

ISSN 0044-4596

Том 84, Номер 2

Апрель - Июнь 2023



ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 84, номер 2, 2023

(Воспроизводится в журнале “Current Contents”)

| | |
|--|-----|
| Роль человеческого сывороточного альбумина в профилактике и лечении болезни Альцгеймера <i>М. П. Шевелёва, Е. И. Дерюшева, Е. Л. Немашкалова, А. В. Мачулин, Е. А. Литус</i> | 83 |
| Адаптивные реакции древнейших ископаемых организмов: возможные эволюционные причины возникновения социальности <i>Е. Л. Сумина, Д. Л. Сумин</i> | 98 |
| Тринадцать лет мониторинга ценопопуляции <i>Eritrichium caucasicum</i> : стохастическая скорость роста в условиях репродуктивной неопределенности <i>Д. О. Логофет, Л. Л. Голубятников, Е. С. Казанцева, Н. Г. Уланова, М. И. Хомутовский, Д. К. Текеев</i> | 114 |
| Оценка динамики флоры орхидных (Orchidaceae: Magnoliophyta) России на основании сравнения материалов, накопленных до 1951 г. и в 1961–2010 гг. <i>П. Г. Ефимов</i> | 127 |
| Гербарии России: роль в изучении биоразнообразия страны, проблемы сохранения и рационального использования <i>Э. В. Гарин, Д. В. Гарина</i> | 144 |
| Пространственная организация населения птиц Восточного Алтая в первой половине лета <i>Е. Н. Бочкарёва, О. Б. Митрофанов</i> | 155 |

Contents

Vol. 84, No. 2, 2023

(Indexed in “Current Contents”)

| | |
|---|-----|
| The role of human serum albumin in prevention and treatment of Alzheimer’s disease <i>M. P. Shevelyova, E. I. Deryusheva, E. L. Nemashkalova, A. V. Machulin, E. A. Litus</i> | 83 |
| Adaptive reactions of ancient fossil organisms: Likely evolutionary causes of sociality emergence <i>E. L. Sumina, D. L. Sumin</i> | 98 |
| Thirteen years of monitoring a coenopopulation of <i>Eritrichium caucasicum</i> : Stochastic growth rate under reproductive uncertainty <i>D. O. Logofet, L. L. Golubyatnikov, E. S. Kazantseva, N. G. Ulanova, M. I. Khomutovsky, D. K. Tekeev</i> | 114 |
| The dynamics of the orchid flora of Russia as revealed by comparison of the data before 1951 and in 1961–2010 <i>P. G. Efimov</i> | 127 |
| Herbaria of Russia: The role in the study of biodiversity of the country, the problems of conservation and management <i>E. V. Garin, D. V. Garina</i> | 144 |
| Spatial organization of the bird assemblages of the Eastern Altai in the first part of summer <i>E. N. Bochkareva, O. B. Mitrofanov</i> | 155 |

УДК 577.2,573.6

РОЛЬ ЧЕЛОВЕЧЕСКОГО СЫВОРОТОЧНОГО АЛЬБУМИНА В ПРОФИЛАКТИКЕ И ЛЕЧЕНИИ БОЛЕЗНИ АЛЬЦГЕЙМЕРА

© 2023 г. М. П. Шевелёва¹, Е. И. Дерюшева¹, Е. Л. Немашкалова¹,
А. В. Мачулин², Е. А. Литус^{1, *}

¹Институт биологического приборостроения с опытным производством РАН, обособленное подразделение ФИЦ
“Пушкинский научный центр биологических исследований РАН”
Пр-т Науки, 3, Пушкино, Московская обл., 142290 Россия

²Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрябина РАН, обособленное подразделение ФИЦ
“Пушкинский научный центр биологических исследований РАН”
Пр-т Науки, 3, Пушкино, Московская обл., 142290 Россия

*E-mail: ealitus@gmail.com

Поступила в редакцию 19.08.2022 г.

После доработки 08.01.2023 г.

Принята к публикации 22.03.2023 г.

Болезнь Альцгеймера (БА) была и остается основной причиной развития деменции у возрастных пациентов. Данное нейродегенеративное заболевание характеризуется прогрессирующим течением и относится к группе социально значимых. Существует несколько гипотез развития БА: тау-гипотеза, амилоидная гипотеза, холинергическая гипотеза, гипотезы окислительного стресса и воспаления. Отсутствие общепринятого представления об этиологии и патогенезе БА препятствует разработке новых эффективных способов ее лечения и профилактики. В клинической практике широко используются ингибиторы холинэстеразы, облегчающие симптомы заболевания, но не влияющие на его течение. В 2021 г. впервые был одобрен препарат для проведения патогенетической терапии БА (адуканумаб), способствующий снижению содержания β -амилоидного пептида (А β) в головном мозге пациентов. Другим перспективным подходом к терапии БА, направленным на выведение А β из центральной нервной системы пациента, является воздействие на человеческий сывороточный альбумин (ЧСА), который переносит 90% А β в сыворотке крови и 40–90% А β в цереброспинальной жидкости. В клинической практике уже был апробирован и показал свою эффективность плазмаферез с заменой собственного ЧСА на очищенный терапевтический препарат альбумина. Еще одним вариантом такого подхода является усиление взаимодействия ЧСА с А β посредством воздействия экзогенных и эндогенных лигандов ЧСА, таких как серотонин, ибупрофен и некоторые ненасыщенные жирные кислоты. Исследования *in vivo* подтверждают ассоциацию данной группы лигандов с патогенезом БА. Перечисленные вещества относятся к хорошо изученным естественным метаболитам или лекарственным препаратам, что существенно упрощает разработку новых методов терапии и профилактики БА с их использованием. В целом, новое направление научных исследований, посвященных изучению ЧСА в качестве переносчика и депо А β в крови и цереброспинальной жидкости, позволит расширить наши представления о метаболизме А β и его роли в патогенезе БА.

