999; Клевезаль, 2007).

Проблема дискретности онтогенеза растений хорошо изучена отечественными учеными, начиная с работ А.П. Пошкурлат (1941), Т.А. Работнова (1950), А.А. Уранова (1975), позже Л.А. Жуковой (1983, 1995), последователи этой школы есть в Польше (Falińska, 1991). В результате получают *шкалы онтогенеза*, т.е. наборы дискретных стадий, которые особи проходят последовательно в

своем развитии от рождения до гибели (примеры на рис. 1). В настоящее время описаны онтогенезы около 1500 видов растений, главным образом покрытосеменных, в меньшей степени – голосеменных и папоротникообразных, нескольких видов лишайников (Популяционно-онтогенетическое направление..., 2018). Основное внимание исследователи уделяют изучению последовательности и продолжительности стадий онтогенеза при наблюдениях за маркированными особями при длительном мониторинге на постоянных площадках в природных популяциях и посадках (Онипченко, Комаров, 1997; Поливариантность развития..., 2006; Казанцева и др., 2016). Близкие подходы к изучению динамики структуры возрастных состояний популяций (states) применяют европейские исследователи в Швеции (Wikberg, Svensson, 2003), Швейцарии (Molnár, Bokros, 1996), Польше (Janczyk-Weglarska, 1997) и Чехии (Sosnová et al., 2014).

От знания такого рода и соответствующих данных всего один шаг до математической (матричной) модели динамики популяции с дискретной структурой, которая предлагает богатый репертуар количественных показателей и свойств модельной популяции (в том числе прогноз ее жизнеспособности), получаемый рутинным образом и способный служить основой для сравнительного анализа популяций. Но этот шаг, к сожалению, не популярен среди отечественных биологов.

Настоящий обзор имеет целью познакомить русскоязычного читателя с разнообразием тем исследования и возможностей применения матричных моделей динамики популяций с дискретной структурой. Мы начинаем с основных понятий формализма матричной модели и основных результатов его применения в конкретных проектах, продолжая использовать для иллюстрации объекты, представленные на рис. 1. Дальнейшие разделы посвящены более продвинутому темам и освещают современные тенденции в расширении сфер применения аппарата матричных моделей и в развитии самого математического аппарата.

Жанр обзора не позволяет опускаться до глубинных технических деталей, но читатель может найти их в соответствующих пособиях (Caswell, 2001; Логофет, Уланова, 2018).

1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ФОРМАЛИЗМА МАТРИЧНОЙ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИИ

1.1. Граф жизненного цикла

Граф жизненного цикла (ГЖЦ) особой определенного вида – это краткое графическое представление наших знаний о том, как особи развиваются от рождения до смерти и когда производят

потомство. ГЖЦ согласован со шкалой онтогенеза и строго соответствует рассматриваемой структуре популяции: его вершины (или узлы) соответствуют компонентам x_j структуры $x = [x_1, x_2, \dots, x_n]^T$ (индекс j обозначает любой из номеров компонент, символ T указывает на транспонирование, т.е. замену строк столбцами), а направленные ребра (или дуги) показывают переходы, которые особи совершают (или могли бы совершить) между структурными группами за фиксированный промежуток времени Δt , называемый временным шагом. Его величина естественным образом связана с характерным временем развития особи и способом мониторинга популяции: для крупных млекопитающих и многолетних злаков, например, шаг может быть равен 1 году, для личинок комара в лабораторных условиях – 1 суткам, для бактерий – 1 часу. Естественным и наглядным образом в ГЖЦ находит свое отражение и идея поливариантности онтогенеза (Жукова, 1983, 1986, 1995; Жукова, Комаров, 1990, 1991; Поливариантность развития..., 2006; Нотов, Жукова, 2019).

На рис. 2 показаны ГЖЦ альпийских малолетников – краснокнижных видов (Красная книга..., 2007, 2012) – монокарпного *Androsace alba* и поликарпного *Eritrichium caucasicum*, – которые были построены по данным наблюдений в течение ряда лет на постоянных пробных площадках, заложенных в альпийской пустоши в 2009 г. (Казанцева, 2016; Логофет и др., 2016б, 2017а, б, 2018, 2019, 2020). Данные *A. alba* относятся к типу “идентифицированные особи” (“*identified individuals*”), т.е. особи, которые “маркированы и отслеживаются с течением времени” (Caswell, 2001, p. 134). Данные *E. caucasicum* принадлежат к разновидности “идентифицированные особи с неопределенными родителями” (Логофет, 2010, с. 30), поскольку вклады двух родительских групп (**g** и **gt**, рис. 2б) в пополнение популяции неразличимы между собой. В результате “в данных объективно присутствует неопределенность, не позволяющая вычислить статусноспецифические коэффициенты репродукции столь же просто и непосредственно, как прочие демографические параметры” (Логофет, 2010, с. 31).

Ценопопуляцию *A. alba* ежегодно наблюдали по стадиям онтогенеза, различимым в поле по морфологии растения. В результате получили временной ряд векторов

$$x(t) = [pl(t), j(t), im(t), v(t), g(t)]^T,$$

компоненты которых показывали абсолютную численность соответствующих стадийно-специ-

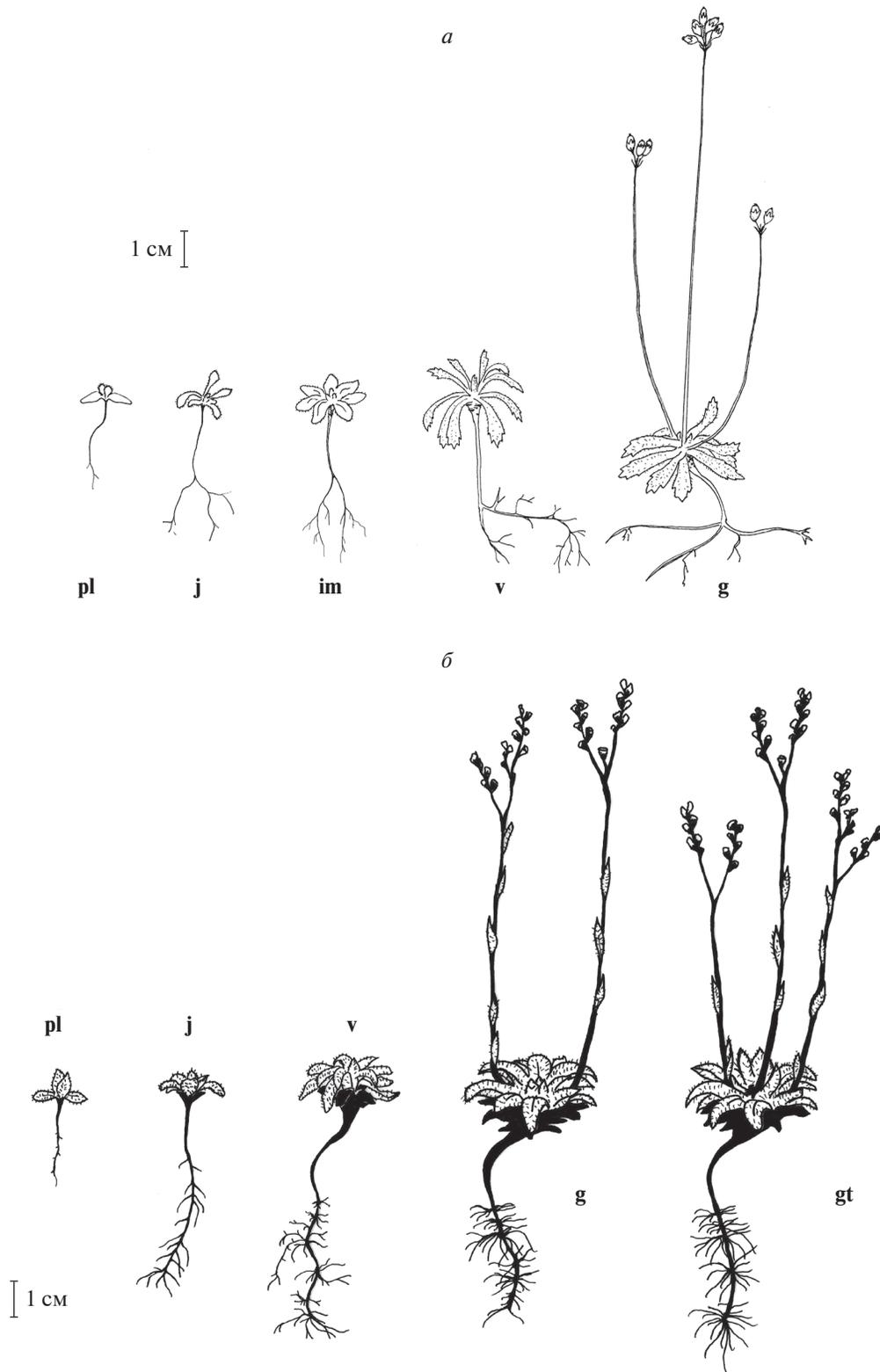


Рис. 1. Шкалы онтогенеза альпийских малолетников. *a* – проломник *Androsace albana*: **pl** – проростки, **j** – ювенильные растения, **im** – имматурные, **v** – взрослые вегетативные, **g** – генеративные (Логофет и др., 2017б, рис. 2). *б* – незабудочник *Eritrichium caucasicum*: **j** – молодые особи, **v** – взрослые вегетативные растения, **g** – генеративные, **gt** – генеративные на стадии последнего цветения (Логофет и др., 2016а, рис. 2, II).

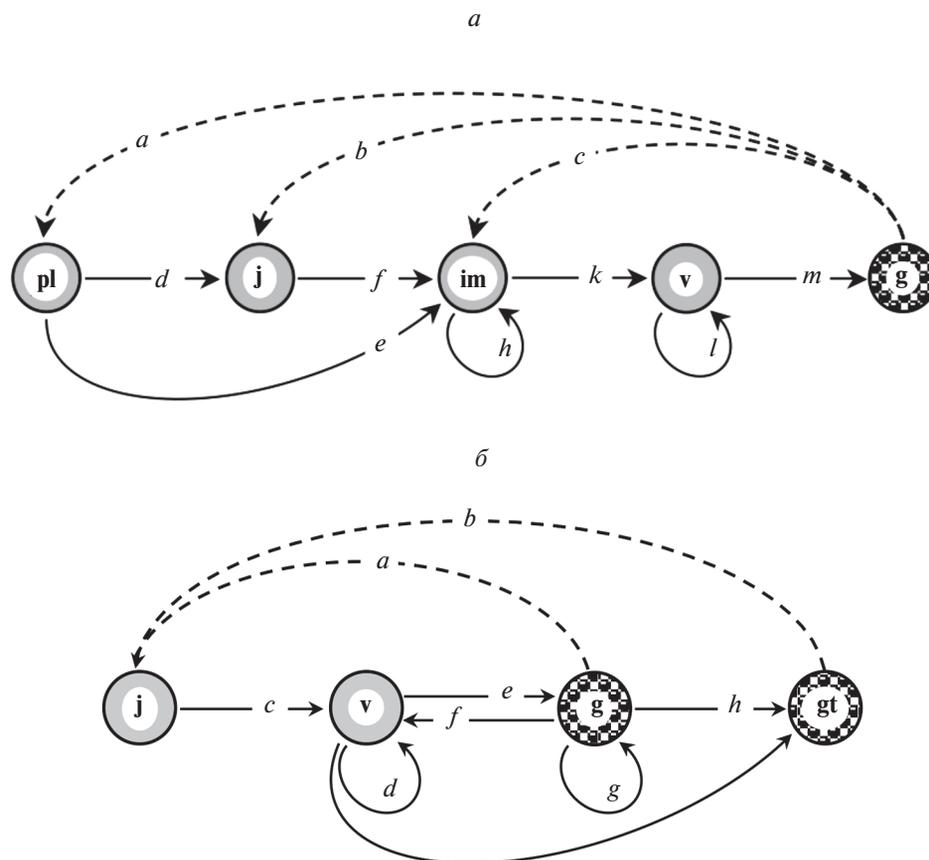


Рис. 2. Графы жизненного цикла по стадиям онтогенеза альпийских малолетников; обозначения стадий как на рис. 1; штриховые стрелки – пополнение популяции, обнаруженное в соответствующих стадиях на момент переписи.

фических групп, обнаруженных в соответствующих стадиях онтогенеза в год наблюдения t (табл. 1 в Логофет и др., 2020).

ГЖЦ *A. albana* выглядит так, будто растения размножаются вегетативно, хотя на самом деле размножение семенное. Но связанные с ним параметры весьма неопределенны в полевых условиях, и потому стадия семени сознательно исключена из модельного жизненного цикла. Возможность такого исключения при калибровке модели по данным типа “идентифицированные особи” была доказана математически (Логофет и др., 2016а, Приложение А) и подробнее рассматривается далее, в разделе 6.2.

По направлению развития особи ГЖЦ воспроизводит шкалу онтогенеза, однако наличие в жизненном цикле нетривиальных задержек \cup в стадиях **im** и **v**, а также ускоренного перехода **pl** \rightarrow **im** есть проявление поливариантности онтогенеза *A. albana* в условиях альпийского пояса Северо-Западного Кавказа (Логофет и др., 2019). Смысл параметров a, b, \dots, l, m , приписанных дугам ГЖЦ, разъясняется в следующем разделе.

1.2. Основное модельное уравнение

Продолжая пример с ГЖЦ *A. albana*, заметим, что ежегодное пополнение популяции складывается из молодых растений, обнаруженных на момент переписи в стадиях **pl**, **j** или **im**. Если среднее число таких растений в пересчете на 1 генеративную особь обозначить через a, b и c соответственно, то пополнение, наблюдаемое на следующий

год в трех стадиях, равно $\begin{Bmatrix} a \\ b \\ c \end{Bmatrix} g(t)$. Для проростков –

по определению – это единственный способ изменения их численности и потому

$$pl(t+1) = ag(t). \quad (1)$$

Но для ювенильных и иматурных особей ГЖЦ показывает и другие возможности, например, переходы из стадии **pl** в **j** или **im** с параметрами d и e соответственно, обозначающими средние (в пересчете на одну особь) числа проростков, переходящих за один сезон в ювенильную и иматурную стадии соответственно. Тогда, с учетом

всех дуг ГЖЦ с аналогичными параметрами f, h, k, l, m , имеем

$$j(t+1) = d pl(t) + b g(t), \quad (2)$$

$$im(t+1) = e pl(t) + f j(t) + h im(t) + c g(t), \quad (3)$$

$$v(t+1) = k im(t) + l v(t), \quad (4)$$

$$g(t+1) = m v(t). \quad (5)$$

Определенные выше параметры называются *демографическими*, или *vital rates* (Caswell, 2001). Их количественные значения априори не известны, однако данные наблюдений двух последовательных лет позволяют однозначно вычислить (*калибровать*) их как частоты соответствующих событий перехода, зафиксированных в наблюдениях (Логофет и др., 2020, табл. 2).

Если систему уравнений (1)–(5) записать в векторно-матричной форме, то получаем *основное уравнение* матричной модели:

$$x(t+1) = L x(t), \quad t = 0, 1, \dots, T, \quad (6)$$

где

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & a \\ d & 0 & 0 & 0 & b \\ e & f & h & 0 & c \\ 0 & 0 & k & l & 0 \\ 0 & 0 & 0 & m & 0 \end{bmatrix}; \quad a, b, \dots, l, m \geq 0, \quad (7)$$

T – момент предпоследней переписи, а умножение вектора на матрицу выполнено по правилу линейной алгебры.

Очевидным решением уравнения (6), когда матрица L остается постоянной во времени, выступает *траектория*

$$x(t) = L^t x(0), \quad t = 1, 2, \dots, \quad (8)$$

которая и описывает модельную динамику популяции.

В общем случае демографические параметры зависят от данных наблюдений в моменты $t, t + 1$ (упрощения ради обозначаем эту зависимость одной буквой t) и тогда $L = L(t)$. Траекторию $x(t)$ получают последовательным умножением начального вектора $x(0)$ на *одношаговые* матрицы $L(t)$:

$$x(t+1) = L(t)L(t-1)\dots L(1)L(0)x(0), \quad t = 1, 2, \dots, T. \quad (9)$$

1.3. Проекционная матрица популяции

После калибровки матрица $L(t)$ превращает уравнение (6) в верное равенство для каждой пары последовательных лет наблюдений. Например, для структуры ценопопуляции *A. albana* в 2012 и 2013 гг. (Логофет и др., 2017б, табл. 1) получаем

$$\begin{bmatrix} 19 \\ 137 \\ 95 \\ 73 \\ 6 \end{bmatrix} = L(2012) \begin{bmatrix} 49 \\ 86 \\ 87 \\ 58 \\ 4 \end{bmatrix},$$

где

$$L(2012) = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 19/4 \\ 1/49 & 0 & 0 & 0 & 136/4 \\ 10/49 & 45/86 & 39/87 & 0 & 1/4 \\ 0 & 0 & 28/87 & 45/58 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 6/58 & 0 \end{bmatrix} \quad (10)$$

(Логофет и др., 2017б, табл. 3).

В этом смысле матрица L преобразует (“проецирует”) вектор $x(t)$ структуры популяции, наблюдаемой в текущий момент времени, в вектор $x(t + 1)$ структуры, наблюдаемой в следующий момент времени, и потому была названа *проекционной матрицей популяции* (ПМП) (Goodman, 1969; Caswell, 1989, 2001) вопреки математическому смыслу термина¹.

Если по заданному ГЖЦ построить (по определенному правилу; Hogn, Johnson, 1990) *ассоциированную* с ним матрицу, то ее *строение (pattern)*, т.е. расположение нулей и ненулевых элементов, будет в точности совпадать с матрицей L (7) основного уравнения (6). Это обеспечивает методическую эффективность матричной модели популяции, которая продемонстрирована в сотнях различных приложений (COMADRE, 2021; COMPADRE, 2021).

Важное свойство ПМП, подлежащее проверке в приложениях, – это *неразложимость (indecomposability)*, или *неприводимость (irreducibility)*. Формальное определение в терминах матриц (Гантмахер, 1967; Маркус, Минк, 1972) неудобно для проверки, но существует эффективный критерий: матрица неразложима тогда и только тогда, когда ассоциированный с нею оргграф является *сильно связным*, т.е. для любой пары узлов найдется ориентированный путь, ведущий из одного узла в другой (Hogn, Johnson, 1990). Оргграфом, ассоциированным с ПМП, является ГЖЦ – это сжатое отражение знаний о развитии особей рассматриваемого вида и способе мониторинга структуры популяции, – и примечательно, что это биологическое знание обеспечивает проверку математического свойства модельной матрицы.

¹ В математической теории матриц *проекционной* называют матрицу A , обладающую свойством $A^2 = A$, т.е. повторная проекция не меняет результата первой.

ГЖЦ *A. albana* (рис. 1а), очевидно, является сильно связным, так что матрицы L (7) и, в частности, $L(2012)$ (10) неразложимы.

Разложимой ПМП оказывается, как правило, когда в ГЖЦ есть пострепродуктивные стадии (Klímás et al., 2012; Logofet, 2013a), и тогда основные модельные результаты вытекают из свойств главной подматрицы ПМП L_{rec} , отвечающей *репродуктивному ядру* ГЖЦ (Логофет и др., 2016а).

Надежно калиброванная по лабораторными или полевыми данными, ПМП служит индикатором качества окружающей среды и биологических свойств изучаемой популяции (Caswell, 2001). Она несет в себе богатый набор количественных характеристик, которые позволяют не только охарактеризовать текущее и будущее состояние этой популяции, но и провести сравнительный анализ популяций, эмпирические и теоретические исследования.

2. ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ МАТРИЧНОЙ МОДЕЛИ

2.1. Равновесная структура популяции и асимптотическая скорость роста

Среди решений уравнения (6) (*траекторий* модели) особую роль играет решение $x(t) = x^* \neq 0$, которое не изменяется со временем как структура популяции в относительных единицах, т.е. *равновесная структура*. Это значит, что

$$Lx^* = \lambda x^*, \quad (11)$$

где λ — некоторое положительное число. Равенство (11) есть в сущности определение *собственного вектора* (-столбца) и соответствующего ему *собственного числа* λ матрицы L . Вообще матрица размера $n \times n$ имеет n собственных чисел; этот набор называется *спектром* матрицы и может содержать действительные и комплексные числа. Существование положительного λ , нужного в равенстве (11), и положительного вектора x^* устанавливает классическая теорема Перрона–Фробениуса для неотрицательных матриц (Гантмахер, 1967). Согласно этой теореме, в *спектре* неотрицательной неразложимой матрицы A есть *перронов корень* — положительное число $\lambda_1 = \rho(A)$, совпадающее с ее *спектральным радиусом* — максимальным по абсолютной величине собственным числом. Оно закономерно названо *доминантным* (Caswell, 1989). У доминантного собственного числа всегда существует соответствующий ему положительный собственный вектор x^* . Как видно из (11), он определяется с точностью до умножения на любое ненулевое число и может быть нормирован до структуры популяции — в относительных численностях или процентах (Логофет и др., 2020, табл. 3).

Когда в спектре матрицы L есть только одно число $\lambda_1 = \rho(L)$, матрица называется *примитивной*, когда несколько — *импримитивной*. Эти случаи различаются асимптотическим (при $t \rightarrow \infty$) поведением траектории $x(t)$: сходимость к направлению x^* в первом случае и циклическая асимптотика во втором (Свирижев, Логофет, 1978; Caswell, 1989, 2001; Logofet, 1993; Verma, Plemmons, 1994). Наряду с алгебраическим критерием примитивности, как и в случае с разложимостью матрицы L , ее примитивность или импримитивность можно установить через ГЖЦ (Horn, Johnson, 1990; Логофет, Белова, 2007), но в обоих случаях величина λ_1 показывает *асимптотическую скорость* роста популяции, если матрица L не меняется со временем. Точнее, в примитивном (наиболее частом на практике) случае, $x(t) \sim \lambda_1^t x^*$, т.е. траектории стремятся к геометрическому росту/убыли с показателем λ_1 (при любом начальном векторе $x(0)$), и поэтому

$$x(t) \rightarrow \begin{cases} 0, & \text{если } \lambda_1 < 1; \\ x^*, & \text{если } \lambda_1 = 1; \\ \infty, & \text{если } \lambda_1 > 1. \end{cases} \quad (12)$$

Величина λ_1 зависит от элементов матрицы L — набора демографических параметров изучаемой популяции — и в теории определяется как максимальный по модулю корень характеристического полинома матрицы L , а на практике вычисляется рутинным образом, через библиотечную процедуру вычисления спектра заданной квадратной матрицы, которая включена в любую систему математического обеспечения компьютера, например, через функцию $\text{eig}(L)$ в системе Matlab (MathWorks, 2021). Когда L калибрована по данным наблюдений за структурой конкретной популяции, величина λ_1 служит объективной количественной *мерой приспособленности* популяции в том месте и в то время, где и когда получены данные для калибровки L (Logofet et al., 2014; На земле..., 2015). Поэтому калиброванная ПМП с ее перроновым корнем, или доминантным собственным числом, выступает эффективным инструментом сравнительной демографии растений и животных. В проекте *A. albana* λ_1 демонстрирует значительные вариации от года к году на протяжении ряда лет (Логофет и др., 2019, табл. 3), что служит отражением переменчивой среды.

Если транспонировать обе части уравнения (11), то по правилам линейной алгебры получаем

$$(x^*)^T L^T = \lambda (x^*)^T. \quad (13)$$

Это равенство показывает, что наряду с собственным вектором-столбцом у матрицы есть и собственный вектор-строка, или *левый* собственный вектор. Транспонирование матрицы L означает смену направления дуг в ГЖЦ на противополож-

ное, что, понятно, не нарушает сильной связности графа. Поэтому транспонирование неразложимой матрицы L дает неразложимую матрицу L^T . Применяя к ней теорему Перрона–Фробениуса, получаем существование перрона вектора y^* у L^T , или левого доминантного собственного вектора-строки $(y^*)^T$ у матрицы L (Логофет, Белова, 2007). Этот вектор был назван *репродуктивной ценностью* (*reproductive value*; Goodman, 1968; Caswell, 2001, 2010), поскольку показывает относительный вклад структурных групп особей в пополнение популяции за весь жизненный цикл.

Рутинный способ вычисления доминантного вектора-строки y^* состоит в нормировке транспонированного перрона вектора-столбца матрицы L^T . Например, для ППМ *A. albana* (9) получаем

$$y^* = [0.0105 \ 0.0257 \ 0.0622 \ 0.1576 \ 0.7440] \quad (14)$$

и видим, что вклады стадийных групп в пополнение популяции закономерно растут по мере движения от проростка к генеративному растению.

2.2. Влияние демографических параметров на приспособленность популяции

Как прямое следствие из теоремы Перрона–Фробениуса (Маркус, Минк, 1972; Horn, Johnson, 1990) величина λ_1 меняется с изменением любого элемента матрицы: растет с увеличением и снижается с уменьшением элемента, — показывая тем самым влияние конкретного демографического параметра на приспособленность популяции. Такое знание полезно для предсказания результата потенциальных изменений в демографических параметрах, например, в связи с ожидаемыми изменениями среды или мерами регулирования популяции. Но как определить количественно силу такого влияния?

Ответ дает частная производная $\partial\lambda_1/\partial l_{ij}$ доминантного собственного числа как функции многих переменных — чувствительность λ_1 к изменению параметра на пересечении i -ой строки и j -го столбца матрицы при сохранении всех остальных элементов без изменений. Согласно вышесказанному, $\partial\lambda_1/\partial l_{ij} > 0$ для каждой пары индексов i и j , но не каждой паре индексов соответствует ненулевой элемент ПМП, т.е. содержательный демографический параметр. Поэтому содержательный биологический смысл имеет чувствительность к вариациям только ненулевых элементов в строении ПМП, а для нулевых ее смысл лишь формально математический (если только возникновение новых дуг в ГЖЦ не рассматривается в эволюционном контексте).

Формально, чувствительность (Goodman, 1971) вычисляется рутинно в виде матрицы

$$S(L) = [\partial\lambda_1/\partial l_{ij}] = x^*y^*/\langle x^*, y^* \rangle, \quad (15)$$

где x^* и y^* — доминантные собственные вектор-столбец и вектор-строка матрицы L соответственно, а \langle, \rangle обозначает скалярное произведение векторов (Caswell, 2001). Например, для матрицы (10) формула (15) дает формальную матрицу чувствительности

$$S(L(2012)) = \begin{bmatrix} 0.0086 & 0.0212 & 0.0513 & 0.1300 & 0.6136 \\ 0.0619 & 0.1523 & 0.3679 & 0.9327 & 4.4018 \\ 0.0425 & 0.1047 & 0.2530 & 0.6413 & 3.0268 \\ 0.0280 & 0.0690 & 0.1668 & 0.4228 & 1.9953 \\ 0.0023 & 0.0056 & 0.0136 & 0.0346 & 0.1633 \end{bmatrix}, \quad (16)$$

а если ее элементы, не имеющие биологического смысла, обозначить символом \emptyset , то

$$S(L(2012)) = \begin{bmatrix} \emptyset & \emptyset & \emptyset & \emptyset & 0.6136 \\ 0.0619 & \emptyset & \emptyset & \emptyset & 4.4018 \\ 0.0425 & 0.1047 & 0.2530 & 0.6413 & 3.0268 \\ \emptyset & 0.0690 & 0.1668 & 0.4228 & \emptyset \\ \emptyset & \emptyset & \emptyset & 0.0346 & \emptyset \end{bmatrix}. \quad (17)$$

Видно, что наиболее влиятельные параметры — это b и c — удельные скорости пополнения ювенильной и иматурной групп растений.

Может, однако, показаться, что этот вывод обусловлен тем, что и сами параметры b и c максимальны среди элементов $L(2012)$ (10), и, чтобы исключить такое влияние, наряду с чувствительностью рассматривают *эластичность* λ_1 — изменение λ_1 в ответ на *пропорциональное* изменение параметра (Caswell et al., 1984; Kroon et al., 2000). Как и чувствительность, эластичность вычисляется рутинно, в виде матрицы

$$E(L) = [e_{ij}] = \left[\frac{l_{ij} \partial\lambda_1}{\lambda_1 \partial l_{ij}} \right] = \left[\frac{\partial \log \lambda_1}{\partial \log l_{ij}} \right] = \frac{1}{\lambda_1} L^\circ S(L), \quad (18)$$

где символ $^\circ$ означает поэлементное умножение матриц.

Для ПМП *A. albana* (10) получаем из (18) матрицу эластичности:

$$E(L(2012)) = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 2.3056 \\ 0.0010 & 0 & 0 & 0 & 118.3948 \\ 0.0069 & 0.0434 & 0.0897 & 0 & 0.5986 \\ 0 & 0 & 0.0425 & 0.2595 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.0028 & 0 \end{bmatrix}. \quad (19)$$

Видим, что параметр b остался лидером влияния, но “серебро” (с огромным отставанием) перешло

к a — удельной скорости пополнения группы проростков.

3. ПРОГНОЗ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Как отмечалось выше, чтобы получить $\lambda_1(\mathbf{L})$ — количественную меру приспособленности ценопопуляции, — достаточно калибровать ПМП по данным двух последовательных лет наблюдений. В этом огромное методическое преимущество матричной модели, но и большая проблема, когда лет более двух и разные пары лет дают разные значения $\lambda_1(\mathbf{L}(t))$ — в том числе и с противоположными прогнозами выживания по условию (12) (Логофет и др., 2020, табл. 3). Известны два принципиально разных подхода к прогнозу жизнеспособности ценопопуляции по данным ее многолетнего мониторинга, и они рассматриваются в двух последующих разделах.

3.1. Осреднение одношаговых матриц

В отличие от действительных чисел, осреднение матриц далеко не тривиально — хотя это может и замалчиваться в публикациях (Klimas et al., 2012; Logofet, 2013a). Данные многолетнего мониторинга дают временной ряд матриц вместе с временными рядами каждого из их элементов, и сразу возникает вопрос, осреднять ли готовые матрицы или же построить матрицу из усредненных элементов — методические рекомендации сформулированы А.А. Масловым и Д.О. Логофетом (2020) в зависимости от характера данных. Когда стоит задача осреднения одношаговых ПМП, привычное арифметическое среднее замотивировано лишь простотой исполнения в виду линейности ПМП как матричного оператора в векторном пространстве, а содержательная логика, напротив, приводит к *геометрическому* (мультипликативному) среднему (Логофет и др., 2016а, 2017а, б, 2019).

Действительно, каждая пара матриц, соседствующих во временном ряду $\{\mathbf{L}(t)\}$ калиброванных одношаговых ПМП, удовлетворяет уравнению (6). Это значит, что вектор $\mathbf{x}(0)$ структуры, наблюдавшейся в начальный момент, проецируется в вектор $\mathbf{x}(T+1)$ финального момента путем последовательного умножения на каждую из ПМП заданного набора $T+1$ матриц $\mathbf{L}(t)$:

$$\mathbf{x}(T+1) = \mathbf{L}(T)\mathbf{L}(T-1) \dots \mathbf{L}(1)\mathbf{L}(0)\mathbf{x}(0) \quad (21)$$

(см. уравнение (9)). Логично требовать, чтобы то же самое получалось и со *средней* матрицей \mathbf{G} , т.е.

$$\mathbf{G}^{T+1} = \mathbf{L}(T)\mathbf{L}(T-1) \dots \mathbf{L}(1)\mathbf{L}(0). \quad (22)$$

Это значит, что осреднение по набору ПМП должно быть *мультипликативным* (или *геометри-*

ческим по аналогии с числами) и среднюю матрицу \mathbf{G} следует получать как корень степени $T+1$ из произведения $T+1$ годичных ПМП:

$$\mathbf{G} = [\mathbf{L}(T)\mathbf{L}(T-1) \dots \mathbf{L}(1)\mathbf{L}(0)]^{1/(T+1)}. \quad (23)$$

Произведение нескольких неотрицательных неразложимых матриц довольно быстро (с ростом числа сомножителей) становится целиком положительной матрицей, и в теории матриц известен критерий существования корня натуральной степени из положительной матрицы (McDonald et al., 2014; Politi, Popolizio, 2015). Однако этот корень также оказывается положительным, что совершенно не логично для матрицы, усредняющей ПМП, которые соответствуют нетривиальному ГЖЦ. Логично потребовать, чтобы средняя матрица \mathbf{G} имела такое же *строение* (*pattern*), как и осредняемые ПМП, и это соображение привело к оригинальной концепции *структурно-геометрического* (*pattern-geometric*), или *структурно-мультипликативного*, среднего неотрицательных матриц (Logofet, 2018).

Положение доминантного собственного числа $\lambda_1(\mathbf{G})$ средней матрицы \mathbf{G} относительно 1 позволяет сделать вывод о судьбе ценопопуляции в долговременной перспективе на основании нескольких лет наблюдений: рост, если $\lambda_1(\mathbf{G}) > 1$; убыль, если $\lambda_1(\mathbf{G}) < 1$; стабилизация, если $\lambda_1(\mathbf{G}) = 1$.

К сожалению, точного решения математической задачи структурно-мультипликативного осреднения неотрицательных матриц (т.е. с нулями в определенных местах) не существует по фундаментальной причине² (Логофет и др., 2017б; Logofet, 2018), и приходится довольствоваться решением приближенным. Для 10 годичных ПМП *A. albana* (2009–2018; Логофет и др., 2020, табл. 3) это решение (*ibidem*, табл. 5) имеет вид

$$\mathbf{G} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 8.5705 \\ 0.2791 & 0 & 0 & 0 & 22.5219 \\ 0.0900 & 0.0700 & 0.1173 & 0 & 0.3017 \\ 0 & 0 & 0.2097 & 0.8390 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.0502 & 0 \end{bmatrix} \quad (24)$$

с ошибкой приближения 3.1053×10^{-3} и мерой приспособленности $\lambda_1(\mathbf{G}) = 0.8876$, заметно меньшей 1. Таким образом, 11 лет мониторинга ценопопуляции *A. albana* дают негативный прогноз жизнеспособности популяции в долговременной перспективе.

² Как следствие из (22), система алгебраических уравнений для неизвестных элементов матрицы \mathbf{G} оказывается *переопределенной* (АКАДЕМИК, 2021; GUFO.ME, 2021) и не имеет точного решения.

3.2. Прогноз выживания по стохастической скорости роста

В противоположность постулату постоянства ПМП для асимптотической скорости роста (λ_1), концепция *стохастической скорости роста* (λ_S ; Caswell, 2001) полагает, что популяция развивается в случайно изменяющейся среде, и тогда каждая годовая ПМП $L(t)$ считается опосредованным выражением того комплекса условий среды, под действием которого определен набор демографических параметров сформировался к моменту очередного наблюдения (Pollard, 1966; Tuljapurkar, 1986, 1990). Тогда $\{L(t)\}$ – набор годовых ПМП, полученный в результате длительного мониторинга структуры популяции, – отражает весь наблюдавшийся диапазон случайных вариаций среды. Судьба популяции в долговременной перспективе – это результат применения к начальному вектору структуры $x(0)$ бесконечной последовательности ПМП, выбранных случайным образом из доступного набора годовых ПМП на каждом шаге последовательности. Математически установлено, что у такой последовательности существует конечный предел (Furstenberg, Kesten, 1960; Оселедец, 1968; Cohen, 1976), и он позволяет определить величину λ_S как

$$\begin{aligned} \lg \lambda_S &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \lg N(\tau) = \\ &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \|\lg L_{\tau-1} \dots L_0 x(0)\|_1, \end{aligned} \quad (25)$$

где $\|\dots\|_1$ обозначает норму вектора по сумме модулей компонент (Caswell, 2001).

Однако для практической оценки λ_S одного существования мало, и предлагались теоретические приближения (Pollard, 1966; Tuljapurkar, 1990) – в частности, для ситуации, когда годовые ПМП можно считать малыми отклонениями от некоторой (известной) средней матрицы. Но в нашем примере с *A. albana* ситуация совсем иная: годовые матрицы существенно отличаются друг от друга (Логофет и др., 2020, табл. 3) своими элементами и значениями λ_1 – так что теоретическая оценка неприменима и нужно исходить из определения (25).

Известно, что величину предела последовательности можно аппроксимировать ее конечным членом, причем тем точнее, чем дальше отстоит этот член от начала (Мир Математики, 2021). Далекий конечный член можно вычислить методом Монте-Карло, если задано правило случайного выбора годичной ПМП из набора $\{L(t)\}$ на каждом шаге. Правда, в этом случае в качестве оценки получаем не число, а определенный диапазон чисел: от минимального до максимального значения среди результатов случайных реализаций конечной последовательности; чем больше

реализаций, тем закономерно шире диапазон оценок (Logofet et al., 2020, Table 4).

Самое простое (и популярное в литературе) правило состоит в независимом (от предыдущего шага) выборе с неизменной (от шага к шагу) вероятностью каждой из данных матриц. Такая модель случайной среды была названа *iid (independent, identically distributed)* матрицами (Cohen, 1979; Caswell, 2001; Buckley et al., 2010). С учетом вышесказанного в серии имитаций методом Монте-Карло наилучшей оценкой λ_S будет диапазон, полученный при максимальном числе случайных реализаций последовательности ПМП максимальной длины. Для 10 годовых ПМП *A. albana* 1000 реализаций *iid* последовательности длиной в 1 млн членов дали диапазон [0.936297, 0.937635] (Logofet et al., 2020, Table 4). Большой “оптимизм” этой оценки по сравнению с осреднением ПМП, $\lambda_1(G) = 0.8876$ (24), можно объяснить лишь карикатурностью *iid* как модели реальной среды.

Усложнение правила *iid* – это признание зависимости текущего шага от результата предыдущего, т.е. случайный выбор как реализация некоторой марковской цепи переходов между заданными ПМП (Caswell, 2001). Известные примеры марковских цепей как моделей случайной среды разнообразны – от простых, как например переключение между “плохой” и “хорошей” средой (Sanz, 2019), до весьма продвинутых (Morris et al., 2006; Rees, Ellner, 2009; Ozgul et al., 2010; Williams et al., 2015; Paniw et al., 2018), но по-прежнему искусственных конструкций, изобретенных авторами, но не природой.

Вместе с тем запланированы исследования с целью построить модель случайной среды исходя из реальных наблюдений за ключевыми факторами, влияющими на рост и выживание популяции (Мониторинг популяций..., 2019). В частности, обнаружена корреляция между $\lambda_1(L(t))$ и суммой осадков с ноября по май (Logofet et al., 2020, Supplementary), а длинный временной ряд осадков, рассмотренный как реализация марковской цепи, позволил восстановить ее переходную матрицу (*ibidem*, Table 3), которая и послужила управляющей в построении последовательностей (25) методом Монте-Карло. В результате 1000 реализаций марковской последовательности длиной в 1 млн членов дали диапазон $\lambda_S \in [0.924874, 0.926079]$ (*ibidem*, Table 4) – более узкий, чем у *iid* последовательности, и расположенный ближе к $\lambda_1(G)$. Таким образом, реалистичный выбор матриц улучшил оценку стохастической скорости роста ценопопуляции *A. albana*, хотя и оставил ее заметно превышающей $\lambda_1(G)$ – результат осреднения ПМП.

Аналогичные вычисления с набором ПМП *Eritrichium caucasicum* – другого альпийского ма-

лолетника (Логофет и др., 2016а) – дали противоположное соотношение³:

$$\lambda_1(\mathbf{G}) \in [0.945004, 0.989230] > \\ > \lambda_S \in [0.934156, 0.936192]$$

(Logofet, 2019, Table 1, 4), – сохраняя, как и в случае *A. albana*, расположение слева от $\lambda = 1$, т.е. качественную определенность негативного прогноза жизнеспособности ценопопуляции.

4. ВОЗРАСТНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ИЗ СТАДИЙНОЙ МОДЕЛИ

Наряду с объективным прогнозом жизнеспособности, калиброванная модель динамики популяции со *статусной* структурой (когда *статус* может означать любой наблюдаемый признак как основание для классификации особей – размер, массу тела, физиологический статус и т.п.) позволяет получить и иные характеристики, в частности, извлечь определенные “возрастные показатели из статусной модели” (“age-specific traits from state-specific models”; Caswell, 2001, p. 116) – такие как *ожидаемая продолжительность жизни* или *средний возраст первого цветения*. Принципиальная возможность такого извлечения заложена во временной природе шага модели (Δt), а общая методика, реализующая эту возможность, была предложена в работе Кохрана и Элнера (Cochran, Ellner, 1992) и развита в более поздних публикациях (Bender et al., 2000; Caswell, 2001). Методика сводится к построению *виртуальной поглощающей цепи Маркова* (*virtual absorbing Markov chain*, VAMC; Логофет и др., 2017а), у которой *поглощающее* состояние (т.е. состояние, попадая в которое цепь остается там навсегда) определено как соответствующие событие жизненного цикла, а среднее время наступления этого события, т.е. *среднее время до поглощения* (*mean absorption time*; Kemeny, Snell, 1976), вычисляются известным методом теории марковских цепей. В двух следующих разделах методика иллюстрируется на примере ценопопуляции *A. albana*.

4.1. Ожидаемая продолжительность жизни

Согласно определению П. Ю. Жмылева и соавторов (2005), “малолетние растения” или “малолетники” – это монокарпики и поликарпики с продолжительностью онтогенеза от 1 года до 15 лет. Методика VAMC позволяет придать этому определению инструментальный характер.

Представим ПМП *A. albana* (7) как сумму ее *переходной* и *репродуктивной* частей:

³ В результате *репродуктивной неопределенности* данных (Логофет и др., 2016а) $\lambda_1(\mathbf{L}(t))$ и $\lambda_1(\mathbf{G})$ определяются лишь с точностью до некоторого диапазона значений.

$$\mathbf{L} = \mathbf{T} + \mathbf{F} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ d & 0 & 0 & 0 & 0 \\ e & f & h & 0 & 0 \\ 0 & 0 & k & l & 0 \\ 0 & 0 & 0 & m & 0 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & a \\ 0 & 0 & 0 & 0 & b \\ 0 & 0 & 0 & 0 & c \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad (26)$$

и заметим, что матрица \mathbf{T} *субстохастическая*, т.е. суммы ее элементов по каждому столбцу не превышают 1:

$$d + e \leq 1, f \leq 1, h + k \leq 1, l + m \leq 1. \quad (27)$$

Это следует из демографического смысла слагаемых как долей групп тех особей в соответствующих стадиях, которые остались в данной стадии либо перешли в иную стадию за один год; если сумма меньше единицы, то разность показывает долю погибших особей данной стадии; если сумма равна 1, то погибших нет. В ГЖЦ на рис. 2а матрице \mathbf{T} отвечает подграф без стрелок a, b, c .

Введем дополнительное, шестое в данном случае, состояние (\mathbf{d}), означающее *гибель* особей. В результате матрица \mathbf{T} дополняется еще одной (шестой в данном случае) строкой, элементы которой суть дополнения столбцовых сумм до 1, и еще одним столбцом с единственным ненулевым элементом, отвечающим вечному статусу состояния, $\mathbf{d} \cup \mathbf{d}$:

$$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ d & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ e & f & h & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & k & l & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & m & 0 & 0 \\ \hline 1-d-e & 1-f & 1-h-k & 1-l-m & 1 & 1 \end{bmatrix} = \mathbf{P}. \quad (28)$$

Согласно условиям (27), матрица \mathbf{P} (28) является *стохастической* (все столбцовые суммы равны 1), и это дает основание считать ее матрицей *переходных вероятностей* дискретной марковской цепи: состояния и вероятные переходы этой *виртуальной* цепи представлены на рис. 3а.

Состояние \mathbf{d} виртуальной цепи классифицируется как *поглощающее*, а все прочие состояния называются *непоглощающими* – переходы между ними описывает *главная подматрица* \mathbf{Q} переходной матрицы \mathbf{P} , построенная на соответствующих столбцах и строках с теми же номерами. Математическое ожидание такой случайной величины, как число шагов, которое цепь проводит в заданном состоянии до момента поглощения, тесно связано с понятием *фундаментальной матрицы* поглощающей цепи (Kemeny, Snell, 1976),

$$\mathbf{N} = [n_{ij}] = (\mathbf{I} - \mathbf{Q})^{-1}, \quad \mathbf{I} = \text{diag}\{1, \dots, 1\}, \quad (29)$$

и вероятностным смыслом ее элементов: n_{ij} представляет собой среднее число шагов, которое

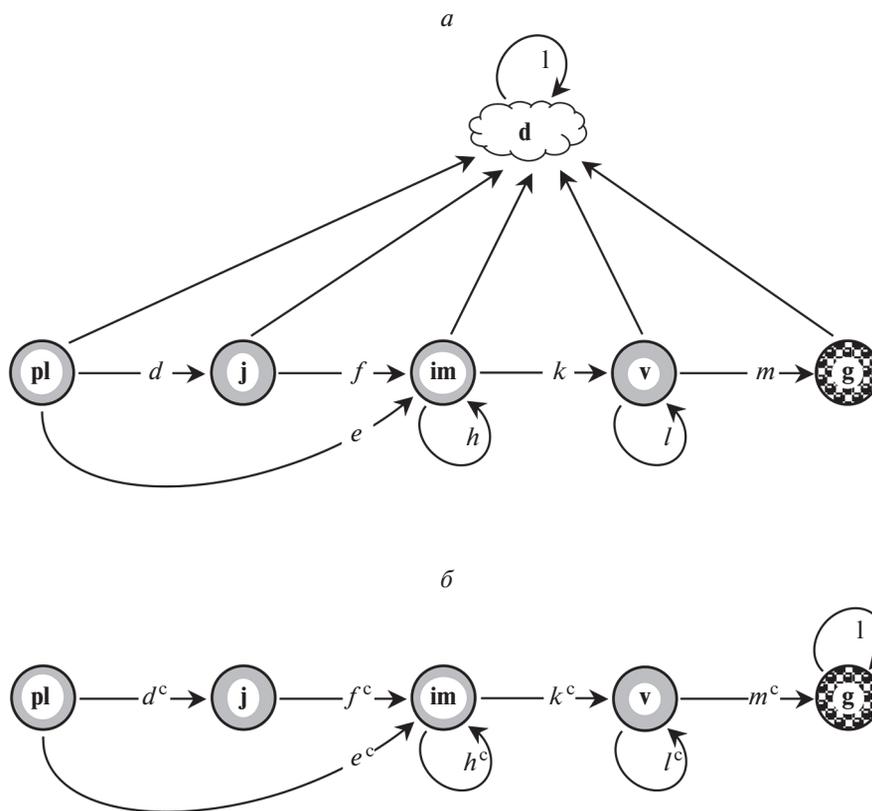


Рис. 3. Орграфы виртуальной марковской цепи для вычисления ожидаемой продолжительности жизни (а) и среднего возраста цветения (б) (Логофет и др., 2017б).

процесс переходов проведет в непоглощающем состоянии i до момента поглощения, если исходное состояние есть j . Соответственно суммы по столбцам матрицы N (29) показывают средние времена, проведенные в каждом из непоглощающих состояний, и эти величины отождествляются с *ожидаемой продолжительностью жизни* особи (*life expectancy*; Caswell, 2001, p. 120) на стадии, отвечающей данному столбцу.

Поскольку подматрица Q есть переходная часть ТПМП L (26), фундаментальная матрица N (29) рутинным образом вычисляется по заданной ПМП и формуле (29). Это значит, что результаты для калиброванных годовичных $L(t)$ будут отличаться от года к году. На помощь приходит средняя ПМП G (24). Вычисленная для нее по формулам (28)–(29) фундаментальная матрица вместе со стадийно-специфическими показателями ожидаемой продолжительности жизни представлена в табл. 1. Продолжительность закономерно равна 1 у генеративных растений, коль скоро их век заканчивается в том же сезоне (рис. 3а; матрица (28)). Наибольшее (6 лет) значение на стадии v (у взрослых виргинильных растений) объясняется наибольшим значением вероятности задержки в этой стадии (элемент (4, 4) матрицы G (24)). Дол-

гое пребывание в вегетативной фазе – это адаптивная черта растений, произрастающих в холодных биомах (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Павлов, Онипченко, 1987), и признак стратегии *удержания места* по Кёрнеру (Körner, 2003), или *замедленного развития* по Л.А. Жуковой (1995), и проломник *A. albana* проявляет приверженность этой стратегии согласно результатам 11-летних наблюдений.

4.2. Средний возраст первого цветения

Для вычисления среднего возраста первого (и единственного у *A. albana*) цветения “марковская надстройка” модели должна быть иной. По существу речь идет о возрасте достижения стадии g , и нет нужды вводить дополнительное поглощающее состояние “дожить до репродукции”, как у поликарпных видов (Логофет и др., 2017а). Ясно, что этот показатель касается лишь тех растений, которые в своем развитии достигли тем или иным путем генеративной стадии, и потому орграф виртуальной цепи выглядит как показано на рис. 3б, а условные переходные вероятности $d^c, e^c, \dots, f^c, m^c$ – элементы переходной матрицы

Таблица 1. Возрастные показатели *A. albana* в результате осреднения 10 годичных матриц $L(t)$ ($t = 2009, \dots, 2018$)

Показатель	Подматрица Q	Фундаментальная матрица $N = (I - Q)^{-1}$	Значение по стадиям (годы) ± стандартное отклонение *				
			pl	j	im	v	g
E_s	0 0 0 0 0	1 0 0 0 0					
	0.2791 0 0 0 0	0.2791 1 0 0 0					
	0.0900 0.0700 0.1173 0 0	0.1241 0.0793 1.1329 0 0	1.57 1.60	1.19 1.25	2.68 3.95	6.52 5.71	1.00 0
	0 0 0.2097 0.8390 0	0.1616 0.1032 1.4752 6.2096 0					
	0 0 0 0.0502 0	0.0081 0.0052 0.0741 0.3119 1					
A_s	0 0 0 0	1 0 0 0					
	0.7561 0 0 0	0.7561 1 0 0	21.02 17.23	20.26 17.22	19.26 17.22	17.70 17.20	
	0.2439 1 0.3588 0	1.5596 1.5596 1.5596 0					
	0 0 0.6412 0.9435	17.7042 17.7042 17.7042 17.7042					

Примечание. * См. Caswell, 2001, p. 113. E_s – продолжительность жизни, ожидаемая на стадии s ($s = \text{pl}, \text{j}, \text{im}, \text{v}, \text{g}$); A_s – среднее число шагов до достижения генеративной стадии из стадии s ($s = \text{pl}, \text{j}, \text{im}, \text{v}$), т.е. A_{pl} – это средний возраст цветения.

$$P^c = \left[\begin{array}{cccc|c} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ d^c & 0 & 0 & 0 & 0 \\ e^c & f^c & h^c & 0 & 0 \\ 0 & 0 & k^c & l^c & 0 \\ \hline 0 & 0 & 0 & m^c & 1 \end{array} \right], \quad (30)$$

– пересчитываемые из элементов d, e, \dots, l, m средней матрицы G (24) при условии отсутствия смертности (Логофет и др., 2017б, Приложение Б). Подматрица Q в данном случае – это главная подматрица 4×4 матрицы P^c (30), и по-прежнему столбцовые суммы фундаментальной матрицы (29) дают статус-специфические возрастные показатели, а искомый возраст цветения есть число лет, которые проростки проведут во всех стадиях до достижения последней, т.е. равен сумме первого столбца матрицы (29).

Результаты представлены в табл. 1, где средний возраст цветения A_{pl} равен 21 году. Парадоксально, на первый взгляд, что он превышает ожидаемую продолжительность жизни особей на всех стадиях. Парадокс объясняется тем, что в ожидаемой продолжительности учтена и вероятность гибели особи на каждой из стадий (которая максимальна у ювенилов, см. 2-й столбец матрицы G табл. 4 в Логофет и др., 2017б), тогда как возраст цветения определяется только среди доживших до него растений. Аналогичный качественно, этот результат заметно отличается количественно от 8-летних наблюдений смертности (Логофет и др., 2017б, табл. 5). Настораживает еще и то, что 21 год выходит за пределы временного ряда наблюдений (11 лет). “В этом, однако, нет противоречия с данными площадок, где были обнаружены растения не моложе 8 лет, но еще не достиг-

шие генеративной стадии” (Логофет и др., 2017б, с. 72).

5. ДВОЙНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

Помимо возраста или стадии развития, другие наблюдаемые признаки (размер или масса тела, фенотип, тип местообитания и т.д.) тоже могут служить основаниями для классификации особей и выявления определенной структуры в популяции. Более того, логика конкретного исследования может потребовать классификации по двум основаниям одновременно, и тогда структура популяции приобретает второе измерение, а ПМП – блочное строение (Goodman, 1969). В качестве оснований могут выступать *возраст* и *стадия* (Caswell, 2012; Caswell, Salguero-Gómez, 2013), *стадия* и *местообитание* (Hunter, Caswell, 2005), *стадия* и *генотип* (Vries et al., 2020) – примеры других пар см. у Рота и Касуэлла (Roth, Caswell, 2016). ПМП блочного строения появляются также в модели метапопуляции с одним признаком классификации и миграциями между локальными местообитаниями (Sanz, Bravo de la Parra, 2019).

Первым в демографии растений формализм двойной структуры применил Лоу (Law, 1983) для популяции ворсянки *Dipsacus fullonum* – монокарпного травянистого растения, которое зацвело лишь по достижении определенного размера и считалось двулетним, хотя в популяции встречались особи и четырех лет. Репродукция зависела от размера, выраженного в баллах от 1 до 4, а динамика популяции в целом – от размера и возраста.

Двойная структура популяции требует двойной нумерации возможных состояний особи, так что вершины ГЖЦ можно расположить в узлах

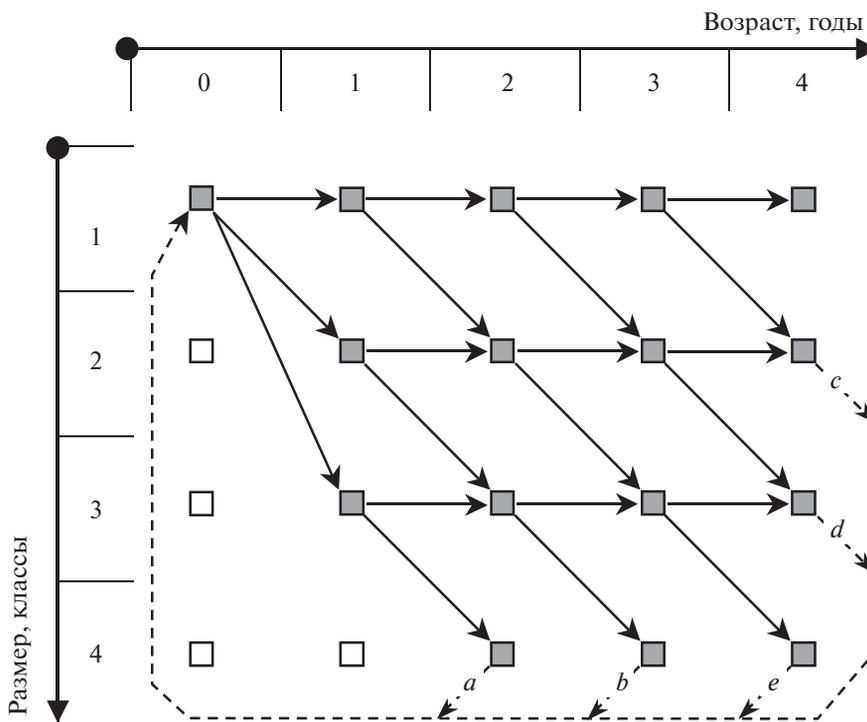


Рис. 4. ГЖЦ особей ворсянки лесной *Dipsacus fullonum*, классифицированных по хронологическому возрасту и размерному классу. Пустые квадратики соответствуют ненаблюдаемым размерно-возрастным состояниям, штриховые стрелки – пополнению популяции за один временной шаг (адаптировано из: Law, 1983).

целочисленной “решетки” на плоскости (рис. 4). И если оба классифицирующих признака могут меняться за один временной шаг, то ГЖЦ отражает соответствующие изменения.

К сожалению, автор-биолог, предложивший новый математический формализм, сделал общий вывод о его свойствах, исходя из частных наблюдений: “если все элементы матрицы Гудмана [т.е. ПМП блочного строения] зависят от возраста, но не от размера, то численности, предсказанные в каждом возрастном классе, идентичны численностям соответствующей матрицы Лесли” (Law, 1983, p. 228). Однако математическое исследование (Логофет, 1989, 1991) опровергает этот вывод. В частности, если ГЖЦ на решетке (рис. 4) сильно связан и соответствующая ПМП неразложима, то в более общем случае вполне возможны ситуации, когда “двумерный” граф теряет сильную связность, даже если его возрастной и размерный *фактор-графы* (т.е. проекции исходного графа на возрастную и размерную оси) сильно связаны (Логофет, 1989, 1991). Аналогичная ситуация возможна и с примитивностью/импримитивностью ПМП (Логофет, 1989, 1991), т.е. со сходимостью/циклическостью в асимптотическом поведении траекторий.

В более общем случае, т.е. когда статусные переходы неодинаковы в разных возрастах, критерий сильной связности орграфа, заданного на ко-

нечной плоской решетке (Csetenyi, Logofet, 1989; Logofet, 1993, теорема 3.3), опирается на понятие *базовой дуги* (Naragy et al., 1965) и позволяет установить наличие либо отсутствие сильной связности в практически обозримых случаях.

5.1. Статус особи: хронологический возраст и физическое состояние

Оценка физиологического статуса особи может быть важной для промысловых видов. Например, олениводы-саамы практикуют полувольное содержание оленей *Rangifer tarandus tarandus* зимой, строгий контроль за беременными самками в период отела, мечение новорожденных меткой оленивода, вольный выпас летом, “имание”, т.е. поиск и сбор оленей осенью, чтобы проверить их наличие и физические кондиции, а также осуществить промысловое изъятие животных из стада (Tvegaas et al., 2003; Баскин, 2009) по правилу “слабейшие животные изымаются в первую очередь”. Кондиции напрямую зависят от величины запасов жира, что в свою очередь проверяют, оценивая депо бурого жира под ушами, щупают, насколько плотен хрящ ушей (Баскин, 2009).

Такая практика дает основание включить в структуру популяции, наряду с возрастом животного, его физический статус – например, в терминах трех категорий: *слабый* (w), *нормальный* (n),

сильный (s), — естественно, с зависимостью коэффициентов дожития и плодовитости от статуса. Вектор популяционной структуры $x(t)$ тогда заменяется матрицей $X(t) = [x_{ij}(t)]$, где $x_{ij}(t)$ означает численность особей возраста i ($i = 1, 2, \dots, 17$) (Четени, 1988) в кондиции j ($j = 1, 2, 3$) на момент наблюдений t .

Простая замена вектора $x(t)$ на матрицу $X(t)$ в модели (6) формально допустима по правилу умножения матриц, однако столь же простой вид “проекционного” уравнения оказывается невозможным с матрицей $L(t)$ размера 17×17 (подробнее см. Логофет, 2002). Проблема решается путем конкатенации 17 строк матрицы $X(t)$ в вектор-столбец размера $17 \times 3 = 51$

$$X(t) = [x_1(t), x_2(t), \dots, x_{17}(t)]^T \in \mathbb{R}^{51}, \quad (31)$$

и тогда уравнение (6) принимает прежний вид

$$X(t+1) = LX(t), \quad t = 0, 1, 2, \dots, \quad (32)$$

где L — матрица Гудмана — имеет уже размер 51×51 и блочное строение:

$$L = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & \dots & F_{16} & F_{17} \\ T_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & T_2 & \ddots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & T_{16} & 0 \end{bmatrix}. \quad (33)$$

На месте прежних скалярных возрастно-специфичных элементов L — матрицы Лесли — оказываются (3×3) -блоки (F_i и T_i), отражающие соответственно статус-специфические плодовитости и те изменения в статусе особей соответствующего возраста, которые происходят за один шаг по времени в зависимости от условий перезимовки (Четени, 1988). При правильной нумерации узлов ГЖЦ по-прежнему совпадает с оргграфом $\Gamma(L)$, ассоциированным с матрицей L , и его сильная связность была установлена уже на ранней стадии построения модели (Csetenyi, Logofet, 1989).

5.2. Возрастное состояние: стадия развития и хронологический возраст

Согласно традиции отечественной ботанической школы, термины *возраст* и *возрастное состояние*, которые здравым смыслом должны восприниматься как синонимы, таковыми не являются по смыслу, вложенному в “возрастное состояние” более 70 лет назад (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений..., 1976, 1988; Жукова, 1983, 1995) как *стадии* развития. Это вносит путаницу в вокабуляр технологий, где рассматривается и хронологический *возраст*, и *стадии* онтогенеза, и семантическое противоречие становится особенно очевидным в англоязычной версии соответствующего текста.

Данные наблюдений типа “идентифицированные особи” по стадиям онтогенеза и хронологическому возрасту характерны, например, для вейников *Calamagrostis epigeios* (Уланова и др., 2008; Логофет и др., 2015, 2016а; Уланова, 2015) и *C. canescens* (Уланова и др., 2002) в типичных местообитаниях.

Вейники р. *Calamagrostis* — многолетние длиннокорневищные поликарпические злаки, растущие на лугах и лесных вырубках, традиционный объект изучения в отечественной школе ботаники. В их шкалах онтогенеза — в отличие от предыдущих примеров — генеративные растения различаются по числу генеративных побегов (Уланова и др., 2008, рис. 1). Стадии отчетливо различаются по морфологии растения, а по характеру годичных приростов в зоне кушения злака и прочим признакам можно определить его хронологический возраст в годах (Уланова и др., 2008).

Когда вейники *Calamagrostis* заселяют открытые пространства, например, лесные вырубки, они размножаются преимущественно вегетативным путем, образуя мозаику отдельных колоний, которые в первые годы колонизации еще не образовали сплошной покров, имеют различные границы (Логофет и др., 2016а, рис. 1) и могут различаться по стадийно-возрастному составу (*ibidem*, табл. 2).

5.3. Двойная структура без блочного строения ПМП

Ежегодные наблюдения (во второй половине августа, когда развитие кустов завершено) показывают, что одна и та же стадия онтогенеза продолжается различное число лет у разных кустов, т.е. среди растений одной стадии встречаются особи разного хронологического возраста, а разнообразие индивидуальных путей развития среди растений одной колонии можно представить в виде ГЖЦ, показанных на рис. 5. Эти графы построены, как и рис. 4, на двумерной целочисленной “решетке” всевозможных состояний индивидуального куста в терминах *возраст—стадия*, но в отличие от предыдущего *ненаблюдаемые* состояния (пустые квадратики на рис. 4) здесь не показаны вовсе.

Традиционные матричные модели популяций с двойной структурой (т.е. при классификации особей по двум основаниям) предполагают блочное строение проекционной матрицы и продвинутую технику кронекерова произведения векторов и матриц (Csetenyi, Logofet, 1989; Логофет, 1991; Caswell, 2001, 2012; Hunter, Caswell, 2005), но в нашем случае это привело к сильно разреженной матрице чрезмерного размера (сотни) из-за наличия в ГЖЦ многих виртуальных, но нерелевантных (не наблюдавшихся) стадийно-возраст-

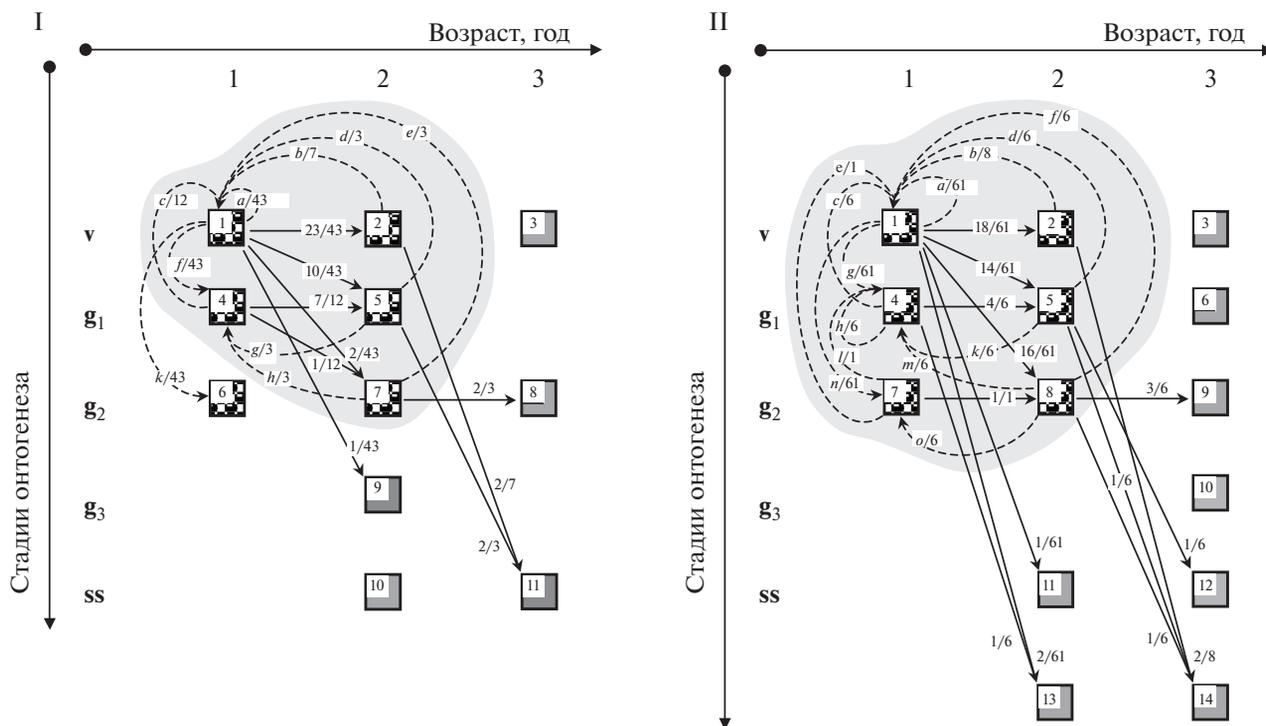


Рис. 5. ГЖЦ *Calamagrostis epigeios* по данным раскопа колоний (I и II) 3-летнего возраста в 2015 г. Сплошными стрелками обозначены онтогенетические переходы, состоявшиеся за один год: числа на стрелках указывают доли кустов исходящего статуса в 2014 г., которые обнаружены в соответствующем статусе в 2015 г.; число внутри вершины графа означает порядковый номер компоненты в векторе структуры; серым фоном выделено репродуктивное ядро ГЖЦ (Логофет и др., 2016а).

ных состояний. Поэтому нереальные состояния не участвуют в конкатенации двумерной популяционной структуры колонии в вектор-столбец соответствующей размерности – по числу занумерованных вершин в ГЖЦ. Этот вектор сохраняет в сущности ту же самую информацию о стадийно-возрастном составе колонии, но позволяет – в отличие от табличного представления структуры – использовать традиционную векторно-матричную форму (6) основного модельного уравнения, хотя и с более сложным, чем у матрицы Лесли (33), строением ПМП (Логофет и др., 2016а, табл. 3).

Числовые значения коэффициентов онтогенетических переходов, присвоенные сплошным стрелкам на рис. 5, были получены, как и ранее, из данных типа “идентифицированные особи”, а коэффициенты репродукции показаны на штриховых дугах ГЖЦ в форме символьных параметров, подлежащих калибровке, просто как дань традиции. На самом деле, этот проект (На земле..., 2015) имел целью избавиться от репродуктивной неопределенности, свойственной данным анализа надземной части растений, и с этой целью применили методику выкапывания целой колонии вейника с сохранением всей системы

корневищных родительско-дочерних связей (Логофет и др., 2016а). Анализируя фрагменты системы связей, относящиеся к каждому родительскому кусту, определяли стадийно-возрастной статус родителя в прошлом году и статус каждого из его потомков по корневищной связи в текущем году. В результате получили схему выживания потомков для всех статус-специфических родительских групп по колонии в целом (рис. 6), после чего параметры a, b, \dots, n, o определили прямым подсчетом из данных раскопов (Логофет и др., 2016а, табл. 3).

Целочисленные параметры a, b, \dots, n, o схемы выживания (рис. 6) – это числители тех самых коэффициентов, которые показаны на дугах репродукции ГЖЦ (рис. 5), а в знаменателях стоят (абсолютные) численности соответствующих родительских групп в 2014 г., т.е. за год до раскопа (Логофет и др., 2016а, табл. 2). Тем самым векторно-матричное уравнение

$$x(t) = Lx(t - 1), \quad t = 2015, \quad (34)$$

удовлетворяется в каждой из 11 (для колонии I) или 14 (для колонии II) компонент вектора $x(t)$ с учетом соответствующей строки матрицы L (Логофет и др., 2016а, табл. 3). В отличие от уравне-

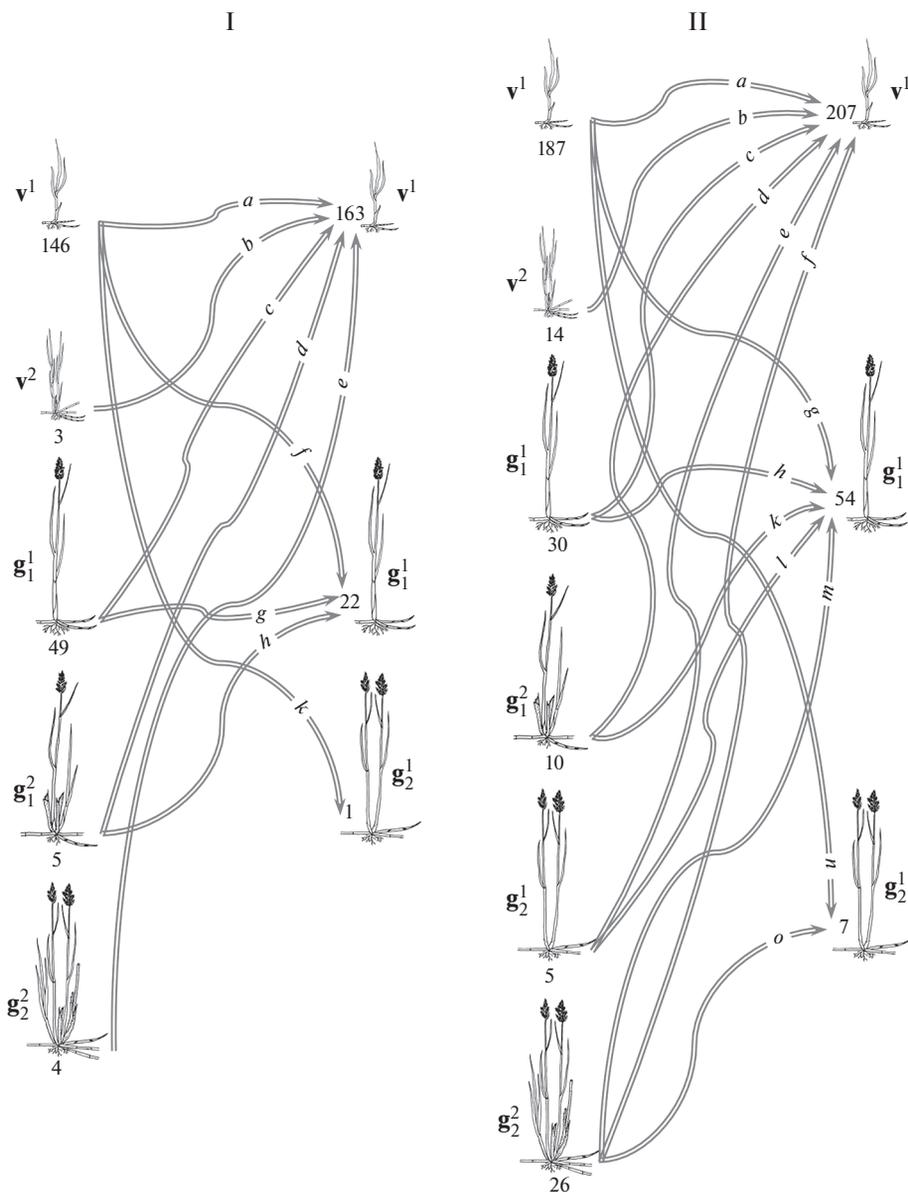


Рис. 6. Схема выживания молодых корневищ у растений разных родительских групп по результатам раскопа двух колоний *Calamagrostis epigeios* (I и II). Число под изображением родительского куста равно суммарному количеству молодых корневищ у родителей данного статуса; число возле дочернего куста – количеству кустов соответствующего статуса в пополнении колонии. Параметры *a, b, ..., n, o* означают числа живых дочерних кустов у родителей соответствующего статуса (Логофет и др., 2016а).

ния (6), описывающего “проекцию” популяционной структуры на один шаг в будущее, уравнение (34) описывает переход в текущее состояние колонии из ее прошлогоднего состояния, ретроспективно восстановленного по результатам раскопа. Но это обстоятельство никак не влияет на свойства модели, и, в частности, доминантное собственное число $\lambda_1(L_{rec})$ подматрицы репродуктивного ядра матрицы L по-прежнему служит количественной мерой приспособленности колонии к условиям среды на данном временном шаге.

Числовые значения $\lambda_1(L_{rec})$ характеризуют высокий темп роста молодой локальной популяции.

Все дуги репродукции в ГЖЦ колонии II принадлежат репродуктивному ядру, а у колонии I дуга $v^1 \rightarrow g_2^1$ (верхний индекс обозначает возраст) находится вне ядра (рис. 5, I). Это значит, что соответствующий коэффициент репродукции $k/43$ никак не влияет на величину λ_1 , и это справедливо математически в силу разложимости матрицы L . Но когда λ_1 выступает как мера приспособлен-

ности локальной популяции, игнорировать вполне определенный вклад (k особей статуса g_1^1) в пополнение популяции нельзя. В подобных случаях меру $\lambda_1(L)$ необходимо дополнить определенным образом (Логофет и др., 2015, Приложение Б) до $\mu(L)$ (Логофет и др., 2016а, табл. 3). Дополнения лишь уточняют оценки, но не меняют основного вывода о бурном росте молодых колоний.

5.4. Можно ли упростить двойную структуру?

Когда речь идет об упрощении модели, рассматривают прежде всего список ее переменных, а сокращению он поддается путем отказа от части переменных либо агрегации (т.е. объединения) двух или более переменных в одну. В нашем случае переменные модели — это компоненты вектора $x(t)$ структуры популяции, а упрощение призвано сократить его размерность и соответственно размер ПМП. Первый шаг на этом пути — отказ от ненаблюдаемых компонент (предыдущий раздел) — оказался весьма эффективным, но агрегирование компонент требует специального анализа. Если, например, стоит вопрос, допустима ли агрегация по стадиям в возрастные группы, то его положительное решение сводится к выполнению определенных соотношений (типа равенства) между демографическими параметрами исходной модели со стадийно-возрастной структурой (Логофет, Белова, 2007, равенства (17)), и общий смысл этих соотношений сводится к ограничению стадийной специфичности возрастных параметров.

Упрощение структуры популяции может также преследовать цель избавиться от репродуктивной неопределенности в данных наблюдений. Например, неопределенность в модели *E. caucasicum* (Логофет и др., 2016а) возникает из-за наличия двух репродуктивных стадий в жизненном цикле организмов (рис. 2б), и их агрегация в одну стадию, действительно, приводит к однозначной калибровке коэффициента репродукции и к редуцированной ПМП $L_{ag}(t)$ размера 3×3 (Logofet, 2017, Table 3). Логичное требование, чтобы $\lambda_1(L_{ag}(t))$ попадала в границы прежнего диапазона неопределенности по $\lambda_1(L(t))$ исходной матрицы $L(t)$, оказалось выполненным у матриц $L_{ag}(2009)$, ..., $L_{ag}(2012)$, но нарушенным у $L_{ag}(2013)$ (Logofet, 2017). И более того, оказалось, что $\lambda_1(L_{ag}(2013)) > 1$, тогда как прежний диапазон значений $\lambda_1(L(2013))$ расположен слева от 1. Таким образом, агрегация изменила качественно прогноз выживания ценопопуляции, что, разумеется, неприемлемо.

6. МЕТОДИЧЕСКИЕ ТРУДНОСТИ МАТРИЧНЫХ МОДЕЛЕЙ

Как эффективный инструмент изучения динамики популяций растений и животных по широ-

кому спектру направлений, матричные модели входят в арсенал средств исследования ученых многих стран. Мировая база данных по матричным моделям популяций растений содержит “759 Taxonomic Species, 642 Publications, 8870 Matrix Population Models” (COMPADRE, 2021), животных — “416 Taxonomic Species, 397 Publications, 3366 Matrix Population Models” (COMADRE, 2021), — и эти базы⁴ регулярно обновляются (Salguero-Gómez et al., 2015, 2016). Вместе с тем надежность результатов всякого исследования на основе математической модели напрямую зависит от ее адекватности существующим данным и теоретическому знанию. Для матричной модели популяции это прежде всего адекватный ГЖЦ и надежная калибровка соответствующей графу ПМП по эмпирическим данным.

6.1. Ошибочные ГЖЦ и некорректные вычисления

В обзоре Кендалла и соавторов (Kendall et al., 2019), названном “Постоянные проблемы при построении матричных моделей популяции”, выделено три типа ошибок, которые авторы модельных исследований, представленных в COMADRE, допускают при построении ГЖЦ и калибровке его дуг: (1) отсутствие учета смертности потомства в коэффициенте репродукции, (2) введение задержки на один год в возрасте первой репродукции и (3) некорректное вычисление скорости роста в стадийной модели. Авторы обзора провели анализ таких ошибок в 67 публикациях 1990–2018 гг. и установили, что ошибки первых двух типов присутствуют в 34 и 62% случаев соответственно; почти все они были в моделях, где использовался ГЖЦ в варианте “постбридинговой переписи”, а в 57% моделей, где стадии могли длиться более одного временного шага, некорректно вычисляли λ_1 или чувствительность λ_1 к вариациям демографических параметров. Эти результаты показывают, что научное рецензирование рукописей не всегда обнаруживает неадекватности в методах.

Последствия ошибок проанализированы на примере моделей крылаток *Pterois* sp. (Morris et al., 2011) — инвазионных видов рыб — и миссисипского аллигатора *Alligator mississippiensis* (Dunham et al., 2014). По оригинальным данным строили корректные модели соответствующих популяций со стадийной структурой и сравнивали их результаты с оригинальными. Ошибки в количественных оценках λ_1 не приводили к качественным сменам расположения λ_1 относительно 1, т.е. к сменам прогноза выживания популяции на противоположный. Но ранжирование параметров по степени влияния на λ_1 (чувствительность и

⁴ Доступ к базам открыт, все модели оцифрованы в среде R (<https://www.r-project.org/foundation/>).

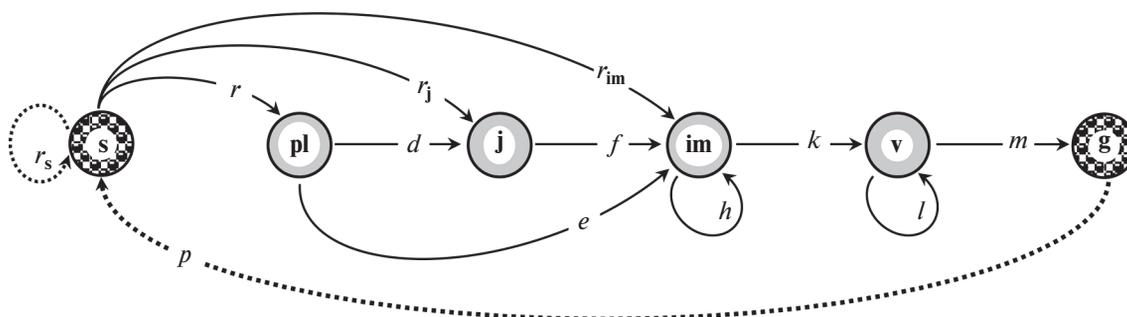


Рис. 7. Включение стадии покоящегося семени изменяет прежний ГЖЦ (рис. 2а). Пунктирная стрелка соответствует годовой продукции семян (Logofet et al., 2020).

эластичность λ_1) оказалось качественно иным, и потому научные выводы или рекомендации по управлению, поддерживаемые исходными моделями, могут быть ошибочными. Попутный вывод состоял в том, что модели с возрастной структурой (там, где возраст поддается определению) и соответствующей матрицей Лесли менее уязвимы к ошибкам построения, нежели модели со структурой стадийной и матрицей Лефковича (Caswell, 2001; Логофет, Ключкова, 2002).

6.2. Банк семян как “постоянная проблема” модели популяции растений

По выражению Нгуена с соавторами (Nguyen et al., 2019, p. 1), банк покоящихся семян, способных прорасти, представляет собой одну из “загадочных (сгурitic) стадий жизни” растения. И загадка не только в том, насколько результаты лабораторных экспериментов по прорастанию семян применимы в поле, но и каково количество семян, способных прорасти в конкретных полевых условиях, и как это количество меняется со временем. Поэтому стадию семени обычно исключают — обоснованно либо императивно (обзор Nguyen et al., 2019) — из модельного жизненного цикла представителей вида с семенным способом размножения. В наших проектах с альпийскими малолетниками (Сколько лет..., 2018) обоснование было математическим (Логофет и др., 2016а, Приложение А) и сводилось к тому, что данные типа “идентифицированные особи” позволяют представить пополнение популяции просто как вклады соответствующих генеративных групп растений (рис. 2) — аналогично тому, как это происходит при вегетативном размножении (рис. 5).

Но общий вопрос о последствиях исключения семян до сих пор актуален (Nguyen et al., 2019) и вызывает беспокойство в сообществе матричных “модельеров” (Che-Castaldo et al., 2020). Это беспокойство замотивировало скрупулезное расследование последствий в доступном частном случае

A. albana путем рассмотрения всех неопределенностей, присущих семенной модели, и сравнения результатов двух альтернативных моделей (Logofet et al., 2020). С введением стадии семени, ГЖЦ изменяется, как показано на рис. 7, а вектор $x(t)$ структуры популяции расширяется до размера 6×1 :

$$y(t) = \begin{bmatrix} S(t) \\ x(t) \end{bmatrix}, \quad (35)$$

где $S(t)$ — неизвестный размер банка покоящихся семян (в целых числах), а основное модельное уравнение принимает вид

$$y(t+1) = L_s(t)y(t), \quad t = 0, 1, \dots, T, \quad (36)$$

где $L_s(t)$ — ПМП расширенной (семенной) модели популяции *A. albana* (Logofet et al., 2020, уравнение (3.1)). Тогда неопределенности сводятся к трем целочисленным параметрам $S(t)$, $S_m(t)$, $S_p(t)$, где $S_m(t)$ — количество семян, потерянных (по разным причинам) из банка до прорастания к моменту переписи t , $S_p(t)$ — количество семян, произведенных всеми генеративными растениями к моменту t , а переменная $S(t)$ выступает еще и в роли неопределенного параметра. Однако эти неопределенные натуральные числа имеют вполне определенные границы (Logofet et al., 2020, Table 4), связанные с $g(t)$ — наблюдаемой переменной численностью генеративной группы — и полученные логически из количественных морфологических и репродуктивных признаков генеративных растений *A. albana* (Казанцева, 2016; Logofet et al., 2020, Table 3). Неизвестную априори *всхожесть* семян можно вычислить апостериори как $100\% \times pl(t)/S(t)$.

Целочисленность S -параметров в совокупности с тем, что все структуры $x(t)$ суть целочисленные векторы и все ПМП $L(t)$ модели без семян калиброваны в рациональных числах (Логофет и др., 2020, табл. 3), позволяет перейти от традиционного формализма моделей в действительных числах к формализму *целочисленному* и выразить

(с учетом уравнения (6)) ПМП $L_s(t)$ семенной модели в следующем виде:

$$L_s(t) = \begin{bmatrix} 1 - (\|F\mathbf{x}\|_1 + S_m)/S & 0 & 0 & 0 & 0 & S_p/g \\ ag/S & & & & & \\ bg/S & & & & & \\ cg/S & & & & & \\ 0 & & & & & \\ 0 & & & & & \end{bmatrix} \begin{matrix} \\ \\ \\ \\ \\ \end{matrix} T, \quad (37)$$

$t = 2009, \dots, 2018$

(Logofet et al., 2020, p. 5). Здесь $\mathbf{x} = \mathbf{x}(t)$, $g = g(t)$ – количество генеративных растений; a, b, c – параметры плодовитости из калиброванной ПМП $L(t)$; $T = T(t)$ – матрица 5×5 , отвечающая за онтогенетические переходы в модели без семян и не зависящая от S -параметров; $F = F(t) = L(t) - T(t)$ и содержит только параметры a, b, c ; $\|\dots\|_1$ – норма вектора по сумме модулей его компонент.

Таким образом, уравнению (36) семенной модели удовлетворяет не одна ПМП, а целое 3-параметрическое семейство матриц (37), и сравнивать свойства ПМП $L(t)$ приходится с каждой из матриц семейства $\{L_s(t)\}$. Выполнить это удастся благодаря целочисленности и ограниченности S -параметров путем машинного перебора *комбинаторного* (огромного, но конечного) числа всех допустимых значений троек $S(t), S_m(t), S_p(t)$ для каждого $t = 2009, \dots, 2018$.

Сравнение результатов двух моделей (Logofet et al., 2020, Table 5) показало, что в каждом из 10 семейств $\{L_s(t)\}$ существует тройка S -параметров, которая дает практически такое же значение λ_1 , как и в модели без семян. И более того, конечный диапазон значений λ_1 для всего семейства располагается на числовой оси по ту же сторону от 1, что и λ_1 в модели без семян. Противоположное расположение возможно только вне допустимых границ S -параметров.

Таким образом, использование модели без стадии семени методически корректно для прогноза жизнеспособности ценопопуляции *A. albana*. И хотя описанное расследование касалось конкретного вида растений с частными ГЖЦ (рис. 2а, 7), сам способ сравнения альтернативных моделей имеет определенные черты общности (Logofet et al., 2020, p. 9) и может быть расширен на прочие результаты матричной модели популяции и применен в иных проектах с данными типа “идентифицированные особи”.

7. НОВЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЯ И ПРИМЕНЕНИЯ МАТРИЧНЫХ МОДЕЛЕЙ

В знак признания важной роли данного типа моделей в современных экологических исследованиях, международный журнал “Ecological Mod-

elling” осуществил в 2019–2020 гг. публикацию виртуального спецвыпуска по теории и практике матричных моделей популяций. Обзор публикаций этого выпуска представлен Логофетом и Сальгуеро-Гомесом (Logofet, Salguero-Gómez, 2021). Отдельные пункты этого обзора комментируются ниже.

7.1. Ослабление классических постулатов в демографических моделях

Исторически первый набор допущений появился в моделях динамики популяции с возрастной структурой, которые связывают с именем Лесли (Leslie, 1945, 1948), хотя позднее обнаружилось и более ранние работы с такими моделями (Bernardelli, 1941; Lewis, 1942), опубликованные в менее доступных изданиях. *Возрастная структура* возникает из разбиения популяции на группы, или *классы*, особой одного возраста, измеряемого в хронологических единицах – годах, неделях, днях и т.п. – в зависимости от характерного времени развития организма, и главный постулат состоит в том, что единицы измерения времени и возраста совпадают с величиной временного шага Δt . Существует максимальный возраст в M единиц, который и определяет размерность вектора $\mathbf{x}(t)$. Например, $M = 17$ дней в модели развития личинки комара *Chironomus riparius* в лабораторных условиях (Lopes et al., 2005), а в модели динамики эксплуатируемой популяции северных оленей *Rangifer tarandus tarandus* (Четени, 1988) $M = 17$ лет⁵. В терминах возрастной структуры ГЖЦ *моновариантен*: последовательные переходы в следующий возрастной класс и дуги репродукции, идущие из репродуктивных классов в первый. Соответствующая ПМП – *матрица Лесли* – имеет строение, показанное в (31): все положительные элементы сосредоточены в первой строке и первой поддиагонали; главная диагональ нулевая, ибо невозможно сохранить прежний возраст с течением времени.

Жесткий постулат максимального возраста ослабляется в первую очередь для популяций в природных местообитаниях. Например, матричная модель динамики популяции белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* на Сахалине (Романов, Мастеров, 2008; Мастеров, Романов, 2014, Гл. 9; Romanov, Masterov, 2020) описывает жизненный цикл из шести годовых возрастных классов и *стадии* половозрелых особей семи лет и старше (Romanov, Masterov, 2020, Fig. 2). Последний элемент главной диагонали соответствующей ПМП оказывается положительным (Romanov, Masterov, 2020, Table 3), в результате чего матрица Лесли превращается в *матрицу Лэфковича* (Lefkovich, 1965) для популяции со *стадийной* структурой. Ее

⁵ Чисто случайное совпадение.

строение допускает положительные элементы на главной диагонали в виде *коэффициентов задержки* – долей таких особей в стадийной группе, которые задерживаются в ней еще на один шаг по времени.

Будучи удобным в практике моделирования, этот прием вносит систематическую ошибку в модельный формализм: положительный коэффициент задержки означает существование хотя и малой, убывающей с каждым шагом, но ненулевой доли особей неограниченно растущего возраста. Этот парадокс “вечной жизни” не мешает применению модели Лефковича, ибо “вечная” часть популяции со временем становится сколь угодно малой, а возникающая, как следствие, систематическая ошибка обычно мала и поддается количественной оценке (Логофет, Уланова, 2018, формула (2.28)). Избавлены от парадокса “вечной жизни” модели с двойной структурой (см. раздел 5), когда одной из них является структура возрастная. Такие модели способны воспроизводить данные наблюдений с теоретически абсолютной точностью.

Поливариантный онтогенез вносит дополнительные дуги в ГЖЦ и, соответственно, дополнительные элементы в ПМП. Они располагаются ниже первой поддиагонали, если дуги показывают *прогрессивные* переходы, т.е. от ранних стадий к более поздним, минуя соседнюю, как, например, на рис. 2а (ПМП (7)), и выше главной диагонали, если переход имеет *ретрогрессивный* характер (Logofet, 2008, p. 220). Например, возврат в вегетативную стадию в жизненном цикле поликарпного *E. caucasicum* (рис. 2б) соответствует тому, что генеративное растение пропускает очередной сезон размножения ради накопления ресурсов для будущей репродукции (Логофет и др., 2016а). Если ГЖЦ построен по размерным “стадиям”, то эффекту *сжатия* (*shrinkage*; Salguero-Gómez, Casper, 2010) тоже соответствуют ретрогрессивные переходы.

Вторая структура в дополнение к возрастной (см. раздел 5) – это тоже своего рода “ослабление” классических ограничений. А если поставленной задаче или/и данным двух структур мало, то матричный формализм допускает и третье основание для классификации особей (Roth, Caswell, 2016; Coste et al., 2017; Coste, Pavard, 2020).

Система популяционных уравнений “хищник–жертва” Лотки–Вольтерра (Lotka, 1925; Volterra, 1931) – классический объект, с которого математическая экология началась как наука, – переживает второе рождение в формализме матричных моделей (Caswell, 2001; Pathikonda et al., 2008). Барракванд и Хименес (Barraquand, Gimenez, 2019) преодолели классическую парадигму динамики одновидовой популяции, построив стадийно-структурированную модель для

сообщества хищник–жертва, в котором популяции представлены молодью и взрослыми особями, а хищничество стадийно-специфично, так что плотность молодежи жертвы положительно влияет на плодовитость хищников. Оценка параметров взаимодействия видов в такой структуре потребовала сочетания традиционных и новых способов интеграции данных для демографии каждого вида. В результате авторы пришли к созданию *интегрированной модели сообщества* (ICM, *Integrated Community Model*) как нового типа популяционных моделей с закономерно *нелинейными* членами взаимодействия видов.

Не используя термин ICM, но рассматривая стадийно-возрастные структуры популяций взаимодействующих видов, Н.Г. Уланова и соавторы (Уланова и др., 2008; Логофет и др., 2011) разработали нелинейную модель конкуренции за общие ресурсы между березой повислой (*Betula pendula*) и вейником наземным (*Calamagrostis epigeios*) в первые годы после сплошной вырубке ельника-черничника в охранной зоне Центрально-лесного государственного биосферного заповедника (Тверская обл.). Модель позволяет понять механизмы и объяснить последовательные этапы формирования березового биогеоценоза на такой территории.

7.2. Расширение географии и видовой принадлежности объектов

Характерна экспансия матричных моделей в новые экорегионы планеты и на новые таксономические уровни. Так, Пинто с соавторами (Pinto et al., 2020) вносят важный вклад в наше понимание демографии насекомых. С помощью модели динамики стадийно-структурированной популяции древовидной горбатки Гросса *Alchisme Grossa* (Hemiptera: Membracidae), обитающей в боливийской юнге⁶, они опровергли эволюционную гипотезу о том, что использование этим видом хозяина *Brugmansia suaveolens* либо симпатрического вида *Solanum ursinum* суть дивергентные признаки.

Большинство наших представлений о демографии биологических популяций ограничено земными экосистемами и потому важный с точки зрения репрезентативности экорегионов вклад – это работа Сантостаси и соавторов (Santostasi et al., 2020), где авторы представили оригинальный матричный формализм для понимания роли естественной гибридизации (дающей стерильное потомство) в сохранении видового разнообразия. Один из двух представленных тематических проектов относится к морским видам: авторы исследовали вероятность *геномного исчезновения* (Abbott et al., 2016) двух видов дельфинов – полосатого

⁶ <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0105>

дельфина *Stenella coeruleoalba* и дельфина-белобочки *Delphinus delphis* – в полузамкнутом Коринфском заливе (Греция) при различных сценариях приспособленности гибридов (Bearzi et al., 2016; Antoniou et al., 2019).