DOI: 10.31857/S0044459623020069, EDN: RAPODG

БОЛЕЗНЬ АЛЬЦГЕЙМЕРА: ОСНОВНЫЕ ТЕОРИИ ПАТОГЕНЕЗА И ПОДХОДЫ К ТЕРАПИИ

Деменция – патологическое состояние, характеризующееся нарушением мыслительной и стойким снижением познавательной деятельности. При этом пациент утрачивает ранее приобретенные знания и навыки, а также частично или полностью лишается способности к обучению (Arvanitakis et al., 2019). Деменцию относят к основным причинам инвалидизации и социальной дезадаптации пожилых людей: по данным ВОЗ,

доля пациентов с деменцией среди населения в возрасте 60 лет и старше составляет 6–8%. Цифры заболеваемости неуклонно растут: согласно прогнозам, численность пациентов с деменцией к 2050 г. увеличится более чем втрое и составит 152 млн человек (GBD 2019..., 2022). В 60–70% случаев причиной развития деменции является болезнь Альцгеймера (БА) (по данным ВОЗ), относящаяся к группе нейродегенеративных заболеваний и характеризующаяся прогрессирующим течением (Kumar et al., 2022). Несмотря на множество исследований, посвященных изучению

этой патологии, до сих пор нет полного представления об ее этиологии и патогенезе и не разработано эффективной общепринятой схемы лечения пациентов с диагнозом БА. В то же время данная категория пациентов требует особого ухода и поддерживающей терапии в течение длительного периода, что обуславливает большую социальную и экономическую значимость БА (постановлением Правительства РФ № 715 от 01.12.04 отнесено к категории социально значимых заболеваний).

Существует несколько теорий развития БА: тау-гипотеза, амилоидная гипотеза, холинергическая гипотеза, гипотезы окислительного стресса и воспаления, — каждая рассматривает соответствующее звено патогенеза в качестве решающего фактора в течение заболевания.

Основными патоморфологическими признаками БА, локализованными в головном мозге пациентов, считаются отложения β -амилоидного пептида (А β) в виде синильных бляшек, нейрофибриллярные клубки и массовая гибель нейронов (Cheignon et al., 2018; Sheppard, Coleman, 2020). А β образуется из трансмембранного белка — предшественника бета-амилоида. Основными его разновидностями являются пептиды длиной 40 и 42 аминокислоты (А β 40 и А β 42) (Murphy, LeVine, 2010). Амилоидная гипотеза развития БА предполагает, что именно накопление А β в головном мозге пациента приводит к образованию нейрофибриллярных клубков (Sadigh-Eteghad et al., 2015), воспалению (Meraz-Ríos et al., 2013), нарушению синаптической передачи (Shankar, Walsh, 2009) и гибели нейронов (Moreira et al., 2010), что сопровождается характерной клинической картиной. О первостепенной роли А β в течение БА говорит и то, что амилоидные отложения появляются до развития клинической картины заболевания (Vandesquille et al., 2014), а нейротоксичность различных форм А β подтверждена *in vivo* и *in vitro* (Carrillo-Mora et al., 2014). Наследственные формы БА связывают с нарушением метаболизма А β и в первую очередь с ускорением его продукции (Cheignon et al., 2018). В то же время было показано, что у пациентов с диагнозом БА нарушено выведение А β из центральной нервной системы (ЦНС), снижены концентрация и активность ферментов, отвечающих за протеолиз А β (Wang et al., 2006; Zhang et al., 2018). Предполагается, что нарушение выведения А β из ЦНС приводит к его накоплению и развитию спорадических форм БА, составляющих более 90% всех случаев (Bali et al., 2012). Одним из основных доводов против амилоидной гипотезы до недавнего времени было отсутствие лекарственных средств с подтвержденной эффективностью для лечения БА, направленных против А β , его мономерных, олигомерных и фибриллярных форм. Данный аргумент был частично снят в 2021 г. после регистрации Управлением по санитарному надзору за

качеством пищевых продуктов и медикаментов (Food and Drug Administration — FDA, США) антитела к А β , препарата адуканумаб, применение которого приводило к снижению отложений А β в ЦНС пациентов с диагнозом БА и клиническим улучшением (Sevigny et al., 2016; Tampi et al., 2021). В то же время FDA потребовало проведения пострегистрационной фазы испытаний препарата для формирования окончательного решения о его клинической значимости (<https://www.fda.gov/drugs/news-events-human-drugs/fdas-decision-approve-new-treatment-alzheimers-disease>).

Еще один признак БА — внутриклеточные нейрофибриллярные клубки (Cheignon et al., 2018; Sheppard, Coleman, 2020) — представляет собой внутриклеточные скопления гиперфосфорилированного тау-белка, который в норме отвечает за поддержание цитоскелета нейронов (Metaxas, Kempf, 2016). Тау-белок подвергается множеству модификаций, включая фосфорилирование, метилирование, ацетилирование и др. (Du et al., 2018). В патологических условиях процесс гиперфосфорилирования тау-белка приводит к нарушению его ассоциации с микротрубочками, что влечет за собой их дестабилизацию и нарушение аксонального транспорта (Alonso et al., 1994; Rodríguez-Martín et al., 2013), а в дальнейшем к разрушению синапсов и нарушению взаимодействия между нейронами (Spires-Jones, Human, 2014). Данные о наличии корреляции между накоплением нейрофибриллярных клубков и степенью тяжести деменции (Brier et al., 2016) сделали тау-белок важной мишенью для разработки подходов к лечению БА. Среди них можно выделить разработку вакцин против гиперфосфорилированного тау-белка, блокаторы его агрегации, стабилизаторы микротрубочек (Du et al., 2018). Многие из этих разработок не показали себя в клинических испытаниях, и ни одна из них не была одобрена для внедрения в практику (Du et al., 2018; Mullard, 2021). Более того, у некоторых пациентов с диагнозом БА не удается обнаружить нейрофибриллярные клубки (Tiraboschi et al., 2004), и к настоящему времени не выявлены генетические формы БА, обусловленные мутациями в гене тау-белка (Goedert, Spillantini, 2001; Poorkaj et al., 2001). Все формы деменции, вызванные мутациями в гене тау-белка, классифицируют как фронтотемпоральную деменцию.