7.3. Эко-эволюционная динамика

Исторически *экология и эволюция* рассматривались как автономные дисциплины, которые развиваются в своих нишах, причем главный аргумент в пользу их разделения был временным: считалось, что эволюция происходит на гораздо более длительных масштабах времени, чем динамика популяции. Однако исследования последнего десятилетия показали, что эволюция может и часто действительно формирует адаптацию особей и динамику сообщества на относительно коротких временных масштабах (например, путем быстрой эволюции) (Андреева, Андреев, 2003; Северцов, 2009; Hart et al., 2019, и ссылки там же). С другой стороны, экологические взаимодействия могут иметь долгосрочные последствия, которые помещают их в ту же временную шкалу, что и классическое эволюционное мышление (Hendry, 2017; Fryxell et al., 2019). Не все очевидно при таком подходе (Takada, Shefferson, 2018), но демографические инструменты позволяют рассматривать *эко-эволюционную динамику* в единой системе отсчета (Shefferson, Salguero-Gómez, 2015; Takada, Shefferson, 2018; Govaert et al., 2019). В работе Сантостаси с соавторами (Santostasi et al., 2020), наряду с упомянутым выше проектом по дельфинам, матричная модель эко-эволюционной динамики популяции со стадийной структурой (Marecot et al., 2012) использована для изучения вероятных эффектов гибридизации между волком (*Canis lupus*) и собакой (*C. lupus familiaris*) в Италии в зависимости от демографических параметров.

Когда классическая линейность демографии встречается с классической нелинейностью популяционной генетики – как в модели популяции мучного хрущака *Tribolium castaneum* (Vries et al., 2020) – ПМП становится нелинейным, зависимым от плотности оператором, управляющим отбором в популяции такого типа. Его линеаризация в точках равновесия дает, как обычно, матрицу Якоби, которая позволяет получить условия устойчивости этих точек к вариациям плотности популяций, в частности, условие устойчивости гомозиготного равновесия, означающего доминирование резистентности к пестицидам. Эти результаты полезны для теории борьбы с вредителями и открывают новое измерение в изучении эко-эволюционной динамики.

7.4. Развитие математического аппарата матричных моделей

Начиная с классических моделей Лесли и Лефковича, практика развития и применения матричных моделей ставила определенные задачи перед математической теорией матриц (см. обзор: Keyfitz, 1968; Hansen, 1986; Logofet, 1993; Логофет, Клочкова, 2002). Серьезные математические результаты были вызваны к жизни парадигмой стохастической скорости роста (см. раздел 3.2). Класс ПМП как объектов математического исследования был расширен до неразложимых ПМП общего вида $L = T + F$, и прорывом на этом пути стала работа Кушинга и Ицана (Cushing, Yicang, 1994), где была получена компактная формула для показателя $R_0(L)$ – *чистой скорости репродукции (net reproductive rate)*:

$$R_0(L) = \rho[F(I - T)^{-1}] \quad (38)$$

($\rho[\dots]$ – спектральный радиус⁷ матрицы [...]). Доказано и *индикаторное свойство* функции $R_0(L)$, т.е. расположение ее значений по ту же сторону от 1, что и у $\lambda_1(L)$ (Cushing, Yicang, 1994). В изучении свойств $R_0(L)$ приняли участие известные специалисты по теории матриц (Li, Schneider, 2002), а индикаторное свойство функции $R_0(L)$ было обобщено в понятии *индикатора потенциально роста* (Логофет, Белова, 2007), т.е. такой числовой функции $R(L)$ от ПМП L , которая обладает *индикаторным свойством* (Логофет, 2012, определение (28)):

$$R(L) \begin{cases} < \\ = \\ > \end{cases} 1 \Leftrightarrow \lambda_1(L) \begin{cases} < \\ = \\ > \end{cases} 1 \quad (39)$$

(символ \Leftrightarrow читается “если и только если”). Там же был предложен более простой индикатор

$$R_1(L) = 1 - \det(I - L), \quad (40)$$

а его индикаторное свойство было доказано (Protasov, Logofet, 2014) для класса ПМП $L = T + F$, у которых ранг матрицы плодовитости F равен 1, – в частности, когда у F есть только один ненулевой столбец или одна строка. В терминах ГЖЦ это означает единственную репродуктивную группу (столбец) или единственную стадию, где происходит пополнение популяции (строка). Вычисление по формуле (40) гораздо проще, чем (38), а индикаторное свойство (39) для $R_1(L)$ оказалось следствием из теории *1-ранговых коррекций (rank-1 corrections)*; Protasov, Logofet, 2014) неотрицательных матриц – современного расширения классической теории Перрона–Фробениуса.

Вместе с тем ряд задач остаются нерешенными и требуют дальнейших математических усилий – в частности, дальнейшее расширение класса ПМП с

⁷ См. Horn, Johnson, 1990; Логофет, Уланова, 2018, §7.

индикатором $R_1(L)$ (Разжевайкин, Тыртышиков, 2020), разработка теории структурно-мультипликативного осреднения неотрицательных матриц (Logofet, 2018). Относительно моделей с двойной и тройной структурами популяций – моделей с *гиперсостояниями* (*hyperstate*) по терминологии Рота и Касуэлла (Roth, Caswell, 2016) – отметим, что “модели гиперсостояний могут также рассматриваться в контексте *тензорной* математики, которая предназначена для работы с пространствами нескольких измерений. Однако концептуальную основу и аналитические методы применения тензорных методов к моделям популяций еще предстоит разработать” (*ibidem*, p. 1448).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящий обзор убеждает, что матричные модели способны дать адекватный ответ на любые вызовы популяционной теории и практики, которые опираются на достоверные знания структуры популяции по одному или более основаниям классификации особей и соответствующего жизненного цикла организмов изучаемого вида, а парадигма матричной модели расширяет сферы применения за границы одновидовой и линейной динамики популяций, в области нелинейной динамики межвидовых отношений и эволюционных процессов.

Представленная история развития методики оценки меры адаптации клонального вида по короткому ряду наблюдений отражает известную диалектику отношений эмпирика–модель. На раннем этапе данных наблюдений на постоянных пробных площадках, которые побудили к созданию матричной модели популяции со стадийно-возрастной структурой (Логофет, 2002; Уланова и др., 2002, 2008), было недостаточно для надежной калибровки модели (“репродуктивная неопределенность”), и недостаток в данных пришлось замещать экстремальным принципом, принимая гипотезу *максимальной адаптации* (Logofet, 2008; Логофет, 2010). Математическая корректность такой калибровки была установлена через доказательство теоремы существования и единственности решения соответствующей нелинейной задачи ограниченной максимизации для широкого класса проекционных матриц (Логофет, 2012; Logofet, 2013b, c), а экспериментальная проверка гипотезы сфокусировала интерес исследователей на картине родительно-дочерних связей “под землей” (На земле..., 2015). Так математическая модель замотивировала изменение и развитие полевых методов и позволила получить однозначную и объективную оценку меры приспособленности ценопопуляции.

Развитие теории матричных моделей популяций с дискретной структурой и практика их применения опираются на результаты теории

неотрицательных матриц и мотивируют новые математические задачи.

Авторы благодарны М.С. Романову, детально проработавшему текст рукописи и сделавшему ценные замечания. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 20-14-50311.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- АКАДЕМИК, 2021. <https://dic.academic.ru/dic.nsf/ru-wiki/214326>
- Андреева С.И., Андреев Н.И., 2003. Эволюционные преобразования двусторчатых моллюсков Аральского моря в условиях экологического кризиса. Омск: Изд-во ОмГПУ. 382 с.
- Баскин Л.М., 2009. Северный олень. Управление поведением и популяциями. Оленеводство. Охота. М.: Т-во науч. изд. КМК. 284 с.
- Белякова Г.А., Гарибова Л.В., Дьяков Ю.Т., Камнев А.Н., Сидорова И.И. и др., 2007. Ботаника. Курс альгологии и микологии / Под ред. Дьякова Ю.Т. М.: Изд-во МГУ. 558 с.
- Гантмахер Ф.Р., 1967. Теория матриц. М.: Наука. 576 с.
- Дзержинский Ф.Я., Васильев Б.Д., Малахов В.В., 2013. Зоология позвоночных. М.: Изд-во “Академия”. 465 с.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А., 2005. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учеб. пособие. Изд. 2-е, испр. и доп. М.: ИПП “Гриф и К”. 256 с.
- Жукова Л.А., 1983. Онтогенезы и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биологии. Т. 44. № 3. С. 361–374.
- Жукова Л.А., 1986. Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Изд-во МГПИ. С. 104–114.
- Жукова Л.А., 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”. 244 с.
- Жукова Л.А., Комаров А.С., 1990. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии. Т. 51. № 4. С. 450–461.
- Жукова Л.А., Комаров А.С., 1991. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадки // Биол. науки. № 8. С. 51–67.
- Казанцева Е.С., 2016. Популяционная динамика и семенная продуктивность малолетних альпийских растений северо-западного Кавказа. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 165 с.
- Казанцева Е.С., Онищенко В.Г., Кипкеев А.М., 2016. Возраст первого цветения травянистых альпийских малолетников Северо-Западного Кавказа // Бюлл. МОИП. Сер. Биол. Т. 121. № 2. С. 73–80.
- Клевезаль Г.А., 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Т-во науч. изд. КМК. 282 с.
- Красная книга Краснодарского края, 2007. Растения и грибы. Изд. 2-е / Отв. ред. Литвинская С.А. Краснодар: ООО “Дизайн Бюро № 1”. 640 с.
- Красная книга Республики Адыгея, 2012. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты жи-

- вотного и растительного мира: в 2 ч. Майкоп: Качество. 340 с.
- Логофет Д.О., 1989. О неразложимости и импримитивности неотрицательных матриц блочной структуры // ДАН СССР. Математика. Т. 308. № 1. С. 46–49.
- Логофет Д.О., 1991. К теории матричных моделей динамики популяций с возрастной и дополнительной структурами // Журн. общ. биологии. Т. 52. № 6. С. 793–804.
- Логофет Д.О., 2002. Три источника и три составные части формализма популяции с дискретной стадийной и возрастной структурами // Матем. моделирование. Т. 14. № 13. С. 11–22.
- Логофет Д.О., 2010. Свирижевский принцип замещения и матричные модели динамики популяций со сложной структурой // Журн. общ. биологии. Т. 71. № 1. С. 30–40.
- Логофет Д.О., 2012. Еще раз о проекционных матрицах: индикатор потенциального роста и польза индикации // Фундамент. и прикл. матем. Т. 17. № 6. С. 41–63.
- Логофет Д.О., Белова И.Н., 2007. Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // Фундамент. и прикл. матем. Т. 13. № 4. С. 145–164.
- Логофет Д.О., Клочкова И.Н., 2002. Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы // Матем. моделирование. Т. 14. № 10. С. 116–126.
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., 2018. Матричные модели в популяционной биологии. Уч. пособие, 2-е изд. М.: МАКС Пресс. 128 с.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=32701104>
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., Белова И.Н., 2011. Две парадигмы математической популяционной биологии. Попытка синтеза // Журн. общ. биологии. Т. 72. № 5. С. 369–387.
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., Белова И.Н., 2015. Поливариантный онтогенез у вейников: новые модели и новые открытия // Журн. общ. биологии. Т. 76. № 6. С. 438–460.
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., Белова И.Н., 2016а. От неопределенности к числу: развитие метода оценки приспособленности клонального вида с поливариантным онтогенезом // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 5. С. 379–396.
- Логофет Д.О., Белова И.Н., Казанцева Е.С., Онинченко В.Г., 2016б. Ценопопуляция незабудочника кавказского (*Eritrichium caucasicum*) как объект математического моделирования. I. Граф жизненного цикла и неавтономная матричная модель // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 2. С. 106–121.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онинченко В.Г., 2017а. Ценопопуляция незабудочника кавказского (*Eritrichium caucasicum*) как объект математического моделирования. II. Сколько лет живет малолетник? // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 1. С. 56–66.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онинченко В.Г., 2017б. Сколько лет живет альпийский малолетник? Модельный подход // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 5. С. 63–80.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онинченко В.Г., 2018. Ценопопуляция незабудочника кавказского (*Eritrichium caucasicum*) как объект математического моделирования. III. Рост популяции в случайной среде // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 4. С. 1–13.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онинченко В.Г., 2019. Неутешительный прогноз выживания ценопопуляции *Androsace albana* в случайно меняющейся среде // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 3. С. 200–213.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онинченко В.Г., 2020. Обратный прогноз подтверждает вывод о жизнеспособности ценопопуляции растений // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 4. С. 257–271.
- Маркус М., Минк Х., 1972. Обзор по теории матриц и матричных неравенств. М.: Наука. 232 с.
- Маслов А.А., Логофет Д.О., 2020. Совместная динамика популяций черники и брусники в заповедном послепожарном сосняке-зеленомошнике. Модель с осредненными вероятностями перехода // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 4. С. 243–256.
- Мастеров В.Б., Романов М.С., 2014. Тихоокеанский орлан *Haliaeetus pelagicus*: экология, эволюция, охрана. М.: Т-во науч. изд. КМК. 384 с.
- Мир Математики, 2021. <https://matworld.ru/posledovatelnosti/chislovye-posledovatelnosti.php>
- Мониторинг популяций альпийских малолетников: долгосрочный прогноз выживания по стохастической скорости роста, 2019. Проект РФФИ № 19-04-01227-а. <https://istina.msu.ru/projects/261137811/>
- На земле и под землей: границы приспособленности для ценопопуляции клонального растения с поливариантным онтогенезом, 2015. Итоговый научный отчет по проекту РФФИ № 13-04-01836-а. <https://istina.msu.ru/projects/8473479/>
- Нахуцишвили Г.Ш., Гамцемлидзе З.Г., 1984. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий (на примере Центрального Кавказа). Л.: Наука. 123 с.
- Нотов А.А., Жукова Л.А., 2019. Концепция поливариантности онтогенеза и современная эволюционная морфология // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 1–9.
- Онинченко В.Г., Комаров А.С., 1997. Длительность жизни и динамика популяций растений в высокогорьях: опыт оценки на примере трех альпийских видов Северо-Западного Кавказа // Журн. общ. биологии. Т. 58. № 6. С. 64–75.
- Оселедец В.И., 1968. Мультипликативная эргодическая теорема. Характеристические показатели Ляпунова динамических систем // Тр. ММО. Т. 19. С. 179–210.
- Павлов В.Н., Онинченко В.Г., 1987. Растительность высокогорий // Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Ботаника. Т. 7. С. 3–38.
- Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ, 2006. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т. 326 с.
- Популяционно-онтогенетическое направление в России и ближнем зарубежье, 2018. Тверь: Твер. гос. ун-т. 440 с.
- Пошкурлат А.П., 1941. Строение и развитие дерновин чия // Уч. зап. МГПИ им. В.И. Ленина. Т. 30. № 1. С. 101–151.

- Работнов Т.А., 1950. Жизненный цикл травянистых растений // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. 204 с.
- Разжевайкин В.Н., Тыртышиков Е.Е., 2020. Об индикаторах устойчивости неотрицательных матриц // ДАН. Математика, информатика, процессы управления. Т. 490. С. 51–54.
- Романов М.С., Мастеров В.Б., 2008. Матричная модель популяции белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* на Сахалине // Матем. биология и биоинформатика. Т. 3. № 2. С. 36–49.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О., 1978. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 352 с.
- Северцов А.С., 2009. Биогеоэкологический контроль естественного отбора и темпы эволюции. К 150-летию первого издания книги “Происхождение видов...” Ч. Дарвина // Зоол. журн. Т. 88. № 9. С. 1027–1038.
- Сколько лет живет малолетник, или задачи осреднения в неавтономных матричных моделях популяций, 2018. Итоговый научный отчет по проекту РФФИ № 16-04-00832-а. <https://istina.msu.ru/projects/38954655/>
- Уланова Н.Г., 2015. Структура и динамика популяций вейника наземного в различных экологических условиях // Труды Окского гос. прир. заповедника. Вып. 34. Рязань: НП “Голос губернии”. С. 201–207.
- Уланова Н.Г., Белова И.Н., Логофет Д.О., 2008. О конкуренции среди популяций с дискретной структурой: динамика популяций вейника и березы, растущих совместно // Журн. общ. биологии. Т. 69. № 6. С. 478–494.
- Уланова Н.Г., Демидова А.Н., Ключкова И.Н., Логофет Д.О., 2002. Структура и динамика популяций вейника седеющего *Calamagrostis canescens*: модельный подход // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 6. С. 509–521.
- Уранов А.А., 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. № 2. С. 7–34.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура), 1976 / Под ред. Уранова А.А., Серебряковой Т.И. М.: Наука. 217 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии), 1988 / Под ред. Заугольновой Л.Б., Жуковой Л.А., Комарова А.С., Смирновой О.В. М.: Наука. 184 с.
- Чеснова Л.В., Стриганова Б.Р., 1999. Почвенная зоология – наука XX века / Отв. ред. Добровольский Г.В. М.: Янус-К. 156 с.
- Четени А.И., 1988. Матричная модель популяции северных оленей с учетом экофизиологических показателей. М.: ВЦ АН СССР. 37 с.
- Abbott R.J., Barton N.H., Good J.M., 2016. Genomics of hybridization and its evolutionary consequences // Mol. Ecol. V. 25. № 11. P. 2325–2332.
- Antoniou A., Frantzis A., Alexiadou P., Paskou N., Poulakakis N., 2019. Evidence of introgressive hybridization between *Stenella coeruleoalba* and *Delphinus delphis* in the Greek Seas // Mol. Phylogenet. Evol. V. 129. P. 325–337.
- Barraquand F., Gimenez O., 2019. Integrating multiple data sources to fit matrix population models for interacting species // Ecol. Model. V. 411. Art. 108713.
- Bearzi S., Bonizzoni S., Santostasi N.L., Furey B., Eddy L. et al., 2016. Dolphins in a scaled-down Mediterranean: the Gulf of Corinth’s odontocetes // Adv. Mar. Biol. V. 75. P. 297–331.
- Bender M.H., Baskin J.M., Baskin C.C., 2000. Age of maturity and life span in herbaceous, polycarpic perennials // Bot. Rev. V. 66. № 3. P. 311–349.
- Berman A., Plemmons R.J., 1994. Nonnegative Matrices in the Mathematical Sciences. Philadelphia: SIAM. 340 p.
- Bernardelli H., 1941. Population waves // J. Burma Res. Soc. V. 31. P. 1–18.
- Buckley Y.M., Ramula S., Blomberg S.P., Burns J.H., Crone E.E. et al., 2010. Causes and consequences of variation in plant population growth rate: A synthesis of matrix population models in a phylogenetic context // Ecol. Lett. V. 13. P. 1182–1197.
- Caswell H., 1989. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Sunderland: Sinauer. 328 p.
- Caswell H., 2001. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. 2nd ed. Sunderland: Sinauer. 722 p.
- Caswell H., 2010. Life table response experiment analysis of the stochastic growth rate // J. Ecol. V. 98. № 2. P. 324–333.
- Caswell H., 2012. Matrix models and sensitivity analysis of populations classified by age and stage: A vec-permutation matrix approach // Theor. Ecol. V. 5. № 3. P. 403–417.
- Caswell H., Salguero-Gómez R., 2013. Age, stage and senescence in plants // J. Ecol. V. 101. P. 585–595.
- Caswell H., Naiman R.J., Morin R., 1984. Evaluating the consequences of reproduction in complex salmonid life cycles // Aquaculture. V. 43. P. 123–134.
- Che-Castaldo J., Jones O., Kendall B.E., Burns J.H., Childs D.Z. et al., 2020. Comments to “Persistent problems in the construction of matrix population models” // Ecol. Model. V. 416. Art. 108913. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108913>
- Cochran M.E., Ellner S., 1992. Simple methods for calculating age-based life history parameters for stage-structured populations // Ecol. Monogr. V. 62. № 3. P. 345–364.
- Cohen J.E., 1976. Ergodicity of age structure in populations with Markovian vital rates, I: Countable states // J. Am. Stat. Assoc. V. 71. P. 335–339.
- Cohen J.E., 1979. Comparative statics and stochastic dynamics of age-structured populations // Theor. Popul. Biol. V. 16. № 2. P. 159–171.
- COMADRE, 2021. <https://www.compadre-db.org/Data/Comadre>
- COMPADRE, 2021. <https://compadre-db.org/Data/Compadre>
- Coste C.F.D., Pavard S., 2020. Analysis of a multitrait population projection matrix reveals the evolutionary and demographic effects of a life history trade-off // Ecol. Model. V. 418. Art. 108915.
- Coste C.F.D., Austerlitz F., Pavard S., 2017. Trait level analysis of multitrait population projection matrices // Theor. Popul. Biol. V. 116. P. 47–58.

- Csetenyi A.I., Logofet D.O., 1989. Leslie model revisited: Some generalizations for block structures // *Ecol. Model.* V. 48. P. 277–290.
- Cushing J.M., Yicang Z., 1994. The net reproductive value and stability in matrix population models // *Nat. Resour. Model.* V. 8. № 4. P. 297–333.
<https://doi.org/10.1111/j.1939-7445.1994.tb00188.x>
- Dunham K., Dinkelacker S., Miller J., 2014. A stage-based population model for American alligators in northern latitudes // *J. Wildl. Manag.* V. 78. P. 440–447.
- Falińska K., 1991. *Plant Demography in Vegetation Succession*. Dordrecht; Boston; L.: Kluwer Academic Publishers. 210 p.
- Fryxell D.C., Weiler D.E., Kinnison M.T., Palkovacs E.P., 2019. Eco-evolutionary dynamics of sexual dimorphism // *Trends Ecol. Evol.* V. 34. № 7. P. 591–594.
- Furstenberg H., Kesten H., 1960. Products of random matrices // *Ann. Math. Stat.* V. 31. P. 457–469.
- Goodman L.A., 1968. An elementary approach to the population projection-matrix, to the population reproductive value, and to related topics in the mathematical theory of population growth // *Demography.* V. 5. P. 382–409.
- Goodman L.A., 1969. The analysis of population growth when the birth and death rates depend upon several factors // *Biometrics.* V. 25. P. 659–681.
- Goodman L.A., 1971. On the sensitivity of the intrinsic growth rate to changes in the age-specific birth and death rates // *Theor. Popul. Biol.* V. 2. № 3. P. 339–354.
- Govaert L., Fronhofer E.A., Lion S., et al., 2019. Eco-evolutionary feedbacks — Theoretical models and perspectives // *Funct. Ecol.* V. 33. № 1. P. 13–30.
- GUFO.ME, 2021.
https://gufo.me/dict/mathematics_encyclopedia/Перопределенная_Система
- Hansen P.E., 1986. Leslie matrix models: A mathematical survey // *Papers on Mathematical Ecology.* V. 1 / Ed. Csetenyi A.I. Budapest: Karl Marx University of Economics. P. 54–106.
- Harary F., Norman R.Z., Cartwright D., 1965. *Structural Models: An Introduction to the Theory of Directed Graphs*. N.-Y.: Wiley. 415 p.
- Hart S.P., Turcotte M.M., Levine J.M., 2019. Effects of rapid evolution on species coexistence // *PNAS.* V. 116. № 6. P. 2112–2117.
- Hendry A., 2017. *Eco-evolutionary Dynamics*. Princeton: Princeton Univ. Press. 416 p.
- Horn R.A., Johnson C.R., 1990. *Matrix Analysis*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 561 p.
- Hunter C.M., Caswell H., 2005. The use of the vec-permutation matrix in spatial matrix population models // *Ecol. Model.* V. 188. P. 15–21.
- Janczyk-Weglarska J., 1997. An ex situ ecological experiment on the morphological and developmental variation of *Calamagrostis epigejos* (Poaceae) // *Fragm. Florist. Geobot.* V. 42. № 2. P. 239–247.
- Kemeny J.G., Snell J.L., 1976. *Finite Markov Chains*. Berlin: Springer. 238 p. (Русский перевод: Кемени Дж., Снелл Дж., 1970. Конечные цепи Маркова. М.: Наука. 271 с.)
- Kendall B.E., Fujiwara M., Diaz-Lopez J., Schneider S., Voigt J., Wiesner S., 2019. Persistent problems in the construction of matrix population models // *Ecol. Model.* V. 406. P. 33–43.
- Keyfitz N., 1968. *Introduction to the Mathematics of Population*. Reading: Addison-Wesley. 450 p.
- Klimas C.A., Cropper W.P., Jr., Kainer K.A., Wadt L.H.O., 2012. Viability of combined timber and non-timber harvests for one species: A *Carapa guianensis* case study // *Ecol. Model.* V. 246. P. 147–156.
- Körner C., 2003. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 2nd ed. Berlin: Springer. 350 p.
- Kroon H., de Groenendael J., van Ehrlen J., 2000. Elasticities: A review of methods and model limitations // *Ecology.* V. 81. P. 607–618.
- Law R., 1983. A model for the dynamics of a plant population containing individuals classified by age and size // *Ecology.* V. 64. P. 224–230.
- Lefkovich L., 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages // *Biometrics.* V. 21. № 1. P. 1–18.
- Leslie P.H., 1945. On the use of matrices in certain population mathematics // *Biometrika.* V. 33. № 3. P. 183–212.
- Leslie P.H., 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics // *Biometrika.* V. 35. № 3–4. P. 213–245.
- Lewis E.G., 1942. On the generation and growth of a population // *Sankhya.* V. 6. P. 93–96.
- Li C.-K., Schneider H., 2002. Application of Perron–Frobenius theory to population dynamics // *J. Math. Biol.* V. 44. P. 450–462.
- Logofet D.O., 1993. *Matrices and Graphs: Stability Problems in Mathematical Ecology*. Boca Raton: CRC Press. 308 p.
- Logofet D.O., 2008. Convexity in projection matrices: Projection to a calibration problem // *Ecol. Model.* V. 216. № 2. P. 217–228.
- Logofet D.O., 2013a. Projection matrices in variable environments: λ_1 in theory and practice // *Ecol. Model.* V. 251. P. 307–311.
- Logofet D.O., 2013b. *Calamagrostis* model revisited: Matrix calibration as a constraint maximization problem // *Ecol. Model.* V. 254. P. 71–79.
- Logofet D.O., 2013c. Complexity in matrix population models: Polyvariant ontogeny and reproductive uncertainty // *Ecol. Complex.* V. 15. P. 43–51.
- Logofet D.O., 2013d. Projection matrices revisited: A potential-growth indicator and the merit of indication // *J. Math. Sci.* V. 193. № 5. P. 671–686.
- Logofet D.O., 2017. Aggregation may or may not eliminate reproductive uncertainty // *Ecol. Model.* V. 363. P. 187–191.
- Logofet D.O., 2018. Averaging the population projection matrices: Heuristics against uncertainty and nonexistence // *Ecol. Complex.* V. 33. № 1. P. 66–74.
- Logofet D.O., 2019. Does averaging overestimate or underestimate population growth? It depends // *Ecol. Model.* V. 411. Art. 108744.

- Logofet D.O., Salguero-Gómez R.*, 2021. Novel challenges and opportunities in the theory and practice of matrix population modelling: An editorial for the special feature "Theory and Practice in Matrix Population Modelling" // *Ecol. Model.* V. 443. Art. 109457. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109457>
- Logofet D.O., Ulanova N.G., Belova I.N.*, 2014. Adaptation on the ground and beneath: Does the local population maximize its λ_1 ? // *Ecol. Complex.* V. 20. P. 176–184.
- Logofet D.O., Kazantseva E.S., Onipchenkob V.G.*, 2020. Seed bank as a persistent problem in matrix population models: From uncertainty to certain bounds // *Ecol. Model.* V. 438. Art. 109284.
- Lopes C., Péry A.R.R., Chaumot A., Charles S.*, 2005. Ecotoxicology and population dynamics: Using DEBtox models in a Leslie modeling approach // *Ecol. Model.* V. 251. P. 307–311.
- Lotka A.J.*, 1925. *Elements of Physical Biology*. Baltimore: Williams and Wilkins. 460 p. <https://archive.org/details/elementsofphysic017171mbp>
- Marescot L., Gimenez O., Duchamp C., Marboutinc E., Chapron G.*, 2012. Reducing matrix population models with application to social animal species // *Ecol. Model.* V. 232. P. 91–96.
- MathWorks, 2021. <https://www.mathworks.com/help/matlab/ref/eig.html>
- McDonald J.J., Paparella P., Michae J., Tsatsomeros M.J.*, 2014. Matrix roots of eventually positive matrices // *Linear Algebra Appl.* V. 456. P. 122–137.
- Molnár E., Bokros S.*, 1996. Studies on the demography and life history of *Taraxacum serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir // *Folia Geobotanica.* V. 31. P. 453–464.
- Morris W.F., Tuljapurkar S., Haridas C.V., Menges E.S., Horvitz C.C., Pfister C.A.*, 2006. Sensitivity of the population growth rate to demographic variability within and between phases of the disturbance cycle // *Ecol. Lett.* V. 9. P. 1331–1341.
- Morris W.F., Tuljapurkar S., Haridas C.V., Menges E.S., Horvitz C.C., Pfister C.A.*, 2011. A stage-based matrix population model of invasive lionfish with implications for control // *Biol. Invasions.* V. 13. P. 7–12.
- Nguyen V., Buckley Y.M., Salguero-Gomez R., Wardle G.M.*, 2019. Consequences of neglecting cryptic life stages from demographic models // *Ecol. Model.* V. 408. Art. 108723. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108723>
- Ozgul A., Childs D.Z., Oli M.K., Armitage K.B., Blumstein D.T. et al.*, 2010. Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change // *Nature.* V. 466. P. 482–485.
- Paniw M., Ozgul A., Salguero-Gómez R.*, 2018. Interactive life-history traits predict sensitivity of plants and animals to temporal autocorrelation // *Ecol. Lett.* V. 21. № 2. P. 275–286.
- Pathikonda S., Ackleh A.S., Hasenstein K.H., Mopper S.*, 2008. Invasion, disturbance, and competition: Modeling the fate of coastal plant populations // *Conserv. Biol.* V. 23. № 1. P. 164–173.
- Pinto C.F., Torrico-Bazoberry D., Flores-Pradod L., Bustamante R.O., Niemeyer H.M.*, 2020. Demographic and performance effects of alternative host use in a Neotropical treehopper (Hemiptera: Membracidae) // *Ecol. Model.* V. 416. Art. 108905.
- Politi T., Popolizio M.*, 2015. On stochasticity preserving methods for the computation of the matrix pth root // *Math. Comput. Simul.* V. 110. P. 53–68.
- Pollard J.H.*, 1966. On the use of the direct matrix product in analysing certain stochastic population models // *Biometrika.* V. 53. P. 397–415.
- Protasov V.Yu., Logofet D.O.*, 2014. Rank-one corrections of nonnegative matrices, with an application to matrix population models // *SIAM J. Matrix Anal. Appl.* V. 35. № 2. P. 749–764.
- Rees M., Ellner S.P.*, 2009. Integral projection models for populations in temporally varying environments // *Ecol. Monogr.* V. 79. P. 575–594.
- Romanov M.S., Masterov V.B.*, 2020. Low breeding performance of the Steller's sea eagle (*Haliaeetus pelagicus*) causes the populations to decline // *Ecol. Model.* V. 420. Art. 108877.
- Roth G., Caswell H.*, 2016. Hyperstate matrix models: Extending demographic state spaces to higher dimensions // *Methods Ecol. Evol.* V. 7. P. 1438–1450.
- Salguero-Gómez R., Casper B.B.*, 2010. Keeping plant shrinkage in the demographic loop // *J. Ecol.* V. 98. № 2. P. 312–323.
- Salguero-Gómez R., Jones O.R., Archer C.R., Buckley Y.M. et al.*, 2015. The COMPADRE Plant Matrix Database: An open online repository for plant demography // *J. Ecol.* V. 103. P. 202–218.
- Salguero-Gómez R., Jones O.R., Archer C.R., Buckley Y.M. et al.*, 2016. COMADRE: A global data base of animal demography // *J. Animal Ecol.* V. 85. P. 371–384.
- Santostasi N.L., Ciucci P., Bearzi G., Bonizzoni S., Gimenez O.*, 2020. Assessing the dynamics of hybridization through a matrix modelling approach // *Ecol. Model.* V. 431. Art. 109120. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109120>
- Sanz L.*, 2019. Conditions for growth and extinction in matrix models with environmental stochasticity // *Ecol. Model.* V. 411. Art. 108797.
- Sanz L., Bravo de la Parra R.*, 2019. Stochastic matrix meta-population models with fast migration: re-scaling survival to the fast scale // *Ecol. Model.* V. 418. Art. 108829. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108829>
- Shefferson R.P., Salguero-Gómez R.*, 2015. Eco-evolutionary dynamics in plants: Interactive processes at overlapping time-scales and their implications // *J. Ecol.* V. 103. P. 789–797.
- Sosnová M., Herben T., Martínkov J., Klimešová J.*, 2014. To resprout or not to resprout? Modeling population dynamics of a root-sprouting monocarpic plant under various disturbance regimes // *Plant Ecol.* V. 215. P. 1245–1254.
- Takada T., Shefferson R.*, 2018. The long and winding road of evolutionary demography: preface // *Popul. Ecol.* V. 60. P. 3–7.
- Tuljapurkar S.D.*, 1986. Demography in stochastic environments. II. Growth and convergence rates // *J. Math. Biol.* V. 24. P. 569–581.

- Tuljapurkar S.D.*, 1990. Population Dynamics in Variable Environments. N.-Y.: Springer. 154 p.
- Tveraa T., Fauchald P., Henaug C. et al.*, 2003. An examination of a compensatory relationship between food limitation and predation in semi-domestic reindeer // *Oecologia*. V. 137. P. 370–376.
- Volterra V.*, 1931. *Lecçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la vie*. Paris: Gauthiers-Villars. 214 p. (Русский перевод: Вольтерра В., 1976. Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука. 286 с.)
- Vries C., de, Desharnais R.A., Caswell H.*, 2020. A matrix model for density-dependent selection in stage-classified populations, with application to pesticide resistance in *Tribolium* // *Ecol. Model.* V. 416. Art. 108875. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108875>
- Wikberg S., Svensson B.M.*, 2003. Ramet demography in a ring-forming clonal sedge // *J. Ecol.* V. 91. P. 847–854.
- Williams H.J., Jacquemyn H., Ochocki B.M., Brys R., Miller T.E.X.*, 2015. Life history evolution under climate change and its influence on the population dynamics of a long-lived plant // *J. Ecol.* V. 103. P. 798–808.

From population monitoring to a mathematical model: The new paradigm of population research

D. O. Logofet^{a, *}, N. G. Ulanova^{b, **}

^a*Obukhov Institute of Atmospheric Physics, RAS, Laboratory of Mathematical Ecology
Pyzhevskii per., 3, Moscow, 119017 Russia*

^b*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Plant Ecology and Geography
Leninskiye Gory, 1, bld. 12, Moscow, 119234 Russia*

*e-mail: danilal@postman.ru

**e-mail: nulanova@mail.ru

The new paradigm of population research means formulating traditional and innovative topics of population theory in terms of a matrix model for the dynamics of the population under study with a discrete (age, stage, or other kind) structure, studying the relevant properties of this model, interpreting them in biological terms and obtaining objective quantitative characteristics. Available knowledge of the species biology and the mode of population monitoring predetermine the life cycle graph of organisms, which, in turn, generates (in accordance with a standard rule of matrix theory) the pattern of the population projection matrix (PMP), the core of the matrix model, thus predestinating its further properties. The calibration of the PMP according to empirical data gives quantitative definiteness to its elements, the population vital rates, whereby the needed properties and quantitative indicators of the population can be obtained by the appropriate methods of matrix algebra. The survey gives an overview of a wide range of problems studied within the framework of the new paradigm, and of the broad abilities the matrix population models possess to solve those problems. The task and methodological difficulties of assessing the population viability based on long-term monitoring data are considered in most detail. Noted are some current directions in the development and application of the mathematical apparatus of matrix population models.

УДК 579.234

ФОРМА КЛЕТОК БАКТЕРИЙ. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ, ЭВОЛЮЦИИ И ЭКОЛОГИИ

© 2021 г. М. Д. Павлова¹, *, А. М. Асатурова¹, А. Е. Козицын¹

¹ФГБНУ “Федеральный научный центр биологической защиты растений”
ВНИИБЗР, п/о 39, Краснодар, 350039 Россия

*E-mail: FridaAmely@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.12.2020 г.

После доработки 14.04.2021 г.

Принята к публикации 25.04.2021 г.

На форму и размер бактериальных клеток влияет множество селективных сил, что, с одной стороны, определяет морфологическое разнообразие бактерий, с другой — способствует закреплению определенной формы в той или иной их группе. Почему среди известных нам культивируемых видов преобладают именно палочки, кокки, спиральные и нитчатые формы? Ряд исследований показал, что по некоторым важнейшим параметрам, например, эффективности внутриклеточного транспорта и скорости активного передвижения в водной среде, оптимальной представляется палочковидная форма. Большое количество исследователей считают, что палочки — предковая форма для всех остальных форм бактериальных клеток. Кокки, предположительно, сформировались в результате потери некоторых цитоскелетных белков либо являются результатом “редуктивного деления”. Спиральная форма может быть результатом контролируемого лизиса некоторых поперечных пептидных сшивок между гликановыми нитями пептидогликана, а может поддерживаться исключительно за счет спирально ориентированных элементов цитоскелета; одно из возможных преимуществ такой формы — эффективное движение в вязких средах, в том числе внутренних средах других живых организмов. Образование нитчатых и ветвящихся форм, вероятно, можно рассматривать как приспособление для увеличения площади поглощающей поверхности клетки, также это выгодно для закрепления в почве, функциональной дифференциации роя и др. Форма вибриона поддерживается за счет ограничения роста клетки с одной стороны и, по ряду физических параметров оказывается наиболее эффективной формой для хемотаксиса. Морфологическое разнообразие основных известных грамположительных (монодермных) и грамотрицательных (дидермных) бактерий заметно отличается. Различия в строении клеточной стенки, по-видимому, являются ограничительными факторами для формирования той или иной формы клетки у определенной группы бактерий: например, спиральной у грамположительных, нитевидной у грамотрицательных. Форма клетки может меняться в течение жизненного цикла, в особенности в ходе реакции на неблагоприятные условия среды: например, филаментация клеток при SOS-ответе или образование кокковых форм у многих грамотрицательных видов, функционально сравнимое со спорообразованием у грамположительных. В то же время форма клетки является наследуемой и характеризует таксоны достаточно высокого ранга, что говорит о большой адаптивной ценности данного признака в эволюции.

DOI: 10.31857/S0044459621040047

Понимание связи между формой и функцией является одной из ключевых проблем современной биологии. Особенно сложно судить о функциональности существующего морфологического разнообразия в отношении микроорганизмов. Существует даже теория “нейтральной морфологии” (Lahr et al., 2014), согласно которой в микроскопических масштабах форма тела, как правило, не влияет на приспособленность организмов к условиям среды. Однако теория эта не получила широкого признания ввиду ряда фактов, свидетельствующих о том, что, как и у более крупных организмов, селективные факторы все же влияют

на форму микробных клеток. Во-первых, форма клетки бактерий является наследуемой; во-вторых, существует большое разнообразие форм, но при этом обычно форма — консервативный признак для вида, рода и более высоких таксонов бактерий (исключая полиморфизм); наконец, известно, что форма клетки активно модифицируется в ответ на изменения в окружающей среде (Young, 2006; Schuech et al., 2019). От морфологии бактериальных клеток во многом зависят их подвижность и поведение, что определяет характер взаимодействий в бактериальных сообществах.

Отдельные аспекты морфологии бактерий исследовались многими отечественными учеными: цитоскелетные элементы микоплазм, полярность бактериальных клеток, строение и биоразнообразие ультрамикробактерий и др. (Korolev et al., 1994; Дмитриев и др., 2004; Vishnyakov et al., 2009; Дуда, 2017); однако подобных материалов не так много, они слабо систематизированы и требуют обобщения. Среди зарубежных авторов интерес к экологическим и эволюционным аспектам морфологии бактерий заметно выше: начиная с экспериментальных статей по строению и функционированию отдельных цитоскелетных элементов и заканчивая подробными обзорами по адаптивному значению всех известных для бактерий форм клетки. Примечательно, что многие теоретические выкладки имеют прямые экспериментальные подтверждения и способствуют формированию представлений о морфологической эволюции бактерий. Кроме того, интерес к морфологии бактерий вызван также и тем, что форма клетки может играть важную роль в определении патогенности для человека и животных, а также в формировании растительно-микробных взаимодействий в сообществах (Хомерики, Морозов, 2001; Justice et al., 2004; Robertson et al., 2005). Благодаря новейшим микроскопическим и цитохимическим методам — иммунофлуоресцентной микроскопии (Møller-Jensen, Löwe, 2005; Bartlett et al., 2017), сканирующей электронной микроскопии (Дмитриев и др., 2004), криоэлектронной томографии (Kürner et al., 2004; Trachtenberg et al., 2008) и др. — возможности изучения организации бактериальной клетки значительно расширились. В клетках бактерий были выявлены высокоорганизованные системы цитоскелетных элементов, обеспечивающие компартментализацию, сегрегацию ДНК и тонкую регуляцию клеточного роста и морфогенеза (Esue et al., 2005; Wickstead, Gull, 2011; Popp et al., 2012), благодаря чему в корне изменились представления о “простоте организации” бактериальных клеток.

В данной статье мы проводим анализ ряда обзоров и экспериментальных статей, выявляющий общие закономерности и отдельные интересные особенности экологии и эволюции формы клеток у бактерий. Приводим основные сведения об ультраструктуре клеток наиболее изученных бактериальных форм и обсуждаем преимущества и/или относительные “недостатки” той или иной формы в приспособлении к факторам окружающей среды. Здесь, однако, мы практически не затрагиваем тему “многоклеточности” бактерий, поскольку она, безусловно, заслуживает отдельного обзора. Также важно принять во внимание, что многие микроорганизмы пока не были выделены в чистую культуру *in vitro*, и тот факт, что морфология одного и того же вида при лабо-

раторном культивировании может отличаться от природной.

ВЛИЯНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЦИТОСКЕЛЕТА И КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ НА ФОРМУ КЛЕТКИ БАКТЕРИЙ

Начиная с 1990-х годов и по настоящее время в ходе многочисленных исследований (Bi, Lutkenhaus, 1991; Daniel, Errington, 2003; Esue et al., 2005; Wickstead, Gull, 2011; Popp et al., 2012) было установлено, что большинство прокариот, как бактерии, так и археи, имеют цитоскелет, представленный набором белков, некоторые из которых гомологичны элементам цитоскелета эукариот, а другие — уникальны для прокариот.

Белок MreB (Murein cluster B) — наиболее хорошо изученный гомолог эукариотического актина, распространен среди палочковидных, изогнутых и спиралевидных бактерий, но не обнаружен у большинства кокков. Изначально предполагалось, что в клетке MreB образует длинные спиральные филаменты, статично расположенные непосредственно под плазмалеммой на всем протяжении клетки (Daniel, Errington, 2003; Kürner et al., 2004; Esue et al., 2005). Однако в последнее время все больше фактов свидетельствует в пользу динамичной модели функционирования MreB, согласно которой отдельные короткие фрагменты MreB согласованно движутся по спиральной траектории вблизи плазмалеммы, скоординированно с комплексом ферментов, ответственных за синтез клеточной стенки, и структурными трансмембранными белками: PBP, MreD, RodA, RodZ и др. (Wagstaff, Löwe, 2018).

Белок FtsZ (Filamenting temperature-sensitive mutant Z) — гомолог эукариотического тубулина, основной белок клеточного деления бактерий. Образует кольцевую структуру (Z-кольцо) в области разделения дочерних клеток и является сайтом прикрепления нескольких белков (FtsA, ZipA, FtsK, FtsR, FtsW, FtsI, AmiC и др.) (Pichoff, Lutkenhaus, 2005), обеспечивающих синтез клеточной перегородки, а также сократительную активность Z-кольца при разделении дочерних клеток (Bisson-Filho et al., 2017; Yang et al., 2017). Мутанты по гену *ftsZ* неограниченно растут без деления клетки и имеют нитевидную форму (Vinella, D’Ari, 1995).

Кресцетин CreS — белок, гомолог промежуточных филаментов, обнаружен у бактерий р. *Caulobacter*, имеющих изогнутую форму клетки. Расположен в виде пучка филаментов под плазмалеммой вдоль внутренней кривизны клетки. Полагают, что филаменты CreS каким-то образом ограничивают рост клетки с той стороны, где они расположены, из-за чего противоположная

сторона опережает в росте, и таким образом формируется кривизна (Margolin, 2004). В отсутствие CreS клетка принимает палочковидную форму (Møller-Jensen, Löwe, 2005), что подтверждает, что это белок, поддерживающий ее кривизну. Бактофилины VasM, VasA, VasB, CsmA и др. — еще одна группа гомологов промежуточных филаментов, обнаруженных у палочковидных скользящих (*Mycococcus xanthus*; Koch et al., 2011), изогнутых (*Proteus mirabilis*; Hay et al., 1999), спиральных (*Helicobacter pylori*; Sycuro et al., 2010) и стебельковых бактерий (*Caulobacter crescentus*; Kühn et al., 2010). Их морфогенетическая роль на сегодня не до конца выяснена и, по-видимому, отличается у разных организмов: участие в делении клетки, переключение процессов деления и роста, формирование клеточных выростов — простек различной формы и др.

Здесь важно отметить один нюанс: все эти и другие цитоскелетные элементы сами по себе в большинстве случаев не выполняют опорную функцию, а контролируют процессы синтеза/разборки пептидогликана и деления клетки, являясь сайтами прикрепления соответствующих ферментов и регуляторных белков. Таким образом, цитоскелет можно образно уподобить “сваям” в здании, определяющим построение каркаса — клеточной стенки, которая окружает цитоплазму, уравнивает внутриклеточное давление и поддерживает постоянство формы клетки. Причем “сваи” эти динамичны — синтезируются, движутся и функционируют по мере необходимости в определенных областях клетки: на полюсах, у боковых стенок, в области перегородки деления и т.д. (Wagstaff, Löwe, 2018). Однако в отдельных случаях форма клетки все же может поддерживаться исключительно цитоскелетными элементами, как это происходит у некоторых представителей класса *Mollicutes*: бактерии р. *Spiroplasma* имеют форму закрученной на несколько оборотов спирали, некоторые виды *Mycoplasma* — колбовидную или грушевидную форму (Trachtenberg, 2004; Sabeen, Jacobs-Wagner, 2005). Нестабильные L-формы бактерий возвращаются к исходной форме также за счет исключительно элементов цитоскелета.

Поскольку грамположительные и грамотрицательные бактерии имеют ряд ключевых отличий в организации клеточной стенки, может возникнуть интересный вопрос: влияет ли принадлежность бактерий к группе грамположительных (дидермных) или грамотрицательных (монодермных) на их форму? В этом контексте определяющими являются наличие/отсутствие внешней мембраны, относительная толщина пептидогликанового слоя, а также особенность строения продольных пептидных сшивок между гликановыми нитями, ориентированными перпендикулярно длинной оси клетки (Park, Uehara, 2008). У большинства

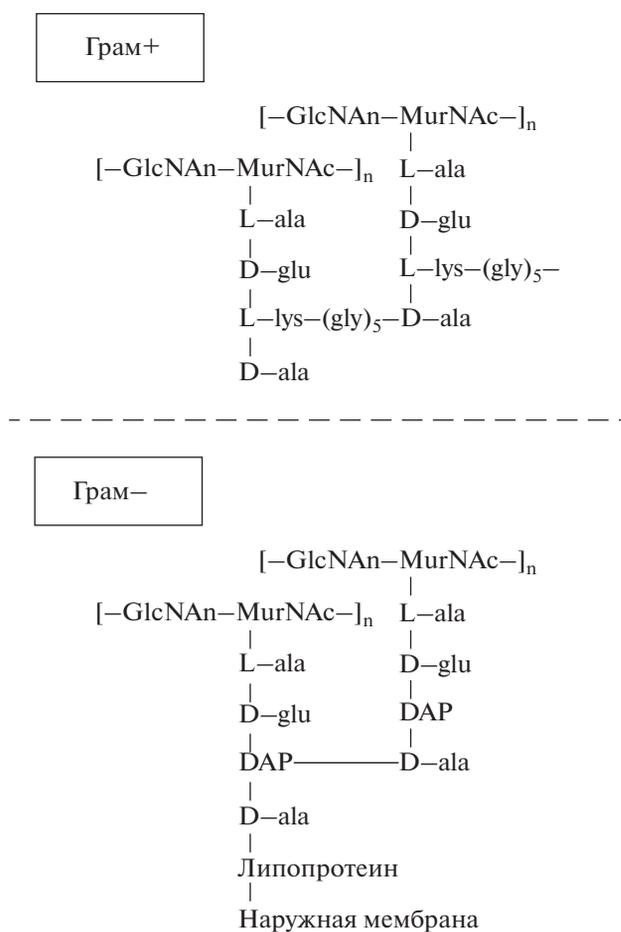


Рис. 1. Схема строения пептидогликана грамположительных и грамотрицательных бактерий (по: Маянский, 2006).

грамотрицательных бактерий связующие пептиды соединены друг с другом напрямую (рис. 1), тогда как у большинства грамположительных — через дополнительные пентаглициновые мостики, кроме того, связующие пептиды отличаются по аминокислотному составу (Маянский, 2006; Casimeris et al., 2011).

Если проанализировать морфологическое разнообразие основных известных культивируемых видов грамположительных и грамотрицательных бактерий, можно обнаружить довольно интересные отличия, причем отмечают, что морфологическое разнообразие грамотрицательных бактерий в целом выше, чем грамположительных (Дуда, 2017). Согласно определителю бактерий Берджи (2007), среди грамположительных бактерий преобладают палочки (типичные примеры: *Bacillus*, *Clostridium*, *Acetobacterium*, *Arthrobacter* и др.), часто встречаются кокки (*Lactococcus*, *Micrococcus*, *Sarcina*, *Streptococcus* и др.) и нитевидные формы (многие Actinobacteria). Однако очень редки среди грамположительных бактерий ярко выражены

ные изогнутые и спиральные формы. Это лишь немногие роды и виды, например *Falcivibrio* и *Lachnospira*. Еще несколько родов грамположительных бактерий палочковидной формы описываются как слегка изогнутые (*Actinomyces*, *Bifidobacterium*, *Butyrivibrio*, *Corynebacterium* и др.).

Среди грамотрицательных бактерий также односторонне преобладают палочки (*Enterobacteriales*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Acetobacter*, *Legionella* и др.), часто встречаются изогнутые формы (*Ancylobacter*, *Desulfovibrio* и многие *Vibrionaceae*) и спиральные формы (*Spirochaetales*, *Spirillum*, *Azospirillum*, *Helicobacter* и др.). Реже встречаются грамотрицательные кокки или клетки эллипсоидной формы (“коккобациллы”) — *Neisseria*, *Brucella*, *Veillonella* и др. Некоторые грамотрицательные палочковидные и спиральные бактерии принимают форму кокков в стационарной фазе культивирования и при неблагоприятных условиях, например *Acinetobacter*, *Campylobacter*, *Treponema* и др. Весьма редки, однако, среди грамотрицательных нитчатые формы — например, *Acetofilamentum*, *Syntrophobacter*. При этом “многоклеточные” нити часто встречаются среди цианобактерий, которые по строению клеточной стенки относят к грамотрицательным.

КОККИ. ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ И АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ФОРМЫ КЛЕТКИ

В связи с тем, что существуют бактерии, сохраняющие сферическую форму клетки в течение всего жизненного цикла, и бактерии, принимающие сферическую форму лишь в стационарную фазу культивирования или в неблагоприятных условиях, предлагаем условно обозначить первых как “собственно” кокков, вторых — как “производных” (“стареющих”) кокков.

У абсолютного большинства “собственно” кокков разных систематических групп не обнаружен белок MreB, считающийся основным элементом бактериального цитоскелета, ответственным за построение палочковидной формы клетки (Kürner et al., 2004; Shih, Rothfield, 2006; Wickstead, Gull, 2011). Синтез пептидогликана клеточной стенки у них происходит только во время деления клетки в области Z-кольца за счет белка FtsZ и других белков, участвующих в процессе деления, которые определяют включение новых молекул пептидогликана в клеточную стенку по траектории, соответствующей построению сферы (Zarun et al., 2008). Таким образом, дочерние клетки кокков дорастают до размера материнской, будучи связанными друг с другом в виде диплококков (Margolin, 2009).

“Производные” же кокки, бывшие в оптимальных условиях палочковидными или спира-

левидными, очевидно, содержат белок MreB и соответствующий аппарат синтеза пептидогликана в определенных точках клеточной стенки. Однако в определенных условиях наблюдается явление “редуктивного деления” (James et al., 1995) — многократных повторяющихся актов деления, не сопровождающихся последующим ростом, при этом аппарат синтеза пептидогликана переключается с синтеза боковых стенок на синтез перегородки деления.

Для *Helicobacter pylori* описан механизм перехода от спиральной к сферической форме: на одном из полюсов клетки происходит конденсация цитоплазматического матрикса, что приводит к одностороннему растяжению клеточной стенки и оттеснению клеточного содержимого на периферию с образованием C-образных форм, которые, постепенно расширяясь, приобретают сферическую форму (Хомерики, Морозов, 2001). Ранние кокковые формы сохраняют жгутики и подвижность, в дальнейшем они утрачиваются (Bode et al., 1993; Хомерики, Морозов, 2011).

Полагают, что кокковые формы произошли от палочковидных в результате потери MreB и/или других функционально связанных с ним белков, в результате чего они утратили способность к удлинению после деления (Margolin, 2009). В пределах филума Spirochaetae описан р. *Sphaerochaeta* нетипичной сферической морфологии, в геноме которого отсутствуют гены пенициллин-связывающих белков (penicillin-binding proteins, PBP), катализирующих последние стадии образования пептидогликана клеточной стенки (Caro-Quintero et al., 2012).

С точки зрения адаптации к условиям среды для кокков можно отметить ряд интересных положений:

1. У сферических клеток наименьшее отношение площади поверхности к объему и, следовательно, минимальная площадь поглощения питательных веществ (Young, 2006).

2. Кокки наиболее подвержены броуновскому движению — передвигаются пассивно с током среды быстрее клеток любой другой формы тех же размеров. Возможно, именно поэтому они часто формируют агрегаты из нескольких клеток: диплококки, стрептококки и т.д., — чтобы противостоять случайным разнонаправленным движениям с большой скоростью (стать “потяжелее, подлиннее и понеправильнее”) (Young, 2006). Известны экспериментальные подтверждения обратной ситуации: цепочки клеток *Lactococcus lactis* в какой-то момент становятся слишком длинными и пассивно оседают вниз. В этом случае бактерии начинают выделять гидролазы, расщепляющие связи между отдельными клетками в цепи, в результате чего цепочки клеток укорачиваются и всплывают до оптимальной глубины (Mercier et al., 2000).

3. Кокки имеют наименьшую площадь поверхности для прикрепления к твердым поверхностям — всего около 17% общей поверхности клетки, тогда как у палочковидных клеток это как минимум 23–25% (Steinberger et al., 2002). При этом, благодаря обтекаемой форме и малым размерам, они могут иметь преимущества при закреплении в мельчайших порах на поверхности среды. Более того, показано, что мелкие кокки, в том числе кокковидные ультрамикробактерии (объемом менее 1 мкм³), часто являются доминирующей группой в микропорах различных типов почв, недоступных для бактерий “стандартных” размеров (Дмитриев и др., 2004).

4. У абсолютного большинства кокков отсутствуют жгутики и способность к активному передвижению, и это не удивительно, поскольку клетки сферической формы в силу законов физики испытывали бы наибольшее возможное сопротивление среды при активном движении (Cooper, Denny, 1997; Dusenbery, 2011).

5. Формирование кокковых форм у различных бактерий можно рассматривать как способ переживания неблагоприятных условий, в некотором смысле аналогичный формированию эндоспор. Например, кокковые формы *Helicobacter pylori*, наблюдаемые в стационарную фазу культивирования или при воздействии неблагоприятных физических и химических факторов, более устойчивы к колебаниям pH, способны сохраняться в анаэробных условиях и при низких температурах, а также проявляют высокую резистентность к антибиотикам (Benaissa, 1996). Интересно, что формирование эндоспор обнаружено в основном у грамположительных бактерий, тогда как формирование “производных” кокков — у грамотрицательных (Пиневиц, 2009).

ПАЛОЧКИ

По мнению большинства исследователей, палочковидные клетки являются исходной формой в эволюции бактерий (Cabeen, Jacobs-Wagner, 2005; Young, 2006). Форма и длина палочковидных клеток регулируются путем последовательного переключения процессов роста и деления. При этом рост клетки в длину может происходить двумя принципиально различными способами: путем удлинения боковых стенок клетки либо путем апикального роста (Daniel, Errington, 2003).

У большинства палочковидных форм клеточная стенка синтезируется при участии белка MreB и связанных с ним регуляторных белков, направляющих рост клетки в длину путем включения новых молекул пептидогликана в области боковых стенок клеточного цилиндра. Когда же клетка дорастает до определенных размеров, аппарат синтеза пептидогликана переключается с

построения боковой стенки на синтез перегородки деления и полюсов дочерних клеток (Leo et al., 1990).

У некоторых палочковидных клеток, например *Corynebacterium glutamicum* (Letek, 2008), белок MreB отсутствует, и рост в длину постоянно происходит в области полюсов клетки с участием белков цитоскелета, ответственных за деление клеток, например DivIVA (Heichlinger et al., 2011).

Палочковидная форма является одной из самых широко распространенных форм для бактерий, поскольку по многим параметрам имеет ряд адаптивных преимуществ:

1. Наименьшее сопротивление среды при активном передвижении в жидких средах испытывают клетки с соотношением длины к диаметру (l/d) около 3.7 (Dusenbery, 1998; Young, 2006). Именно такому соотношению примерно соответствуют большинство палочковидных бактерий (например, у типичных *Escherichia coli* l/d составляет 3.9) (Cooper, Denny, 1997). При этом оказывается, что выгоднее быть длиннее, чем короче, данного соотношения: чтобы испытывать такое же сопротивление среды, как кокки, палочки должны стать в 130 раз длиннее своего диаметра (Cooper, Denny, 1997).

2. Палочковидная форма клетки с соотношением l/d от 3 до 6 представляется “среднеоптимальной” с точки зрения эффективности поглощения веществ и их внутриклеточного транспорта (Young, 2006).

3. Благодаря палочковидной форме возможна полярность клетки и оптимальная компартиментализация молекул (Chang, Huang, 2014), ответственных за репликацию и сегрегацию ДНК (Chen et al., 2011), построение клеточной стенки (Chang, Huang, 2014), моторику (Davis, Waldor, 2013) и хемотаксис (Thiem et al., 2007).

4. Относительная легкость построения дочерних клеток после деления — рост клеток требует только удлинения клеточного цилиндра с исходным диаметром поперечного сечения (Chang, Huang, 2014).

5. Стержневидная форма может способствовать эффективной упаковке клеток в колониях и биопленках с точки зрения использования питательных веществ и прочности биопленок (Shapiro, Hsu, 1989; Kearns, 2010).

НИТЕВИДНЫЕ И МИЦЕЛИАЛЬНЫЕ ФОРМЫ

По существу, это производные палочковидных клеток, у которых длина многократно превышает диаметр (в десятки и сотни раз). Переключение процессов деления и роста координируется сложным взаимодействием регуляторных и цитоскелетных белков. При воздействии некоторых

антибиотиков, блокирующих клеточное деление, но не влияющих на рост клеток (например, цефалексин), были получены мутанты *E. coli*, в 50 раз превышающие по длине клетки дикого типа (Nakagawa et al., 2000).

Нитчатая форма, а также формирование разветвленных мицелиеподобных структур довольно широко распространены в природе среди представителей Actinobacteria. Именно у них включение новых молекул пептидогликана в клеточную стенку происходит не в области боковых стенок, а на полюсах клетки (Daniel, Errington, 2003; Heichlinger et al., 2011). Белок MreB и/или его гомологи в этом случае либо отсутствуют, либо не принимают участия в процессе вегетативного роста и выполняют иные функции (Heichlinger et al., 2011). Полярный же рост клеток определяется белком DivIVA (Letek, 2008), у большинства других бактерий вовлеченным в процессы инициации деления, локализации клеточной перегородки и полярной локализации ДНК при споруляции (Edwards, Errington, 1997). Для многих видов Actinobacteria показано, что DivIVA у них играет основную роль в переключении процессов деления и полярного роста: олигомеры DivIVA перемещаются к полюсам клетки и там формируют “каркас” для рекрутирования белков, необходимых для синтеза пептидогликана (Flardh, 2003; Nguyen et al., 2007; Letek, 2008).

Филаментация клеток может наблюдаться у различных бактерий в случае SOS-ответа – защитной реакции на серьезные повреждения ДНК, останавливающие работу ДНК-полимеразы и, как следствие, репликацию и клеточное деление. Задержка деления при сохранении интенсивного роста клетки приводит как раз к появлению нитевидных структур, которые по окончании SOS-ответа делятся по всей длине клетки и уже впоследствии восстанавливают исходную форму (Cushnie et al., 2016). Интересно, что и при отсутствии явных стрессовых факторов в популяциях палочковидных бактерий с низкой частотой (0–5% клеток) встречаются удлинённые и явно нитевидные клетки (Cushnie et al., 2016).

С экологической точки зрения нитевидная форма клеток может быть выгодной стратегией для бактерий в ряде случаев:

1. Увеличение как общей площади поглощающей поверхности клетки, так и удельной площади контакта с твердой поверхностью, что особенно важно для обитателей почвы – они наиболее прочно закрепляются на микроскопических неровностях почвенных частиц и проникают в мельчайшие поры и каналы (Kurtz, Netoff, 2001). Показано, что филаментация способствует более эффективному поглощению определенных элементов питания в условиях их дефицита. Так, например, *Actinomyces israeli* в отсутствие фосфатов в среде культивирования имеют вид тонких разветвленных нитей, в то время как на полноцен-

ной среде это среднестатистические палочки (Pine, Boone, 1967).

2. Стратегия избегания хищничества со стороны простейших. В модельных опытах Аммендола с соавторами (Ammendola et al., 1998) показан пример селективного давления хищной ресничной инфузории *Tetrahymena* на культуру *Serratia liquefaciens*: через 5 ч совместного культивирования число клеток бактерий среднего размера (2–10 мкм) снизилось с 46 до 0%, а число клеток длиннее 30 мкм возросло с 4 до 50%, так как *Tetrahymena* не способна поглощать клетки длиннее 15 мкм (Ammendola et al., 1998). Хищные инфузории *Cyclidium* плохо поедают бактериальные клетки длиннее 4–5 мкм и могут оказывать селективное давление на популяции бактерий, “выедая” клетки главным образом среднего размера и давая преимущество наиболее мелким, легко избегающим хищничества, и наиболее длинным, которые хищник не может захватить (Shikano et al., 1990).

Некоторые патогенные виды бактерий путем филаментации избегают фагоцитоза со стороны иммунных клеток хозяина, например, это характерно для уропатогенных штаммов *E. coli* (Justice et al., 2004) или *Mycobacterium tuberculosis* (Chauhan et al., 2006).

3. Для многих видов – *Bacillus subtilis* (Kearns, Losick, 2003), *Proteus mirabilis* (Hay et al., 1999; Fraser et al., 2000), *E. coli* (Harshey, 1994) и др. – описан феномен роения: формирование обширных групп клеток, движущихся совместно, как единое целое, за счет согласованного движения жгутиков всех клеток. Роящиеся клетки часто приобретают нитевидную форму (в среднем 5–20 мкм, до 200–300 мкм длиной (Harshey, 1994; Fraser et al., 2000)), по-видимому, для упрочнения межклеточных контактов и облегчения совместного движения.

4. Формирование разветвленных нитевидных структур у актиномицетов дает возможность структурной и функциональной дифференциации: субстратный мицелий преимущественно для закрепления на поверхности среды и поглощения питательных веществ, воздушный – для распространения спор или частей мицелия (Определи-тель бактерий..., 2007).

БАКТЕРИИ, ФОРМИРУЮЩИЕ КЛЕТОЧНЫЕ ИЛИ НЕКЛЕТОЧНЫЕ ВЫРОСТЫ

Некоторые бактерии имеют форму прямых или слегка изогнутых палочек на “ножках”, благодаря наличию цитоплазматических выростов (простек) либо слизистых отростков (стебельков). Ранее их даже выделяли в отдельную группу “стебельковых” бактерий, или “простекобактерий”, хотя филогенетически большинство из них не родственники.

Простеки покрыты клеточной стенкой и имеют цитоплазму с органеллами, они могут быть одиночными или множественными. Простеки

могут иметь различную толщину — у *Caulobacter crescentus* они тонкие и длинные, у зеленой серобактерии *Prosthecochloris aestuari* — короткие и широкие, содержат хлоросомы (Определитель бактерий..., 2007). Стебельки, в отличие от простек, не имеют клеточного строения, состоят из вязких полисахаридов и служат, по-видимому, в основном для прикрепления к субстрату. Бактерии р. *Nevskia* формируют слизистые стебельки с дихотомическим ветвлением, соответствующим делению зрелых клеток (Определитель бактерий..., 2007).

Формирование длинных и тонких выростов, по-видимому, является выгодной стратегией для эффективного пропитания клетки в условиях недостатка питательных веществ, так как это увеличивает площадь поглощающей поверхности без существенного увеличения объема цитоплазмы (Ireland et al., 2002). Простеки или стебельки также выполняют функции прикрепления к поверхности среды, ориентации клетки в пространстве в соответствии с градиентами питательных веществ и регуляции рассеивания дочерних почкующихся клеток на определенной глубине (Poindexter, 1981; Wagner et al., 2006).

Интересный феномен описан у некоторых микоплазм — клетки *Mycoplasma pneumoniae* и *M. genitalium*, будучи во взвеси более или менее сферическими, приобретают грушевидную или колбовидную форму при движении по твердой поверхности за счет формирования вытянутой “органеллы прикрепления”. В основе ее — внутриклеточная сеть филаментов цитоскелетных белков — NMW1–NMW3, P1, P30, P40 и др., выполняющих функцию поддержания формы клетки и закрепления в цитоплазматической мембране эукариотических клеток организма-хозяина (Литусов, 2017).

СПИРАЛЬНЫЕ (ИЗВИТЫЕ) ФОРМЫ. КЛЕТКИ В ФОРМЕ ПЛОСКОЙ ВОЛНЫ ("FLATWAVEFORM CELLS")

В природе известно несколько способов формирования и поддержания спиральной формы клетки у бактерий.

У *Helicobacter pylori* обнаружены особые пептидазы группы Csd (Csd1, Csd2, Csd3 и др.) (Sycuro et al., 2010), которые осуществляют контролируемое разрушение части пептидных швов между соседними гликановыми нитями пептидогликана клеточной стенки. Гликановые нити ориентированы перпендикулярно длинной оси клетки, пептидные швы — параллельно, за счет чего пептидогликановый саккулос типичной палочки имеет форму прямого цилиндра. Если же часть пептидных швов между гликановыми нитями разрушается, клеточный цилиндр “скручивается” вокруг своей оси и приобретает спиральную форму (рис. 2) (Huang et al., 2008; Sycuro et al., 2010). Пространственное расположение и активность

пептидаз Csd, ответственных за “скручивание” клетки, регулируются внутри сложных белковых комплексов, содержащих цитоскелетные элементы — бактофилин CstA, ферменты синтеза предшественника пептидогликана MurF, а также АТФ-синтазный комплекс (Blair et al., 2018).

Важно, что гомологи Csd обнаружены у многих спиральных и изогнутых видов Proteobacteria: у большинства ϵ -Proteobacteria и у представителей пяти порядков γ -Proteobacteria, в том числе у всех известных представителей Vibrionaceae (Sycuro et al., 2010), — что позволяет предположить универсальность механизма формирования спиральных клеток за счет регулируемой релаксации пептидных швов пептидогликанового саккулоса, по крайней мере у данной группы бактерий. Интересно, что белки Csd или их гомологи, насколько нам известно, пока не обнаружены у грамположительных бактерий, что может быть возможной причиной редкости спиральных форм среди них. Тем более что у грамположительных бактерий пептидные швы соседних гликановых цепей отличаются по аминокислотному составу и не соединены непосредственно друг с другом, а связаны пентаглициновыми мостиками (Cassimeris et al., 2011).

Спиральная форма типична для большинства видов Spirochaetae, и традиционно ее связывали с наличием в периплазматическом пространстве спирохет эндофлагелл (внутренних жгутиков) — структур, сходных по строению со жгутиками других бактерий (Canale-Parola, 1977; Goldstein et al., 1994). Однако достаточно давно были получены лишённые эндофлагелл мутанты *Treponema* (JR1, HL51), клетки которых представляют собой правильные правозакрученные спирали (Ruby et al., 1997), в то время как клетки дикого типа имеют нерегулярную морфологию с чередованием спирально закрученных участков и участков в форме плоской волны. Похожая ситуация наблюдается и у видов *Leptospira*, спиральные клетки которых имеют загнутые в виде крючка или закрученные в виде спиралей второго порядка концы клеток. Мутанты *Leptospira* spp. с инактивированными генами *flaB*, лишённые внутренних жгутиков, имеют вид спиралей на всем протяжении клеточного цилиндра (Wolgemuth, 2015). На основании этого предполагают, что эндофлагеллы спирохет лишь модифицируют исходную спиральную форму клеток с образованием плоских волн, спиралей второго порядка или крючков, причем это происходит в тесном взаимодействии с наружной клеточной мембраной и связано с движением клеток при вращении “молекулярных моторов” базальных телец эндофлагелл (Wirth et al., 2016). Таким образом, основная функция эндофлагелл для спирохет, по-видимому, двигательная, и в меньшей степени структурная. Сведений о том, за счет чего поддерживается спиральная форма самого клеточного цилиндра спирохет, и связано ли это с контролируемым

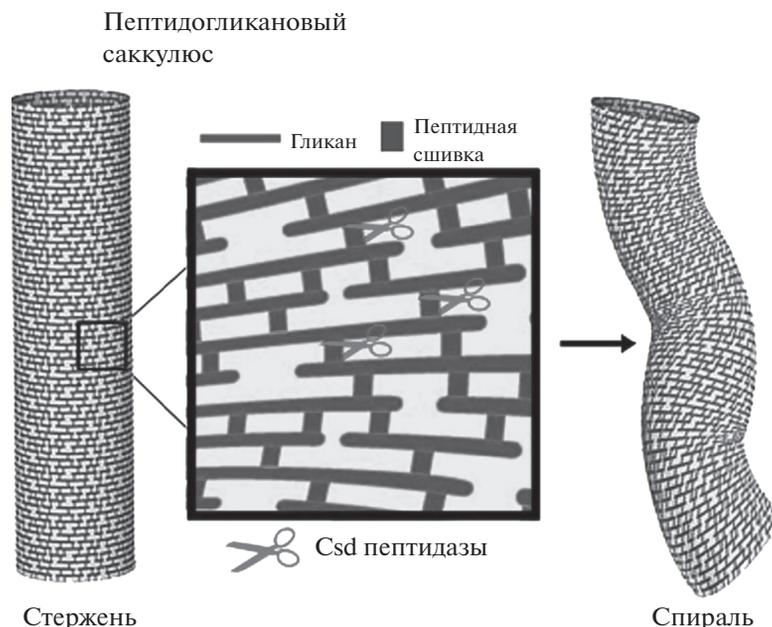


Рис. 2. Схематическое изображение пептидогликанового сакуллуса *Helicobacter pylori* (по: Syuro et al., 2010). Ножницами указаны сайты возможного гидролиза пептидных связей эндопептидазами Csd.

лизисом пептидогликана, как у *Helicobacter pylori*, нами в литературе не обнаружено.

Некоторые клетки, на первый взгляд напоминающие спиральные, на самом деле не образуют витков, а имеют форму плоской волны, как, например, *Borrelia burgdorferi* (Goldstein et al., 1994). У этих представителей Spirochaetae клеточный цилиндр как таковой имеет вид прямого стержня, поскольку мутанты по генам *flaB*, *flgE*, *fliF*, *fliG2* и др., кодирующим соответствующие флагеллины или белки базального тела, являются палочковидными (Motaleb et al., 2000; Sal et al., 2008; Li et al., 2010). У клеток дикого типа эндофлагеллы образуют пучки, которые в виде плоских лент завернуты вокруг цитоплазматического цилиндра и как бы “стягивают” его по всей длине в волну, но без закручивания по спирали (Dombrowski et al., 2009).

Представители р. *Spiroplasma* (класс Mollicutes) поддерживают спиральную форму клетки без участия клеточной стенки, единственно за счет элементов цитоскелета. Со стороны отрицательной кривизны клетки вдоль клеточной мембраны у них тянется пучок фибрилл в виде плоской, спирально закрученной ленты, таким образом, что фибриллы и цитоплазматический цилиндр взаимно закручиваются друг вокруг друга (Trachtenberg, 2004). Основная структурная единица цитоскелетной ленты – 59 kDa белок – продукт гена *fib*, уникальный для Mollicutes, гомологов которого пока не обнаружено ни у прокариот, ни у эукариот (Trachtenberg et al., 2008).

Предполагают, что спиральные формы возникли как приспособление для передвижения в

средах, более плотных и вязких, чем вода. Например, многие виды бактерий, изолированных из слизистой оболочки ЖКТ млекопитающих, являются спиральными: *Campylobacter*, *Helicobacter* и др. (Robertson et al., 2005). Показано также, что лептоспиры в более вязкой среде движутся даже быстрее, чем в менее вязкой (Kaiser, Doetsch, 1975), тогда как у палочковидных форм – наоборот.

Спиральная форма клетки также может быть преимуществом с точки зрения увеличения площади свободной поверхности клетки по сравнению с палочками такой же длины, имеющими одинаковой объем “диффузионной сферы” (Schulz, Jørgensen, 2001; Young, 2006) – тонкого слоя жидкости, окружающего бактерию, через который преимущественно осуществляется обмен веществами с внешней средой. При этом важно, что большая поверхность дает возможность для размещения большего числа транспортных комплексов, обеспечивающих поглощение веществ в пределах “диффузионной сферы” (Schulz, Jørgensen, 2001; Young, 2006).

ИЗОГНУТЫЕ ФОРМЫ

Существует, по-видимому, несколько различных механизмов формирования кривизны бактериальной клетки.

Во-первых, вибрионы можно рассматривать как короткие спиральные формы, образующие всего $\frac{1}{4}$ – $\frac{3}{4}$ витка. На основании обнаружения у многих изогнутых форм гомологов Csd (Syuro et al., 2010) можно предположить, что кривизна

клетки у них обусловлена механизмами, сходными с описанными выше для *Helicobacter pylori*.

Во-вторых, изгиб клетки может образоваться путем ее неравномерного роста с левой и правой стороны, как это происходит у *Caulobacter crescentus* при участии филаментов кресцетина (Margolin, 2004). Несмотря на то, что кресцетин на сегодняшний день обнаружен только у *Caulobacter*, данный механизм может быть универсальным за счет других цитоскелетных белков (Wickstead, Gull, 2011). Так, например, у *Vibrio cholerae* совсем недавно был обнаружен еще один гомолог промежуточных филаментов — белок CtvA, ответственный за формирование кривизны клетки, сходным образом с кресцетином, каким-то образом замедляя синтез пептидогликана с той стороны клетки, где он прилегает к плазмалемме (Bartlett et al., 2017).

Форма вибрионов или слегка изогнутых палочек достаточно широко распространена среди бактерий различных систематических групп, особенно среди свободноживущих плавающих и паразитических форм (Schuech et al., 2019). Несмотря на ряд моментов, которые пока остаются неясными, большинство исследователей сходятся во мнении, что изогнутая форма является наиболее эффективной для плавания в поисках пищи и хемотаксиса (Magariyama et al., 2005; Young, 2006). Дасенбери (Dusenbery, 2011) показал, что повысить эффективность хемотаксиса можно путем удлинения клетки. Это объясняется тем, что чем дольше бактерия может сохранять свою ориентацию, тем дольше она может следовать градиенту концентрации, прежде чем броуновское движение рандомизирует направление ее движения. Однако в другой работе (Schuech et al., 2019) было показано, что удлинение уменьшает скорость и эффективность поступательно-вращательного движения клетки с помощью жгутика. Оказалось, что изгибание клетки позволяет избежать этого: по ряду физических причин даже небольшая кривизна позволяет сильно вытянутому прямолинейному стержню снизить потери в эффективности плавания более чем на 20% (Schuech et al., 2019). Таким образом, форма вибриона позволяет сочетать максимальную эффективность хемотаксиса с максимальным сохранением скорости и энергетической эффективности плавания. Интересно, что ультрамикробактерия *Pelagibacter ubique*, по некоторым оценкам являющаяся самой распространенной и самой многочисленной бактерией в водах Мирового океана, имеет форму как раз слегка изогнутых палочек, размером в среднем 0.12–0.2 на 0.4–0.9 мкм (Young, 2006).

По предположению ряда исследователей (Kudo et al., 2005; Young, 2007) изогнутая форма также является приспособлением к периодическому круговому движению вблизи (50–60 мкм) поверхности в водной среде, где циркулирует большее количество питательных веществ. Замечено, что клетки *Vibrio alginolyticus* в зоне 50–60 мкм от мор-

ского дна начинают плавать по кругу, увеличивая время контакта с богатой питательными веществами зоной (Kudo et al., 2005; Magariyama et al., 2005).

НЕОБЫЧНЫЕ ФОРМЫ. ПЛЕОМОРФИЗМ И ПОЛИМОРФИЗМ

Кокки, палочки, спиральные и нитчатые формы наиболее типичны для большинства бактерий. Однако встречаются также и весьма необычные формы: лимоновидные — *Rhodocyclidium vanniellii*; Y-образные — *Bifidobacterium*; тороидальные — *Rhodocyclus purpureus*; плоские звездообразные — р. *Stella*; лопастные, напоминающие зерна попкорна — *Nitrosolobus multiformis* (Watson et al., 1971); грушевидные — *Mycoplasma genitalium*. Относительно недавно выделен новый филум *Verrucomicrobia* (от лат. *verruca* — бугорок) — “бородавчатых” бактерий, обладающих многочисленными короткими и толстыми выростами (бугорками) на поверхности клетки. Наличие их может быть связано с регуляцией гидродинамических свойств при плавании на определенной глубине, в том числе в морской воде, а также с увеличением соотношения поверхности к объему (Hedlund et al., 1997).

Многие необычные формы клеток можно отнести к производным “привычных” форм: тороиды — удлиненные, сильно изогнутые вибрионы; звезды — бактерии, формирующие определенное число коротких плоских выростов; лимоновидные или стручковидные бактерии — вытянутые и заостренные с полюсов кокки или палочки и т.д. С одной стороны, такой взгляд упрощает морфологию бактерий и вносит определенную ясность, с другой — необходимо понимать, что существуют определенные механизмы формирования выростов той или иной формы или заостренных концов клетки, и что эти структуры дают какое-то преимущество клеткам, раз уж они закрепились в эволюции. Следовательно, каждая из необычных форм клеток все же заслуживает отдельного упоминания при описании морфологического разнообразия бактерий.

Важно также принять во внимание, что зачастую морфологическая эволюция той или иной группы бактерий шла по пути не изменения формы отдельной клетки, а путем формирования клеточных агрегатов из нескольких клеток типичной (исходной) формы. Например, формирование многоклеточных нитей цианобактерий — стратегия, необходимая для регуляции глубины плавания и/или удержания на поверхности воды в биопленках, а также пионерной колонизации труднодоступных субстратов (Walsby, 2005).

Наконец, для многих, если не всех, бактерий характерен плеоморфизм — способность к ненаследуемым адаптивным изменениям формы клетки в ответ на изменения условий среды, а некоторые группы, в особенности Mollicutes, отли-

чает полиморфизм (плеоморфность) – непостоянство формы клетки в течение жизненного цикла. В силу отсутствия клеточной стенки для большинства микоплазм более или менее типична сферическая форма, однако клетки одного и того же вида в одной и той же культуре могут быть неправильной, эллипсоидной, почковидной и др. формы или образовывать длинные, иногда ветвящиеся тяжи и даже тороиды. Это может быть обусловлено тем, что деление клеток у микоплазм часто отстает от репликации, особенно при неблагоприятных условиях, в результате образуются необычные по форме мультинуклеоидные структуры (Борхсениус и др., 2016).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основными факторами, определяющими форму и размер бактериальных клеток, являются: диффузия веществ вблизи поверхности клетки и внутри нее, количество доступных питательных веществ в среде, вязкость и плотность внешней среды, влияющие на подвижность клеток, структура твердых поверхностей, с которыми контактируют бактерии, хищничество со стороны простейших или иммунных клеток организма в случае паразитизма бактерий и др.

По некоторым ключевым параметрам оптимальной оказывается форма палочки, у которой длина превосходит диаметр в 3–6 раз. В частности, палочки испытывают наименьшее сопротивление среды при активном плавании, наиболее эффективны в плане поглощения веществ и их внутриклеточного транспорта, а также компартментализации органелл в клетке и др. Тем не менее палочки далеко не универсальны и не могут быть оптимальными для всех местообитаний. По мнению многих исследователей, это некая исходная “среднеоптимальная” форма, от которой берут начало все остальные, подстраиваясь под разнообразие условий окружающей среды. Кокки сформировались, вероятно, в результате потери некоторых цитоскелетных белков, и, несмотря на ряд недостатков, в некоторых условиях они, наоборот, имеют преимущества, и потому широко распространены в природе.

Образование нитчатых и ветвящихся форм можно рассматривать как приспособление для увеличения площади поглощающей поверхности клетки, также это может быть выгодно для закрепления в почве. Форма вибриона повышает эффективность плавания в поисках пищи и, по крайней мере в некоторых случаях, оказывается выгодной для кругового движения клетки на малом расстоянии от твердых поверхностей в водоемах, где циркулирует большее количество питательных веществ. Спиральная форма считается также приспособлением к эффективному движению в вязких средах, в том числе внутри других живых организмов.

Интересно отметить, что форма клетки, с одной стороны, довольно консервативный признак, характеризующий определенные виды, роды, семейства, порядки и даже классы и отделы бактерий; с другой стороны, форма отдельной клетки может значительно изменяться в разные фазы жизненного цикла или в зависимости от условий среды. Примечательно, что одни и те же условия могут вызвать противоположные морфологические изменения у разных видов, например, в стационарную фазу культивирования многие палочковидные или спиральные бактерии: *Acinetobacter* (James et al., 1995), *Arthrobacter* (Luscombe, Gray, 1974), *Helicobacter* (Хомерики, Морозов, 2001) и др. – приобретают сферическую форму; другие же, например *Caulobacter crescentus* (Wortinger et al., 1998), наоборот, интенсивно удлинняются. Таким образом, действие селективных сил на клетки бактерий всегда вызывает сложные комбинации реакций, что может приводить к морфологическим изменениям в различных направлениях, поэтому прогнозировать изменение формы в ходе той или иной адаптивной реакции всегда рискованно. Тем не менее на популяционно-видовом уровне поддержание определенной формы клетки бактериями это интегрированный, направляемый естественным отбором процесс, осуществляемый в каждой конкретной клетке путем переключения деления, роста и тонкой регуляции взаимодействия множества цитоскелетных элементов и регуляторных белков.

Приведенные в данном обзоре положения ни в коем случае не являются абсолютной истиной, и не описывают огромного многообразия существующих форм бактерий, а также их эволюционных преобразований. Однако мы надеемся, что их можно считать некой теоретической основой, упорядочивающей знания об экологической морфологии бактерий. Надеемся также, что данный раздел науки будет интересен все большему числу исследователей.

Исследования выполнены в рамках Государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ по теме № 0686-2019-0013: “Разработка новых биологических средств защиты растений на основе энтомоакарифагов, энтомопатогенов и микроорганизмов-антагонистов фитопатогенов и веществ биогенного происхождения” с использованием материально-технической базы УНУ “Технологическая линия для получения микробиологических средств защиты растений нового поколения” (<http://ckp-rg.ru/> реестровый № 67136).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борхсениус С.Н., Чернова О.А., Чернов В.М., Вишняков И.Е., 2016. Микоплазмы в биологии и медицине начала XXI века. СПб.: Наука. 328 с.
- Дмитриев В.В., Сузина Н.Е., Баринаева Е.С., Дуда В.И., Боронин А.М., 2004. Электронно-микроскопическое изучение ультраструктуры микробных клеток

- in situ* в экстремальных биотопах // Микробиология. Т. 73. № 6. С. 832–840.
- Дуда В.И., 2017. Полярность — базовый принцип организации бактериальной клетки // Микробиология. Т. 86. № 4. С. 417–422.
- Литусов Н.В., 2017. Микоплазмы. Иллюстрированное учебное пособие. Екатеринбург: Изд-во УГМУ. 19 с.
- Маянский А.Н., 2006. Патогенетическая микробиология: учеб. пособие. Н. Новгород: Изд-во НГМА. 520 с.
- Определитель бактерий Берджи, 2007. Под ред. Хоулта Д., Крига Н., Снитай П. и др. М.: Мир. 444 с.
- Пиневиц А.В., 2009. Микробиология. Биология прокариотов. Т. 3. СПб.: Изд-во СПбГУ. 457 с.
- Хомерики С.Г., Морозов И.А., 2001. Роль кокковых форм *Helicobacter pylori* в патогенетических механизмах и персистенции хеликобактерной инфекции // Росс. журн. гастроэнтерологии, гепатологии и колопроктологии. Т. 11. № 2. С. 99.
- Ammendola A., Geisenberger O., Andersen J.B., Givskov M., Eber L.L., 1998. *Serratia liquefaciens* swarm cells exhibit enhanced resistance to predation by *Tetrahymena* sp. // FEMS Microbiol. V. 1. № 164. P. 69–75.
- Bartlett T.M., Bratton B.P., Duvshani A., Miguel A., Sheng Y. et al., 2017. A periplasmic polymer curves *Vibrio cholerae* and promotes pathogenesis // Cell. V. 168. P. 172–185.
- Benaïssa M., 1996. Changes in *Helicobacter pylori* ultrastructure and antigens during conversion from the bacillary to the coccoid form // Infect. Immun. V. 64. № 6. P. 2331–2335.
- Bi E.F., Lutkenhaus J., 1991. FtsZ ring structure associated with division in *Escherichia coli* // Nature. V. 354. № 6349. P. 161–164.
- Bisson-Filho A.W., Hsu Y.P., Kuru E., Wu F., Jukes C., 2017. Treadmilling by FtsZ filaments drives peptidoglycan synthesis and bacterial cell division // Science. V. 355. № 6326. P. 739–743.
- Blair K.M., Kevin S.M., Taylor J.A., Fero J., Jones L.A. et al., 2018. The *Helicobacter pylori* cell shape promoting protein Csd5 interacts with the cell wall, MurF, and the bacterial cytoskeleton // Mol. Microbiol. V. 110. № 1. P. 114–127.
- Bode G., Mauch F., Malfertheiner P., 1993. The coccoid forms of *Helicobacter pylori* criteria for the irviability // Epidemiol. Infect. V. 111. № 3. P. 483–490.
- Cabeen M.T., Jacobs-Wagner C., 2005. Bacterial cell shape // Nat. Rev. Microbiol. V. 3. № 8. P. 601–610.
- Canale-Parola E., 1977. Physiology and evolution of spirochetes // Bacteriol. Rev. V. 41. № 1. P. 181–204.
- Caro-Quintero A., Ritalahti K.M., Cusick K.D., 2012. The chimeric genome of *Sphaerochaeta*: Nonspiral spirochetes that break with the prevalent dogma in Spirochete biology // mBio. V. 3. № 3. P. 1–9.
- Cassimeris L., Lingappa V.R., Plopper G., 2011. Lewin's Cells. Burlington: Jones&Bartlett Learning. 1053 p.
- Chang F., Huang K.C., 2014. How and why cells grow as rods // BMC Biol. V. 12. Art. 54.
- Chauhan A., Madiraju M.V., Fol M., Maloney E., Reynolds R., Rajagopalan M., 2006. *Mycobacterium tuberculosis* cells growing in macrophages are filamentous and deficient in FtsZ rings // J. Bacteriol. V. 188. P. 1856–1865.
- Chen Y. E., Tropini C., Jonas K., Tsokos C.G., Huang K.C., Laub M.T., 2011. Spatial gradient of protein phosphorylation underlies replicative asymmetry in a bacterium // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 108. № 3. P. 1052–1057.
- Cooper S., Denny M.W., 1997. A conjecture on the relationship of bacterial shape to motility in rod-shaped bacteria // FEMS Microbiol. Lett. V. 148. № 2. P. 227–231.
- Cushnie T.P., O'Driscoll N.H., Lamb A.J., 2016. Morphological and ultrastructural changes in bacterial cells as an indicator of antibacterial mechanism of action // Cell Mol. Life Sci. V. 73. № 23. P. 4471–4492.
- Daniel R.A., Errington J., 2003. Control of cell morphogenesis in bacteria: Two distinct ways to make a rod-shaped cell // Cell. V. 113. № 6. P. 767–776.
- Davis B.M., Waldor M.K., 2013. Establishing polar identity in gram-negative rods // Curr. Opin. Microbiol. V. 16. № 6. P. 752–759.
- Dombrowski C., Kan W., Motaleb M.A., Charon N.W., Goldstein R.E., Wolgemuth C.W., 2009. The elastic basis for the shape of *Borrelia burgdorferi* // Biophys. J. V. 96. № 11. P. 4409–4417.
- Dusenbery D.B., 1998. Fitness landscapes for effects of shape on chemotaxis and other behaviors of bacteria // J. Bacteriol. V. 180. № 22. P. 5978–5983.
- Dusenbery D.B., 2011. Living at Micro Scale: The Unexpected Physics of Being Small. Cambridge: Harvard Univ. Press. 416 p.
- Edwards D.H., Errington J., 1997. The *Bacillus subtilis* DivIVA protein targets to the division septum and controls the site specificity of cell division // Mol. Microbiol. V. 24. № 5. P. 905–991.
- Esue O., Cordero M., Wirtz D., Tseng Y., 2005. The assembly of MreB, a prokaryotic homolog of actin // J. Biol. Chem. V. 280. № 4. P. 2628–2635.
- Flardh K., 2003. Essential role of DivIVA in polar growth and morphogenesis in *Streptomyces coelicolor* A3(2) // Mol. Microbiol. V. 49. № 6. P. 1523–1536.
- Fraser G.M., Furness R.B., Hughes C., 2000. Swarming migration by *Proteus* and related bacteria // Prokaryotic Development / Eds Brun Y.V., Shimkets L.J. Washington: American Society for Microbiology. P. 381–401.
- Goldstein S.F., Charon N.W., Kreiling J.A., 1994. *Borrelia burgdorferi* swims with a planar waveform similar to that of eukaryotic flagella // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 91. № 8. P. 3433–3437.
- Harshey R.M., 1994. Bees aren't the only ones: Swarming in gram-negative bacteria // Mol. Microbiol. V. 13. P. 389–394.
- Hay N.A., Tipper D.J., Gygi D., Hughes C., 1999. A novel membrane protein influencing cell shape and multicellular swarming of *Proteus mirabilis* // J. Bacteriol. V. 181. P. 2008–2016.
- Hedlund B.P., Gosink J.J., Staley J.T., 1997. Verrucomicrobia div. nov., a new division of the bacteria containing three new species of Prostheco bacter // Antonie Van Leeuwenhoek. V. 72. P. 29–38.
- Heichlinger A., Ammelburg M., Latus A., Maldener I., Flärdh K. et al., 2011. The MreB-like protein Mbl of *Streptomyces coelicolor* A3(2) depends on MreB for proper localization and contributes to spore wall synthesis // J. Bacteriol. V. 193. № 7. P. 1533–1542.
- Huang K.C., Mukhopadhyay R., Wen B., Gitai Z., Wingreen N.S., 2008. Cell shape and cell-wall organization in Gram-negative bacteria // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 105. № 49. P. 19282–19287.
- Ireland M.M., Karty J.A., Quardokus E.M., Reilly J.P., Brun Y.V., 2002. Proteomic analysis of the *Caulobacter crescentus* stalk indicates competence for nutrient uptake // Mol. Microbiol. V. 45. № 2. P. 1029–1041.