Перечисленные характерные патоморфологические признаки БА в ЦНС пациентов сопровождаются активацией микроглии и воспалением, которые играют важную роль в развитии БА. В настоящий момент показано, что персистирующий воспалительный процесс приводит к усугублению нейродегенеративных изменений, поддерживает и усиливает накопление нейрофибриллярных клубков и амилоидных бляшек (Kinney et al.,

2018). Большое количество как про-, так и противовоспалительных цитокинов и медиаторов ассоциированы с патогенезом БА (Azizi et al., 2015; Kinney et al., 2018). С другой стороны, несмотря на данные эпидемиологических исследований о снижении риска развития БА при длительном приеме нестероидных противовоспалительных препаратов (Vlad et al., 2008; Wang et al., 2015; Rivers-Auty et al., 2020) и положительные результаты, полученные для этой группы лекарственных средств на животных моделях (Lim et al., 2000; Yan et al., 2003; McKee et al., 2008), данные клинических исследований терапевтических эффектов нестероидных противовоспалительных препаратов при лечении БА неоднозначны (Hayden et al., 2007; Tschanz et al., 2013; Miguel-Álvarez et al., 2015; Ali et al., 2019). Возникшие противоречия можно объяснить неправильным выбором популяции для проведения клинических исследований, небольшой численностью групп и недостаточным периодом наблюдения (Ali et al., 2019). Было показано, что для положительного эффекта нестероидных противовоспалительных средств имеет значение возраст пациента, наличие у него АРОЕ $\epsilon 4$ аллели и длительность приема препарата (Hayden et al., 2007; Tschanz et al., 2013; Ali et al., 2019). Некоторыми исследователями высказывается предположение, что положительного эффекта от приема нестероидных противовоспалительных средств можно добиться только на ранних стадиях БА, в период начала накопления А β в головном мозге пациентов (Ali et al., 2019). В противном случае лечение такими препаратами может нанести вред пациенту из-за ингибирующих эффектов на активированную микроглию, которая на ранних этапах активации препятствует отложению А β в головном мозге (Kinney et al., 2018; Ali et al., 2019). Для окончательных выводов о клинической значимости использования нестероидных противовоспалительных средств для терапии и профилактики БА необходимо проведение длительных клинических исследований с большим числом участников. Кроме того, необходимо оценить вклад различных факторов, таких как генотип и возраст пациентов, в наблюдаемые эффекты (Ali et al., 2019).

Еще одним важным патогенетическим механизмом БА является окислительный стресс. Данный процесс не только связан с перекисным окислением липидов и окислением белков, но и задействован в реализации токсических эффектов А β (Butterfield, Lauderback, 2002; Gibson et al., 2004; Butterfield et al., 2007; Cheignon et al., 2018; Du et al., 2018). В то же время окислительный стресс — неспецифический патофизиологический механизм, который участвует в развитии не только нейродегенеративных, но и сердечно-сосудистых и раковых заболеваний (Pizzino et al., 2017). И, несмотря на его явную связь с прогрес-

сией заболевания (Christen, 2000), окислительный стресс не является ведущим фактором патогенеза БА. По этой причине антиоксиданты изучают на предмет возможного использования в терапии БА (Christen, 2000; Gella, Durany, 2009), но скорее как часть комбинированной терапии, а не в качестве самостоятельной стратегии лечения.

Одним из первых общепринятых подходов к лечению БА было использование ингибиторов холинэстеразы (Summers et al., 1981, 1986; Brinkman, Gershon, 1983). Выбор данной стратегии в лечении БА был обусловлен участием холинергических нейронов в таких важных физиологических процессах, как память, обучение, внимание, а также наличием корреляции между повреждением холинергических нейронов и степенью когнитивных нарушений при БА (Du et al., 2018). В то же время использование ингибиторов холинэстеразы приносит временный эффект и неспособно остановить развитие заболевания (Sharma, 2019).

Несмотря на многолетние споры и попытки сформулировать альтернативную теорию патогенеза БА, амилоидная гипотеза все еще остается актуальной. Со временем она дополнялась и перерабатывалась, что помогло найти новые подходы к лечению БА. Все больше исследований последних лет направлены на изучение механизмов выведения А β из ЦНС (Deane et al., 2009; Zhang et al., 2013; McCormick et al., 2021), в том числе за счет периферических транспортных белков, основным из которых является человеческий сывороточный альбумин (ЧСА) (Biere et al., 1996; Kuo et al., 2000; Choi et al., 2017).

ЧЕЛОВЕЧЕСКИЙ СЫВОРОТОЧНЫЙ АЛЬБУМИН: ДЕПОНИРОВАНИЕ И ТРАНСПОРТ А β

Человеческий сывороточный альбумин (ЧСА) является наиболее распространенным белком плазмы (его концентрация около 0.6 мМ), при этом более чем 90% А β связывается с ЧСА в сыворотке крови и около 40–90% — в цереброспинальной жидкости (Milojevic, Melacini, 2011; Stanyon, Viles, 2012; Algamil et al., 2013), хотя концентрация ЧСА в ней существенно ниже, чем в сыворотке: около 3 мкМ (Bohrmann et al., 1999; Schilde et al., 2018).

В литературе есть подтверждения, что ЧСА связывает мономеры А β со стехиометрией 1 : 1 и константой диссоциации, по разным данным, от 10^{-9} – 10^{-8} (Litus et al., 2019, 2021) до 10^{-6} – 10^{-5} М (Kuo et al., 2000; Rózga et al., 2007; Stanyon, Viles, 2012). Такое различие значений констант обусловлено, по-видимому, как используемыми методами определения аффинности, так и в большой степени “предысторией” образца А β (Suvorina et al.,

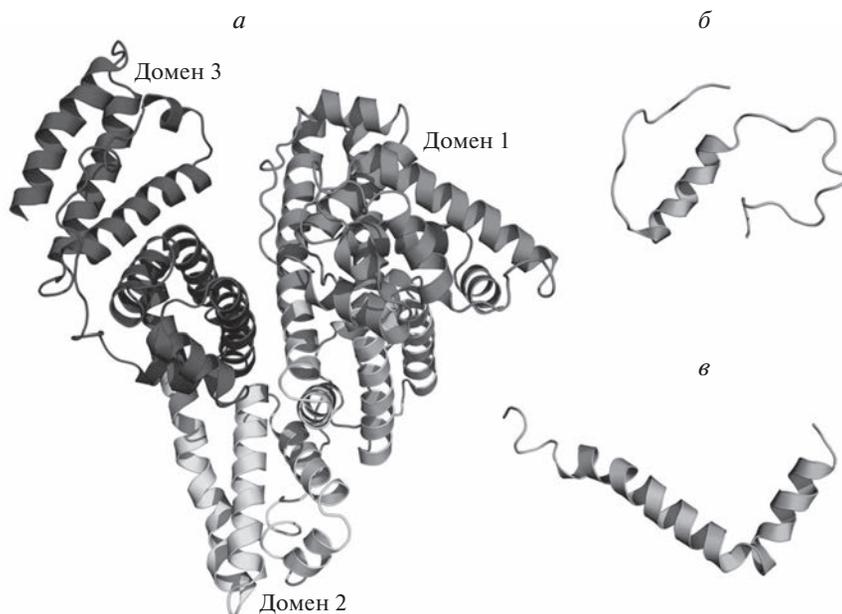


Рис. 1. Структура ЧСА и Аβ: *а* – структура ЧСА (PDB код: 1AO6), *б* – структура β-амилоидного пептида 1-40 (PDB код: 2LFM), *в* – структура β-амилоидного пептида 1-42 (PDB код: 1IYT).