- James G.A., Korber D.R., Caldwell D.E., Costerton J.W., 1995. Digital image analysis of growth and starvation responses of a surface-colonizing *Acinetobacter* sp. // J. Bacteriol. V. 177. P. 907–915.
- Justice S.S., Hung C., Theriot J.A., Fletcher D.A., Anderson G.G. et al., 2004. Differentiation and developmental pathways of uropathogenic *Escherichia coli* in urinary tract pathogenesis // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 101. P. 1333–1338.
- Kaiser G.E., Doetsch R.N., 1975. Enhanced translational motion of *Leptospira* in viscous environments // Nature. V. 255. P. 656–657.
- Kearns D.B., 2010. A field guide to bacterial swarming motility // Nat. Rev. Microbiol. V. 8. № 9. P. 634–644.
- Kearns D.B., Losick R., 2003. Swarming motility in undomesticated *Bacillus subtilis* // Mol. Microbiol. V. 49. P. 581–590.
- Koch M.K., McHugh C.A., Hoiczuk E., 2011. BacM, an N-terminally processed bactofilin of *Myxococcus xanthus*, is crucial for proper cell shape // Mol. Microbiol. V. 80. № 4. P. 1031–1051.
- Korolev E.V., Nikonov A.V., Brudnaya M.S., Snigirevskaya E.S., Komissarchik Y.Yu. et al., 1994. Tubular structures of *Mycoplasma gallisepticum* and their possible participation in cell motility // Microbiology. V. 140. P. 671–681.
- Kudo S., Imai N., Nishitoba M., Sugiyama S., Magariyama Y., 2005. Asymmetric swimming pattern of *Vibrio alginolyticus* cells with single polar flagella // FEMS Microbiol. Lett. V. 242. P. 221–225.
- Kühn J., Briegel A., Morschel E., Kahnt J., Leser K., Wick S., 2010. Bactofilins, a ubiquitous class of cytoskeletal proteins mediating polar localization of a cell wall synthase in *Caulobacter crescentus* // EMBO J. V. 29. № 2. P. 327–339.
- Kürner J., Medalia O., Linaroudis A.A., Baumeister W., 2004. New insights into the structural organization of eukaryotic and prokaryotic cytoskeletons using cryo-electron tomography // Exp. Cell Res. V. 301. № 1. P. 38–42.
- Kurtz H.D., Netoff D.I., 2001. Stabilization of friable sandstone surfaces in a desiccating, wind-abraded environment of south-central Utah by rock surface microorganisms // J. Arid Environ. V. 48. № 4. P. 89–100.
- Lahr D.J.G., Laughinghouse H.D., Oliverio A.M., Gao F., Katz L.A., 2014. How discordant morphological and molecular evolution among microorganisms can revise our notions of biodiversity on Earth // BioEssays. V. 36. P. 950–959.
- Letek M., 2008. DivIVA is required for polar growth in the MreB-lacking rod-shaped actinomycete *Corynebacterium glutamicum* // J. Bacteriol. V. 190. № 9. P. 3283–3292.
- Li C., Xu H., Zhang K., Liang F.T., 2010. Inactivation of a putative flagellar motor switch protein FliG1 prevents *Borrelia burgdorferi* from swimming in highly viscous media and blocks its infectivity // Mol. Microbiol. V. 75. № 6. P. 1563–1576.
- Lleo M.M., Canepari P., Satta G., 1990. Bacterial cell shape regulation: Testing of additional predictions unique to the two-competing-sites model for peptidoglycan assembly and isolation of conditional rod-shaped mutants from some wild-type cocci // J. Bacteriol. V. 172. № 7. P. 3758–3771.
- Luscombe B., Gray T., 1974. Characteristics of *Arthrobacter* grown in continuous culture // J. Gen. Microbiol. V. 82. P. 213–222.
- Magariyama Y., Ichiba M., Nakata K., Baba K., Ohtani T. et al., 2005. Difference in bacterial motion between forward and backward swimming caused by the wall effect // Biophys. J. V. 88. № 5. P. 3648–3658.
- Margolin W., 2004. Bacterial shapes: Concave coiled coils curve *Caulobacter* // Curr. Biol. V. 14. № 6. P. 242–244.
- Margolin W., 2009. Sculpting the bacterial cell // Curr. Biol. V. 19. № 17. P. 812–822.
- Mercier C., Domakova E., Tremblay J., Kulakauskas S., 2000. Effects of a muramidase on a mixed bacterial community // FEMS Microbiol. Lett. V. 187. № 1. P. 47–52.
- Møller-Jensen J., Löwe J., 2005. Increasing complexity of the bacterial cytoskeleton // Curr. Opin. Cell. Biol. V. 17. № 1. P. 75–81.
- Motaleb M.A., Corum L., Bono J.L., Elias A.F., Rosa P., 2000. *Borrelia burgdorferi* periplasmic flagella have both skeletal and motility functions // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 97. № 20. P. 10899–10904.
- Nakagawa M., Gestwicki J.E., Lake E.M., Kiessling L.L., Adler J., 2000. Motility and chemotaxis of filamentous cells of *Escherichia coli* // J. Bacteriol. V. 182. № 15. P. 4337–4342.
- Nguyen L., Scherr N., Gatfield J., Walburger A., Pieters J., Thompson C.J., 2007. Antigen 84, an effector of pleiomorphism in *Mycobacterium smegmatis* // J. Bacteriol. V. 189. № 21. P. 7896–7910.
- Park J.T., Uehara T., 2008. How bacteria consume their own exoskeletons (turnover and recycling of cell wall peptidoglycan) // Microbiol. Mol. Biol. Rev. V. 72. № 2. P. 211–227.
- Pichoff S., Lutkenhaus J., 2005. Tethering the Z ring to the membrane through a conserved membrane targeting sequence in FtsA // Mol. Microbiol. V. 55. № 6. P. 1722–1734.
- Pine L., Boone C.J., 1967. Comparative cell wall analyses of morphological forms within the genus *Actinomyces* // J. Bacteriol. V. 94. № 4. P. 875–883.
- Poindexter J.S., 1981. The *Caulobacters*: Ubiquitous unusual bacteria // Microbiol. Rev. V. 45. № 1. P. 123–179.
- Popp D., Narita A., Lee L.J., Ghoshdastider U., Xue B. et al., 2012. Novel actin-like filament structure from *Clostridium tetani* // J. Biol. Chem. V. 287. № 25. P. 21121–21129.
- Robertson B.R., O'Rourke J.L., Neilan B.A., Vandamme P., Lee A., 2005. *Mucispirillum schaedleri* gen. nov., sp. nov., a spiral-shaped bacterium colonizing the mucus layer of the gastrointestinal tract of laboratory rodents // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. V. 55. № 3. P. 1199–1204.
- Ruby J.D., Li H., Kuramitsu H., Norris S.J., Goldstein S.F. et al., 1997. Relationship of *Treponema denticola* periplasmic flagella to irregular cell morphology // J. Bacteriol. V. 179. № 5. P. 1628–1635.
- Sal M.S., Li C., Motaleb M.A., Shibata S., Aizawa S., Charon N.W., 2008. *Borrelia burgdorferi* uniquely regulates its motility genes and has an intricate flagellar hook-basal body structure // J. Bacteriol. V. 190. № 6. P. 1912–1921.
- Schuech R., Hoehfurner T., Smith D.J., Humphries S., 2019. Motile curved bacteria are Pareto-optimal // PNAS. V. 116. № 29. P. 14440–14447.
- Schulz H.N., Jørgensen B.B., 2001. Big bacteria // Annu. Rev. Microbiol. V. 55. P. 105–137.

- Shapiro J.A., Hsu C., 1989. *Escherichia coli* K-12 cell-cell interactions seen by time-lapse video // J. Bacteriol. V. 171. № 11. P. 5963–5974.
- Shih Y.L., Rothfield L., 2006. The bacterial cytoskeleton // Microbiol. Mol. Biol. Rev. V. 70. № 3. P. 729–754.
- Shikano A., Luckinbill L., Kurihara Y., 1990. Changes of traits in a bacterial population associated with protozoal predation // Microb. Ecol. V. 20. № 1. P. 75–84.
- Steinberger R.E., Allen A.R., Hansma H.G., Holden P.A., 2002. Elongation correlates with nutrient deprivation in *Pseudomonas aeruginosa* – unsaturated biofilms // Microb. Ecol. V. 43. № 4. P. 416–423.
- Sycuro L.K., Pincus Z., Gutierrez K.D., Biboy J., Stern C.A. et al., 2010. Peptidoglycan crosslinking relaxation promotes *Helicobacter pylori*'s helical shape and stomach colonization // Cell. V. 141. № 5. P. 822–833.
- Thiem S., Kentner D., Sourjik V., 2007. Positioning of chemosensory clusters in *E. coli* and its relation to cell division // EMBO J. V. 26. № 6. P. 1615–1623.
- Trachtenberg S., 2004. Shaping and moving a spiroplasma // J. Mol. Microbiol. Biotechnol. V. 7. № 1. P. 78–87.
- Trachtenberg S., Dorward L.M., Speransky V.V., Jaffe H., Andrews S.B., Leapman R.D., 2008. Structure of the cytoskeleton of *Spiroplasma melliferum* BC3 and its interactions with the cell membrane // J. Mol. Biol. V. 378. № 4. P. 778–789.
- Vinella D., D'Ari R., 1995. Overview of controls in the *Escherichia coli* cell cycle // BioEssays. V. 17. P. 527–536.
- Vishnyakov I.E., Borchsenius S.N., Basovskii Yu.I., Levitskii S.A., Lazarev V.N. et al., 2009. Localization of division protein FtsZ in *Mycoplasma hominis* // Cell Tissue Biol. V. 3. № 3. P. 254–262.
- Wagner J.K., Setayeshgar S., Sharon L.A., Reilly J.P., Brun Y.V., 2006. A nutrient uptake role for bacterial cell envelope extensions // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 103. № 31. P. 11772–11777.
- Wagstaff J., Löwe J., 2018. Prokaryotic cytoskeletons: Protein filaments organizing small cells // Nat. Rev. Microbiol. V. 16. P. 187–201.
- Walsby A.E., 2005. Stratification by cyanobacteria in lakes: A dynamic buoyancy model indicates size limitations met by *Planktothrix rubescens* filaments // New Phytol. V. 168. P. 365–376.
- Watson S.W., Graham L.B., Remsen C.S., Valois F.W., 1971. A lobular, ammonia-oxidizing bacterium *Nitrosolobus multififormis* // Arch. Mikrobiol. V. 76. № 3. P. 183–203.
- Wickstead B., Gull K., 2011. The evolution of the cytoskeleton // J. Cell Biol. V. 194. № 4. P. 513–525.
- Wirth R., Ugele M., Wanner G., 2016. Motility and ultrastructure of *Spirochaeta thermophila* // Front. Microbiol. V. 7. P. 1609–1611.
- Wolgemuth C.W., 2015. Flagellar motility of the pathogenic spirochetes // Semin. Cell. Dev. Biol. V. 46. P. 104–112.
- Wortinger M.A., Quardokus E.M., Brun Y.V., 1998. Morphological adaptation and inhibition of cell division during stationary phase in *Caulobacter crescentus* // Mol. Microbiol. V. 29. P. 963–973.
- Yang X., Lyu Z., Miguel A., McQuillen R., Huang K.C., Xiao J., 2017. GTPase activity-coupled treadmilling of the bacterial tubulin FtsZ organizes septal cell wall synthesis // Science. V. 355. № 6326. P. 744–747.
- Young K.D., 2006. The selective value of bacterial shape // Microbiol. Mol. Biol. Rev. V. 70. № 3. P. 660–703.
- Young K.D., 2007. Bacterial morphology: Why have different shapes? // Curr. Opin. Microbiol. V. 10. № 6. P. 596–600.
- Zapun A., Vernet T., Pinho M.G., 2008. The different shapes of cocci // FEMS Microbiol. Rev. V. 32. № 2. P. 345–360.

Bacterial cell shape. Some features of ultrastructure, evolution and ecology

M. D. Pavlova^{a, *}, A. M. Asaturova^a, A. E. Kozitsyn^a

^aFSBSI Federal Scientific Center for Biological Plant Protection
VNIIBZR, p/o 39, Krasnodar, 350039 Russia

*e-mail: FridaAmely@yandex.ru

Bacterial cell shape and size are influenced by many selective forces. Therefore, on one hand, there is a wide morphological diversity of bacteria, on the other hand, a certain shape is strictly defined for one or another group of them. Why are they rods, cocci, spiral and filamentous? A number of studies have shown that the rod shape seems to be the optimal in some of the most important parameters, for example, in the efficiency of intracellular transport and active movement in aquatic environment. Most of researchers are of the opinion that rods are the ancestral form for all of the other shapes of bacterial cells. Cocci are presumably formed as a result of the loss of some cytoskeletal proteins, or are the result of “reductive division”. Spiral shape can form as a result of controlled lysis of some cross-linked peptide chains between the glycan strands of the peptidoglycan, or it can be maintained just due to the spirally oriented elements of the cytoskeleton. One of the possible advantages of such shape is effective movement in viscous media, including the internal media of other living organisms. The filamentous and branching forms can probably be considered as the adaptation for the increasing of the nutrient absorbing surface area of the cell, it is also beneficial for fixing in the soil, functional differentiation, swarming, etc. The vibrio cell shape is formed by one-side growth limitation and, for a number of physical reasons, it appears to be the most effective form for chemotaxis. The morphological diversity of gram-positive (monoderm) and gram-negative (diderm) bacteria is markedly different. Differences in cell wall structure, apparently, are the limiting factors for some cell shapes in a certain group of bacteria: for example, spiral in gram-positive, filamentous in gram-negative. Cell shape can change during the bacterial life cycle, especially in terms of unfavorable environmental conditions: for example, SOS-response filamentation of cells or coccoid formation by many gram-negative species, functionally comparable to sporulation, typical for gram-positive ones. At the same time, the cell shape is inherited and characterizes taxa of a sufficiently high rank, which indicates the great adaptive value of this trait in evolution.

УДК 581.192

ПРОБЛЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОЦЕССОВ АККУМУЛЯЦИИ И ГИПЕРАККУМУЛЯЦИИ РАСТЕНИЯМИ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ

© 2021 г. Т. И. Сиромля¹, Ю. В. Загурская², *

¹Институт почвоведения и агрохимии СО РАН
пр. Академика Лаврентьева, 8/2, Новосибирск, 630090 Россия
²Федеральный исследовательский центр угля и углехимии СО РАН
пр. Ленинградский, 10, Кемерово, 650065 Россия

*E-mail: syjl@mail.ru

Поступила в редакцию 01.02.2021 г.

После доработки 18.02.2021 г.

Принята к публикации 25.02.2021 г.

Рассмотрены терминология, классификации и критерии выделения различных групп растений в связи с различными стратегиями накопления химических элементов (ХЭ). В отличие от неадаптированных растений (“normal plant”), устойчивость к высоким концентрациям ХЭ может определяться различными физиологическими механизмами, которые приводят к формированию основных групп: деконцентраторы (исключатели), биоиндикаторы и концентраторы (аккумуляторы). Среди последних выделяют гиперконцентраторы (гипераккумуляторы), которым уделено особое внимание в данном обзоре. Рассмотрены основания для отнесения таксонов к данной группе: пороговые значения содержания для различных ХЭ, коэффициенты концентрации и транслокации и др. Затронута проблема поверхностного загрязнения растений в зависимости от их биологических особенностей и его влияния на результаты определения содержания ХЭ. Приведены примеры ошибочной интерпретации данных об аккумуляции ХЭ растениями.

DOI: 10.31857/S0044459621030076

Вопросы накопления химических элементов (ХЭ) растениями весьма актуальны в настоящее время и широко рассматриваются как в России, так и за рубежом. Детальное изучение процессов аккумуляции ХЭ необходимо не только для понимания химического круговорота, но также важно и в практическом отношении. Это качество и безопасность пищевых и лекарственных растений (ЛР), поиск биоиндикаторов рудных залежей, оценка уровня антропогенного загрязнения территорий, расширение спектра растений для фиторемедиации и т.п. (Ковальский, 1974; Ковалевский, 1991; Bargagli, 1998; Pollard et al., 2002; Kabata-Pendias, 2010; Гравель и др., 2012; Ловкова и др., 2014; Уфимцева, 2015, и др.). Столь широкий спектр вопросов, связанных с концентрацией ХЭ в растениях, послужил причиной возникновения различных терминологических и классификационных противоречий, требующих выявления и разрешения.

ТЕРМИНОЛОГИЯ И ПРОБЛЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ

В англоязычных работах общеупотребительным является термин “accumulation”, в русско-

язычных статьях слова “накопление”, “аккумуляция”, “концентрация” и “концентрирование” используют в качестве синонимов, зачастую одновременно в одной публикации. В наименовании групп растений с различными особенностями аккумуляции ХЭ за рубежом широко используются термины “excluders”, “accumulators”, “indicators” (Baker, 1981). В российских работах терминология намного разнообразнее (Уфимцева, 2015): групповые и селективные (Виноградов, 1957), адаптированные и неадаптированные (Ковальский, 1974), барьерные и безбарьерные (Ковалевский, 1991), концентраторы и исключатели (Серегин и др., 2015) и т.д. Зачастую авторы делают акцент на разных классификационных признаках, что не позволяет провести их адекватное сопоставление.

Весьма логичная концептуальная схема изменения концентрации ХЭ в листьях растений в зависимости от содержания их подвижных форм соединений в почве была предложена в работе Энт с соавт. (Ent et al., 2013) (рис. 1).

Известно, что состояние геохимической среды динамично — формы и концентрации ХЭ в почве постоянно меняются как во времени, так и в пространстве, поэтому один и тот же вид растений может оказаться в самых разнообразных геохи-



Рис. 1. Взаимосвязь концентрации металлов/металлоидов в листьях/побегах растений с доступной концентрацией металлов/металлоидов в почве (по: Ent et al., 2013). Пунктирной линией указан порог гипераккумуляции для металлов/металлоидов.

мических условиях, где будет вынужден или приспособливаться к этим условиям, или погибнуть (Ковалевский, 1991; Добровольский, 2003). Выделенные на рис. 1 “нормальные” растения (“normal plant”) могут переносить только низкие концентрации подвижных форм соединений ХЭ в почве. В работе В.В. Ковальского (1974) такие растения называются неадаптированными — при изменении концентраций доступных форм соединений ХЭ в почве у них возникают различные физиологические нарушения, приводящие к эндемическим заболеваниям, угнетается развитие, нарушаются генеративные функции, и популяция вымирает. Незначительное количество особей (1–3% от популяции) может выживать, и в результате постепенного длительного процесса неадаптированные физиологические формы могут перейти в адаптированные.

Среди химических элементов наибольшее внимание исследователей в настоящее время привлекают тяжелые металлы (ТМ). В литературных источниках даются различные определения терминам “тяжелые металлы”, “токсичные элементы”, “микроэлементы” и т.д. Так, например,

по разным классификациям к тяжелым металлам относят элементы, относительная атомная масса которых более 40–50, плотность более 5–8 г/см³; исключают из данной группы благородные металлы, учитывают металлоиды и т.п. С экологической точки зрения при включении в эту категорию учитывают не только химические и физические свойства элементов, но и их биологическую активность, токсичность и другие свойства.

Изучение влияния ТМ на экосистемы в целом и на отдельные таксоны тесно связано не только с природными явлениями и процессами, но и с широким спектром антропогенных источников, обуславливающих загрязнение окружающей среды.

Установлено, что в основе токсического действия ТМ на живой организм лежат три основных механизма: ферментотоксическое действие, мембранотропное действие и окислительный стресс (Скугорева и др., 2016). Аналогично этому существует три способа защиты растений от данного неблагоприятного фактора: предотвращение или ограничение проникновения, хелатирование и

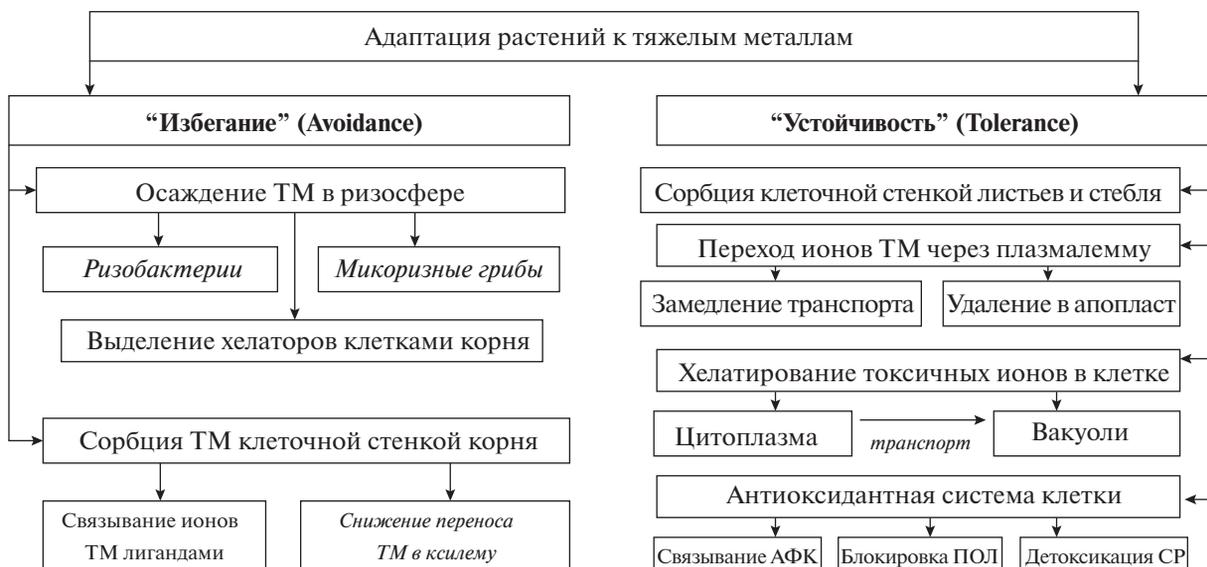


Рис. 2. Основные механизмы адаптации растений к высоким концентрациям тяжелых металлов. Полуужирным шрифтом – терминология по: Regvar, Vogel-Mikuš, 2008; обычным – по: Титов и др., 2014; курсив – таксоно- и элементоспецифичные способы. АФК – активные формы кислорода, ПОЛ – перекисное окисление липидов, СР – свободные радикалы.

локализация, а также работа антиоксидантной системы.

Многообразие подходов к выявлению способов адаптации растений в условиях повышенных концентраций ХЭ (в том числе ТМ) обеспечивается сочетанием этих процессов на различных этапах продвижения и различными классификационными критериями. Например, одна из систем основана на различных уровнях ответа: тканевый (обусловлен различной скоростью транспорта ХЭ из корней в побеги), внутриклеточный (связывание ХЭ в клеточной оболочке и вакуоли), межклеточный (активирование механизмов их выведения из клеток) и молекулярный (синтез ферментов, устойчивых к токсическому воздействию ХЭ) и др. (Феник и др., 1995; Серегин, 2001; Серегин, Иванов, 2001). Более интересен подход, сочетающий не только уровни продвижения ХЭ, но и способы их детоксикации (Managa, 2012).

Подробно механизмы адаптации растений к ТМ рассмотрены в работах А.Ф. Титова с соавторами (2007, 2014); выделяют следующие стратегии адаптации: "избегание" ("avoidance", т.е. ограничение поступления ТМ в ткани) и "устойчивость" ("tolerance", т.е. механизмы их детоксикации в растительном организме) (Regvar, Vogel-Mikuš, 2008) (рис. 2). Вероятно, реализация этих путей и их сочетание в итоге привело к возникновению адаптированных видов растений, представленных на рис. 1 тремя остальными группами. Они оказались хорошо приспособленными к высоким концентрациям подвижных форм ХЭ, однако для этого они используют разные стратегии, поэтому

способность к накоплению элементов выражена у них в различной степени.

К числу адаптированных относятся прежде всего растения, длительно произрастающие в данной местности, которые в результате естественного отбора приобретают устойчивость к неблагоприятным условиям обитания. В основном это дикорастущая флора и те культурные растения, которые издавна возделываются в данном регионе.

"Исключатели", или "деконцентраторы" ("excluders"), могут расти в широком диапазоне концентраций подвижных форм соединений ХЭ в почве до тех пор, пока уровень их накопления корректно контролируется физиологическими процессами. Нарушения в данных процессах вызывают нерегулируемое поглощение элементов, приводящее к гибели растений. М.Д. Уфимцева (2015) отмечает, что к этой группе относятся растения с четко функционирующими биогеохимическими барьерами, прежде всего в корневой системе.

"Биоиндикаторы" ("bioindicators") поглощают ХЭ в более широком диапазоне, и концентрация элементов в листьях определяется их концентрацией в почвах до тех пор, пока не становится фитотоксической, т.е. препятствующей дальнейшей жизнедеятельности растений и приводящей к их гибели.

"Гипераккумуляторы", или "гиперконцентра- торы" ("hyperaccumulators"), способны выдерживать и накапливать гораздо более высокие концентрации ХЭ. Пунктирной линией на рис. 1 отме-

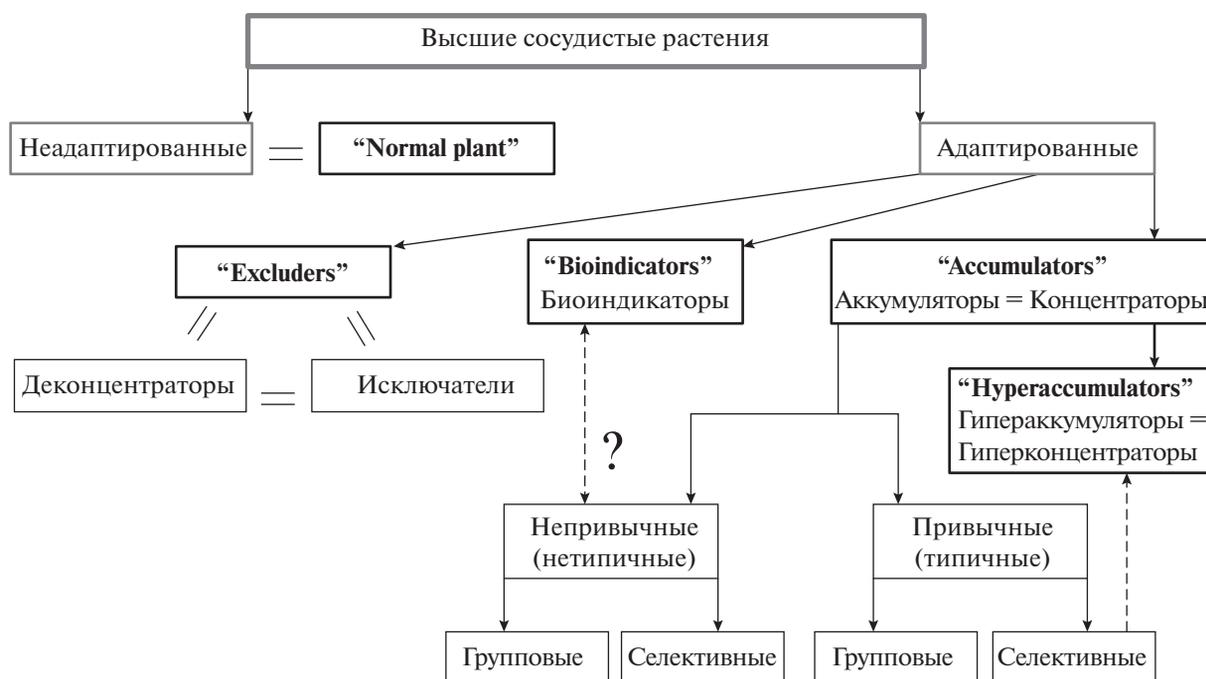


Рис. 3. Схема классификации высших растений на основании стратегии накопления химических элементов. Полу-жирным шрифтом – группировка и терминология Энт и соавт. (Ent et al., 2013); обычным – терминология русскоязычных авторов (Виноградов, 1957; Ковальский, 1974; Ковалевский, 1991; Перельман, Касимов, 1999; Добровольский, 2003; Серегин и др., 2015; Уфимцева, 2015).

чены пороговые значения содержания элементов (мкг/г: Cd, Se, Tl – 100; Cu, Co, Cr – 300; Ni, As, Pb – 1000; Zn – 3000; Mn – 10 000) – если эти величины не достигнуты, растения относят к “концентраторам”, или “аккумуляторам” (“accumulators”) (Ent et al., 2013).

В российских монографиях и учебниках, рассматривающих вопросы биогеохимии растений (Виноградов, 1957; Ковальский, 1974; Ковалевский, 1991; Перельман, Касимов, 1999; Добровольский, 2003, и др.), используется другая терминология. Наиболее близким по смыслу к вышеуказанным определениям является выделение среди концентрирующих ХЭ растений привычных (типичных) и непривычных (нетипичных) концентраторов. И те, и другие могут быть как групповыми (одновременное накопление нескольких ХЭ), так и селективными (накопление отдельного ХЭ).

Перечисленные варианты градации адаптивных способностей растений к повышенным концентрациям химических элементов в окружающей среде чаще всего успешно сочетаются. С учетом наиболее распространенных биогеохимических критериев была составлена схема классификации высших растений на основании стратегии накопления ХЭ (рис. 3).

К непривычным концентраторам относится большинство растений местной флоры с широ-

кой амплитудой выносимости к ХЭ. Растения могут произрастать как при повышенных концентрациях элементов в почве, так и при нормальном их содержании. В нормальных условиях из небогатой почвы растения не извлекают больших количеств элемента. При расселении в зоны, более обогащенные ХЭ, непривычные растения-концентраторы накапливают значительные количества ХЭ, приближаясь по степени накопления к привычным концентраторам. Таким образом, термины “биоиндикатор” и “непривычный (нетипичный) концентратор” весьма близки между собой.

Привычные (типичные) концентраторы, как правило, всегда извлекают значительные количества ХЭ из среды, даже при условии его среднего, нормального содержания в почве. Это связано с тем, что у растений уже выработался особый обмен веществ, обусловленный генетически закрепленной потребностью соответствующих видов в конкретных элементах. Среди них выделяется группа “гиперконцентраторов” – растений с крайне выраженной адаптацией к очень высоким концентрациям ХЭ в среде обитания.

РАСТЕНИЯ-КОНЦЕНТРАТОРЫ (АККУМУЛЯТОРЫ)

Термины “концентратор” и особенно “гиперконцентратор” крайне широко и свободно тракту-

ются и используются разными исследователями. Так, например, А.П. Виноградов (1957) выделял два типа организмов-концентраторов: 1) обитающие в областях с повышенным содержанием какого-либо ХЭ и имеющие повышенное его содержание; 2) накапливающие какой-либо ХЭ в любой среде. А.Л. Ковалевский (1991) предложил сравнивать относительное содержание химических элементов в видах растений (ОСВР), растущих в сопоставимых условиях, и относить к концентраторам те виды, для которых ОСВР превышало 2.5. Использовались также различные биогеохимические коэффициенты. А.И. Перельман и Н.С. Касимов (1999) указывали, что ХЭ накапливаются в растениях, если коэффициент биологического поглощения A_x (он же КБП, Кб) — отношение концентрации ХЭ в золе растений к его валовому содержанию в почве — больше 1. М.Я. Ловкова и соавторы (2014) отнесли к концентраторам растения, для которых коэффициент биологического накопления КБН (он же коэффициент биогеохимической подвижности V_x) — отношение концентрации ХЭ в сухом веществе растений к содержанию его подвижных форм в почве — выше 1. При невозможности рассчитать данный коэффициент они считали концентраторами растения, содержание ХЭ в которых было выше кларковых значений в несколько раз, а в гиперконцентраторах — на порядок и более.

Аналогичные подходы использовали и в зарубежной литературе. Маркерт (Markert, 1992) предложил сравнивать содержание ХЭ с элементным составом “обобщенного стандартного растения” (Reference Plant, RP), позднее Данн (Dunn, 2007) несколько уточнил рекомендованные значения. В монографии Баргальи (Bargagli, 1998) приводится коэффициент концентрации (concentration factor, CF). В многочисленных статьях используются термины-синонимы — “коэффициент обогащения” (enrichment factor) (Branquinho et al., 2007), “коэффициент биоаккумуляции” (bioaccumulation factor) (Kovacik et al., 2012), “коэффициент переноса” (transfer factor) (Overesch et al., 2007) и т.п. В общем виде коэффициент рассчитывается как отношение концентрации ХЭ в надземной части растений к его концентрации в почве. Однако авторы используют содержание ХЭ как в сухой, так и в сырой биомассе, и не только их общее количество в почве, но и различные подвижные формы, что значительно затрудняет сравнительный анализ литературных данных. Рейманн и соавторы (Reimann et al., 2001) указывают, что данный показатель необходимо применять с осторожностью, поскольку использование валового содержания ХЭ в почве или подвижных форм соединений ХЭ, извлекаемых различными экстрагентами, приведет к совершенно разным результатам. Отмечается также, что из-за высокого варьирования элементного химического состава

почв и растений расчет различных коэффициентов, основанных на содержании ХЭ, не может быть точным и позволяет сделать лишь общие выводы (Zeiner et al., 2015).

РАСТЕНИЯ-ГИПЕРКОНЦЕНТРАТОРЫ (ГИПЕРАККУМУЛЯТОРЫ)

В обзоре Энт с соавторами (Ent et al., 2013) указано, что с середины 1970-х годов термин “гиперконцентратор” использовался миллионы раз тысячами людей, с разной степенью точности, уместности и понимания, что не всегда соответствовало воззрениям создателей терминологии и нынешних авторов. В связи с этим необходимо уточнить обстоятельства, при которых термин “гиперконцентратор” является подходящим, и определить условия, которые должны соблюдаться при использовании данного термина.

Термин “hyperaccumulators” был использован при описании накопления никеля в работе ЖафFRE с соавт. (Jaffré et al., 1976). В дальнейшем он применялся к растениям, которые накапливали более 1000 мкг/г Ni в сухих листьях (Baker, 1981). Эта пороговая величина в 100–1000 больше, чем обычно встречается у растений на почвах не ультрамафического происхождения, и в 10–100 раз выше, чем у большинства других растений на богатых никелем ультрамафических почвах. Кроме того, данная величина разделяет две моды бимодальной частотной кривой — более или менее логнормально распределенные концентрации до 1000 мкг/г и отдаленный кластер при исключительно высоких концентрациях (Brooks et al., 1979). Из-за относительной редкости гипераккумуляторов других ХЭ, кроме никеля, даже высокий уровень накопления элементов зачастую не позволяет уточнить, образуют ли гипераккумуляторы качественно отличную группу (бимодальная структура) или являются хвостом положительно искаженного непрерывного (логнормального) распределения (Broadley et al., 2001).

Позднее было дано более точное определение (Reeves, 1992): “гипераккумулятор никеля — это растение, в котором концентрация Ni не менее 1000 мкг/г была зарегистрирована в сухом веществе любой надземной ткани по крайней мере в одном экземпляре, растущем в его естественной среде обитания”. Таким образом, использование данного термина неуместно при анализе подземных органов или всего растения полностью. Во-первых, это вызвано сложностью отбора и подготовки образцов, не загрязненных почвенными частицами. Во-вторых, иммобилизация металлов в корневой системе является весьма распространенным явлением, в то время как активное накопление ХЭ в надземных тканях растений делает диагностику гипераккумуляторов более точной

(Baker et al., 1994). В дальнейшем было уточнено (Ent et al., 2013):

– для установления статуса гипераккумулятора необходимо использовать листья растений;

– “аккумуляция” должна подразумевать только активное накопление элементов внутри ткани листа растения через корни;

– не следует рассматривать пассивное накопление элементов через атмосферное осаждение на листьях растений.

Дополнительно следует акцентировать внимание на окончании вышеприведенного определения: “... растет в естественной среде обитания” – гиперконцентраторы должны накапливать высокие концентрации металлов, оставаясь при этом достаточно здоровыми для сохранения самоподдерживающейся популяции. В работе Бейкера и Уайтинга (Baker, Whiting, 2002) указано, что зачастую о новых видах растений-гипераккумуляторов ошибочно сообщают по результатам экспериментальных исследований в искусственных условиях, при внесении высоких доз солей тяжелых металлов в почву или питательный раствор. Однако в подобных случаях эксперименты практически никогда не доходят до того, чтобы продемонстрировать образование жизнеспособных семян. Более того, “вынужденное” или “индуцированное” поглощение металлов часто приводит в конечном итоге к гибели растений. Хотя это и представляет интерес для некоторых стратегий фиторемедиации, но может не иметь никакого отношения к продолжающемуся жизненному циклу естественных популяций металлофитов.

Среди гипераккумуляторов выделяют “obligate” (“обязательные”, “строгие”) и “facultative” (“необязательные”) виды (Pollard et al., 2002). Обязательные гипераккумуляторы эндемичны для некоторых типов металлоносных почв и всегда накапливают высокие концентрации элемента. Факультативные гипераккумуляторы являются представителями популяций, в которых лишь некоторые экземпляры растений являются гипераккумуляторами. В обзоре Полларда с соавторами (Pollard et al., 2014), посвященном вопросам гипераккумуляции, отмечено, что, несмотря на попытки понять общие закономерности внутривидовых вариаций, до сих пор существуют виды, поведение которых парадоксально. Такие виды имеют широкие географические ареалы и адаптируются к различным экологическим условиям, в том числе и к “нормальным”, и к “серпентиновым” почвам, однако как гипераккумуляторы проявляют себя лишь в небольшом количестве мест на каждой из них. Предполагается, что факультативная гипераккумуляция может быть связана как с генетическими отличиями между отдельными популяциями вида, так и с разницей в содержании и доступности ХЭ, находящихся в почвах.

КРИТЕРИИ ГИПЕРАККУМУЛЯЦИИ

В настоящее время к гипераккумуляторам относят растения, надземная часть которых содержит ХЭ в количестве (мкг/г сухого вещества): более 100 для Cd, Se и Tl; 300 для Co, Cr и Cu; 1000 для As, Ni и Pb; 3000 для Zn и 10000 для Mn – концентрация должна быть на 2–3 порядка выше, чем в надземной части большинства видов на нормальных почвах, и по крайней мере на один порядок больше, чем в обычном диапазоне, обнаруженном в растениях из металлоносных почв (Ent et al., 2013). Тем не менее номинальные пороговые значения не должны считаться “истиной в последней инстанции” – так, например, растения, проявляющие экстремальное физиологическое поведение и стабильно накапливающие 900 мкг/г Ni, вполне могут рассматриваться как гипераккумуляторы этого металла. В настоящее время критерии разработаны для 11 элементов, однако некоторые из них уже подвергаются сомнению. Слишком высоким считают критерий гипераккумуляции для Cu (Fauson et al., 2007). Крэмер (Krämer, 2010) рекомендовал снизить критерии для Cu и Co, а Энт и соавторы (Ent et al., 2013) поддержали это предложение.

Кроме номинальных пороговых значений, существуют и другие критерии, определяющие гипераккумуляцию. В частности, гипераккумуляторы имеют очень высокий коэффициент концентрации (см. выше – отношение содержания ХЭ в надземной части растений к его содержанию в почве), так как их физиологические особенности обеспечивают активное связывание металлов и увеличение их концентрации. Хоббс и Штрайт (Hobbs, Streit, 1986) предложили считать данный коэффициент одним из показателей гипераккумуляции. Однако позднее было показано, что для определения гипераккумуляции на основе собранного в полевых условиях материала использования только коэффициента концентрации недостаточно (Pollard et al., 2002). Данный коэффициент проявляется как взаимодействие генотипа с окружающей средой и контролируется как генетически детерминированной физиологией растений, так и локальными эдафическими условиями. В связи с этим между содержанием элемента в листьях и почвах нет однозначной связи (Pollard et al., 2002). Кроме того, было установлено, что при низкой концентрации элемента в почве растение интенсивно поглощает имеющееся количество доступных для него форм этого элемента, и только в случае высокого содержания ХЭ в почве начинают срабатывать механизмы регуляции (Bargagli, 1998; Kabata-Pendias, 2010). Осложняющим фактором является то, что ни один химический экстрагент универсально и точно не извлекает доступную для растений фракцию содержа-

щегося в почве металла (Meers et al., 2007; Menzies et al., 2007).

Еще одним критерием, предлагаемым для определения гипераккумуляции, является коэффициент транслокации (“translocation factor”) – в растениях-гипераккумуляторах содержание металлов в корнях ниже по сравнению с надземной частью (Macnair, 2003). Необходимо отметить, что при оценке соотношения концентраций элементов в подземной и надземной частях растений в литературе встречаются различные синонимичные термины. Это коэффициент передвижения (КП) (Ковалевский, 1991), коэффициент корневого барьера (ККБ, Ккб) (Практикум по агрохимии, 2001; Афанасьева, Аюшина, 2018), акропетальный коэффициент (АК) (Сибгатуллина и др., 2014), коэффициент перехода (КП) (Жуйкова, Зиннатова, 2014), коэффициент транслокации (translocation factor, TF) (Branquinho et al., 2007), коэффициент переноса (transfer factor, TF) (Lajayer et al., 2017) и др. При этом рассчитывают как отношение ХЭ в подземной части к надземной, так и наоборот, что приводит к дополнительным противоречиям. Высказываются предположения, что пониженное количество многих ХЭ в надземных частях растений может быть связано как с невысокой потребностью в них, так и с существованием механизмов, регулирующих их накопление и распределение между корнями и надземными органами (Seregin, Kozhevnikova, 2008). Однако низкое содержание доступных форм ХЭ в почве может приводить к более интенсивному поглощению элементов растениями, а эффект “корневого барьера” проявляется лишь при их высоких концентрациях (Bargagli, 1998; Kabata-Pendias, 2010). Использование коэффициента транслокации для доказательства гипераккумуляции также не является достаточным по различным причинам: 1) трудность корректного извлечения корневым массы растений, особенно древесных; 2) трудность полной очистки корней от почвенных частиц; 3) пересчет концентраций ХЭ, содержащихся в различных органах растения, на сухое вещество может быть некорректным, так как зависит от доли в них структурного материала; 4) высокое содержание ХЭ в надземной части может зависеть от внешнего источника поступления и т.д. (Ent et al., 2013).

Высокие значения коэффициентов концентрации и транслокации являются необходимыми, но недостаточными критериями гипераккумуляции, поскольку характерны и для видов-концентраторов (Wei et al., 2008), поэтому номинальные пороговые критерии, несмотря на ряд недостатков и узкий спектр элементов, считаются более обязательным условием для выявления гипераккумуляторов.

В вопросах накопления и детоксикации ХЭ серьезное значение также имеют ткани, в которых локализуется элемент (Isaure et al., 2006; Seregin, Kozhevnikova, 2008; Титов и др., 2014) – для растений-гиперконцентраторов характерно поступление элемента в мезофилл, тогда как в иных случаях скопления наблюдаются только в эпидермальных структурах (Kupper et al., 2000; Choi et al., 2001; Ma et al., 2005).

ПОВЕРХНОСТНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО МАТЕРИАЛА

Определение источника поступления ХЭ в растения является серьезной методической проблемой. Фолиарный путь поступления ХЭ в растения может играть существенную роль в условиях антропогенного загрязнения атмосферы, в том числе мелкодисперсными почвенными частицами (Amato et al., 2009; Копылова, 2013), обогащенными ХЭ (Uzu et al., 2010). Содержание некоторых элементов в этих частицах может быть на порядок выше, чем в почве в целом (Siromlya et al., 2015). В подобных случаях высокие концентрации целого ряда ХЭ в надземной части растений являются результатом их пассивного накопления через атмосферное осаждение. При этом фактически ХЭ не накапливаются в растениях, а содержатся в пылевых частицах на их поверхности (Загурская, Сиромля, 2018).

Пылеудерживающая способность растений зависит не только от типа, размера и количества частиц, но и множества биологических особенностей таксона. Важную роль играют как макроструктурные особенности (высота растений, размер, форма и расположение листьев и т.п.), так и микроструктурные особенности (шероховатость поверхности, различные типы опушения, складчатость, специфические органы выделения, наличие воскового слоя, размер и количество устьиц и т.п.) (Латышевская, Стрекалова, 2006; Sæbø et al., 2012; Leonard et al., 2016, и др.). Так, например, Л.В. Куринская с соавторами (2012) именно архитектурой листа и площадью ассимиляционного аппарата объясняют наибольшее по сравнению с другими исследуемыми видами содержание Pb в морщинистых листьях *Lolium perenne* L. В работе Т.А. Корельской и Л.Ф. Поповой (2012) указано, что содержание Zn, Cu и Pb в пылевых частицах, осевших и сорбированных на поверхности растений, увеличивает содержание металлов в листьях и траве более чем на 30%.

Энт и соавторы (Ent et al., 2013) подвергают сомнению результаты ряда опубликованных ранее работ о выявлении новых видов растений-гиперконцентраторов именно из-за возможного загрязнения растительной поверхности частицами атмосферных аэрозолей, содержащими значительные количества ТМ. При этом указывается на

необходимость их подтверждения с использованием образцов, обработанных для удаления поверхностного загрязнения. Так, например, большинство видов растений-гипераккумуляторов меди, которые были описаны в Демократической Республике Конго (Brooks et al., 1982), не проявили себя таковыми в более позднем исследовании, в котором использовалась интенсивная промывка растительного листового материала (Fauson et al., 2007). Ученые обнаружили, что 12 видов, которые были ранее изучены и зарегистрированы как гиперконцентраторы меди, действительно имели высокие концентрации данного элемента, но редко превышали номинальные пороговые значения. Они пришли к выводу, что большое изменение концентраций элемента в растениях в пределах одного участка, значительная линейная корреляция между его содержанием в почвах и растениях (характерная для биоиндикаторов) и относительно низкая концентрация меди во многих образцах нехарактерны для гиперконцентраторов, а также предположили, что большинство проанализированных ранее проб было загрязнено пылью. Так, например, добавление 0.2 мг малахита в виде пыли к 100 мг листьев растений, содержащих 10 мкг/г меди, достаточно для повышения кажущейся концентрации Cu более чем на 1.150 мкг/г (Reeves, Baker, 2000). На этом же основании Энт и соавторы (Ent et al., 2013) также подвергают сомнению примеры гипераккумуляции хрома, описанные в ранее опубликованных работах (Zhang et al., 2007; Redondo-Gomez et al., 2011), объясняя подобные явления пассивным накоплением элемента путем осаждения из воздуха на листьях растений.

В условиях юго-востока Западной Сибири влияние поверхностного загрязнения на элементный химический состав растений проявилось при исследовании *Leonurus quinquelobatus* Gilib. (Загурская, Сиромля, 2018), а также *Artemisia sieversiana* Willd. и *Urtica cannabina* L. (Сиромля, 2019). Было установлено, что существенная часть образцов не соответствовала требованиям Государственной Фармакопеи РФ (2018) по общей зольности и остатку золы, нерастворимой в 10% HCl. Последний показатель позволяет оценить долю примесей преимущественно минерального происхождения, т.е. фактически отражает запыленность растений. При сравнении концентрации ХЭ в растительных образцах, соответствующих (“чистых”) и несоответствующих (“запыленных”) вышеуказанным требованиям, была выявлена статистически значимая разница. Также было обнаружено, что количество ХЭ в “чистых” пробах в целом соответствовало верхней части диапазона их содержания в растениях остальных исследованных видов. Подобное явление объясняется специфическими анатомо-морфологическими особенностями вышеуказанных видов – эти рас-

тения густо опушены длинными мягкими волосками (Конспект флоры..., 2005). В работе Минкиной с соавторами (Minkina et al., 2017) также показано, что в условиях техногенного загрязнения наибольшие количества ХЭ накапливаются в надземной части опушенных видов растений – *Ambrosia artemisiifolia* L., *Artemisia austriaca* Jack. В.Д. Белоногова (2009) отмечает, что среди многочисленных исследованных видов лекарственного растительного сырья повышенное содержание золы общей, нерастворимой в 10% HCl и тяжелых металлов характерно для листьев крапивы (*Urtica dioica* L.) и мать-и-мачехи (*Tussilago farfara* L.). Тот факт, что опушенные виды растений концентрируют ХЭ в большей степени, чем менее опушенные, отмечен и в других публикациях (Латышевская, Стрекалова, 2006; Leonard et al., 2016).

Интересно также обратить внимание, что у *A. sieversiana* и *U. cannabina* содержание многих исследованных ХЭ в подземной части оказалось ниже, чем в надземной части. То есть значение коэффициента корневого барьера менее 1 в данном случае указывало не на концентрирование ХЭ в надземной части растений, а на их повышенную запыленность и внекорневое поступление значительной доли этих элементов, что также отмечалось и в литературе (Ковалевский, 1991; Ent et al., 2013; Копылова, 2013).

Кроме высокого содержания золы и остатка, нерастворимого в 10% HCl, запыленность растений можно оценивать по содержанию Si (Загурская, Сиромля, 2018) и хром/никелевому соотношению (Сысо, 1998). Рейманн и соавторы (Reimann et al., 2001) указывают, что в качестве первого признака возможного влияния минеральной пыли на наблюдаемую концентрацию элементов в растениях могут быть приняты высокие значения Al и Fe. Учитывая проблемы обнаружения ряда элементов у некоторых видов (например, Cr, Li, Sc и Th), лучшими показателями запыленности растительного материала являются Al, Fe, Si, V, Y и Zr. Баргальи (Bargagli, 1998) для оценки загрязнения растений почвенными частицами рекомендовал определить в растительных пробах концентрации элементов-индикаторов почвы (Al, Ti, Pu, Sc, Zr, Fe, Si) вместе с интересующими элементами. Затем необходимо рассчитать коэффициент обогащения (EF): концентрация исследуемого элемента в растении отнесена к концентрации Al или Ti в этом же растении, а это отношение, в свою очередь, разделено на соответствующее отношение этих элементов в почве или земной коре. Как правило, чем ближе EF к единице, тем более вероятно почвенное происхождение рассматриваемого элемента, а значения намного выше единицы являются показателем атмосферного загрязнения.

ПРОТИВОРЕЧИЯ ПРИ ВЫЯВЛЕНИИ ВИДОВ-КОНЦЕНТРАТОРОВ

Анализ литературных данных показывает, что использование различными исследователями разных критериев аккумуляции приводит к противоречивым результатам.

Так, в работе Масаровиковой с соавторами (Masarovicova et al., 2010) сообщается о непоследовательной классификации *Matricaria chamomilla* L. (син. *M. recutita* L.), которую разные авторы рассматривают и как гипераккумулятор, и как факультативный металлофил, и как вид-исключитель, что объясняется использованием различных параметров и их разнообразием. Несколько позднее Ковачик (Kovacik, 2013) обратил внимание на то, что бессмысленно делать выводы об аккумуляционном потенциале растений при выращивании их в условиях гидропоники. Он также отметил, что нельзя ориентироваться только на величины коэффициентов концентрации и транслокации, не принимая во внимание уменьшение биомассы растений и т.п., а также согласился с рекомендациями (Ent et al., 2013) о необходимости доказательств аккумуляции Cd растениями *M. chamomilla*, произрастающими на естественно загрязненной почве.

В статье М.Я. Ловковой и Г.Н. Бузук (2013) приведены результаты массового обследования (около 200 видов) лекарственных растений флоры России, из которых к видам-концентраторам отнесено более 80%. При этом основанием для подобных заключений является сравнение содержания ХЭ в ЛР со средними кларковыми величинами. В более ранней публикации Ловковой и Бузук (Lovkova, Vuzuk, 2011) указано, что значения кларка меди (5 мг/кг) взяты из монографии А. Кабата-Пендиас и Х. Пендиас (1989), но в данной монографии нет значений кларков, а приводятся диапазоны содержания Си в зрелых тканях листьев: 2–5 мг/кг – дефицит, 5–30 мг/кг – нормальная концентрация. Ориентируясь на эти значения, можно отметить, что практически все исследованные виды ЛР укладываются в диапазон нормальных концентраций – содержание меди в них составляет 15.5–27.0 мг/кг, однако авторы относят их к концентраторам. К сверхконцентраторам отнесены кубышка желтая – *Nuphar lutea* L. (33.3 мг/кг), лобелия вздутая – *Lobelia inflata* L. (41.1 мг/кг), анис обыкновенный – *Pimpinella anisum* L. (43.3 мг/кг) и сушеница топяная – *Gnaphalium uliginosum* L. (105.1 мг/кг) (причем у кубышки исследовались корневища, а у аниса – плоды). Однако содержание в них меди намного ниже порогового значения для гиперконцентракторов – 300 мг/кг, предлагаемого в работе Энт с соавт. (Ent et al., 2013).

Данные о концентрировании ЛР других ХЭ (Ловкова, Бузук, 2013) также вступают в значительные противоречия с масштабными исследо-

ваниями (Ent et al., 2013) и вызывают много вопросов. Так, например, в качестве кларка хрома приводится значение 0.15 мг/кг, при этом в монографии А. Кабата-Пендиас и Х. Пендиас (1989) указан нормальный диапазон его содержания – 0.1–0.5 мг/кг, а кларковые значения – 1.8 мг/кг (Добровольский, 2003) и 1.5 мг/кг (Markert, 1992; Dunn, 2007). Вероятно, именно использование такого низкого кларкового значения – 0.15 мг/кг – является причиной того, что более половины исследованных видов ЛР отнесены к концентраторам. При этом М.Я. Ловкова и Г.Н. Бузук (2013) указывают, что среди них фактически отсутствуют умеренные накопители, а имеются лишь концентраторы и сверхконцентраторы данного элемента (к последним отнесены растения, накапливающие 6–17 мг/кг хрома). Энт и соавторы (Ent et al., 2013) приводят в качестве порогового значения величину 300 мг/кг и, как отмечено ранее, вообще подвергают сомнению гипераккумуляцию хрома, считая это влиянием запыленности. Полученные нами результаты (Загурская, Сиромля, 2018; Сиромля, 2019) также показали, что для отдельных видов растений, характеризующихся высоким уровнем запыленности в связи с анатомо-морфологическим особенностям, выявляются статистически значимые корреляционные зависимости между валовым содержанием хрома и количеством золы, нерастворимой в 10% HCl. Это вполне соответствует данным А.И. Перельмана и Н.С. Касимова (1999), которые относят хром к элементам с низким уровнем накопления.

HYPERICUM PERFORATUM – ГИПЕРКОНЦЕНТРАТОР Cd: ДА ИЛИ НЕТ?

В противоречие с некоторыми литературными данными вступили результаты, полученные нами при исследовании *Hypericum perforatum* L. (зверобоя обыкновенного), произрастающего на юго-востоке Западной Сибири. Многие исследователи относят *H. perforatum* к гиперконцентраторам Cd (Schneider et al., 2002; Jurca et al., 2011; Ловкова и др., 2014; Vadea, 2015). Согласно определению (Ent et al., 2013), в таком случае растения должны накапливать более 100 мг/кг Cd. Однако проведенные исследования (Сиромля, 2019; Загурская, Сиромля, 2020) выявили, что повышенные концентрации Cd – до 1.7 мг/кг – встречаются лишь в отдельных образцах *H. perforatum* (как культивируемых, так и дикорастущих). В основном в регионе преобладают пробы с относительно низким содержанием этого элемента – 0.4–0.5 мг/кг. Подобные высокие внутривидовые различия в накоплении Cd отмечались и у других видов, например у *Brassica napus* L. (Grispen et al., 2006).

Многочисленные литературные данные показали, что в надземной части *H. perforatum* диапазон концентраций (мг/кг) данного элемента не-

велик: например, в России – 0.1–1.7, в странах Азии – менее 0.1, Америки – 0.05–0.26, Европы – 0–4.2 (большинство источников ограничено диапазоном 0.1–1) (Загурская, Сиромля, 2020).

При более подробном изучении публикаций, в которых *H. perforatum* называют гипераккумулятором Cd, возникают сомнения в обоснованности данного утверждения. Так, в монографии М.Я. Ловковой с соавторами (2014) указано, что *H. perforatum* – один из восьми видов ЛР, концентрирующих Cd, при этом содержание Cd не приводится, указан лишь коэффициент биологического накопления – 7.2. В статье Шнайдера с соавторами (Schneider et al., 2002) аналогичный коэффициент изменяется от 13 до 888. В работе Бадея (Badea, 2015) *H. perforatum* относят к гипераккумуляторам на основании того, что содержание в нем Cd составило 0.13 мг/кг и оказалось выше, чем в других видах исследованных растений (0.04–0.12 мг/кг), ссылаясь при этом на более ранние публикации (Gasser et al., 2009; Đurović et al., 2013). Однако в статье Дурович с соавторами (Đurović et al., 2013) отмечается лишь высокая концентрация Cd (0.73–1.12 мг/кг), которая в 3–4 раза превышает предложенные ВОЗ значения – 0.3 мг/кг сухого вещества. А в работе Гассера с соавторами (Gasser et al., 2009) приводятся данные о том, что количество Cd в 90% исследованных проб не превышает 0.95 мг/кг, и предлагается ввести исключения для его предельно допустимого содержания в траве *H. perforatum* – 1.0 мг/кг по сравнению с 0.5 мг/кг в Европейской фармакопее 2008 г. Таким образом, ни одна из рассмотренных публикаций не позволяет отнести *H. perforatum* к гипераккумуляторам Cd. К такому же выводу приходят и авторы другой работы (Pavlova, Karadjova, 2013), указывая, что содержание Cd в образцах *H. perforatum* не выше, чем в произрастающих при тех же условиях растениях других видов.

Таким образом, *H. perforatum* не может быть отнесен к гипераккумуляторам Cd – содержание данного элемента в надземной части растений не превышает 100 мг/кг. Причины относительно высоких содержаний данного ХЭ в отдельных случаях могут заключаться в том, что пробы отбирались в окрестностях промышленных предприятий (Gla vač et al., 2017) или на горном склоне (Đurović et al., 2013), вследствие чего повышенное количество некоторых ХЭ может быть связано с рудопроявлениями (Гравель и др., 2012). В прочих работах (Radanovic et al., 2002; Jurca et al., 2011; Owen et al., 2016; Загурская, Сиромля, 2020) повышенные (т.е. превышающие величины предельно допустимых концентраций для лекарственного растительного сырья и биологически активных добавок на растительной основе) концентрации Cd отмечаются лишь для единичных проб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для корректной научной коммуникации необходима унификация и стандартизация понятийного аппарата и конкретизация терминов, касающихся вопросов накопления химических элементов растениями. Обобщая многочисленные литературные сведения, можно выделить две основные группы растений: адаптированные только к низким/нормальным концентрациям подвижных форм соединений ХЭ в почвах и адаптированные к более широкому диапазону концентраций, в том числе и значительно повышенным. Использование различными исследователями разных критериев аккумуляции зачастую приводит к противоречивым результатам. Для определения видов-концентраторов используются следующие подходы: 1) сравнение содержания ХЭ в растениях с их содержанием в других видах, с кларками, с “обобщенным стандартным растением” и т.п.; 2) различные биогеохимические коэффициенты. Однако они не противоречат друг другу и становятся гораздо информативнее при совместном применении.

Необходимо подчеркнуть, что для достоверного выявления факта аккумуляции ХЭ требуется использовать листья растений, произрастающих в естественной среде обитания и являющихся достаточно здоровыми для сохранения самоподдерживающейся популяции. При этом нужно учитывать только активное накопление элемента внутри ткани листа растения через корни, пассивное накопление через атмосферное осаждение рассматривать при этом не следует. Запыленность растительного материала можно оценить по общей зольности, количеству нерастворимого в 10% HCl остатка золы, хром/никелевому соотношению, коэффициенту обогащения, содержанию Si, Al, Fe и т.д.

Биогеохимические коэффициенты используются и при выявлении видов-гиперконцентраторов, однако первоначальным условием является превышение номинальных пороговых значений содержания ХЭ. К сожалению, в настоящее время данные значения установлены только для 11 элементов, причем зачастую эти границы подвергаются пересмотру. Во всех остальных случаях о гипераккумуляции имеет смысл говорить лишь тогда, когда концентрация элемента в растении на 2–3 порядка выше, чем в надземной части большинства видов на нормальных почвах, и по крайней мере на один порядок больше, чем в обычном диапазоне, обнаруженном в растениях из металлоносных почв.

Таким образом, использование разностороннего и многопланового подхода к оценке аккумуляционного потенциала растений поможет избавиться от большинства существующих в настоящее время противоречий, связанных с выявлением

стратегий адаптации растений к высоким концентрациям ХЭ.

Работа выполнена в рамках проектов ГЗ ИПА СО РАН и ГЗ отдела Кузбасский ботанический сад ФИЦ УУХ СО РАН (№ 0286-2021-0010, НИОКТР № АААА-А21-121011590010-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева Л.В., Аюшина Т.А., 2018. Накопление и распределение микроэлементов в растениях *Arctostaphylos uva-ursi* // Химия растит. сырья. № 3. С. 123–128.
- Белоногова В.Д., 2009. Ресурсы, экологическая безопасность и фитохимические исследования дикорастущих лекарственных растений Пермского края. Автореф. дис. ... д-ра фарм. наук. Пермь: Пермская ГФА. 40 с.
- Виноградов А.П., 1957. Геохимия редких и рассеянных химических элементов в почвах. М.: Изд-во АН СССР. 298 с.
- Государственная фармакопея Российской Федерации, 2018. XIV изд. Т. II. М.: Минздрав РФ. 3263 с.
- Гравель И.В., Шойхет Я.Н., Яковлев Г.Н., Самылина И.А., 2012. Фармакогнозия. Экоотоксиканты в лекарственном растительном сырье и фитопрепаратах. М.: ГЭОТАР-Медиа. 304 с.
- Добровольский В.В., 2003. Основы биогеохимии. М.: Изд. центр “Академия”. 400 с.
- Жуйкова Т.В., Зиннатова Э.Р., 2014. Аккумулирующая способность растений в условиях техногенного загрязнения почв тяжелыми металлами // Поволжский экол. журн. № 2. С. 196–207.
- Загурская Ю.В., Сиромля Т.И., 2018. Особенности элементного химического состава растений *Leonurus quinquelobatus* (на примере Западной Сибири) // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. Т. 160. Кн. 3. С. 419–435.
- Загурская Ю.В., Сиромля Т.И., 2020. Химический элементный состав *Hypericum perforatum* – нормируемые химические элементы (As, Cd, Hg, Pb) // Химия растит. сырья. № 3. С. 163–170.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х., 1989. Микроэлементы в почвах и растениях. Пер. с англ. М.: Мир. 439 с.
- Ковалевский А.Л., 1991. Биогеохимия растений. Новосибирск: Наука. 294 с.
- Ковальский В.В., 1974. Геохимическая экология. М.: Наука. 302 с.
- Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения, 2005. Новосибирск: Наука. 362 с.
- Копылова Л.В., 2013. Фолиарное поступление тяжелых металлов в древесные растения // Вестн. КрасГАУ. № 12. С. 126–133.
- Корельская Т.А., Попова Л.Ф., 2012. Тяжелые металлы в почвенно-растительном покрове селитебного ландшафта г. Архангельска // Арктика и Север. № 7. С. 136–152.
- Куринская Л.В., Колесников С.И., Куринская Н.В., 2012. Оценка устойчивости газонных трав к загрязнению почв свинцом на примере придорожных ландшафтов. Saarbrücken: Lap Lambert. 163 с.
- Латышевская Н.И., Стрекалова А.С., 2006. Экологические проблемы заготовки лекарственного растительного сырья в рекреационной зоне промышленного центра // Вестн. ОГУ. Приложение “Химия и физические методы, биология, здравоохранение, биоэлементология”. № 5 (55). С. 192–194.
- Ловкова М.Я., Бузук Г.Н., 2013. Лекарственные растения – концентраторы микроэлементов. Новые аспекты применения этих видов в медицине // Вопросы биол., мед. и фарм. химии. Т. 11. № 4. С. 43–49.
- Ловкова М.Я., Рабинович А.М., Пономарева С.М., Бузук Г.Н., Соколова С.Н., 2014. Почему растения лечат. М.: ЛЕНАНД. 288 с.
- Перельман А.И., Касимов Н.С., 1999. Геохимия ландшафта. М.: Астрель-2000. 610 с.
- Практикум по агрохимии, 2001 / Под ред. Минеева В.Г. М.: Изд-во МГУ. 689 с.
- Серегин И.В., 2001. Фитохелатины и их роль в детоксикации кадмия у высших растений // Успехи биол. химии. Т. 41. С. 283–300.
- Серегин И.В., Иванов В.Б., 2001. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиол. растений. Т. 48. С. 461–485.
- Серегин И.В., Кожевникова А.Д., Жуковская Н.В., Схат Х., 2015. Устойчивость и накопление кадмия исключателем *Thlaspi arvense* и различными экотипами гипераккумулятора *Nocca caerulea* // Физиол. растений. Т. 62. № 6. С. 854–864.
- Сибгатуллина М.Ш., Александрова А.Б., Иванов Д.В., Валиев В.С., 2014. Оценка биогеохимического состояния травянистых растений и почв Волжско-Камского заповедника // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. Т. 156. Кн. 2. С. 87–102.
- Сиромля Т.И., 2019. Химические элементы в растениях – фолиарный путь поступления // Тр. XI Междунар. биогеохим. шк. “Биогеохимия – научная основа устойчивого развития и сохранения здоровья человека”. Тула: Тульский ГПУ. С. 262–266.
- Скугорева С.Г., Ашихмина Т.Я., Фокина А.И., Лялина Е.И., 2016. Химические основы токсического действия тяжелых металлов (обзор) // Теор. и прикл. экология. № 1. С. 4–13.
- Сысо А.И., 1998. Использование отношения $Cr : Ni$ в мониторинге загрязнения природной среды // Агрохимия. № 4. С. 76–83.
- Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В., 2014. Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 194 с.
- Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф., 2007. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 172 с.
- Уфимцева М.Д., 2015. Закономерности накопления химических элементов высшими растениями и их

- реакции в аномальных биогеохимических провинциях // Геохимия. № 5. С. 450–465.
- Феник С.И., Трофимьяк Т.Б., Блюм Я.Б., 1995. Механизмы формирования устойчивости растений к тяжелым металлам // Успехи соврем. биологии. Т. 115. С. 261–275.
- Amato F., Pandolfi M., Viana M., Querol X., Alastuey A., Moreno T., 2009. Spatial and chemical patterns of PM10 in road dust deposited in urban environment // Atmos. Environ. V. 43. P. 1650–1659.
- Badea D.N., 2015. Determination of potentially toxic heavy metals (Pb, Hg, Cd) in popular medicinal herbs in the coal power plant area // Rev. Chimie. V. 66. № 8. P. 1132–1136.
- Baker A.J.M., 1981. Accumulators and excluders: Strategies in the response of plants to heavy metals // J. Plant Nutr. V. 3. P. 643–654.
- Baker A.J.M., Whiting S.N., 2002. In search of the Holy Grail – a further step in understanding metal hyperaccumulation // New Phytol. V. 155. P. 1–7.
- Baker A.J.M., Reeves R.D., Hajar A.S.M., 1994. Heavy metal accumulation and tolerance in British populations of the metallophytes *Thlaspi caerulescens* J. and C. Presl (Brassicaceae) // New Phytol. V. 127. № 1. P. 61–68.
- Bargagli R., 1998. Trace Elements in Terrestrial Plants: An Ecophysiological Approach to Biomonitoring and Biorecovery. Berlin: Springer-Verlag. 324 p.
- Branquinho C., Serrano H.C., Pinto M.J., Martins-Louçao M.A., 2007. Revisiting the plant hyperaccumulation criteria to rare plants and earth abundant elements // Environ. Pollut. V. 146. P. 437–443.
- Broadley M.R., Willey N.J., Wilkins J.C., Baker A.J.M., Mead A., White P.J., 2001. Phylogenetic variation in heavy metal accumulation in angiosperms // New Phytol. V. 152. № 1. P. 9–27.
- Brooks R.R., Grégoire J., Madi L., Malaisse F., 1982. Phytochimie des gisements cupro-cobaltifères de l'anticlinal de Kasonta (Shaba-Zaire) // Géo-Eco-Trop. V. 6. P. 219–228.
- Brooks R.R., Morrison R.S., Reeves R.D., Dudley T.R., Akman Y., 1979. Hyperaccumulation of nickel by *Alyssum* Linnaeus (Cruciferae) // Proc. Roy. Soc. Lond. B. V. 203. № 1153. P. 387–403.
- Choi Y., Harada E., Wada M., Tsuboi H., Morita Y. et al., 2001. Detoxification of cadmium in tobacco plants: Formation and active excretion of crystals containing cadmium and calcium through trichomes // Planta. V. 213. № 1. P. 45–50.
- Dunn C.E., 2007. New perspectives on biogeochemical exploration. Paper 12. Advances in prospect-scale geochemical methods // Fifth decennial int. conf. on mineral exploration: Proc. of Exploration 07 conf. Toronto: Decennial Mineral Exploration Conferences. P. 249–261.
- Đurović D., Bulat Z., Buha A., Matović V., 2013. Cadmium, mercury and lead in *Hypericum perforatum* L. collected in Western Serbia // E3S Web of Conf. V. 1. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/20130115009>
- Ent A., van der, Baker A.J.M., Reeves R.D., Pollard J.A., Schat H., 2013. Hyperaccumulators of metal and metalloid trace elements: facts and fiction // Plant Soil. V. 362. № 1–2. P. 319–334.
- Faucon M.-P., Shutcha M.N., Meerts P., 2007. Revisiting copper and cobalt concentrations in supposed hyperaccumulators from SC Africa: Influence of washing and metal concentrations in soil // Plant Soil. V. 301. P. 29–36.
- Gasser U., Klier B., Kühn A.V., Steinhoff B., 2009. Current findings on the heavy metal content in herbal drugs // Pharmeur. Sci. Notes. V. 1. P. 37–49.
- Glavač N.K., Djogo S., Ražić S., Kreft S., Veber M., 2017. Accumulation of heavy metals from soil in medicinal plants // Arch. Industr. Hyg. Toxicol. V. 68. № 3. P. 236–244.
- Grispen V.M.J., Nelissen H.J.M., Verkleij J.A.C., 2006. Phytoextraction with *Brassica napus* L.: A tool for sustainable management of heavy metal contaminated soils // Environ. Pollut. V. 144. P. 77–83.
- Hobbs R.H., Streit B., 1986. Heavy metal concentrations in plants growing on a copper mine spoil in the Grand Canyon, Arizona // Am. Midl. Nat. V. 115. № 2. P. 277–281.
- Isaure M.-P., Fayard B., Sarret G., Pairis S., Bourguignon J., 2006. Localization and chemical forms of cadmium in plant samples by combining analytical electron microscopy and X-ray spectromicroscopy // Spectrochim. Acta B. V. 61. № 12. P. 1242–1252.
- Jaffré T., Brooks R.R., Lee J., Reeves R.D., 1976. *Sebertia acuminata*: A hyperaccumulator of nickel from New Caledonia // Science. V. 193. № 4253. P. 579–580.
- Jurca T., Marian E., Vicas L., Gatea D., 2011. Simultaneous determination of metals in *Hypericum perforatum* L. by ICP-OES // Rev. Chimie. V. 62. № 12. P. 1154–1156.
- Kabata-Pendias A., 2010. Trace Elements in Soils and Plants. Boca Raton, FL: CRC Press. 548 p.
- Kovacik J., 2013. Hyperaccumulation of cadmium in *Matricaria chamomilla*: A never-ending story? // Acta Physiol. Plant. V. 35. P. 1721–1725.
- Kovacik J., Gruz J., Klejdus B., Štork F., Hedbavny J., 2012. Accumulation of metals and selected nutritional parameters in the field-grown chamomile anthodia // Food Chem. V. 131. P. 55–62.
- Krämer U., 2010. Metal hyperaccumulation in plants // Ann. Rev. Plant. Biol. V. 61. P. 517–534.
- Kupper H., Lombi E., Zhao F.J., McGrath S.P., 2000. Cellular compartmentation of cadmium and zinc in relation to other elements in the hyperaccumulator *Arabidopsis halleri* // Planta. V. 212. P. 75–84.
- Lajayer B.A., Ghorbanpour M., Nikabadi S., 2017. Heavy metals in contaminated environment: Destiny of secondary metabolite biosynthesis, oxidative status and phytoextraction in medicinal plants // Ecotox. Envir. Saf. V. 145. P. 377–390.
- Leonard R.J., McArthur C., Hochuli D.F., 2016. Particulate matter deposition on roadside plants and the importan-

- ceof leaf trait combinations // Urban For. Urban Gree. V. 20. P. 249–253.
- Lovkova M.Y., Buzuk G.N., 2011. Medicinal plants: Concentrators and superconcentrators of Copper and its role in Metabolism of these Species // Appl. Biochem. Microbiol. V. 47. № 2. P. 189–195.
- Ma J.F., Ueno D., Zhao F.J., McGrath S.P., 2005. Subcellular localisation of Cd and Zn in the leaves of a Cd-hyperaccumulating ecotype of *Thlaspi caerulescens* // Planta. V. 220. P. 731–736.
- Macnair M., 2003. The hyperaccumulation of metals by plants // Adv. Bot. Res. V. 40. P. 63–105.
- Manara A., 2012. Plant responses to heavy metal toxicity // Plant and Heavy Metals / Ed. Furini A. N.Y.: Springer. P. 27–52.
- Markert B., 1992. Establishing of 'reference plant' for inorganic characterization of different plant species by chemical fingerprinting // Water Air Soil Pollut. V. 64. P. 533–538.
- Masarovicova E., Kralova K., Kummerova M., 2010. Principles of classification of medicinal plants as hyperaccumulators or excluders // Acta Physiol. Plant. V. 32. P. 823–829.
- Meers E., Samson R., Tack F.M.G., Ruttens A., Vandegheuchte M. et al., 2007. Phytoavailability assessment of heavy metals in soils by single extractions and accumulation by *Phaseolus vulgaris* // Environ. Exp. Bot. V. 60. № 3. P. 385–396.
- Menzies N.W., Donn M.J., Kopittke P.M., 2007. Evaluation of extractants for estimation of the phytoavailable trace metals in soils // Environ. Pollut. V. 145. № 1. P. 121–130.
- Minkina T.M., Mandzhieva S.S., Chaplygin V.A., Bura-chevskaya M.V., Bauer T.V. et al., 2017. Effect of aerotechnogenic emissions on the content of Heavy Metals in herbaceous Plants of the Lower Don Region // Euras. Soil Sci. V. 50. № 6. P. 746–755.
- Overesch M., Rinklebe J., Broll G., Neue H.-U., 2007. Metals and arsenic in soils and corresponding vegetation at Central Elbe river floodplains (Germany) // Environ. Pollut. V. 145. P. 800–812.
- Owen J.D., Kirton S.B., Evans S.J., Stair J.L., 2016. Elemental fingerprinting of *Hypericum perforatum* (St. John's Wort) herb and preparations using ICP-OES and chemometrics // J. Pharm. Biomed. Anal. V. 125. P. 15–21.
- Pavlova D., Karadjova I., 2013. Toxic element profiles in selected medicinal plants growing on Serpentine in Bulgaria // Biol. Trace Elem. Res. V. 156. № 1–3. P. 288–297.
- Pollard A.J., Powell K.D., Harper F.A., Smith J.A.C., 2002. The genetic basis of metal hyperaccumulation in plants // Crit. Rev. Plant Sci. V. 21. P. 539–566.
- Pollard A.J., Reeves R.D., Baker A.J.M., 2014. Facultative hyperaccumulation of heavy metals and metalloids // Plant Sci. V. 217–218. P. 8–17.
- Radanovic D., Antic-Mladenovic S., Jakovljevic M., 2002. Influence of some soil characteristics on heavy metal content in *Hypericum perforatum* L. and *Achillea millefolium* L. // Acta Hort. V. 576. P. 295–301.
- Redondo-Gomez S., Mateos-Naranjo E., Vecino-Bueno I., Feldman S.R., 2011. Accumulation and tolerance characteristics of chromium in a cordgrass Cr-hyperaccumulator, *Spartina argentinensis* // J. Hazard Mater. V. 185. P. 862–869.
- Reeves R.D., 1992. Hyperaccumulation of nickel by serpentine plants // The Vegetation of Ultramafic (Serpentine) Soils / Eds Baker A.J.M., Proctor J., Reeves R.D. Andover, UK: Intercept. P. 253–277.
- Reeves R.D., Baker A.J.M., 2000. Metal-accumulating plants // Phytoremediation of Toxic Metals: Using Plants to Clean up the Environment. N.-Y.: Wiley. P. 193–229.
- Regvar M., Vogel-Mikuš K., 2008. Recent advances in understanding of plant responses to excess metals: Exposure, accumulation and tolerance // Sulfur Assimilation and Abiotic Stress in Plants / Ed. Khan N.A. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. P. 227–251.
- Reimann C., Koller F., Frengstad B., Kashulina G., Niska-vaara H., Englmaier P., 2001. Comparison of the element composition in several plant species and their substrate from a 1500000-km² area in Northern Europe // Sci. Total Environ. V. 278. P. 87–112.
- Sæbø A., Popek R., Nawrot B., Hanslin H.M., Gawronska H., Gawronski S.W., 2012. Plant species differences in particulate matter accumulation on leaf surfaces // Sci. Total Environ. V. 427–428. P. 347–354.
- Schneider E., Pank F., Koball G., Foltys de Garcia E., Dehe M., Bluthner W.D., 2002. Einfluss von Genotyp und Umwelt auf die Cadmium aufnahme des Johanniskrautes (*Hypericum perforatum* L.) // Z. Arznei- und Gewürzpflanzen. V. 7. P. 329–335.
- Seregin I.V., Kozhevnikova A.D., 2008. Roles of root and shoot tissues in transport and accumulation of Cadmium, Lead, Nickel and Strontium // Rus. J. Plant Physiol. V. 55. № 1. P. 1–22.
- Siromlya T.I., Khudyaev S.A., Syso A.I., 2015. Using SRXFA in ecological soil studies on the territory of Novosibirsk // Bull. Rus. Acad. Sci. Physics. V. 79. № 1. P. 89–93.
- Uzu G., Sobanska S., Sarret G., Muñoz M., Dumat C., 2010. Foliar lead uptake by lettuce exposed to atmospheric fallouts // Environ. Sci. Technol. V. 44. № 3. P. 1036–1042.
- Wei S., Zhou Q., Mathews S., 2008. A newly found cadmium accumulator — *Taraxacum mongolicum* // J. Hazard Mater. V. 159. P. 544–547.
- Zeiner M., Cindric I.J., Pozgaj M., Pirkl R., Silic T., Stinger G., 2015. Influence of soil composition on the major, minor and trace metalcontent of Velebit biomedical plants // J. Pharm. Biomed. Anal. V. 106. P. 153–158.
- Zhang X.H., Liu J., Huang H.T., Chen J., Zhu Y., Wang D.Q., 2007. Chromium accumulation by the hyperaccumulator plant *Leersia hexandra* Swartz // Chemosphere. V. 67. № 6. P. 1138–1143.

Problems of investigation of chemical elements accumulation and hyperaccumulation by plants

T. I. Siromlya^a, Y. V. Zagurskaya^{b, *}

^a*Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS
Ac. Lavrentyev ave., 8/2, Novosibirsk, 630090 Russia*

^b*Federal Research Center on Coal and Coal Chemistry SB RAS (Institute of Human Ecology)
Leningradskii prosp., 10, Kemerovo, 650065 Russia*

**e-mail: syjil@mail.ru*

The article is a review of the world published works on the problems of chemical elements (CE) accumulation by higher plants. Research issue urgency is determined by necessity of theoretical studying of element chemical cycle and by application-oriented aspects such as resource plants quality and safety, bioindicators and phytoremediators searching, estimating of anthropogenic pollution level and the like. A wide range of terminological and classification collisions under different investigating approaches demands some urgent solutions. In the paper there are carefully considered terminology, classification and criteria for different plant groups to be distinguished due to different strategies of chemical elements accumulation. In contrast to normal plants, resistance to CE high concentrations can be defined by different physiological mechanisms that lead to forming the main groups of excluders, bioindicators, and hyperaccumulators. A special consideration is given to hyperaccumulator plants of certain CE and to reasons for attributing taxa to the given group. They are threshold values of different chemical elements content, concentration and translocation factors and others. Considered also is the problem of plant surface contamination depending on biological features and of its impact on the results of CE content assessment. Some examples of wrong data interpretation of CE accumulated by plants are given. On the base of the investigation results it is established that in order to get the most accurate estimate of plant accumulation potential, especially with the aim to specify hyperaccumulator plants, one should take into account the following factors: viability of investigated population, rated threshold values exceeding CE content for certain elements, high values of accumulation and translocation factors, and foliar contamination degree. Diverse and multi-aspect approach to a plant accumulation potential enables avoiding a great deal of current collisions.

УДК 581.527.7(470.3)

ВЕЛИКАЯ ОТЕЧЕСТВЕННАЯ ВОЙНА КАК ФАКТОР ФЛОРОГЕНЕЗА: РЕЗУЛЬТАТЫ ПОИСКА ПОЛЕМОХОРОВ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

© 2021 г. Н. М. Решетникова^{1, *}, А. А. Нотов², С. Р. Майоров³, А. В. Щербаков³

¹Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276 Россия

²Тверской государственный университет
ул. Желябова, 33, Тверь, 170100 Россия

³Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет
Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

*E-mail: n.m.reshet@yandex.ru

Поступила в редакцию 08.02.2021 г.

После доработки 17.03.2021 г.

Принята к публикации 26.04.2021 г.

На территории Центральной России в местах дислокации немецких войск выявлено более 45 видов растений, занесенных во время военных действий (видов-полемохоров). Специфика их распространения в регионах Центральной России обусловлена взаимным влиянием военно-исторических и природных факторов. Исходный уровень разнообразия полемохоров определялся количеством занесенных семян, которое зависело от продолжительности оккупации, специфики боевых действий. Наибольшее число видов-полемохоров встречается вблизи станций перевалки грузов с железных дорог на шоссейные и грунтовые, а также участков в местах расположения немецких складов. Основным источником заноса семян полемохоров был фураж для лошадей. Кроме того, на некоторых участках для маскировки позиций, по-видимому, использовали травосмеси. Большое значение для сохранения полемохоров имели тип растительных сообществ, уровень трансформации ландшафтов, характер хозяйственного использования территории и специфика сукцессионной динамики растительного покрова. Полемохоры устойчивы на лугах, полянах и опушках в светлых лесах, не затронутых интенсивной хозяйственной деятельностью и мало трансформированных в ходе сукцессионных смен. Во вторичных лесных сообществах, образовавшихся на месте луговых и рудеральных фитоценозов, сохраняются прежде всего виды с более широкой эколого-фитоценологической амплитудой. Подавляющее большинство полемохоров не проявляет тенденции к дальнейшему распространению, но некоторые виды могут расселяться за пределы исходных местонахождений. На территориях, связанных с ключевыми стратегическими объектами военного времени (например, Ржевско-Вяземский плацдарм), ценологическая роль центральноевропейских видов может быть значительной, а сформировавшиеся фитоценозы могут проявлять сходство со среднеевропейскими луговыми сообществами. Выявлены случаи гибридизации полемохоров с аборигенными видами. Полученные результаты свидетельствуют о том, что Великая Отечественная война стала существенным фактором современного генезиса флоры Центральной России.

DOI: 10.31857/S0044459621040059

Прошедшие войны были связаны не только с перемещением огромного количества людей, военной техники, различных грузов, снаряжения, но и лошадей, необходимого для них фуража. Все это неизбежно способствовало масштабному переносу на значительные расстояния диаспор чужеродных растений. Несмотря на очевидность влияния этих процессов на экосистемы разных регионов, роль мировых войн в генезисе современной флоры изучена недостаточно. Хотя в литературе неоднократно приводили примеры заноса растений в результате военных действий и пытались оценить воздействие Второй мировой

войны на флору Скандинавских стран (Berg, 1962; Niemi, 1969; Ahti, Hämet-Ahti, 1971; Alm, 2015; Wearn, 2016, и др.), в России этой проблеме не уделяли внимания. Лишь сравнительно недавно А.Н. Сенниковым (2012) высказана гипотеза о связи местонахождений центральноевропейских видов на территории Северо-Западной России с военной историей. К этим видам он применил термин “полемохоры”. В Центральной России осуществленное нами исследование полемохоров проведено впервые.

Цель статьи — обобщить результаты специального поиска полемохоров, проведенного спустя

75 лет в местах дислокации немецких войск во время Великой Отечественной войны.

Задачи: 1) выявить особенности распространения полемохоров в регионах Центральной России; 2) выяснить обусловленность их встречаемости военно-историческими и другими факторами.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОЛЕМОХОРОВ

Военные действия как фактор миграции растений. По-видимому, впервые на занос чужеродных растений во время войны как на особое явление было обращено внимание после осады Парижа в 1870–1871 гг. во время франко-прусской войны. В Париже и его окрестностях зафиксировано 190 заносных видов, преимущественно средиземноморского происхождения (Gaudefroy, Mouillefarine, 1871). После проведения дополнительных исследований список был расширен до 268 видов (Gaudefroy, Mouillefarine, 1872). Для этой совокупности растений предложен термин “*Florula obsidionalis*”, т.е. флора осады (Gaudefroy, Mouillefarine, 1871). На позициях прусской армии было отмечено только три вида, а большая часть растений попала с фуражом для французской кавалерии (Gaudefroy, Mouillefarine, 1871, 1872). К 1874 г. почти все занесенные растения исчезли, уцелело только три вида (Vugeau, 1874). Похожий по составу занос чужеродных видов из Средиземноморья с французской кавалерией произошел ранее в Пьемонте (Gras, 1861). Отдельные случаи появления чужеродных видов с войсками регистрировали неоднократно. Так, в окрестностях Парижа обнаружена *Bunias orientalis* L., занесенная “русскими казаками” во время войны с Наполеоном (Gaudefroy, Mouillefarine, 1871; Thellung, 1917). В России на распространение чужеродных растений во время революции и Гражданской войны обратил внимание М.И. Назаров (1927, с. 223), связав это с “перемещением больших человеческих масс, а с ними груза, фуража и пр.” и, кроме того, со “скученностью населения и трудностью жизни”, которые приводят к “падению культурных привычек”.

Распространение чужеродных растений в период военных действий Теллунг предложил обозначать термином “стратиоботаника” (от греч. στρατιά – армия) (Thellung, 1917). Термин “полеботаника” (от греч. πολέμος – война) был им отвергнут из-за сходства со словом “полемика”. Тем не менее термин “polemochores” для обозначения растений, занесенных во время военных действий, получил широкое распространение (Mannerkogri, 1944). Скандинавские ботаники уделили большое внимание полемохам, попавшим на территорию Норвегии, Финляндии, Швеции во время Второй мировой войны (Berg, 1962; Niemi, 1969; Ahti, Hämet-Ahti, 1971; Sætra, 1972; Uotila, Suominen, 1976; Alm et al., 1989, 2000a, b, c, 2001a, b, 2003, 2009; Bertelsen, 1994; Of-

ten, Alm, 1997; Piirainen, 1997a, b, 2001, 2006; Piirainen et al., 1998; Piirainen, Alm, 1998, 2001; Alm, Piirainen, 2000, 2001; Often, 2000; Alm, 2015; Wearn, 2016; Piirainen, Chkalov, 2018).

Изучение полемохоров в России. “В СССР полемохоры не привлекли внимания ботаников, несмотря на длительность оккупации обширной части страны и культовый статус воспоминаний о войне” (Сенников, 2012, с. 183). Отдельные случаи произрастания центральноевропейских видов в местах расположения войск все же были отмечены. Например, А.К. Скворцов (2005, с. 65) предположил, что *Poa chaixii* у д. Кобелево Смоленской области “вероятно, был занесен во время войны (здесь вообще много и других следов войны)”. Смоленский историк В.Г. Меринков (2003) считал, что найденные им в Красном Бору у Смоленска *Geranium phaeum* и *Primula elatior* растут на месте немецких складов и могли быть занесены во время войны. Тем не менее специального сбора и обобщения данных о полемохорах в течение 70 лет никто не осуществил.

Внимание к феномену полемохоров на территории России привлек А.Н. Сенников (2012). Первоначальный список таких видов был предложен им на основе изучения работ финских ботаников и критического анализа флоры северо-запада Европейской России и включал восемь видов (Сенников, 2012). Места скопления этих центральноевропейских видов в Ленинградской области были описаны ранее и стали называться “чудо-полями”. Их флора была хорошо изучена, на основе чего было высказано предположение о реликтовом характере этих местообитаний (Хааре, 1979), поэтому часть видов предложили к охране. Однако А.Н. Сенников заметил, что все находки приурочены к прифронтовому району, расположенному непосредственно за пределами кольца блокады Ленинграда. По его мнению, среднеевропейский естественный ареал растений “чудо-полян” указывает на источник их заноса, а специфика местообитаний (большинство видов было обнаружено на луговых обочинах и откосах железных дорог, около деревень, станций, перекрестков и т.д.) – на характер заноса. Эти растения могли попасть на оккупированную территорию с сеном для германской армии. Фураж (овес и сено) привозился сюда в огромном количестве. По понятным причинам летом 1941 г. местного сена было заготовлено мало. Уже к середине зим 1941–1942 и 1942–1943 гг. местные запасы фуража, не уничтоженные в результате военных действий населением или партизанами, оказались исчерпанными, и требовался его подвоз из Европы. В частности, в проекте плана операции “Цитадель” от 12.04.1943 указано, что в 9-ю немецкую армию, развернутую в лесостепных районах южнее Орла, требуется подвезти “7000 рег. т [1 регистровая тонна = 2.8 м³] зернового и 12000 рег. т су-

хого фуража” (Огненная дуга, 2003, с. 107), т.е. более 50000 м³.

Необходимость ввоза значительного объема фуража была обусловлена активным использованием лошадей войсками Вермахта. Во время Второй мировой войны кавалерия еще существовала как отдельный род войск, значительная часть артиллерии имела конную тягу, а дороги в лесных областях Восточной Европы большую часть года были непроезжими для автотранспорта. Пехота составляла более двух третей немецкой армии. В пехотной дивизии по штату полагалось 5375 лошадей (Buchner, 2001), а каждая лошадь ежедневно потребляла более 10 кг фуража (Fowler, 2001). По плану Барбаросса на восточном фронте в войсках Германии на июнь 1941 г. в кавалерийских частях было 625000 лошадей, а в 1942 г. в Вермахте насчитывалось уже 1250000 лошадей (Jagumowicz, 2008; Stahel, 2009).

СЛОЖНОСТЬ ВЫЯВЛЕНИЯ ПОЛЕМОХОРОВ

Поиск спустя 75 лет с момента заноса. Со времени окончания Великой Отечественной войны прошло уже три четверти века, и большая часть полемохоров по тем или иным причинам могла исчезнуть (или расселиться) из мест заноса. С одной стороны, это существенно осложняет выявление причинно-следственных связей. С другой стороны, повышается актуальность анализа факторов, которые способствуют продолжительному сохранению чужеродных видов и возможных причин такого запоздалого интереса к исследованию полемохоров.

Полемохоры часто попадали в малонарушенные местообитания, в которых они способны очень долго сохраняться, если экотопы и далее не подвергаются существенной антропогенной трансформации. Это обстоятельство может объяснять отсутствие данных об этой группе в работах, посвященных специальному поиску чужеродных видов. Однако экотопы, в которых встречаются полемохоры, не являются компонентами уникальных природных комплексов с редкими аборигенными видами растений. В этой связи специалисты по аборигенной флоре, как правило, также не уделяют специального внимания местообитаниям с полемохорами. Такое невольное “выпадение” экосистем с полемохорами из поля зрения флористов в некоторой степени может объяснить, почему в течение последних 70 лет эта группа видов так и не была изучена. Даже неоднократные находки чужеродных центральноевропейских видов в Северо-Западной России не стали поводом для их детального анализа. Укрепившееся представление о реликтовом статусе этих местообитаний не позволило поставить задачу специального поиска полемохоров в местонахождениях, связанных с военной историей.

Возможность пропуска полемохоров при инвентаризации флоры, которая не ориентирована на их целенаправленный поиск, мы смогли оценить и в ходе собственных исследований. Например, в 2010 г. при выполнении работ по проектированию памятника природы “Городской бор г. Жиздры” Н.М. Решетниковой и А.В. Крыловым основное внимание уделялось наиболее хорошо сохранившимся природным участкам. Полемохоры, приуроченные к другой части бора, не были обнаружены. Однако в 2019–2020 гг. при обследовании окрестностей бывшей железнодорожной станции Жиздра мы нашли 18 чужеродных видов из этой группы.

Проблема установления полемохорного статуса. Наиболее существенным признаком полемохоров можно считать занос из других регионов во время войны. Однако следует учитывать, что естественная граница распространения некоторых видов, в отношении которых высказано предположение о полемохорном статусе находок, подходит достаточно близко к изучаемым регионам. В связи с этим нельзя исключить вероятность аборигенного статуса части популяций преимущественно центральноевропейских видов в Северо-Западной России или в граничащих с ней районах Центральной России (Нотов и др., 2018). В отношении видов с диффузной и/или подвижной восточной границей ареала вопрос о полемохорном или аборигенном статусе решается еще сложнее. К северо-западной части Центральной России близко подходят северо-восточные границы ареалов центральноевропейских видов, а некоторые виды с более широким долготным распространением на севере могут иметь аборигенный статус. Например, в Тверской области аборигенными видами являются *Deschampsia flexuosa*, *Carex pilulifera*, микровиды *Hieracium vulgatum* s. l. (Нотов, 1994; Сенников, 2006). С юга-запада по территории Брянской области проходят границы ареалов *Carex brizoides* и *Cruciata glabra*.

Занос центральноевропейских видов на территорию Центральной России мог осуществляться разными способами и в разное время. Вид может иметь полемохорное происхождение в одних местонахождениях и иные источники заноса — в других. В этой связи вопрос об установлении или исключении полемохорного статуса должен рассматриваться отдельно, применительно к каждому местонахождению и к каждой популяции вида (Нотов и др., 2018, 2020а; Нотов А., Нотов В., 2019, 2020б). Существенную роль в появлении центральноевропейских видов играли усадебные парки. Такие примеры рассмотрены в работах по Тверской области (Нотов и др., 2018). Состав полемохоров Центральной России достаточно сходен с составом основных интродуцированных видов, которые культивировали в дворянских усадьбах. Это, очевидно, обусловлено общим источником

посевого материала из Центральной Европы. Некоторые полемохорные растения нередко трактовались ранее как “беглецы” из усадебных парков (Нотов А., Нотов В., 2020б). В этой связи регионы с обилием старых дворянских усадеб представляют большие трудности для изучения полемохоров. Значительное число старинных парков на территории Тверской, Калужской и Московской областей существенно осложняет дифференциацию полемохоров, особенно в случаях, когда старые усадьбы активно использовались немцами. В них нередко организовывали госпитали и штабы, территории парков пересекали стратегически значимые дороги и окопы (Нотов и др., 2018; Нотов А., Нотов В., 2020б).

Очевидно, что вместе с фуражом в оккупированные районы попадали диаспоры не только центральноевропейских растений, но и более широко распространенных видов, в том числе и встречающихся в России. Итогом такого заноса становились полемохорные популяции некоторых видов, которые представлены в региональной флоре (Нотов А., Нотов В., 2019, 2020б; Нотов и др., 2020а). Однако в настоящее время более или менее определенно установить полемохорный статус можно только для видов с центральноевропейскими ареалами и в редких случаях – для отдельных видов с более широким географическим распространением.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Начальный этап выявления полемохоров. При обобщении материалов по находкам центральноевропейских видов в Центральной России нами предложены критерии отнесения к полемохорам (Щербаков и др., 2013). Основными можно считать следующие критерии: 1) вид обнаружен только в пределах границ оккупированных территорий и только в послевоенное время; 2) местонахождение значительно удалено от основного ареала, и на изучаемой территории вид не встречается во многих других подходящих для него местообитаниях; 3) находки приурочены к природным или малонарушенным местообитаниям, в которые чужеродные растения, как правило, не внедряются; 4) в одном местонахождении обнаруживается сразу несколько видов, соответствующих отмеченным выше критериям.