2015). Различные способы предварительной солюбилизации Аβ для получения в растворе его мономерной формы – обработка растворами сильных кислот и щелочей (Milojevic et al., 2009; Litus et al., 2019, 2021, 2022) либо апротонными растворителями, 1,1,1,3,3,3-гексафтор-2-пропанолом и диметилсульфоксидом (Costa et al., 2012; Wang et al., 2016) – изменяют константу диссоциации комплекса ЧСА–мономер Аβ от 10^{-9} М до отсутствия детектируемого взаимодействия. Пробоподготовка, очевидно, оказывает влияние на распределение конформационных изомеров в образце – статистический клубок, β-складки либо α-спираль, что в итоге влияет не только на константу диссоциации комплекса ЧСА–мономер Аβ, но также на морфологию образующихся олигомеров (Kirkitadze et al., 2001; Suvorina et al., 2015). ЧСА также эффективно взаимодействует с олигомерами Аβ с константой диссоциации порядка 1–100 нМ (Milojevic et al., 2007, 2009; Milojevic, Melacini, 2011), протофибриллами (Milojevic et al., 2009; Algamal et al., 2013, 2017) и фибриллами (Xie, Guo, 2020).

Экспериментальные и молекулярно-динамические исследования (Choi et al., 2017) показали, что бороздка ЧСА между доменами 1 и 3 является наиболее вероятным местом связывания мономера Аβ (рис. 1). Процесс связывания сопровождается преобразованием структуры Аβ из клубка в α-спираль; при этом заметных структурных изменений в ЧСА не наблюдалось (Choi et al., 2017). Нами был предсказан потенциальный вторичный сайт связывания ЧСА с мономерной формой Аβ

(Litus et al., 2022). ЧСА в первую очередь взаимодействует с С-концевыми остатками мономера Аβ (сегмент с 31 по 40–42 аминокислотный остаток, а. о.) с дополнительными взаимодействиями по центральному сегменту пептида (с 12 по 24 а. о.) (Algamal et al., 2013; Litus et al., 2022).

Домены 1 и 3 также содержат потенциальные сайты связывания олигомеров Аβ (Zhao, Guo, 2021). В частности, регион 494–515 а. о. во втором субдомене домена 3 идентифицирован как предполагаемый сайт связывания олигомера Аβ (Algamal et al., 2013).

Интересно, что ЧСА не только связывает и изолирует большую часть Аβ в плазме, но также способствует транспортировке Аβ из спинномозговой жидкости в плазму крови (Kuo et al., 2000; Boada et al., 2009; Stanyon, Viles, 2012; Ezra et al., 2016). По литературным данным, прямой транспорт Аβ через гематоэнцефалический барьер составляет 25% его клиренса у когнитивно нормальных людей (Roberts et al., 2014). При этом исследования, проведенные на животных моделях, показали, что период полувыведения Аβ между цереброспинальной жидкостью и плазмой составляет около 30 мин (Ghersis-Egea et al., 1996; Poduslo et al., 1999; Shibata et al., 2000). Эти результаты свидетельствуют о том, что существует равновесие между Аβ в плазме и в цереброспинальной жидкости. При БА создается новое равновесие, при котором Аβ не только попадает в плазму, но и откладывается в ЦНС (DeMattos et al., 2002). Такое динамическое равновесие можно изменить с помощью терапевтических вмешательств, на-

правленных на усиление клиренса А β из ЦНС и его депонирование в сыворотке крови посредством образования комплекса с ЧСА (Matsuoka et al., 2003; Boada et al., 2017).

Перечисленные факты указывают на перво-степенное значение ЧСА в метаболизме А β . По этой причине ЧСА рассматривается как терапевтическая мишень для лечения БА (Boada et al., 2017; Cuberas-Borrós et al., 2018; Menendez-Gonzalez, Gasparovic, 2019).

ВЛИЯНИЕ ЧЕЛОВЕЧЕСКОГО СЫВОРОТОЧНОГО АЛЬБУМИНА НА ПРОЦЕСС ОБРАЗОВАНИЯ ФИБРИЛЛ А β

Для понимания путей, по которым должна идти разработка подходов к терапии, основанных на взаимодействии ЧСА с А β , нужно изучить механизмы влияния альбумина на образование токсичных форм А β . Это необходимо как для целенаправленного воздействия на ингибирующую способность ЧСА, так и для прогнозирования последствий его возможных биохимических модификаций, возникающих в результате мутаций, сопутствующих заболеваний и др.

Механизм образования амилоидных фибрилл как *in vitro* (Kirkitadze et al., 2001; Bitan et al., 2003), так и *in vivo* (Pitschke et al., 1998; Gong et al., 2003; Kaye et al., 2003) разработан достаточно подробно. Фибриллы формируются последовательностью параллельных либо антипараллельных β -листов (Fändrich, 2007; Qiang et al., 2012). Начальной стадией процесса является конформационная перестройка мономерного пептида, сопровождающаяся переходом преимущественно неупорядоченной структуры (Zhang et al., 2000; Baumketner et al., 2006) в β -складку (Kirschner et al., 1986). Такие мономеры более склонны к олигомеризации и формируют мультимерные и олигомерные структуры с различным количеством вовлеченных мономеров (от димеров до сферических олигомерных структур диаметром до десятков нанометров (Bitan et al., 2003; Bernstein et al., 2005)), все еще растворимые (Kaye et al., 2003), но являющиеся зародышами последующего процесса формирования фибрилл. Следующей стадией является образование протофибрилл, протекающее как по механизму соединения нескольких олигомеров, так и удлинения путем присоединения мономеров к С-концу растущей цепи, и далее образование зрелых фибрилл длиной до нескольких микрон и толщиной 5–15 нм (Fändrich et al., 2009). Переход протофибрилл в зрелые фибриллы сопровождается не только увеличением размеров, но и существенной структурной перестройкой, ростом упорядоченности и гидрофобности вследствие увеличения доли фибриллярных β -структур (Wang et al., 2016), прочно связанных внутримолекулярными неполярными и водородны-

ми связями. Это в итоге обуславливает крайне низкую растворимость зрелых фибрилл (Kirschner et al., 1986).