С учетом этих критериев выявлены виды, которые с большей или меньшей вероятностью могли быть занесены в Центральную Россию войсками немецкой армии во время Великой Отечественной войны. На первых этапах исследований к полемохорам отнесено восемь видов (Щербаков и др., 2013). Для многих видов обнаруженные местонахождения, расположенные в отрыве от основного ареала, ранее считались реликтовыми. В некоторых регионах эти виды были включены в

Красные книги или предложены к охране: *Holcus mollis* (предложен к охране в Калужской области – предварительные списки для издания в 2015 г.), *Carex brizoides*, *Phyteuma spicatum* (Красная книга..., 2006), *Primula elatior* и *P. vulgaris* (Перечень..., 2012). К полемохорам мы также отнесли *Luzula luzuloides*, *Heracleum sphondylium*, *Pimpinella major*.

В 2014 г. Н.М. Решетниковой при специальных поисках *Phyteuma spicatum* в рамках мониторинговых исследований по Красной книге Калужской области на реконструированной немцами дороге было отмечено 10 центральноевропейских видов (Решетникова, 2015а). На линии немецких укреплений по рекам Пополта и Перекша на четырех участках был найден охраняемый в регионе центральноевропейский вид *Festuca filiformis*, известный ранее в Центральной России из трех точек (Алексеев, 1985; Решетникова, 2016). Эти находки подтвердили результативность специального поиска полемохоров даже спустя 70 лет с момента окончания войны.

Полевые работы 2018–2020 гг. Нами составлен алгоритм поиска территорий, перспективных для обнаружения полемохорных видов (Щербаков, Решетникова, 2017). На первом этапе определяли возможные места их заноса. Для этого использовали сведения, полученные при работе в гербариях (известные ранее находки отдельных видов), данные из научной, мемуарной и художественной литературы, анализировали военные карты, учитывали материалы и консультации руководителей поисковых отрядов. Особое внимание уделено территориям, где ранее уже находили центрально- и западноевропейские виды, а также районам продолжительной оккупации, окрестностям военных складов, станциям и старым дорогам, которые активно использовались противником во время войны.

Наиболее детальные исследования проведены в Тверской области, где охвачены значительные по площади ключевые территории бывшего Ржевско-Вяземского плацдарма (Зубцовский, Ржевский, Оленинский районы области). Здесь закартированы все местонахождения полемохоров, выявлены основные типы фитоценозов с их участием (Нотов и др., 2019а, б, 2020б, в, г). Регулярное посещение модельных территорий в течение всего вегетационного периода в Тверской области позволило выявить сезонную динамику сообществ и обнаружить эфемероидную фракцию полемохоров (Нотов и др., 2020а, б). Подробные поиски проведены в Смоленской и Калужской областях, в нескольких районах вдоль линий фронта разных лет. Для каждого изученного участка составлен полный флористический список. Параллельно, но менее интенсивно, изучали полемохоры в Орловской и Брянской областях.

Все встреченные виды, которые мы относили к растениям-полемохорам, а также необычные формы, нуждающиеся в дополнительном изучении, собраны в гербарий. Образцы переданы в Гербарий им. А.К. Скворцова Главного ботанического сада РАН (МНА), дублиеты – в Гербарий им. Д.П. Сырейщикова Московского государственного университета (MW).

Принципы отбора видов для анализа. В ходе проведенных исследований собран большой и разноплановый материал по видам, которые в изученных областях в разной степени связаны с пунктами концентрации центральноевропейских растений.

В данной статье при обсуждении результатов рассматриваются только виды и формы, характеризующиеся следующими особенностями: 1) имеют преимущественно центральноевропейский ареал; 2) отмечены в местах дислокации немецких войск в большей части местонахождений или хотя бы в одной из изученных областей; 3) некоторые активно расширяющие свое распространение виды, появление которых в Центральной России могло быть связано с различными процессами (интродукция в дворянских усадьбах и на современных объектах, естественное расширение западной границы ареала, полемохорный занос), если они регулярно встречаются на военных объектах (хотя бы в одной из областей).

Не рассмотрены при анализе результатов следующие группы: 1) виды, которые хотя и встречаются в местах военных действий, но часто приурочены к другим местообитаниям; 2) сложно идентифицируемые виды и формы, распространение которых еще мало изучено; 3) представители агамных комплексов и агрегатов микровидов, нуждающиеся в критическом изучении специалистами.

К первой группе мы относим, например, часто культивируемые и натурализирующиеся в России центральноевропейские виды *Narcissus poeticus* L., *Aquilegia vulgaris* L., *Bellis perennis* L. Широко распространились в Средней России *Sieglingia decumbens* (L.) Bernh., *Poa supina* Schrad., *Cardamine pratensis* L. s. str. и др., их расселение нуждается в дополнительном изучении.

Вторую группу представляют выявленные при полевых работах необычные и нехарактерные формы или малоизученные в Восточной Европе виды. Дальнейшее изучение (в том числе, возможно, и молекулярными методами) поможет установить статус этих находок. При анализе распространения мы не рассматриваем дерновинную форму *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Schult. et Schult. fil. (Решетникова, Майоров, 2020), формы с коротким соцветием у *Phleum* (возможно, *Ph. hubbardii* Kovats.) и *Alopecurus pratensis* L., форма

с опушенными влагалищами у *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, а также *Hyloatelephium maximum* (L.) Holub, *Fragaria semperflorescens* Duch., *Veronica vindobonensis* (M.A. Fisch.) M.A. Fisch., *Euphorbia esula* L. и др.

К третьей группе относятся малоизученные виды узколистных овсяниц (*Festuca duvalii* (St.-Yves) Stohr, *F. nigrescens* Lam. и др.), представители родов *Alchemilla*, *Hieracium*, *Ranunculus*, *Taraxacum*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общие итоги и новые данные по регионам. Мы считаем, что полемохорное (или полемохорное в отдельных пунктах) происхождение имеют более 45 видов. Общий список видов-полемохоров Центральной России приведен в табл. 1. В ней обобщена информация о числе находок в изученных областях, годе первой регистрации на их территории, типах местообитаний и связанных с ними военных объектах. Отмечено также общее распространение на территории Средней и Северо-Западной России.

При специальных поисках в местах расположения войск всего за три года исследований впервые для Средней России (Маевский, 2014) обнаружено 11 видов (или центральноевропейских форм): *Anthoxanthum amarum*, *Brachypodium peregrinum*¹, *Bromopsis erecta*, *B. ramosa*, *Festuca heterophylla*, *Carex projecta*, *Luzula campestris*, *Thlaspi montanum*, *Lathyrus linifolius* var. *montanus*, *Meum athamanticum*, *Galium sylvaticum* (Решетникова, 2020; Решетникова, Майоров, 2020; Нотов А., Нотов В., 2020б; Майоров, Решетникова, 2021; Крылов и др., 2021; Решетникова и др., 2021а; Решетникова, Киселева, 2021). Шесть из них были известны к югу от черты блокады Ленинграда на месте дислокации немецких войск (табл. 1). Поиски полемохоров, проведенные в Тверской области в начале вегетационного сезона, позволили выявить эфемероиды, которые являются характерным компонентом центральноевропейских сообществ, а в Центральной России были известны как декоративные растения: *Colchicum autumnale*, *Muscari botryoides* (Нотов А., Нотов В., 2020б; Нотов и др., 2020г).

Некоторые виды впервые приводятся нами для отдельных хорошо изученных во флористическом отношении регионов (табл. 1). Включая новые для Средней России находки, впервые отмечено: для Калужской области – 15 видов (Решетникова, 2015б, 2016, 2018, 2020), для Тверской – 10 видов (Нотов и др., 2019а; Нотов А., Нотов В., 2020а, б; Решетникова, Майоров, 2020), для Смоленской – 6 видов (Решетникова, 2019), для Брянской –

¹ По-видимому, представляет собой не вид, а центральноевропейскую форму широко распространенной *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv.

Таблица 1. Особенности распространения полемохоров в регионах Центральной России

Вид	Встречаемость в областях	Типы местообитаний	Типы военных объектов	Распространение в Средней (СР) и Северо-Западной России (СЗР)
1. <i>Anthoxanthum amarum</i> Brot. (<i>A. odoratum</i> L. subsp. <i>amarum</i> (Brot.) K. Richt.)	2018 Смоленская: + 1	Поляна в сосновом лесу	Склады и окопы	Не отмечен
2. <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. et C. Presl #	1926 Тверская: 25 из 37 р-нов 1884 Калужская: 1960-е, 13 из 24 р-нов 2007 Смоленская: 2 + 4 1973 Брянская: 13 из 27 р-нов 1883 Орловская: все р-ны	Обочины дорог, луга, опушки, поляны, березняк травяной, рудеральные места	Старые дороги, перевалочные пункты у ж. д., оккупированные населенные пункты, землянки и склады, окопы, шоссе	СР: во всех обл. СЗР: нередко #
3. <i>Brachypodium peregrinum</i> Stanislavsky et Tzvelev	2019 Калужская: + 2 2020 Брянская: + 1	Разреженный березняк травяной, смешанный лес, опушка	Укрепленная “высота” (у землянок и складов), окрестности перевалочного пункта у ж. д. и полевого аэродрома	СЗР: Лен. (1 точка, окр. Гатчины)
4. <i>Brommopsis erecta</i> (Huds.) Fourr.	2019 Калужская: + 1	Разреженный березняк травяной	Укрепленная “высота” (у землянок и складов)	СР: не отмечен СЗР: во всех обл. (отд. точки)
5. <i>Brommopsis ramosa</i> (Huds.) Holub subsp. <i>ramosa</i>	2020 Орловская: + 1	Разреженная дубрава	Склады	СР: не отмечен СЗР: во всех обл. (отд. точки)
6. <i>Festuca filiformis</i> Pourr.	1904 Тверская: (2), 1* 2018 Смоленская: + 1 1969 Калужская: (1), 1 + 9	Сосняк травяной, опушки, сосново-зеленомошный лес, березняк травяной	На землянках и складах, брустверы окопов, обочины старых немецких дорог	СР: Калуж., Твер. СЗР: Лен. (окр. Выборга)
7. <i>Festuca heterophylla</i> Lam. #	2020 Тверская: + 2 2020 Калужская: + 1	Луга, опушки, мелколиственный лес, обочина дороги в березняке	Перевалочные пункты у ж. д., вблизи немецких складов и землянок	СР: не отмечен, Тамб. губ. (MW #)
8. <i>Festuca trachyphylla</i> (Hack.) Krajina	1904 Тверская* 1958 Смоленская: 5 + 2 1927 Калужская: [1], с 1970-х из 10 р-нов 1973 Брянская: 4, (1), [2] + 1 1977 Орловская: 5 + 3	Обочины дорог в лесах, опушки, поляны	Обочины дорог, у землянок и складов	СР: большинство обл. СЗР: во всех обл., в Лен. широко
9. <i>Helictotrichon pratense</i> (L.) Pilger	1964? Тверская* 2014 Калужская: + 1	Луговой склон	Вблизи окопов	СР: Твер.? СЗР: Лен. (аборигенный), Пск. (Себеж)
10. <i>Holcus lanatus</i> L.	1927 Тверская: (1), 1* XIX в. Смоленская: (1?) 2019 Калужская: + 2 1974 Брянская: 5 западных р-нов из 27 *	Обочины дорог в зеленомошном сосняке и у травяного березняка	Обочины старых дорог	СР: западные и отдельные обл. к востоку СЗР: занос. у дорог, редко
11. <i>Holcus mollis</i> L.	1985 Тверская: > 15, 11 из 37 р-нов * 2004 Смоленская: 2 + 1 2010 Калужская: 2 + 3 1975 Брянская: 2	Обочина дороги в смешанном лесу, березняк травяной, поляна, луг, лес мелколиственный	Обочина старой дороги, укрепленная высота у окопов, обочина дороги у станции перегрузки	СР: западные и отдельные обл. к востоку СЗР: нередко

Таблица 1. Продолжение

Вид	Встречаемость в областях	Типы местообитаний	Типы военных объектов	Распространение в Средней (СР) и Северо-Западной России (СЗР)
12. <i>Koeleria pyramidata</i> (Lam.) Beauv.	1974 Калужская: 2 + 2 2018 Смоленская: + 3	Опушка березняка, открытый склон	Вблизи перевалочного пункта у ж. д., вблизи окопов	СР: не отмечен СЗР: Пск., Новг. (отд. точки)
13. <i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin. #	1895 Тверская: > 50, в 24 из 37 р-нов – *аборигенный 1961 Калужская: 7 + 7 1960?, 1984 Смоленская: 5 + 4 2001 Орловская: 3 1977 Брянская: 4 + 1	Сосняки зеленомошные, вблизи дорог в сосняках зеленомошных	Старые дороги , вблизи окопов, укрепленные высоты	СР: спорадически в лесной зоне СЗР: часто
14. <i>Poa chaixii</i> Vill. #	1870-е Тверская: (>10, 8 из 37 р-нов)* 1997 Смоленская: 1 + 1 1977 Калужская (1)	Сложный сосняк	Окрестности складов и окопов	СР: отд. обл. (чаще в Моск.) СЗР: Лен., Новг., только #
15. <i>Trisetum flavescens</i> (L.) P. Beauv. #	1917 Тверская: >10 + около 10, 13 из 37 р-нов 1958 Калужская: широко с 1980-х, 13 из 24 р-нов 2018 Смоленская: + 3 1975 Брянская: 4	Луга, рудеральные сообщества, сосняки, обочины дорог, опушки	Крупные перевалочные пункты , длительно оккупированные населенные пункты, обочина дорог, у шоссе, у землянок	СР: отд. обл. (9 регионов) СЗР: нередко
16. <i>Carex brizoides</i> L. #	2005 Тверская: 1 1999 Смоленская: 2 + 4 1983 Калужская: 1 + 4 1989 Орловская: 2 1975 Брянская: 13 из 27 р-нов * аборигенный	Обочины дорог в лесах разного типа, реже – разреженные березняки, сложные сосняки	Около старых дорог, землянок и складов, бруствер противотанкового рва	СР: только на западе СЗР: Лен., Новг. (интродуцент?), Пск. #
17. <i>Carex disticha</i> Huds.	2001 Тверская: 1 * 2006 Калужская: 3 1975 Смоленская: 2 + 1	Луга: пойменный, у ж. д., около шоссе	Станции перегрузки, вблизи шоссе, у ж. д.	СР: во многих обл., на юго-востоке нередко СЗР: нередко
18. <i>Carex flacca</i> Schreb.	1928 Тверская: 2 + 1 2006 Брянская: 1 *	Луга, сероольшаники	Крупные перевалочные пункты у ж. д.	СР: Моск., Твер. (занос.?) СЗР: Лен., Пск. (отд. точки)
19. <i>Carex pilulifera</i> L.	1990 Тверская: >10 + 1, 6 из 37 р-нов – *аборигенный 2018 Смоленская: + 1 2019 Калужская: + 5 1984 Брянская: 1	Обочины дорог в лесах, опушки, разреженный березняк	Укрепленные высоты, вблизи окопов, обочины дорог	СР: отд. обл. СЗР: отд. точки, нередко
20. <i>Carex projecta</i> Mack.	1964 Тверская: + 1	Луг	В месте расположения линии фронта	Не отмечен
21. <i>Carex tomentosa</i> L.	2020 Тверская: + 2 1985 Смоленская: 1	Луга (у насыпи ж. д.), опушка	Перевалочные пункты у ж. д., близ шоссе Москва–Минск	СР: отд. обл., много указаний ошибочных СЗР: Лен. (3 точки, Гатчина)
22. <i>Luzula campestris</i> (L.) DC.	2020 Калужская: + 1	Поляна в березняке	Вблизи перевалочного пункта у ж. д. и полевого немецкого аэродрома	СР: достоверно неизвестен СЗР: Лен. (4 точки – Выборг, Мга), Пск. (отд. точки)
23. <i>Luzula luzuloides</i> (Lam.) Dandy et Wilmott. #	1895 Тверская: (> 15, 10 из 37 р-нов) *парки 2007 Смоленская: 1 + 2 1988 Калужская: 1 + 4 2007 Орловская: 1	Березняки, опушки леса, сложный сосняк, ельник	На землянках и по брустверу окопов, склады, у старых дорог, поблизости от шоссе, вблизи полевого аэродрома	СР: отд. обл. СЗР: во всех обл., одич. в лесах и #

Таблица 1. Продолжение

Вид	Встречаемость в областях	Типы местообитаний	Типы военных объектов	Распространение в Средней (СР) и Северо-Западной России (СЗР)
24. <i>Colchicum autumnale</i> L.	2020 Тверская: + 2	Луга и опушки	Перевалочные пункты у ж. д.	СР: в культуре СЗР: отд. пункты у линии фронта
25. <i>Muscari botryoides</i> (L.) Mill.	2020 Тверская: + 1	Луга	Перевалочные пункты у ж. д.	СР: в культуре СЗР: Лен. (1 пункт)
26. <i>Ranunculus bulbosus</i> L.	1984 Смоленская: 1 2020 Калужская: + 1	Поляна в березняке	Перевалочные пункты у ж. д.	СР: Москва (1862, #) СЗР: Лен. (2 точки, интродуцент?)
27. <i>Ranunculus nemorivagus</i> Jord.	2011 Смоленская: 1	Близи дорог в сложном сосняке	Немецкие склады	СР: не отмечен СЗР: Лен. (занос., натурализуется)
28. <i>Thlaspi montanum</i> L. (<i>Nocca montana</i> (L.) F.K. Mey.)	2019 Калужская: + 1 2020 Брянская: + 1	Обочины дорог	Старая дорога и окопы, около перевалочного пункта у ж. д. и шоссе	Не отмечен
29. <i>Lathyrus linifolius</i> (Reichard) Bassler var. <i>montanus</i> (Bernh.) Bassler	2019 Калужская: + 1	У дороги в сосняке травяном	Старая дорога к укрепленной высоте	СР: не отмечен СЗР: Лен., Пск. (отд. точки у линии фронта)
30. <i>Geranium phaeum</i> L. #	2003 Смоленская: 1 + 2 2017 Калужская: + 1	Сложный сосняк, березняк травяной, ж. д. насыпь, обочина	Склады, окр. станции, обочины дорог	СР: Москва (#) СЗР: Лен. (по Мге)
31. <i>Chaerophyllum aureum</i> L. #	1987 Тверская: [2], 1 + 1 1924 Московская: (18) 2019 Смоленская: + 1 2020 Брянская: + 1	Обочины дорог, рудеральные сообщества, луга, сложный сосняк, березняк, около дороги	Обочины старых дорог, окр. складов, перевалочные пункты у ж. д., длительно оккупированные населенные пункты	СР: Моск., Твер. СЗР: Лен., Пск. (#)
32. <i>Chaerophyllum hirsutum</i> L. #	1992 Тверская: 1* пастбище 2004 Смоленская: 1 + 1 1981 Калужская: 1	Сложный сосняк, опушка	Около шоссе, складов и окопов	СР: западные обл., # СЗР: Лен. (#)
33. <i>Heracleum sphondylium</i> L.	2010 Тверская: 1 + >20, 4 из 37 р-нов 2012 Калужская: 4 + 7 2002 Смоленская: 2 + 4 2018 Брянская: + 1 2020 Орловская: + 3	Обочины дорог, рудеральные местообитания, опушки, луга, разреженные березняки, сложные сосняки	Длительно оккупированные населенные пункты, старые дороги и шоссе, перевалочные пункты у ж. д., укрепленные высоты, склады	СР: Смол., Твер. СЗР: во всех обл. (отд. пункты у линии фронта)
34. <i>Meum athamanticum</i> Jacq.	2020 Тверская: + 1 2019 Калужская: + 1	Луга, поляны в березняке	Перевалочные пункты у ж. д., укрепленная высота у землянок и складов	СР: не отмечен СЗР: Лен. (у линии фронта)
35. <i>Pimpinella major</i> (L.) Huds. #	2018 Тверская: + >20 2018 Смоленская: + 4 2011 Калужская: 1 + 7 2012 Брянская: + 1 2004 Орловская: 3	Обочины дорог, луга, опушки, светлые березняки, смешанные леса, осинники, сероольшаники, кустарниковые ивняки	Старые дороги, перевалочные пункты у ж. д., длительно оккупированные населенные пункты, укрепленные высоты (у складов и землянок)	СР: Ворон., Моск., Орл. (занос., одич.) СЗР: отд. пункты у линии фронта #
36. <i>Lysimachia punctata</i> L. #	2006 Тверская: 2 + 1	Луга, рудеральные сообщества	Длительно оккупированные населенные пункты	СР: только в культуре СЗР: Лен. (#)
37. <i>Primula elatior</i> (L.) Hill.	2019 Тверская: + 4 2002 Смоленская: 2 + 1 2015 Калужская: + 6 2020 Брянская: + 1 2008 Орловская: 1 + 1	Опушки, луга, сложный сосняк, смешанные леса, сероольшаники	Перевалочные пункты у ж. д., около старых дорог и шоссе, укрепленные высоты у землянок и окопов, на месте немецких складов	СР: Орл., Смол. СЗР: все обл. (отд. пункты, интродуцент?)

Таблица 1. Окончание

Вид	Встречаемость в областях	Типы местообитаний	Типы военных объектов	Распространение в Средней (СР) и Северо-Западной России (СЗР)
38. <i>Galium sylvaticum</i> L.	2020 Калужская: + 1	Обочина дороги в березняке	Старая дорога к землянкам и складам	Не отмечен
39. <i>Cruciata glabra</i> (L.) Ehrend.	2002 Смоленская: 2 2016 Калужская: + 2 1854 Брянская: 7 из 22 р-нов * аборигенный 1885 Орловская: 1 + 1	Разреженные березняки (с дубом), обочины дорог, ельник	Укрепленная высота (на землянках) , старые дороги, окр. перевалочных пунктов у ж. д.	СР: Брян., Смол., Курск. СЗР: все обл. отд. пункты, б. ч. у линии фронта
40. <i>Cruciata laevipes</i> Opiz	1917 Тверская: [1] + 2 1967 Калужская: 1, [2] + 4 1997 Смоленская: 2 + 2 1982 Брянская: [2], 3 1982 Орловская: [2]	Луга и поляны, опушки , обочины дорог, березняки, сероольшаники, черноольшаник, сложный сосняк	Перевалочные пункты у ж. д., немецкие склады , обочины дорог, оккупированная деревня	СР: отд. обл., чаще в черноземной полосе СЗР: все обл. отд. пункты, б. ч. у линии фронта
41. <i>Phyteuma nigrum</i> F.W. Schmidt #	2020 Тверская: + 2 1986 Брянская: 1 2004 Смоленская: 1	Луга, опушки	Перевалочные пункты у ж. д. , у землянок и складов	СР: Брян., Смол. СЗР: Лен. (#)
42. <i>Phyteuma spicatum</i> L. #	2019 Тверская: + 1 1949 Смоленская: 1 1981 Калужская: 1 + 1 2008 Орловская: 2	Опушки, обочины дорог в лесах, широколиственные леса	Укрепленная высота (в окр. землянок и складов), старая дорога, перевалочные пункты	СЗР: в 5 обл. СЗР: Лен., Пск. #
43. <i>Achillea ptarmica</i> L.	1889 Тверская: >10 + >40, 7 из 37 р-нов 2007 Калужская: 1 + 3	Обочины дорог , луга у населенных пунктов, опушки	Обочины дорог , перевалочные пункты у ж. д., длительно оккупированные населенные пункты	СР: не изучено, много неверных указаний, редко СЗР: часто
44. <i>Hieracium sylvularum</i> Jord. ex Boreau #	2003 Калужская: 1 (1) + 1 2002 Смоленская: 1 2020 Орловская: + 2	Дубрава , ельник	Окр. высоты, вблизи старых дорог	СР: не изучено, только 6 обл., редко СЗР: Лен. (#)
45. <i>Hieracium vulgatum</i> Fries s.l. #	С учетом <i>H. jaccardii</i> 1880-e s.l. Тверская: >100, >30 из 37 р-нов – *аборигенный 1999 Калужская: 1 2018 Смоленская: 1	Сухие сосняки , ельники	Окопы и старые дороги	СР: не изучено, только в 7 обл. СЗР: нередко, распространение отд. видов не изучено

Примечание. Названия видов расположены согласно индексам Dalla Torre et Harms. # – вид отмечен в старых усадебных парках. Во 2-м столбце приведены год первой регистрации в регионе, число пунктов (точек) или районов, в которых вид найден. Знаком “+” и полужирным шрифтом выделены данные, впервые полученные в ходе наших исследований. В круглых скобках дано число точек из старых парков, в квадратных скобках – приуроченных к железным дорогам. * – регионы, в которых возможность полемохорного заноса пока не установлена (в некоторых случаях вид может быть аборигенным), поэтому местообитания специально не обсуждаются. В 2020 г. часть прежних районов Тверской области приобрели статус муниципальных округов, но мы рассматриваем их как районы. В 3-м столбце отмечены только полемохорные местообитания (прочие исключены), которые приведены в порядке убывания частоты встречаемости и обилия вида. **Полужирный шрифт** – экотопы, в которых вид хотя бы в одном местонахождении встречен с большим обилием (занимает площадь более 100 м²). В 4-м столбце местонахождения, сопряженные с военными объектами и событиями, которые расположены в порядке убывания частоты встречаемости в них вида. **Полужирный шрифт** – объекты, на которых обилие вида значительное (занимает площадь более 100 м²). В 5-м столбце даны сведения о распространении вида в Средней (СР) (по: Маевский, 2014; МНА; MW) и Северо-Западной России (СЗР) (по: Цвелев, 2000; Ефимов, Конечная, 2018; LE), информация о встречаемости в усадебных парках (#). Названия областей сокращены (по: Цвелев, 2000; Маевский, 2014). Прочие сокращения: губ. – губерния; занос. – заносные; обл. – область; одич. – одичавший; окр. – окрестности; отд. – отдельные; р-н – район.

6 видов (Решетникова и др., 2021a), для Орловской – 3 вида (Решетникова, Киселева, 2021).

Встречаемость полемохоров в областях Центральной России. Ширина распространения полемохоров в изученных регионах различна (табл. 1). В Смоленской области в 2018 г. полемохоры были найдены на 15 из 24 обследованных участков. В Калужской области в 2019–2020 гг. они обнару-

жены на 18 из 25 обследованных участков. В Тверской области в 2018–2020 гг. выявлено более 50 различных по площади (от 0.5 до 50 га) и степени обособленности участков с полемохорами, которые приурочены к территории бывшего Ржевско-Вяземского плацдарма. В 1942–1943 гг. он был важнейшим стратегическим объектом военных операций Ржевской битвы (Герасимова, 2016; Ка-

лашников, 2018). В Орловской области полемохоры были найдены в 5 пунктах, а в Брянской области – в 2 пунктах.

Почти во всех областях найдены *Carex brizoides*, *Cruciata laevipes*, *Heracleum sphondylium*, *Pimpinella major*, *Primula elatior* (рис. 1). Именно они были отнесены к группе вероятных полемохоров после первого предварительного анализа (Щербаков и др., 2013).

Возможность обнаружить полемохоры в разных частях регионов при специальном поиске в местах дислокации немецких войск при отсутствии их на других территориях подтверждает, что их занос происходил из одного источника, в одно время и сходным путем.

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности распространения полемохоров. В местонахождениях, приуроченных к территории бывших военных объектов, ценотическая роль полемохоров невысока, за исключением Ржевско-Вяземского плацдарма. Участки, на которых активность полемохоров значительна, имеют, как правило, площадь не более 100 м².

Около дорог полемохорные виды встречались в небольшом числе особей и с низким проективным покрытием. Заросли площадью более 100 м² сформировали только некоторые преимущественно длиннокорневищные растения – *Arrhenatherum elatius* (в Калужской и Брянской областях), *Holcus mollis* (в Калужской области), *Carex brizoides* (в Калужской и Смоленской областях) и *Ranunculus nemorivagus* (в Смоленской области).

Вблизи немецких складов в Калужской и Смоленской областях в лесах и на полянах нередко наблюдались единственные старые дерновины *Koeleria pyramidata*, *Carex pilulifera*; последняя занимала площадь более 1 м². Единично (менее десятка особей или на небольшой площади) встречались *Meum athamanticum*, *Bromopsis erecta*, *Ranunculus bulbosus*, *Lathyrus linifolius* и др. В большом обилии (на площади более 100 м²) на нескольких участках отмечены *Arrhenatherum elatius*, *Festuca filiformis*, *F. trachyphylla*, *Holcus mollis*, *Poa chaixii*, *Carex brizoides*, *Geranium phaeum*, *Heracleum sphondylium*, *Pimpinella major*, *Primula elatior*, *Cruciata laevipes*, *C. glabra*² (табл. 1). В целом большинство полемохоров были приурочены к участкам со старыми или современными нарушениями субстрата (фортификационные сооружения, обочины дорог) (Решетникова и др., 2018, 2019, 2020, 2021б; Панасенко, 2019; Панасенко, Решетникова, 2021). В ненарушенных сообществах поблизости были отмечены

только *Arrhenatherum elatius*, *Festuca trachyphylla*, *Poa chaixii*, *Trisetum flavescens*, *Pimpinella major*, *Primula elatior*, *Hieracium* sp. Аборигенный в Тверской области вид *Deschampsia flexuosa* в последние годы быстро расселяется в Брянской и Орловской областях, однако в Калужской области он регистрируется преимущественно в местах военных действий.

Наиболее активная натурализация полемохоров отмечена в Тверской области. В пределах бывшего Ржевско-Вяземского плацдарма масштабы заноса диаспор полемохоров были колоссальными. В местах расположения ключевых перевалочных пунктов и в районах, плотно заселенных немцами в период продолжительной оккупации, некоторые полемохоры стали доминантами в луговых и рудеральных сообществах (Нотов и др., 2019а, б, 2020а). Эти сообщества могут встречаться на территориях значительной площади (до 5–10 га). Такие объекты найдены в Зубцовском и Ржевском районах. В числе полемохоров-доминантов – *Arrhenatherum elatius*, *Pimpinella major*, *Achillea ptarmica*. В центральноевропейских сообществах эти виды также могут выступать в качестве доминантов (Mucina, 1997; Mucina et al., 2016; Velev, 2018). Фитоценозы с доминированием *Pimpinella major* или с его значительным участием отмечены около деревень Папино, Ревякино и Ровное, ж/д станции Платформа 208 км. Этот вид оказался устойчивым даже в крупнотравных травостоях с растениями, обладающими высокой конкурентной способностью (*Urtica dioica* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Bromopsis inermis* (L.) Holub, *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Tanacetum vulgare* L.) (Нотов и др., 2019а, б). Он сохраняется в осинниках, сероольшаниках, смешанных лесных фитоценозах. На некоторых территориях большие площади занимают сообщества с доминированием *Arrhenatherum elatius*. Высокого обилия могут достигать *Achillea ptarmica*, *Trisetum flavescens*. В достижностях крупных перевалочных пунктов отмечены сообщества, в которых обильны *Cruciata laevipes*, *Phyteuma nigrum*, *Primula elatior*, *Heracleum sphondylium* (Нотов и др., 2020б, в, г). На других участках Ржевско-Вяземского плацдарма фитоценотическая роль этих видов незначительна.

Таким образом, в разных областях Центральной России и на различных объектах, связанных с военной историей, частота встречаемости, широта распространения и активность одних и тех же видов может сильно различаться.

Обусловленность распространения военными событиями. Для понимания региональных особенностей распространения полемохоров необходим сопряженный анализ различных факторов, которые оказали влияние на разнообразие, возможность сохранения и динамику их натурализа-

² Этот вид в Орловской области, по-видимому, является аборигенным, он был известен до Великой Отечественной войны.

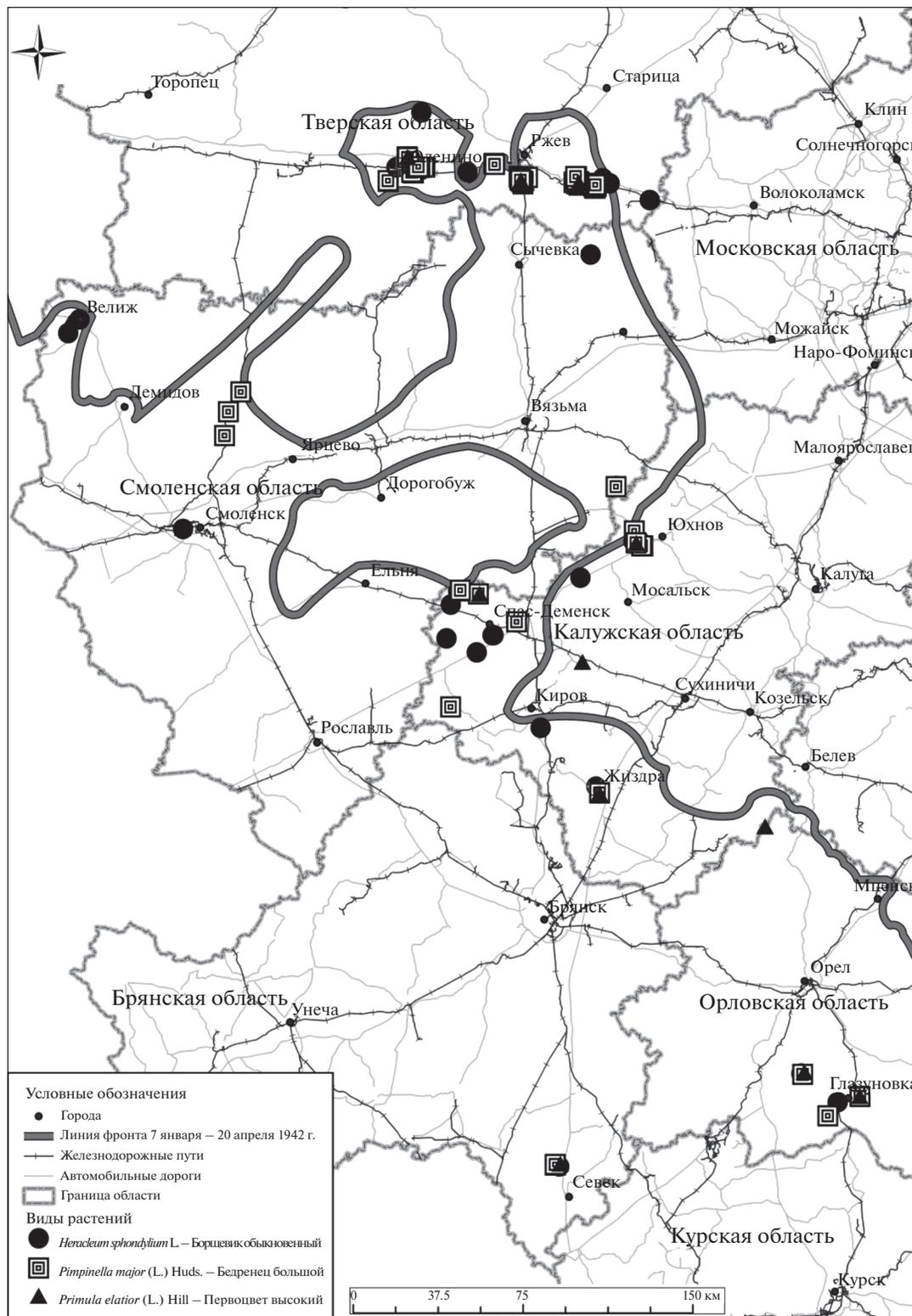


Рис. 1. Расположение местонахождений трех наиболее характерных для Центральной России видов-полюхофоров по отношению к линии фронта 1942 г.

пии. В целом обилие и число полемохорных видов снижается с севера на юг. Однако характер взаимосвязи с региональными особенностями физико-географических условий нуждается в специальном изучении.

Изменение линии фронта в 1941–1942 гг. Для понимания специфики распространения полемохоров с центральноевропейским типом ареала особое значение имеют военно-исторические факторы. Расположение войск на территории Центральной России с зимы 1941–1942 гг. до осени 1943 г. последовательно проходило по трем линиям более или менее стабильной обороны. Это предопределило постоянство активной деятельности немецкой армии и, как следствие, локализованный занос диаспор полемохоров.

Наибольшее число полемохоров найдено вблизи линии фронта на Ржевско-Вяземском выступе: Оленино – Ржев (Тверская область) – Гжатск (Смоленская область) – Юхнов – Киров (Калужская область) (рис. 1). Этот объект имел особое стратегическое значение. Здесь линия обороны была оборудована на неподготовленных позициях зимой 1941 – в начале весны 1942 гг., а территория была освобождена только весной 1943 г. Фураж завозился в огромном количестве. Масштабы перевалки грузов на объекты, где шли наиболее напряженные бои – в Ржевском и Зубцовском районах Тверской области, сопоставимы с масштабами на крупных железнодорожных узлах. Однако места перевалки здесь нередко располагались вне населенных пунктов и после войны в хозяйственном отношении не использовались. Некоторые участки в результате военных действий подверглись сильным разрушениям, которые привели к существенной трансформации ландшафтов. Многие населенные пункты были полностью утрачены и после войны не восстанавливались.

Вторая линия немецкой обороны на участке Демидов – Ярцево (Смоленская область) – Спас-Деменск (Калужская область) была построена на инженерно-подготовленных позициях в конце зимы – начале весны 1943 г. Здесь для маскировки позиций использовались привозные материалы. Фураж завозился в меньшем количестве. Этот участок характеризуется наличием полемохорных видов, широко распространенных в газонных смесях.

Орловская, Брянская и большая часть Смоленской области с зимы 1941–1942 гг. и до весны 1943 г. находились в немецком тылу, но здесь активно действовали партизанские отряды и войска Красной Армии, оказавшиеся в окружении. Противопартизанские операции и очистка тылов проводились с широким использованием гужевого транспорта и кавалерийских частей. Поэтому на отдельных участках, где располагались вре-

менные склады фуража, а также близ лесных дорог обнаруживаются полемохорные виды.

Меньше всего находок было сделано на немецкой линии обороны Хаген: Киров (Калужская область) – Севск (Брянская область). Оборона немецкими войсками в середине лета 1943 г. была занята на подготовленных позициях, но здесь для маскировки использовались местные материалы. Фураж завозился в небольшом количестве.

Все находки новых и редких для Центральной России полемохоров сделаны преимущественно вдоль линии фронта. Они связаны с местами расположения складов, перевалочных пунктов, на которых осуществлялась перегрузка с железнодорожного транспорта на колесный и гужевой, а также с активно используемыми немцами дорогами.

Пути и способы заноса полемохоров в Центральную Россию. Объем и состав заносимых диаспор полемохоров зависел от уровня стратегической значимости региона, продолжительности оккупации, характера использования территории в этот период, специфики реализованных боевых операций. Эти особенности сопряжены с разной соотносительной ролью путей и способов проникновения полемохоров. Можно выделить как минимум три возможных пути заноса полемохоров, которые охарактеризованы ниже.

1. С фуражом (сеном и др.). Основные поставки фуража шли зимой 1941–1942 гг. и весной 1942 г. Зимой 1942–1943 гг. объемы завоза были несколько меньше. Значительное количество фуража (а значит и диаспор полемохоров) завозилось на склады длительного хранения. Высокое разнообразие полемохоров отмечено нами на месте трех участков со складами. Первый участок расположен в окрестностях Смоленска, в долине Днепра в Красном Бору на примыкающей к городу территории. Это единственный старый лес, который существовал здесь во время войны. По нему или рядом с ним проходят магистральные железные и шоссейные дороги, которые в 1942–1943 гг. были кратчайшими путями, связывавшими Западную и Центральную Европу с центральным участком Восточного фронта. Во время оккупации Смоленска здесь располагались базовые склады группы армий “Центр” и ставка Гитлера Barenhalle (“Медвежья Берлога”), от которой остались развалины фортификационных сооружений. Здесь у дорог и вблизи остатков фортификационных сооружений нами отмечено девять видов полемохоров (Решетникова и др., 2018). Второй участок расположен в сохранившемся ненарушенном сосновом лесу с полянами в долине Угры у д. Кобелево Темкинского района Смоленской области. Здесь располагались склады немецкой дивизии. Кобелево оставалось в ближнем тылу немецких частей в течение почти целого года,

до марта 1943 г. Здесь отмечено 15 видов полемохоров (Решетникова и др., 2019). Третий участок находился в долине Угры у д. Харинки Калужской области. Здесь в 1941–1942 гг. немцы держали оборону более года. На этом объекте обнаружено девять видов. Несмотря на то, что все эти пункты расположены в бассейнах разных рек, 80% видового состава их растений-полемохоров совпадает.

Сопоставимы по объему заносимых с фуражом диаспор места, в которых осуществлялась его перевалка с железнодорожного транспорта на гужевой и автомобильный. Вначале мы предполагали, что количество диаспор на них было значительно ниже в связи с коротким периодом нахождения грузов. Однако в Тверской области в районе Ржевско-Вяземского плацдарма у построенной в 1942 г. немцами железной дороги в окрестностях д. Папино (Ржевский район) и на участке около ж/д станции Платформа 208 км (Зубцовский район) было обнаружено не менее чем по 20 видов полемохоров на каждом из этих объектов. Многие из них встречаются обильно (Нотов А., Нотов В., 2020б; Нотов и др., 2020а, б, в, г). В общей сложности на двух модельных территориях вблизи отмеченных перевалочных пунктов было обнаружено 25 видов растений-полемохоров, а также необычных для России форм, нуждающихся в дополнительном изучении. В Калужской области близ бывшей тупиковой железнодорожной станции в Городском бору г. Жиздры было найдено 18 полемохоров (Решетникова и др., 2020, 2021б; Крылов и др., 2021). С этой станции снабжались немецкие войска, воевавшие в районе Людиново–Жиздра, а также располагавшиеся здесь резервные части. Вероятно, большое число видов обусловлено также хорошей сохранностью экотопов со времен войны.

Интересен участок, обнаруженный в Брянской области в урочище “Зеленинский лес” Севского района, где полемохорные растения найдены не у немецких складов, а у землянок партизан или местных жителей. Всего найдено 10 видов (Панасенко, Решетникова, 2021; Решетникова и др., 2021а). Анализ известной нам информации позволяет утверждать, что занос полемохоров на урочище, вероятно, произошел в 1942–1943 гг. с краденым сеном из распложенного поблизости военного склада в с. Пушкино, где находились немецкие конюшни, либо с фуражом, захваченным из двигавшегося к ним обоза. По свидетельству местных жителей, немцы иногда предоставляли крестьянам своих лошадей для вспашки полей и уборки урожая.

Меньшее разнообразие полемохоров выявлено рядом с шоссейными и грунтовыми дорогами, по которым во время войны постоянно осуществлялись перевозки. В Калужской области у Варшавского шоссе, по которому шли основные поставки в

сторону Юхнова, найдено только пять видов, и, как правило, на разных участках. В Смоленской области близ прифронтового города Велижа, вдоль Западной Двины на дороге, ведущей в Витебск, отмечено шесть видов. Некоторые из них были найдены экспедицией БИН РАН в 2002–2003 гг. (Бузунова и др., 2004), другие обнаружены нами (Решетникова, 2018). В районах противопартизанских действий в Орловской и Смоленской областях число обнаруженных полемохоров невелико. В большинстве районов мы находили не более 2–5 видов. Максимальное число видов (6) найдено к северу от д. Знаменское, в урочище “Задняя Роща” (Решетникова, Киселева, 2021). Хотя полемохоры у дорог растут обычно в небольшом числе, но протяженность лесных дорог велика и площадь, на которой они могут быть обнаружены, значительна.

В населенных пунктах вблизи долговременной линии фронта в Калужской и Тверской областях регулярно встречается *Heracleum sphondylium*, который можно считать своеобразным индикатором их продолжительной оккупации. Определенный уровень хозяйственной деятельности в таких деревнях нередко поддерживается до настоящего времени, что способствует сохранению наиболее обычных полемохоров.

2. С травосмесями. Некоторые центральноевропейские растения широко использовали ранее в усадебных парках Центральной России, особенно в дворянских усадьбах Московской и Тверской губерний. Среди них *Arrhenatherum elatius*, *Poa chaixii*, *Trisetum flavescens*, *Carex brizoides*, *Luzula luzuloides*, *Chaerophyllum hirsutum*, *Phyteuma spicatum* и др. (Ротов, Швецов, 1989а, б; Майоров и др., 2012; Маевский, 2014). На первых этапах исследования значительное сходство с составом полемохоров мы связывали только с общностью источников происхождения. Как правило, посевной материал для усадебных парков заказывали в Центральной и Западной Европе. Оттуда же во время войны, как правило, завозился фураж на Восточный фронт. Однако материалы 2019 г. позволили выдвинуть и другую гипотезу. Большое совпадение состава флоры усадебных парков с флорой военных “высот” на территории Калужской области (по крайней мере 14 видов, отмеченных на высотах) позволяет предположить, что оно не случайно. Согласно канонам деятельности инженерных войск, основная линия обороны должна проходить по господствующим высотам. Противодействуя советской авиаразведке, немецкие войска тщательно маскировали свои позиции, особенно тыловые. Мы предполагаем, что, по крайней мере, в Калужской области при строительстве на ключевых высотах зимой и весной 1943 г. немцы осуществляли специальный подсев газонных травосмесей. Предположение подтверждается обилием и разнообразием цен-

тральноевропейских видов именно на земляных сооружениях, построенных в это время, и рядом с ними. Оно значительно превышает таковое в местах обследованных ранее складов, станций снабжения и обочин дорог региона. Укрепления были построены на участках, находящихся в течение года в немецком тылу, где оккупанты имели возможность заготавливать местное сено или отбирать его у населения. Судя по топографическим картам военного времени, прилегающие территории были безлесными, и местного фуража должно было быть вполне достаточно для гужевого транспорта, который использовали при строительстве укреплений и в войсках. В иное время года (и соответственно при создании укреплений на других высотах) земляные сооружения, в соответствии с руководством по инженерной фортификации, можно было маскировать дерном (Franke, 2015; Ястребов, 2019).

После схода снега и до момента развития травяного покрова выброшенная земля хорошо заметна на фоне засохшей прошлогодней травы. Мы предполагаем, что с целью маскировки поверхность высеянных трав могли укладывать слой сена или соломы. Эта гипотеза позволяет объяснить появление видов, которые не входили в состав газонных травосмесей, но были широко представлены в завозимом сене. На месте двух укрепленных немцами высот Спас-Деменского района Калужской области – “Высоте 242” у с. Лазинки и на Гнездиловских высотах – найдено по 18 центральноевропейских видов, 10 из них были известны в парковой культуре (Решетникова и др., 2020, 2021б).

Другими объектами, на которых могли высеваться травосмеси, являются полевые аэродромы, особенно специально построенные в лесу. Лесные травянистые растения мало устойчивы к вытаптыванию, а прочность грунта (устойчивый травяной покров) на летном поле является необходимым условием успешного взлета или посадки самолета. При строительстве и эксплуатации грунтовых аэродромов со времени зарождения авиации и до наших дней во всех странах предусмотрено использование специальных аэродромных травосмесей (Доусон, 1957; Руководство..., 1994; Приказ..., 2008, и др.). Ряд центральноевропейских видов был обнаружен вблизи участка, который обозначен как полевой аэродром в Городском бору г. Жиздра Калужской области (Решетникова и др., 2020, 2021б). Они произрастали на ровных полянах, где не было заметно ни укреплений, ни остатков складов, и действительно напоминали газон.