Механизмы влияния ингибирующего агента в зависимости от стадии фибриллообразования можно разделить на два типа (Milojevic et al., 2009): 1) непосредственное взаимодействие ингибитора с мономером, приводящее к снижению свободной концентрации последнего и стабилизации его мономерного состояния, препятствующим зародышеобразованию или присоединению мономера к растущей цепи — модель “стабилизации мономера”; 2) взаимодействие с уже образовавшимися протофибриллами, препятствующее их удлинению и переходу в зрелые фибриллы — модель “мономер-конкурент”.

Как указывалось выше, ЧСА является основным депо А β как в плазме крови, так и в цереброспинальной жидкости, регулируя концентрацию свободного А β . Исследования подтверждают факт ингибирующего действия ЧСА на кинетику фибриллообразования (Bohrmann et al., 1999; Reyes Barcelo et al., 2009). Снижение концентрации ЧСА, наблюдаемое с возрастом и при воспалительных процессах, приводит к увеличению концентрации А β и коррелирует с увеличением риска БА (Llewellyn et al., 2010).

Этапом, предшествующим зародышеобразованию, является формирование в А β склонных к агрегации β -шпилек, нарушаемое в присутствии ЧСА. Более того, ЧСА препятствует межмолекулярному взаимодействию, необходимому для образования этих β -шпилек (Xie, Guo, 2020). А β , связавшись своим гидрофобным ядром с поверхностью ЧСА и будучи сам отрицательно заряженным, одновременно испытывает электростатическое отталкивание от одноименно заряженных областей альбумина (Algamal et al., 2013). Равновесие сил притяжения и отталкивания стабилизирует более протяженную структуру А β в отличие от β -складчатой, причем увеличение как положительного, так и отрицательного поверхностного заряда ЧСА путем химической модификации усиливает его ингибирующий эффект (Rauner, Hasking, 1986; Xie et al., 2014), поскольку, в отличие от немодифицированного ЧСА, селективно связывающего мономер посредством преимущественно гидрофобных взаимодействий, ЧСА с более широко распределенным поверхностным зарядом способен с привлечением электростатических взаимодействий связывать также олигомеры и протофибриллы А β . Электростатическое притяжение также препятствует образованию структурированных зародышей, участвующих в фибриллообразовании.

В то же время некоторые биохимические модификации ЧСА, вызванные окислительным и нитрозативным стрессом, сопровождающим БА,

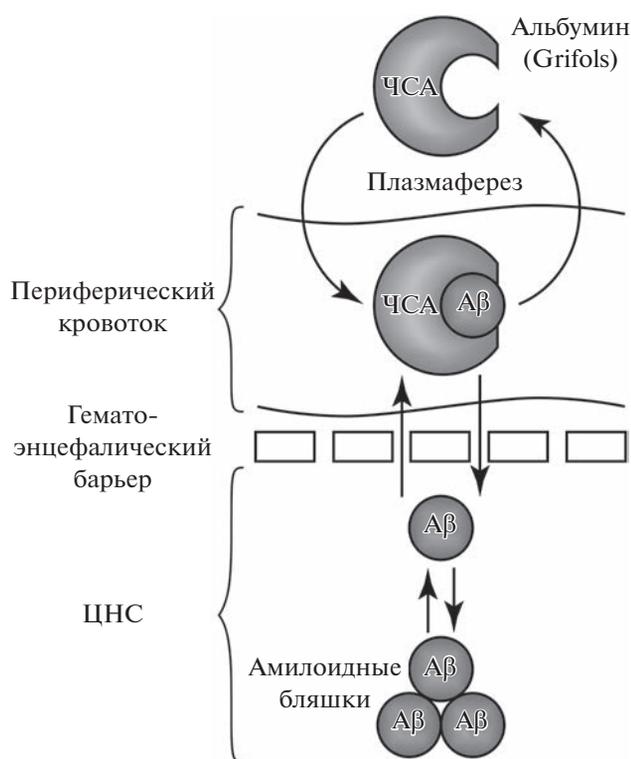


Рис. 2. Мерсе Боада с соавторами впервые предложили метод для лечения болезни Альцгеймера, основанный на замещении плазмы пациента раствором 5% сывороточного альбумина производства фирмы Grifols (Испания). С помощью процедуры плазмафереза из кровотока вместе с плазмой удаляется собственный ЧСА пациента в комплексе с Аβ. Взамен в кровоток вводится фармакологический препарат альбумина, не связанного с Аβ, что позволяет ускорить выведение Аβ из ЦНС.

такие как нитрование остатков тирозина и гликирование, напротив, демонстрируют меньший ингибирующий эффект по сравнению с немодифицированным альбумином, как предполагается, в связи с тем, что преимущественно связывают Аβ уже после его конформационной перестройки, и выступают, таким образом, зародышами фибриллообразования (Ramos-Fernández et al., 2014).

Эти данные поддерживают модель “мономер-стабилизатор”, которая объясняет ингибирующее действие ЧСА тем, что он стабилизирует вторичную структуру Аβ и блокирует его конформационную перестройку, необходимую для запуска следующей стадии – зародышеобразования.

В отличие от мономера, во взаимодействии с олигомерами Аβ участвуют три сайта ЧСА (Milojevic et al., 2007, 2009; Milojevic, Melacini, 2011; Zhao, Guo, 2021). Высокая аффинность сайтов приводит к тому, что ЧСА способен эффективно блокировать их дальнейший рост по механизму “мономер-конкурент”, связываясь с преимущественно неупорядоченным С-концом растущей

протофибриллы (Algamal et al., 2017). Этот механизм особенно важен в цереброспинальной жидкости, где концентрация ЧСА недостаточна для полного связывания мономерного Аβ (Stanyon, Viles, 2012). Однако в плазме, где концентрация ЧСА выше, чем в цереброспинальной жидкости, связывание мономера также играет важную роль в механизме влияния ЧСА на фибрилlogenез (Milojevic et al., 2009; Reyes Barcelo et al., 2009).

Таким образом, исследования подтверждают регуляцию ЧСА всех стадий фибриллообразования (Wang et al., 2016; Zhao, Guo, 2021). Преимущественное влияние того или иного механизма *in vivo* в зависимости от локализации в организме, сопутствующих процессов и стадии развития БА еще предстоит установить.

РАЗРАБОТКА НОВЫХ ПОДХОДОВ К ТЕРАПИИ БОЛЕЗНИ АЛЬЦГЕЙМЕРА, ОСНОВАННЫХ НА ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ЧЕЛОВЕЧЕСКОГО СЫВОРОТОЧНОГО АЛЬБУМИНА С Аβ

Первый терапевтический подход к лечению БА, направленный на ускорение выведения Аβ из ЦНС пациентов и основанный на замещении плазмы пациента препаратом ЧСА (5% раствор) производства фирмы Grifols (Испания), был предложен Мерсе Боада с соавторами (Boada et al., 2009) (рис. 2). Исследователи выдвинули гипотезу, что замена ЧСА пациента на очищенный альбумин позволит ускорить транспорт Аβ через гематоэнцефалический барьер, сдвинув равновесие между ЦНС и периферическим кровотоком в сторону последнего.

В 2009 г. были опубликованы первые данные клинических исследований, проходивших в три этапа (Boada et al., 2009). Первые два этапа представляли собой пилотное исследование нового терапевтического подхода с участием семи пациентов с установленным диагнозом БА. Пациентам дважды в неделю на протяжении трех недель проводили плазмаферез с заменой плазмы на очищенный фармакологический препарат сывороточного альбумина. Мониторинг состояния пациентов проводили в течение года. В ходе исследования были отмечены “пилообразные” колебания концентрации Аβ в образцах плазмы, строго ассоциированные по времени с проведением процедур, что в совокупности со стабилизацией когнитивного статуса пациентов было интерпретировано исследователями как усиление клиренса Аβ из ЦНС. Результаты второй фазы клинических испытаний (третий этап), в которую были включены 42 пациента с диагнозом БА, подтвердили результаты пилотных исследований и показали, что пациенты, получавшие лечение, обладали лучшими показателями когнитивного статуса по сравнению с контрольной группой

(Boada et al., 2009, 2017). Кроме того, были получены данные о влиянии процедуры плазмафереза с заменой альбумина на уровень Аβ в спинномозговой жидкости и плазме пациентов и результаты нейропсихологических тестов на внимание и языковую функцию (Boada et al., 2017). Прохождение курса плазмафереза способствовало увеличению концентрации Аβ42 в спинномозговой жидкости пациентов и статистически значимому снижению его уровня в плазме, что указывало, по мнению авторов, на модуляцию метаболизма Аβ42 проводимым лечением. Наряду с устойчивой тенденцией к стабилизации показателей когнитивного статуса по сравнению с контрольной группой было отмечено статистически значимое улучшение памяти и языковой функции пациентов, прошедших лечение. В то же время авторы отмечают ухудшение поведенческих и функциональных показателей у пациентов, подвергшихся процедуре плазмафереза, по сравнению с контролем. У многих пациентов плазмаферез был связан с обострением психиатрической симптоматики, в том числе с повышенным уровнем тревожности. Описанные негативные эффекты полностью проходили после окончания активной фазы лечения. Временный характер негативных эффектов, стабилизация когнитивных показателей, а также устойчивое улучшение памяти и языковой функции позволили считать предложенный терапевтический подход перспективным (Boada et al., 2017).

В 2012 г. стартовала 2b/3 фаза клинических испытаний, названная AMBAR (Alzheimer's Management By Albumin Replacement, EudraCT#: 2011–001598-25; ClinicalTrials.gov ID: NCT01561053). В исследовании приняли участие 347 пациентов, которые были разделены на четыре группы. Три группы получали лечение в виде курса плазмафереза с использованием фармакологического препарата ЧСА (5 или 20% раствора, Grifols), в двух из которых данный препарат комбинировали с препаратом иммуноглобулина (Флебогамма 5% ДИФ, Grifols) (Boada et al., 2020). Контрольная группа получала плацебо. Согласно данным, полученным с помощью шкалы оценки БА – когнитивной субшкалы (Disease Assessment Scale – Cognitive Subscale, ADAS-Cog) и шкалы оценки повседневной деятельности (Alzheimer's Disease Cooperative Study – Activities of Daily Living, ADCS-ADL), проводимая терапия позволила значимо замедлить когнитивные и функциональные ухудшения у пациентов с БА средней тяжести. Исследователи также проводили общую оценку состояния пациентов с использованием шкалы оценки тяжести деменции (Clinical Dementia Rating – Sum of Boxes scale, CDR-sb) и шкалы общей клинической оценки (Alzheimer's Disease Cooperative Study – Clinical Global Impression of Change, ADCS-CGIC). Результаты данных исследований показали положительные эффекты проводимой

терапии: для пациентов с БА средней тяжести было отмечено замедление развития симптомов БА по сравнению с контрольной группой, а для пациентов с легкой формой заболевания были отмечены значимые улучшения в сравнении с их состоянием до проведения терапии (Boada et al., 2020). При анализе биохимических показателей спинномозговой жидкости у пациентов с БА средней степени тяжести, прошедших курс терапии, были выявлены стабилизация уровня Аβ42 и более низкое содержание общего и фосфорилированного тау-белка по сравнению с контрольной группой (Boada et al., 2020). Поскольку прогрессию БА связывают со снижением уровня Аβ42 (Andreasen et al., 1999) и повышением уровня тау-белка (Sjogren, 2001) в спинномозговой жидкости пациентов, то полученные результаты могут свидетельствовать о снижении содержания основных участников патогенеза БА в ЦНС (Loeffler, 2020). В то же время для оценки изменения количества отложений Аβ и тау-белка в головном мозге пациентов в будущем необходимо получить данные позитронно-эмиссионной томографии (Loeffler, 2020).