Газонные растения, использующиеся в травосмесях, как правило, относятся к обычным аборигенным луговым видам злаков или широко распространенным интродуцированным видам

(Руководство..., 1994, и др.). Однако только в старых руководствах довоенного времени встречаются рекомендации о высаживании на газонах центральноевропейской *Festuca filiformis*. Последний вид мы отметили в Калужской области в девяти пунктах (только в местах со следами деятельности немецких войск). На кислых почвах также рекомендовались *Deschampsia flexuosa* и *Sieglingia decumbens*. Как примеси на газонах Р.Б. Доусоном (1957) указаны еще *Trisetum flavescens*, *Holcus mollis* и *H. lanatus*. Именно эти виды мы регулярно наблюдали на различных немецких земляных сооружениях и около них, а также на немецких коммуникациях военного времени. Однако некоторые из этих злаков в Средней России в последние десятилетия стали прогрессирующими видами, что затрудняет дифференциацию полемохорных и прочих местообитаний, в которых эти растения оказались в результате расширения естественного ареала (*Deschampsia flexuosa*) или были занесены иным путем.

3. При перевозке грузов и техники. Уникальной можно считать находку североамериканского вида *Carex projecta* Mack., который был собран в 1964 г. Г.Ю. Загородней у д. Залужье Западнодвинского района Тверской области и в 2020 г. определен С.Р. Майоровым (Решетникова, Майоров, 2020). За пределами Нового Света этот вид осоки был неизвестен (POWO, 2020). Однако, согласно архивной копии отчетной карты Калининского фронта за середину ноября 1942 г., здесь проходила линия снабжения советских войск. По этой дороге, помимо других поставок, могли поступать и грузы, полученные по ленд-лизу, в том числе из Америки. Иной вектор заноса сложно представить. Если мы правы, то *C. projecta* – единственный известный нам пример растения-полемохора, занесенного в Россию с другого континента.

Натурализация полемохоров

Предпосылки сохранения в разных экотопах. Устойчивость полемохоров в местах заноса определяется взаимным влиянием различных факторов. Тип наиболее благоприятного для сохранения местообитания в значительной степени обусловлен особенностями биологии и экологии полемохорных видов. Вторым важным фактором можно считать характер динамики экотопа, растительности и ландшафта.

Луга. В фураже и в травосмесях преобладают луговые растения, которым требуется хорошее освещение и богатая почва. Однако луга в Нечерноземье подвержены быстрым изменениям, которые происходят как при смене хозяйственной деятельности, так и в ходе естественных сукцессионных смен. После войны луга распахивались, использовались как сенокосы и пастбища, часто этому сопутствовала мелиорация. При отсут-

ствии хозяйственной деятельности луговые сообщества сменяются лесными. На нашей территории это, как правило, мелколиственные леса. Кроме того, вероятность внедрения в сомкнутые ненарушенные луговые сообщества минимальна, так как в них отсутствуют необходимые для успешного внедрения участки с разреженным или поврежденным травяным покровом. В этой связи на лугах в большинстве областей находки полемохоров немногочисленны. Исключением являются луговые сообщества на ключевых перевалочных пунктах Ржевско-Вяземского плацдарма (Тверская область). На этих объектах колоссальный объем завозимого фуража сочетался с необходимой степенью нарушения растительного покрова. На некоторых участках относительно стабильный уровень умеренного хозяйственного использования луговых сообществ поддерживается до настоящего времени.

Леса и опушки. Полемохоры могут долгое время сохраняться в лесных сообществах в основном на участках, где достаточно света (табл. 1). В Центральной России в местах распространения лесных фитоценозов местообитания, которые в большей степени приближены к луговому экотопам, встречаются на полянах и опушках, в сложных сосняках, травяных березняках или березняках с дубом. При отсутствии подлеска в травяном ярусе здесь преобладают опушечные и луговые растения. Принципиальными, по-видимому, являются два фактора — достаточная освещенность местообитания и разреженный травяной покров. Наибольшее число видов полемохоров зарегистрировано на некоторых участках в березняках с полянами — 18 (Решетникова и др., 2020) и в сложных сосняках — 15 (Решетникова и др., 2018). Большое число видов приурочено к обочинам лесных дорог, где наблюдается более четкое выполнение обоих отмеченных условий. Именно сюда и попадали изначально диаспоры чужеродных видов. Меньше видов отмечено в сосняках зеленомошных. Как правило, это растения не требовательные к плодородию почв, но в достаточной мере светолюбивые. Некоторые теневыносливые виды могут быть устойчивы в ельниках или широколиственных лесах. Вторым важным фактором, определяющим сохранение полемохорных видов в лесах и на полянах, является поддержание в лесах неизменного режима умеренного хозяйственного использования. На месте нарушенных или сведенных со времени войны лесов находки полемохоров невозможны.

Адаптивный потенциал натурализовавшихся полемохоров. Иногда сообщества мелколиственных лесов с полемохорами могут формироваться в результате демулационных сукцессий луговых фитоценозов, на которых они исходно произрастали. На ключевых территориях Ржевско-Вяземского плацдарма с очень мозаичным растительным покровом

выявлены модельные участки, на которых по мере возникновения на месте луговых сообществ с полемохорами опушечных и лесных фитоценозов происходило постепенное выпадение центральноевропейских растений, представляющих луговую эколого-фитоценологическую группу (Нотов и др., 2020а, в). В их числе *Meum athamanticum*, *Muscari botryoides*, *Trisetum flavescens*, *Achillea ptarmica*, *Phyteuma nigrum*. Некоторые из этих видов на других участках еще встречаются на опушках и в примыкающих к ним луговых фитоценозах (табл. 1). Даже такой массовый и явно доминирующий в луговых и рудеральных сообществах вид, как *Arrhenatherum elatius*, на опушках встречается редко и необильно, а в лесных фитоценозах отсутствует. Подобные сукцессии могли происходить, по-видимому, и в других регионах.

Устойчивыми во вторичных лесных сообществах, образовавшихся на месте луговых и рудеральных фитоценозов, оказались виды с более широкой эколого-фитоценологической амплитудой (Нотов и др., 2020а, в). Среди них в Тверской области — *Carex flacca*, а в пределах большинства других изученных областей — *Arrhenatherum elatius*, *Cruciata laevipes*, *Festuca heterophylla*, *Pimpinella major*, *Primula elatior*. Почти все они в Центральной Европе распространены не только на лугах, но и отмечены в составе диагностических компонентов сообществ зональных неморальных лесов умеренного пояса или нитрофильных фитоценозов. Однако большая часть этих видов в лесных сообществах изученных территорий встречается сейчас очень локально и с небольшим обилием (табл. 1) (Нотов и др., 2019а, б). Только *Pimpinella major* в лесных и опушечных фитоценозах распространена более или менее регулярно. В ряде случаев она может играть в данных сообществах существенную фитоценологическую роль.

Наиболее полно высокий адаптивный потенциал реализовали виды, которые могут выступать в центральноевропейских сообществах в качестве доминантов (Mucina, 1997; Mucina et al., 2016; Velev, 2018): *Arrhenatherum elatius*, *Pimpinella major*, *Achillea ptarmica*. По-видимому, все это способствовало тому, что отмеченные полемохоры проявляют в настоящее время тенденцию к расселению, что особенно ярко выражено на территории Ржевско-Вяземского плацдарма (Нотов и др., 2019а, б, 2020а). Участие этих видов во флоре Центральной России в некоторой степени сходно с “поведением” видов, расширяющих ареал.

Сообщества с участием центральноевропейских видов. Благодаря тому, что полемохоры могут продолжительное время удерживаться в местах заноса, в изученных областях Центральной России они стали компонентами разных растительных сообществ (табл. 1). Уровень разнообразия полемохоров и их ценологическая значимость в них

различны. На подавляющем большинстве обследованных участков площадь, которую занимают фитоценозы с полемохорами, небольшая, а видовое богатство чужеродных видов низкое. Однако на территориях, приуроченных к ключевым стратегическим объектам военного времени, ценотическая роль полемохоров и фитоценозов с их участием может быть значительной. Такое распространение полемохоров отмечено в окрестностях перевалочных пунктов у железных дорог Ржевско-Вяземского плацдарма в Тверской области и (в меньшей степени) на укрепленных высотах в Калужской области.

В результате масштабного заноса во время войны диаспор из Центральной Европы на ключевых объектах оккупированной территории сформировались фитоценозы, проявляющие сходство со среднеевропейскими сообществами. Они не характерны для Средней России. Даже спустя 70 лет после окончания войны эти своеобразные аналоги луговых фитоценозов Центральной Европы могут сохранять свои функциональные и структурные особенности. На ключевых модельных территориях Ржевско-Вяземского плацдарма нами обнаружены луговые фитоценозы, в которых достаточно полно представлен диагностический компонент среднеевропейских сообществ класса *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937 (Нотов и др., 2020а, б, в, г). В этих фитоценозах встречаются также диагностические виды некоторых соподчиненных синтаксонов этого класса. В их числе союзы *Trisetum flavescens-Polygonum bistortae* Br.-Bl. et Tüxen ex Marschall 1947 и *Arrhenatherion elatioris* Luquet 1926. Эти участки представляют уникальную модель для анализа механизмов формирования сообществ, воспроизводящих характерные особенности компонентов растительности других ботанико-географических регионов (Нотов и др., 2020а).

Последствия массового заноса семенного материала из Центральной Европы не ограничиваются только проникновением среднеевропейских видов в Восточную Европу. В регионы Центральной России могли заноситься также диаспоры видов с более широким долготным распространением. Благодаря этому в местах ключевых перевалочных пунктов могли появиться: 1) новые для региона центральноевропейские чужеродные виды; 2) полемохорные популяции уже известных в регионе чужеродных растений с разной шириной долготного распространения; 3) полемохорные популяции встречающихся в регионе аборигенных видов.

Эта проблема нуждается в специальном комплексном исследовании. В местах максимального разнообразия полемохоров отмечены полемохорные популяции редких аборигенных и чужеродных для флоры Тверского региона видов. На ключевых модельных территориях Ржевско-Вязем-

ского плацдарма в числе таких видов *Allium angulosum* L., *Carex hartmanii* Cajand., *Juncus inflexus* L., *Salvia pratensis* L., *Sanguisorba officinalis* L. (Нотов А., Нотов В., 2019; Нотов и др., 2020а, б, в). Их популяции нельзя отнести ни к элементам аборигенной фракции флоры, ни к результатам экспансии чужеродных видов.

Расселение полемохоров, гибридизация с аборигенными видами

Расселение полемохоров. Некоторые виды, для которых отмечена возможность полемохорного появления, после Второй мировой войны широко расселились в Центральной России. Однако в их “освоении” этой территории значимую роль могли играть и другие источники заноса. Более или менее определенно связать высокую скорость их распространения с активным внедрением в период военных действий удастся только в ключевых с позиции высокого разнообразия полемохоров районах (Нотов и др., 2019б, 2020б, в). В то же время некоторые виды, которые могли появиться на юге Центральной России в результате полемохорного заноса, в Северо-Западной России и Тверской области являются аборигенными. Среди них *Deschampsia flexuosa*, *Carex pilulifera*, не исключено, что и *Holcus mollis* (Цвелев, 2000). Их типичные естественные местообитания — опушки лесов и поляны, реде луга и светлые леса. Отдельные виды в этих регионах встречаются на месте старых парков (табл. 1) (Цвелев, 2000; Ефимов, Конечная, 2018). Некоторые виды в Центральной России распространяются в настоящее время по насыпям железных дорог (*Arrhenatherum elatius*, *Cruciata laevipes*, *Carex disticha*, *Festuca trachyphylla*). По-видимому, важную роль полемохорные заносы играли в послевоенном расселении *Arrhenatherum elatius*, *Cruciata laevipes*. Они по разным причинам прогрессируют в Центральной России. Способность к акклиматизации дала им возможность шире расселиться после войны. Подтверждает гипотезу об их частично полемохорном внедрении и то, что их довоенные сборы приурочены только к паркам или железным дорогам, а в естественных местообитаниях на территории Центральной России они раньше не встречались. В исследованных областях они регистрируются прежде всего в районах дислокации немецких войск (Панасенко, 2019), где выявлены также нетипичные формы, не найденные на других территориях. Например, только в местах расположения немецких частей обнаружены опушенные формы *Arrhenatherum elatius*. Очевидно, что для большинства видов, широко расселившихся к настоящему времени, во многих местонахождениях сейчас сложно установить возможность появления во время Второй мировой войны.

Гибридизация с аборигенными видами. Дальнейшая судьба центральноевропейских видов и форм может быть неоднозначной. При исследовании полемохоров мы неоднократно наблюдали промежуточные по морфологии между *Pimpinella major* и *P. saxifraga* L. экземпляры, рассматриваемые как *P. × intermedia* Figert. Они обнаружены в трех пунктах в Смоленской, в двух — в Калужской и в двух — в Тверской областях. Гибридное происхождение удалось подтвердить молекулярными данными (по материалам О.И. Кузнецовой). Интересно отметить, что *P. × intermedia* в Смоленской области был собран на участке, где отсутствовал *P. major*.

В Калужской и Тверской областях нами неоднократно (в Калужской, по крайней мере, в 4 пунктах, а в Тверской — более чем в 10 пунктах) встречены, по всей вероятности, гибриды *Heraclium sphondylium* с широко распространенным *H. sibiricum* L. (Нотов и др., 2019б). Они имели беловатую (но с зеленым оттенком) окраску венчика и не увеличенные краевые лепестки, промежуточную форму листьев и произрастали рядом с родительскими видами.

По-видимому, и для некоторых других полемохорных видов, способных образовывать гибриды с близкими аборигенными видами или формами, можно предполагать дрейф генов из центральноевропейских популяций. Не исключено, что увеличение численности некоторых редких до войны аборигенных видов может быть связано с возросшим в послевоенное время генетическим разнообразием популяций. В качестве объектов для дальнейшего специального изучения и проверки данной гипотезы, на наш взгляд, могут быть интересны *Sieglingia decumbens*, *Cerastium arvense* L., *Fragaria moschata* L. и, возможно, *Carex caryophyllea* Latourg.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возможность предсказать места находок центральноевропейских видов в Центральной России на основе анализа событий военного времени свидетельствует о реальности феномена полемохорного появления этих растений. Хотя с момента окончания Великой Отечественной войны прошло уже три четверти века, на территории Центральной России в местах дислокации немецких войск выявлено более 45 видов.

Специфика современного распространения полемохоров в регионах Центральной России обусловлена различными военно-историческими и природными факторами. Исходный уровень разнообразия полемохоров определялся составом и количеством заносимых диаспор, которые зависели от продолжительности оккупации и специфики боевых действий. Наибольшее число по-

лемохорных видов регистрируется вблизи мест перевалки грузов с железных дорог на шоссе и грунтовые, а также участков, где располагались немецкие склады. Основным источником заноса семян полемохоров был фураж для лошадей (в первую очередь сено). Однако на некоторых военных объектах, по-видимому, использовались травосмеси для засева фортификационных сооружений и полевых аэродромов.

Большое значение для сохранения полемохоров имели тип растительных сообществ, уровень трансформации ландшафтов, хозяйственное использование территории и специфика сукцессионной динамики растительного покрова. Наибольшее число полемохоров удерживается на лугах, полянах и опушках в светлых лесах, мало изменившихся в ходе хозяйственной деятельности и естественной сукцессии сообществ. Во вторичных лесных сообществах, образовавшихся на месте луговых и рудеральных фитоценозов, устойчивы только некоторые полемохоры с широкой эколого-фитоценологической амплитудой. Стенотопные виды в этих сообществах полностью исчезли или сохранились только на опушках и прилегающих к ним лугах.

Подавляющее большинство полемохоров не проявляет склонности к дальнейшему распространению. В настоящее время тенденция к расселению выявлена лишь у некоторых видов, широко распространенных и способных к доминированию в центральноевропейских сообществах (*Arrhenatherum elatius*, *Pimpinella major*). Выявлены случаи гибридизации полемохоров с аборигенными видами.

Полученные результаты подтверждают, что Великая Отечественная война стала важным фактором современного генезиса флоры Центральной России. Они свидетельствуют о недооценке роли военных событий в формировании региональных флор. Некоторые виды, которые ранее считались аборигенными, следует отнести к антропохорным и, соответственно, к чужеродным.

Дальнейшее комплексное изучение полемохорной фракции флоры может внести весомый вклад в выявление закономерностей функционирования экосистем с чужеродными видами и решения общих проблем инвазионной биологии.

Благодарим А.Н. Сенникова (БИН РАН) за проверку определения гербарного материала и за обсуждение результатов работы. За помощь в сборе материала и конструктивное обсуждение мы благодарны В.А. Нотову (ТвГУ), Л.Л. Киселевой (ОГУ), Е.О. Корольковой (МГПУ), Н.Н. Панасенко (БрянГУ), И.А. Фадеевой (СмолГУ). Выражаем признательность А.С. Коваленко, В.Г. Меринкову и В.В. Гариничеву за помощь в работе с военными и картографическими материалами, а также Ю.И. Помазкову за организацию и помощь в ис-

следованиях в окрестностях агробиостанции МПГУ “Лазинки”, А.Д. Нефедовой за работу по идентификации узколистных овсяниц. Благодарим А.В. Крылова и Н.В. Воронкину за собранные и переданные материалы по весенней флоре Гнездиловских высот и Жиздринского городского бора.

Сбор и анализ данных по распространению полемохов и подготовка рукописи выполнены при финансовой поддержке РФФИ (грант № 18-04-01206-а), а также в рамках Государственного задания ГBS РАН “Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения” № АААА-А18-118021490111-5 и НИОКР МГУ “Анализ структурного и хорологического разнообразия высших растений в связи с проблемами их филогении, таксономии и устойчивого развития” № АААА-А16-116021660045-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Е.Б., 1985. Овсяница нитевидная (*Festuca filiformis* Roug.) в Европейской части СССР // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. № 2. С. 29–31.
- Бузунова И.О., Конечная Г.Ю., Цвелёв Н.Н., 2004. Дополнение к флоре Смоленской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 109. № 3. С. 74–75.
- Герасимова С.А., 2016. “Я убит подо Ржевом”: трагедия Мончаловского “котла”. М.: Яуза. 377 с.
- Доусон Р.Б., 1957. Создание и содержание газона. М.: Изд-во Мин-ва коммунального хоз-ва РСФСР. 217 с.
- Ефимов П.Г., Конечная Г.Ю., 2018. Конспект флоры Псковской области (сосудистые растения). М.: Т-во науч. изд. КМК. 471 с.
- Калашников А.С., 2018. Первая Ржевско-Вяземская операции на берегах река Осуга. Ч. 1–2. <https://ok.ru/osugagrapp/topic/68643282679231>
- Красная книга Калужской области, 2006. Калуга: Золотая Аллея. 608 с.
- Крылов А.В., Воронкина Н.В., Решетникова Н.М., 2021. Дополнения к флоре Калужской области и Средней России по материалам 2020 г. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 126. № 3. С. 24–25.
- Маевский П.Ф., 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Т-во науч. изд. КМК. 635 с.
- Майоров С.Р., Решетникова Н.М., 2021. Дополнения к флоре Средней России из Калужской области (по материалам 2020) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 126. № 3. С. 22–24.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В., 2012. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Т-во науч. изд. КМК. 536 с.
- Меринков В.Г., 2003. Флористические находки в Смоленской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 108. № 3. С. 82–83.
- Назаров М.И., 1927. Адвентивная флора средней и северной части РСФСР за время войны и революции // Изв. Гл. бот. сада СССР. Т. 26. № 3. С. 223–234.
- Нотов А.А., 1994. Дополнения к флоре Тверской области // Флора и растительность Тверской области. Тверь: Изд-во ТвГУ. С. 4–12.
- Нотов А.А., Нотов В.А., 2019. О полемоховых и абригенных 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 // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 125. № 3. С. 38–41.
- Нотов А.А., Нотов В.А., 2020б. Дополнения к флоре Тверской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 125. № 6. С. 40–45.
- Нотов А.А., Мейсунова А.Ф., Зуева Л.В., Андреева Е.А., 2018. Среднеевропейские виды во флоре Тверского региона на рубеже XIX–XX веков // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2. С. 204–215.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Андреева Е.А., 2019а. Полемоховы 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-полемохов 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 полемохов // Полевой журн. 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 полемоховых популяциях *Colchicum autumnale* // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4 (60). С. 95–105.
- Огненная дуга, 2003. М.: Звонница МГ. 631 с.
- Панасенко Н.Н., 2019. *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl в Брянской области // Разнообразие растительного мира. № 3 (3). С. 26–38.
- Панасенко Н.Н., Решетникова Н.М., 2021. Урочище “Зеленинский лес” — центр разнообразия растений-полемохов в Брянской области // Бот. журн. Т. 106. (в печати).
- Перечень (список) видов грибов, лишайников и растений, занесенных в Красную книгу Смоленской области (по состоянию на 1 марта 2012 г.): Приложение 1 к Приказу и.о. начальника Департамента Смоленской области по охране, контролю и регулированию использования объектов животного мира и среды их обитания № 119 от 29 мая 2012 г. http://oopt.aari.ru/sites/default/files/documents/Departament-Smolenskoy-oblasti-po-ohrane-kontrolyu-i-regulirovaniyu-ispolzovaniya-obektov-zhivotnogo-m/N119_29-05-2012.pdf

- Приказ о маскировке аэродромов, войсковых частей и важных военных объектов округов № 0042 от 19.06.1941 по Комиссариату обороны СССР, 2008 // 1941. Борьба за господство в воздухе / Под ред. Хазанова Д.Б. М.: Яуза, ЭКСМО. С. 575–576.
- Решетникова Н.М., 2015а. Путь появления некоторых западноевропейских растений в Калужской области – путь следования немецкой армии в 1941–1943 // Рос. журн. биол. инвазий. № 4. С. 95–104.
- Решетникова Н.М., 2015б. Дополнения к флоре Калужской области по материалам 2014 г. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 120. № 6. С. 69–74.
- Решетникова Н.М., 2016. Новые и редкие для Средней России виды растений, найденные в Калужской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 121. № 3. С. 66–69.
- Решетникова Н.М., 2018. Дополнения к флоре Калужской области по материалам 2015–2016 гг. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 123. № 3. С. 64–70.
- Решетникова Н.М., 2019. Новые данные по флоре Смоленской области (2017–2018) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 124. № 3. С. 36–43.
- Решетникова Н.М., 2020. Дополнения к флоре Калужской области и Средней России по материалам 2019 г. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 125. № 3. С. 51–57.
- Решетникова Н.М., Киселева Л.Л., 2021. Дополнения к флоре Орловской области по материалам 2020 г. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 126. С. 31–33.
- Решетникова Н.М., Майоров С.Р., 2020. Дополнения к флоре Средней России // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 125. № 3. С. 42–46.
- 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.
- 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-полюхохоры Калужской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4 (60). С. 106–132.
- Решетникова Н.М., Панасенко Н.Н., Щербаков А.В., 2021а. Дополнения к флоре Брянской области по материалам 2020 г. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 126. № 3. С. 28–31.
- Решетникова Н.М., Щербаков А.В., Королькова Е.О., 2021б. Поиски центральноевропейских растений на месте дислокации немецких войск в Калужской области // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 14. (в печати).
- Ротов Р.А., Швецов А.Н., 1989а. К флоре усадебных парков Подмоскovie // Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР. Т. 154. С. 27–30.
- Ротов Р.А., Швецов, А.Н., 1989б. Очаги натурализации адвентивных видов в усадебных парках Подмоскovie // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР (Мат-лы совещания 1–3 февраля 1989 г.). М.: Наука. С. 32–33.
- Руководство по эксплуатации гражданских аэродромов Российской Федерации (РЭГА РФ-94), утвержденное приказом Директора Департамента воздушного транспорта от 19.09.1994 № ДВ-98. <https://docs.cntd.ru/document/1200029032>
- Сенников А.Н., 2006. Находки новых и редких видов *Hieracium* (Asteraceae) в Тверской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 111. № 6. С. 60–63.
- Сенников А.Н., 2012. Горькая память земли: Растения-полюхохоры в Восточной Фенноскандии и Северо-Западной России // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры России и стран ближнего зарубежья. Ижевск: ИИКИ. С. 182–185.
- Скворцов А.К., 2005. Несколько дополнений к флоре Смоленской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 110. № 2. С. 65–66.
- Хааре А.О., 1979. Новое местонахождение реликтовых видов в Ленинградской области // Новости сист. высш. раст. Т. 15. С. 240–247.
- Цвелев Н.Н., 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА. 781 с.
- Щербаков А.В., Решетникова Н.М., 2017. Где искать растения-полюхохоры в Смоленской области? // Изучение адвентивной и синантропной флоры России и стран ближнего зарубежья: итоги, проблемы, перспективы: Мат-лы V междунар. науч. конф. (Ижевск, 6–8 сентября 2017 г.). М.; Ижевск: Ин-т комп. исследований. С. 134–137.
- Щербаков А.В., Киселева Л.Л., Панасенко Н.Н., Решетникова Н.М., 2013. Растения – живые следы пребывания группы армий “Центр” на русской земле // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2013: Мат-лы межрегион. науч. конф. (г. Курск, 6 апреля 2103 г.). Курск. С. 198–202.
- Ястребов В.Н., 2019. Фортификация пехоты вермахта // Немецкие полевые оборонительные рубежи (Западный фронт 1942/43 гг.). М.: Воен. изд-во 1945. <http://znamyarodini.ru/stati/stati/fortifikatciia-pekhoty-vermakhta>
- Ahti T., Hämet-Ahti L., 1971. Hemerophilous flora of the Kuusamo district, northeast Finland, and the adjacent part of Karelia, and its origin // Ann. Bot. Fenn. V. 8. № 1. P. 1–91.
- Alm T., 2015. Plant species introduced by foreigners according to folk tradition in Norway and some other European countries: Xenophobic tales or not? // J. Ethnobiol. Ethnomed. V. 11. Art. 72.
- Alm T., Piirainen M., 2000. Krigsspredte arter i Sør-Varanger, Finnmark: Knollerteknapp *Lathyrus linifolius* // Blyttia. V. 58. № 3–4. P. 174–177.
- Alm T., Piirainen M., 2001. Krigsspredte arter i Sør-Varanger, Finnmark: Storengkall *Rhinanthus serotinus* // Blyttia. V. 59. № 2. P. 104–107.
- Alm T., Edvardsen H., Elven R., 1989. Vaid (*Isatis tinctoria*) på Nordlandskysten — utbredelse og økologi // Blyttia. V. 47. № 1. P. 3–12.
- Alm T., Piirainen M., Often A., 2000a. Krigsspredte arter i Sør-Varanger, Finnmark: Vadderot *Phyteuma spicatum* og svartvadderot *P. nigrum* // Blyttia. V. 58. № 1. P. 46–54.

- Alm T., Piirainen M., Often A., 2000b. Krigsspredte arter i Sør-Varanger, Finnmark: Stjernemarikepe (*Alchemilla acutiloba*) — enoversett art? // Polarflokken. V. 24. P. 17–24.
- Alm T., Piirainen M., Often A., 2000c. Korsknapp (*Glechoma hederacea*) i Nord-Norge, med noen kommentarer til funn i nabolandene // Polarflokken. V. 24. P. 49–58.
- Alm T., Often A., Piirainen M., 2001a. Krigsspredte arter i Sør-Varanger, Finnmark: Flatsiv *Juncus compressus*, knappsv *Juncus conglomeratus* oglyssiv *Juncus effusus* // Blyttia. V. 59. № 1. P. 7–14.
- Alm T., Often A., Piirainen M., 2001b. Krigsspredte arter i Sør-Varanger, Finnmark: Hvitfrytle *Luzula luzuloides* — med noen kommentarer til øvrige nordnorske forekomster // Blyttia. V. 59. № 3. P. 147–151.
- Alm T., Often A., Piirainen M., 2003. Engtoppklokke *Campanula glomerata* ssp. *glomerata* i Sør-Varanger, Finnmark — med noen kommentarer till toppklokkene i Nord-Norge // Blyttia. V. 61. № 1. P. 21–28.
- Alm T., Piirainen M., Often A., 2009. *Centaurea phrygia* subsp. *phrygia* as a German polemochore in Sør-Varanger, NE Norway, with notes on other taxa of similar origin // Bot. Jahrb. Syst. V. 127. P. 417–432.
- Berg R.Y., 1962. Nye utbredelsesdata for norske karplanter // Blyttia. V. 20. № 2. P. 49–82.
- Bertelsen O.A., 1994. Russerne forhindret sult og nød // Minner fra en krig. Sør-Varanger 1940–1944 / Ed. Tannvik K. Kirkenes: Andersgrotta. P. 37–38.
- Buchner A., 2001. Das Handbuch der Deutschen Infanterie 1939–1945: Gliederung, Uniformen, Bewaffnung, Ausrüstung, Einsätze. Dörfler: Nebel-Verlag. 227 S.
- Bureau E., 1874. Séance du 8 Mai 1874 // Bull. Soc. Bot. France. V. 21. P. 152–168.
- Fowler J.T., 2001. Axis Cavalry in World War II. Oxford: Osprey Publ. 48 p.
- Franke N., 2015. Der Westwall in der Landschaft. Mainz: Ministerium für Umwelt, Landwirtschaft, Ernährung, Weinbau und Forsten Rheinland Pfalz. 82 S.
- Gaudefroy E., Mouillefarine E., 1871. Note sur des plantes méridionales observées aux environs de Paris (Florule obsidionalis) // Bull. Soc. Bot. France. V. 18. P. 246–252.
- Gaudefroy E., Mouillefarine E., 1872. La florule obsidionale des environs de Paris en 1872 // Bull. Soc. Bot. France. V. 19. P. 266–277.
- Gras A., 1861. Souvenirs d'uneherborisation a Verceil // Bull. Soc. Bot. France. V. 8. P. 684–689.
- Jarymowycz R.J., 2008. Cavalry from Hoof to Track. Westport: Greenwood Publishing Group. 276 p.
- Mannerkorpi P., 1944. Uhtuan taistelurintamalla saapuneista tulokaskasveista // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. V. 20. № 5. P. 39–51.
- Mucina L., 1997. Conspectus of classes of the European vegetation // Folia Geobot. Phytotax. V. 32. № 2. P. 117–172.
- Mucina L., Bueltmann H., Dierssen K., Theurillat J.P., Raus T. et al., 2016. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veget. Sci. V. 19. Suppl. 1. P. 3–264.
- Niemi B., 1969. Influence of the Soviet tenancy on the flora of the Porkkala area // Acta Bot. Fenn. V. 84. P. 1–52.
- Often A., 2000. Lodnefølblom (*Leontodon hispidus*) ogormrot (*Bistorta major*) krigsspredte til Sør-Varanger (Finnmark), samtlitt om høyimporttil Kirkenes-området under sistekrig // Polarflokken. V. 24. P. 187–190.
- Often A., Alm T., 1997. Russehøymol (*Rumex confertus*) i Norge og tilgrensende strøk av Russland // Blyttia. V. 55. № 4. P. 189–199.
- Piirainen M., 1997a. *Briza media* in Sør-Varanger, new for Finnmark // Polarflokken. V. 21. P. 273–274.
- Piirainen M., 1997b. *Centaurea scabiosa* och några andra växtfynd vid Grense Jakobselv, Sør-Varanger // Polarflokken. V. 21. P. 279–282.
- Piirainen M., 2001. Stor ormrøt (*Bistorta major*) i Neiden, Sør-Varanger — det andra fyndet i Nordnorge // Polarflokken. V. 25. P. 199–201.
- Piirainen M., 2006. Baltiskdaggkåpa (baltiskmarikåpe, *Alchemilla baltica*) i Sør-Varanger // Polarflokken. V. 30. P. 79–82.
- Piirainen M., Alm T., 1998. *Galium* × *pomeranicum* (= *G. album* × *verum*) in Sør-Varanger, Finnmark // Polarflokken. V. 22. P. 93–97.
- Piirainen M., Alm T., 2001. Syvhornmarikåpe *Alchemilla heptagona* Juz. Ogmånemarikåpe *A. semilunaris* Alechin i Sør-Varanger, Finnmark — to nyearter for Norge // Blyttia. V. 59. № 3. P. 152–161.
- Piirainen M., Chkalov A., 2018. *Alchemilla parvipila* 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.
- Piirainen M., Alm T., Often A., 1998. Storsyre (*Rumex thyrsiflorus* Fingerh.) — første funn i Finnmark // Blyttia. V. 56. № 3. P. 166–173.
- POWO, 2020. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- Sætra H., 1972. Ny nordgrense for *Scirpus silvaticus* L. // Blyttia. V. 30. № 2. P. 115–116.
- Stahel D., 2009. Operation Barbarossa and Germany's Defeat in the East. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 483 p.
- Thellung A., 1917. Stratiobotanik // Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich. V. 62. S. 327–335.
- Uotila P., Suominen J., 1976. The *Chenopodium* species in Finland, their occurrence and means of immigration // Ann. Bot. Fenn. V. 13. № 1. P. 1–25.
- Velev N., 2018. *Arrhenatheretalia elatioris* uncritical checklist of Europe // Phytol. Balcan. V. 24. № 1. P. 99–147.
- Wearn J.A., 2016. Seeds of change — polemobotany in the study of war and culture // J. War Cult. Stud. V. 9. № 3. P. 271–284.

The Great Patriotic War as a factor of florogenesis: Results of the search for polemochores in Central Russia

N. M. Reshetnikova^{a, *}, A. A. Notov^b, S. R. Mayorov^c, A. V. Shcherbakov^c

^a*Tsitsin Main Botanical Garden, RAS
Botanic str., 4, Moscow, 127276 Russia*

^b*Tver State University
Zhelyabova str., 33, Tver, 170100 Russia*

^c*Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology
Leninskie gory, 1, bld. 12, Moscow, 119234 Russia*

**e-mail: n.m.reshet@yandex.ru*

On the territory of Central Russia in the places of deployment of German troops, more than 45 species of plants introduced during military operations (polemochores) have been identified. The specificity of their distribution in the regions of Central Russia is due to the mutual influence of military-historical and natural factors. The initial level of polemochores diversity was determined by the volume and composition of the imported diaspores, which depended on the duration of the occupation and the specifics of the combat operations. The greatest number of polemochores species were found in close proximity to transit nodes connecting railways with unpaved local roads and near locations of army warehouses. The main source of polemochores seeds was fodder for the horses. In addition, in some areas, grass mixtures were apparently used to mask positions. The type of plant communities, the level of landscape transformation, the nature of the economic use of the territory and the specifics of the successional dynamics of the vegetation cover were of great importance for the preservation of polemochores. Polemochores are stable in meadows, clearings and edges in light forests that are not affected by intensive economic activity and are little transformed during successional shifts. In secondary forest communities formed on the site of meadow and ruderal habitat, first of all, species with wider ecological amplitude are preserved. The vast majority of polemochores do not show a tendency to further spreading, but some species may settle outside their original habitats. In areas associated with key strategic wartime sites (for example, the Rzhev-Vyazma bridgehead), the plant community role of Central European species may be significant, and the formed communities may show similarities with Central European meadow communities. Authors mentioned reported cases of hybridization between polemochores with native species. The results obtained indicate that the Great Patriotic War became an important factor in the modern genesis of the flora of Central Russia.

ПРОФЕССОР В. Ф. КРАПИВИН (1936–2021)

DOI: 10.31857/S0044459621040072



5 мая 2021 г. после непродолжительной болезни ушел из жизни крупный специалист в области информатики, экоинформатики и геоинформационного мониторинга окружающей среды, доктор физико-математических наук, профессор, Заслуженный деятель науки Российской Федерации, **Владимир Федорович Крапивин**. С его именем тесно связано становление и развитие отечественной теоретической глобальной экологии.

Владимир Федорович Крапивин родился 8 апреля 1936 г. в селе Большие Избищи Трубетчинского района тогда Воронежской области (с 1937 г. — Рязанской, с 1954 г. — Липецкой области). В 1954 г. окончил с серебряной медалью среднюю школу № 1 в г. Лебедянь (Липецкая область) и поступил на механико-математический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, который окончил по специальности “математика”. Научную деятельность начал еще во время учебы в университете под руководством академика А.Н. Тихонова, за-

нимаясь в основном моделированием газовых потоков при их обтекании многоступенчатых ракет.

После окончания университета в 1959 г. В.Ф. Крапивин пришел в Институт радиотехники и электроники АН СССР, где проработал до конца жизни, пройдя путь от младшего научного сотрудника в лаборатории прикладной математики до заведующего отделом информатики. Под научным руководством и при консультациях д. ф.-м. н. Б.С. Флейшмана он защитил диссертацию кандидата физико-математических наук “Аналитические методы решения непрерывных игр и игр с шумами” по специальности “радиофизика, включая квантовую” в 1966 г. и диссертацию доктора физико-математических наук “Исследования по теории живучести сложных систем с приложениями к экологии” по специальности “геофизика” — в 1973 г.; звание профессора получил в 1987 г.

В 1992 г. В.Ф. Крапивин был избран действительным членом Российской академии естественных наук, в 2000 г. был избран действительным членом Болгарской академии науки, новой культуры и устойчивого развития, в 2002 г. — членом международного научного общества Sigma Xi по распространению научных знаний среди молодых специалистов, был ответственным за выполнение планов научного сотрудничества между РАН и Научным центром естественных наук и технологий Вьетнама по направлению “Современные проблемы экоинформатики”, в 2012 г. избран почетным профессором университета Nguyen Tat Thanh (г. Хошимин, Вьетнам). С 2003 г. возглавлял созданный им ООО “Институт проблем экоинформатики РАЕН”, был членом бюро секции “Кибернетика и вопросы экологии” РНТОРЭС им. А.С. Попова, Совета по экологическому мониторингу Госкомитета по экологии и природным ресурсам Российской Федерации, экспертного совета ВАК РФ по присуждению ученых степеней, членом редколлегий ряда научных журналов, экспертом Российского фонда фундаментальных исследований и Российского научного фонда.

В 1999 г. В.Ф. Крапивину было присвоено звание Заслуженного деятеля науки Российской Федерации, он был награжден орденами и медалями РФ, серебряной медалью ВДНХ (1982), медалями Федерации космонавтики

СССР им. акад. М.В. Келдыша (1990) и акад. В.П. Макеева (1992).

Круг научных интересов В.Ф. Крапивина был связан с созданием методов математического моделирования сложных информационных систем и условно может быть разделен на три основные части:

- теория живучести сложных систем;
- моделирование глобальных биосферно-климатических и социально-экономических процессов и синтез глобальных систем геоинформационного мониторинга;
- теория экоинформатики.

Полученные им теоретические результаты по теории живучести сложных систем легли в основу его докторской диссертации и были обобщены в монографиях (Крапивин, 1972а, 1978). Свойство системы активно (при помощи соответствующим образом организованной структуры и поведения) противостоять вредным воздействиям внешней среды и выполнять свои функции в заданных условиях такого воздействия называется *живучестью системы*. Основой теории живучести сложных систем являются конструктивные алгоритмы решения задач теории игр и методы компьютерной обработки больших потоков статистической информации в условиях динамики параметров изучаемых систем, их нестационарности и наличия неустранимой неопределенности. Им был разработан теоретико-игровой аппарат для моделирования сложных систем и предложены конструктивные алгоритмы решения возникающих здесь математических задач. Эти общетеоретические (системологические) и методические построения нашли свое применение при оценке живучести экосистем в рамках системной экологии.

Дальнейшие исследования В.Ф. Крапивина были связаны с обработкой больших статистических массивов данных и развитием методов математического моделирования глобальных процессов в биосфере в составе групп ученых под руководством акад. Н.Н. Моисеева (оценка последствий возможной глобальной ядерной войны, эффект “ядерной зимы”) и акад. К.Я. Кондратьева (оценка последствий антропогенного воздействия на климат Земли) (Крапивин и др., 1982; Арманд и др., 1987; Кондратьев и др., 2002; Кондратьев, Крапивин, 2004; Савиных и др., 2007, и др.). Здесь нашли свое применение результаты теории живучести сложных систем применительно к глобальной системе “природа–общество”, что позволило предложить методики совместного использования технологии моделирования, оптических и микроволновых дистанционных измерений для решения задач глобальной экодинамики. Этот новый подход к информационному обеспечению изучения окружающей среды получил название *ГИМС-технологии* (геоин-

формационные мониторинговые системы) в соответствии с формулой ГИМС = ГИС + Модель (Арманд и др., 1987; Kondratyev, 2002, 2003, 2004; Бурков, Крапивин, 2009; Krapivin, Shutko, 2012, и др.). Это позволило осуществить синтез накопленных знаний в виде пространственной имитационной модели динамики загрязнений Арктического бассейна, пригодной для оценки распределений загрязнителей по акваториям арктических морей, проанализировать процессы взаимодействия почвенно-растительных формаций с биогеохимическим циклом углерода и других биогенных элементов (в частности, моделирование динамики лесных экосистем), оценить эффективность формирования баз данных тропического циклогенеза (алгоритмы обработки информации, а также методы исследования различных процессов, происходящих в тропических циклонах, с использованием космических и других данных), решить другие задачи прогнозирования природных катастроф с выделением роли антропогенных факторов в их возникновении.

Наконец, третье направление, которое активно развивал В.Ф. Крапивин, – теоретические основы экологической информатики (экоинформатики) (Крапивин, Кондратьев, 2002; Крапивин, Потапов, 2002; Nitu et al., 2004; Савиных и др., 2007; Бурков, Крапивин, 2009; Krapivin, Shutko, 2012; Krapivin et al., 2015, и др.), которое он понимал как междисциплинарное направление науки, объединяющее ГИС, глобальное моделирование, ГИМС, экспертные системы и учитывающее социально-экономические аспекты природоохранной деятельности человечества. Таким образом, экоинформатика объединяет экологические и информационные науки; в самом общем плане это наука о применении методов математического моделирования и вычислительной техники к изучению функционирования экосистем.

Научная деятельность В.Ф. Крапивина характеризуется широкими международными контактами с учеными США, Японии, Англии, Китая, Вьетнама, Румынии, Греции и Болгарии. Он подготовил 4 докторов и 21 кандидата наук. Один из авторов этой заметки (Ф.А. Мкртчян), являясь прямым учеником Б.С. Флейшмана, всю трудовую жизнь работал под руководством В.Ф. Крапивина (только совместных публикаций у них более 200); в научной судьбе других он сыграл большую положительную роль, поддерживав на этапе защиты докторских диссертаций. В.Ф. Крапивин был доступным и доброжелательным человеком, уделял много времени поддержке молодых ученых. Он щедро делился своими научными идеями и конструктивно обсуждал спорные результаты других.

Завершая наше эссе об этом удивительно талантливом, широко образованном, интеллигентном и очень доброжелательном человеке, приве-

дем цитату из работы (Крапивин, 1978; Бурков, Крапивин, 2009, с. 9), которая может служить квинтэссенцией (планом) научного творчества В.Ф. Крапивина: “Международный опыт и опыт национальных организаций в области мониторинга подсказывает необходимость синтеза комплексных систем сбора и обработки данных об окружающей среде. В таких системах обычно объединяются измерительные приборы, компьютерные средства и алгоритмы обработки данных. Конкретная реализация систем мониторинга требует определенной спецификации этих средств. (...) В результате соединения системы сбора информации об окружающей среде, модели функционирования геоэкосистемы данной территории, системы компьютерного картографирования и средств искусственного интеллекта синтезируется единая ГИМС территории, обеспечивающая прогнозные оценки последствий реализации технологических проектов и другие оценки функционирования геоэкоистемы”. В.Ф. Крапивин много сделал для конструктивной реализации этого плана; завершать его придется нам, его ученикам и последователям, уже, к сожалению, без Владимира Федоровича...

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арманд Н.А., Крапивин В.Ф., Мкртчян Ф.А., 1987. Методы обработки данных радиофизического исследования окружающей среды. М.: Наука. 270 с.
- Бурков В.Д., Крапивин В.Ф., 2009. Экоинформатика: алгоритмы, методы и технологии. М.: МГУЛ. 432 с.
- Кондратьев К.Я., Крапивин В.Ф., 2004. Моделирование глобального круговорота углерода. М.: Физматлит. 336 с.
- Кондратьев К.Я., Крапивин В.Ф., Филлипс Г.В., 2002. Проблемы загрязнения высокоширотной окружающей среды. СПб.: Изд-во СПбГУ. 280 с.
- Крапивин В.Ф., 1966. Аналитические методы решения непрерывных игр и игр с шумами. Автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук. М.: Ин-т радиотехники и электроники АН СССР. 10 с.
- Крапивин В.Ф., 1972а. Теоретико-игровые методы синтеза сложных систем в конфликтных ситуациях. М.: Сов. радио. 192 с.
- Крапивин В.Ф., 1972б. Исследования по теории живучести сложных систем с приложениями к экологии. Автореф. дис. ... докт. физ.-мат. наук. М.: Ин-т океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР. 32 с.
- Крапивин В.Ф., 1978. О теории живучести сложных систем. М.: Наука. 247 с.
- Крапивин В.Ф., Кондратьев К.Я., 2002. Глобальные изменения окружающей среды: экоинформатика. СПб.: Изд-во СПбГУ. 724 с.
- Крапивин В.Ф., Потанов И.И., 2002. Методы экоинформатики. М.: ВИНТИ. 496 с.
- Крапивин В.Ф., Свирежнев Ю.М., Тарко А.М., 1982. Математическое моделирование глобальных биосферных процессов. М.: Наука. 272 с.
- Савиных В.П., Крапивин В.Ф., Потанов И.И., 2007. Информационные технологии в системах экологического мониторинга. М.: Геодезкартиздат. 388 с.
- Kondratyev K. Ya., Krapivin V.F., Phillips G.W., 2002. Global Environmental Change: Modelling and Monitoring. Berlin: Springer. 319 p.
- Kondratyev K. Ya., Krapivin V.F., Varotsos C.A., 2003. Global Carbon Cycle and Climate Change. Chichester: Springer. 368 p.
- Kondratyev K. Ya., Krapivin V.F., Savinykh V.P., Varotsos C.A., 2004. Global Ecodynamics: A Multidimensional Analysis. Chichester: Springer/PRAXIS. 658 p.
- Krapivin V.F., Shutko A.M., 2012. Information Technologies for Remote Monitoring of the Environment. Chichester: Springer/PRAXIS. 498 p.
- Krapivin V.F., Varotsos C.A., Soldatov V.Y., 2015. New Ecoinformatics Tools in Environmental Science: Applications and Decision-Making. L.: Springer. 903 p.
- Nitu C., Krapivin V.F., Pruteanu E., 2004. Ecoinformatics: Intelligent Systems in Ecology. Onesti; Bucharest: Magic Print. 410 p.

П. М. Брусиловский, Ф. А. Мкртчян,
Ю. М. Полищук, Г. С. Розенберг