В дальнейшем были предложены терапевтические подходы, основанные на введении препаратов ЧСА непосредственно в ЦНС. Положительной стороной такого решения является отсутствие гематоэнцефалического барьера, что предполагает возможность диффузии введенного препарата непосредственно в интерстициальное пространство головного мозга. Эзра с соавторами (Ezra et al., 2016) провели исследование действия ЧСА на амилоидные отложения в головном мозге трансгенных (3xTg-AD) мышей при его интрацеребровентрикулярном введении. Наряду с уменьшением содержания Аβ в головном мозге мышей, исследователи наблюдали снижение уровня тау-белка и увеличение стабильности микротрубочек. Более того, у животных отмечалось снижение выраженности воспалительных процессов и восстановление гематоэнцефалического барьера (Ezra et al., 2016). Накопленные данные клинических испытаний и исследований на животных моделях, подтверждающих положительный эффект ЧСА на течение БА, стали основой для альтернативного терапевтического подхода, описанного в работе Менендес-Гонзалес и Гаспарович (Mendez-Gonzalez, Gasparovic, 2019). Исследователи предложили использовать метод ликворофереза с заменой ЧСА на фармакологический препарат альбумина. Данный подход, несомненно, имеет преимущества, поскольку, как уже отмечалось, позволяет обойти гематоэнцефалический барьер и не зависит от метаболизма Аβ на периферии (вне ЦНС). В то же время метод ликворофереза не имеет такого широкого распространения в сравнении с плазмаферезом, а введение препаратов альбумина в субарахноидальное пространство

в клинической практике не проводилось (Mendez-Gonzalez, Gasparovic, 2019). Пока данный терапевтический подход требует серьезной доработки.

Другим перспективным направлением разработки новых терапевтических и профилактических подходов для БА является поиск модифициций молекулы ЧСА, усиливающих его средство к Аβ. Ишима с соавторами (Ishima et al., 2020) предложили набор мутантных форм 2-го домена ЧСА, обладающих повышенным средством к Аβ. По мнению авторов, полученные мутантные формы способны эффективнее по сравнению с диким типом сдвигать равновесие между ЦНС и периферическим кровотоком, усиливая выведение Аβ из головного мозга пациентов. Ван с соавторами (Wang et al., 2019) показали, что подобного эффекта можно добиться, используя основную форму ЧСА, в структуре которого часть карбоксильных групп заменены на аминогруппы. Внедрение модифицированного ЧСА в клиническую практику требует прохождения полного цикла доклинических и клинических исследований. В то же время средство ЧСА к Аβ можно модулировать с помощью лигандов ЧСА, многие из которых уже используются в виде пищевых добавок или лекарственных препаратов.

ВЛИЯНИЕ ЛИГАНДОВ ЧЕЛОВЕЧЕСКОГО СЫВОРОТОЧНОГО АЛЬБУМИНА НА ЕГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ С Аβ

ЧСА обладает уникальной способностью связывать широкий спектр эндогенных и экзогенных веществ (Kragh-Hansen, 1990; Fasano et al., 2005). Взаимодействие лигандов с сывороточным альбумином влияет на их фармакокинетические и фармакодинамические свойства (Ishima et al., 2020). В то же время сами лиганды способны оказывать влияние на структуру и функциональные свойства ЧСА, в том числе модулировать его взаимодействие с Аβ.

К настоящему моменту накоплены данные о существовании группы органических веществ-лигандов ЧСА экзогенного и эндогенного происхождения, способных усиливать средство ЧСА к Аβ. В исследованиях *in vitro* показано, что нейромедиатор серотонин повышает средство ЧСА к Аβ40 и Аβ42 в 7–17 раз (Litus et al., 2021). Эти данные согласуются с результатами эпидемиологических исследований о наличии дегенеративных изменений серотонинергической системы (Hirao, Smith, 2014) и снижении уровня серотонина в биологических жидкостях (Whiley et al., 2021) у пациентов с БА, а также о сокращении содержания Аβ в головном мозге возрастных пациентов при приеме ингибиторов обратного захвата серотонина (Cirrito et al., 2011). Вместе с тем концентрация серотонина, необходимая для увеличения

средства ЧСА к Аβ, достигает 1 мМ (Litus et al., 2021), что в физиологических условиях может наблюдаться только локально, в просвете синаптической щели (Bunin, Wightman, 1998), но недоступно в периферическом кровотоке. В этой связи возможность прямого использования серотонина в качестве лекарственного средства, усиливающего средство ЧСА к Аβ с целью терапии или профилактики БА, требует дальнейшего изучения.

ЧСА является основным переносчиком практически нерастворимых в воде жирных кислот (ЖК) (Vusse, 2009) и участвует в транспорте холестерина (Zhao, Marcel, 1996). При этом связывание мажорных для плазмы крови ЖК (линолевая (ЛК), арахидоновая (АК), пальмитиновая (ПК)) влияет на средство ЧСА к Аβ и его способность ингибировать образование фибрилл. Показано, что связывание ЛК и АК способствует взаимодействию ЧСА с Аβ42 (константа диссоциации комплекса в их присутствии снижается в 2.2–2.6 раз) (Litus et al., 2019). В этой связи наблюдаемое 6-кратное снижение уровня ЛК в плазме крови пациентов с БА (Cunneane et al., 2012) может приводить к значимому снижению средства ЧСА к Аβ42 и накоплению последнего в ЦНС пациентов. Также к фактам, подтверждающим участие ЛК в патогенезе БА, можно отнести снижение риска развития БА при потреблении полиненасыщенных ЖК (Morris et al., 2003; Laitinen et al., 2006). В то же время потребление в пищу насыщенных ЖК и холестерина прямо коррелирует с риском развития БА (Morris et al., 2003; Laitinen et al., 2006). Это, в свою очередь, может являться следствием подавления способности ЧСА ингибировать образование Аβ фибрилл при связывании данных лигандов (Vode et al., 2018). При этом и насыщенные ЖК, и холестерин могут конкурировать с Аβ за связывание с ЧСА, либо их связывание с альбумином приводит к структурным изменениям белка, разрушающим центр связывания Аβ (Algamal et al., 2013).

Помимо низкомолекулярных органических соединений, ЧСА участвует в транспорте двухвалентных ионов металлов (Fasano et al., 2005). В частности, 15% общего содержания Cu^{2+} в крови связано с ЧСА (Val et al., 2013). Несмотря на наличие нескольких сайтов связывания, в физиологических условиях Cu^{2+} заполнен только N-концевой сайт ЧСА. Многие исследования свидетельствуют о взаимосвязи между нарушением гомеостаза Cu^{2+} и развитием БА (Bagheri et al., 2017). При этом ЧСА способен выполнять функцию хелатора Cu^{2+} , предотвращая индуцированную данным ионом агрегацию Аβ (Choi et al., 2017). С другой стороны, связывание Cu^{2+} снижает кинетическую константу диссоциации комплекса ЧСА с Аβ на 31–37% (Litus et al., 2019), что

указывает на возможность усиления взаимодействия ЧСА с Аβ в присутствии двухвалентных ионов металлов.

В контексте разработки новых подходов для лечения и профилактики БА среди экзогенных лигандов ЧСА особый интерес представляют широко используемые безрецептурные лекарственные препараты. По данным последних исследований *in vitro*, ибупрофен в терапевтических концентрациях увеличивает сродство ЧСА к мономерным формам Аβ40 и Аβ42 в 3–5 раз и усиливает ингибирующий эффект ЧСА по отношению к процессу образования фибрилл Аβ (Litus et al., 2022). В этом случае данные *in vitro* подтверждаются более ранними наблюдениями *in vivo*, в которых отмечалось снижение риска развития БА у пациентов, длительно принимающих нестероидные противовоспалительные препараты, в том числе и ибупрофен (Wang et al., 2015). Данные, полученные на животных моделях, подтверждают снижение содержания отложений Аβ и гиперфосфорилированного тау-белка, подавление воспалительных процессов в головном мозге, а также уменьшение выраженности когнитивных нарушений под действием ибупрофена (Lim et al., 2000; Yan et al., 2003; McKee et al., 2008). Однако данные клинических исследований об эффективности нестероидных противовоспалительных препаратов для лечения БА, как уже отмечалось, неоднозначны (Hayden et al., 2007; Tschanz et al., 2013; Miguel-Álvarez et al., 2015; Ali et al., 2019), поэтому возможность использования ибупрофена для лечения и профилактики БА требует дальнейшего изучения.

К низкомолекулярным лигандам ЧСА, препятствующим его взаимодействию с Аβ, относятся толбутамид и варфарин. Низкомолекулярный антидиабетический препарат толбутамид в терапевтических концентрациях усиливает образование амилоидных фибрилл в присутствии, но не в отсутствие ЧСА (Bohmann et al., 1999). Авторы предполагают, что толбутамид конкурирует с Аβ за связывание с одним и тем же участком ЧСА, вытесняя его из альбумина и увеличивая свободную концентрацию Аβ. Снижение способности ЧСА ингибировать реакцию образования фибрилл Аβ наблюдается и в присутствии варфарина (Vode et al., 2018). Стоит отметить, что указанные эффекты изучались только в *in vitro* экспериментах. Могут ли толбутамид или варфарин изменять сродство ЧСА к Аβ *in vivo* в физиологических или патологических условиях, в частности может ли назначение данных лекарственных препаратов приводить к накоплению Аβ в головном мозге пациентов, — вопросы, требующие дальнейших исследований.

В целом, усиление сродства ЧСА к Аβ под влиянием лигандов сывороточного альбумина может

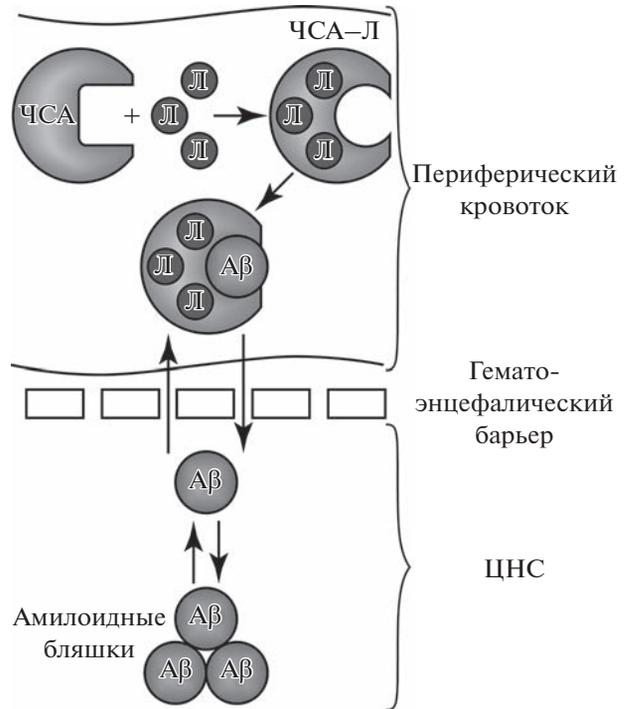


Рис. 3. В результате взаимодействия ЧСА с некоторыми лигандами (серотонин, ибупрофен, линолевая и арахидоновая кислоты) повышается его сродство к Аβ. Присутствие в кровотоке комплекса ЧСА с таким лигандом будет способствовать выведению Аβ из ЦНС пациента. Л – лиганд.

в будущем стать основой для разработки новой группы лекарственных препаратов, использование которых будет ускорять выведение или препятствовать накоплению Аβ в головном мозге пациентов с установленным диагнозом БА, а также имеющих высокий риск развития данного заболевания (рис. 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на большое количество исследований, посвященных изучению БА и разработке методов ее лечения и профилактики, до сих пор представления о ее патогенезе остаются фрагментарными, а большая часть лекарственных препаратов, применяемых в широкой клинической практике, облегчают симптомы, но не влияют на развитие заболевания. Новым направлением в лечении БА является снижение содержания Аβ в головном мозге пациентов путем сдвига равновесия “ЦНС–периферический кровоток” в сторону последнего. ЧСА, как основной переносчик Аβ в крови, стал мишенью для разработки новых терапевтических подходов. Среди предложенных в литературе методов лечения, использующих ЧСА, можно выделить: 1) введение фармакологического препарата ЧСА в кровь пациента; 2) вве-

дение фармакологического препарата ЧСА в ЦНС пациента; 3) использование модифицированных форм ЧСА, обладающих повышенным сродством к Аβ; 4) усиление взаимодействия ЧСА–Аβ путем воздействия лигандов ЧСА. Использование плазмафереза с заменой ЧСА уже было апробировано в клинической практике и показало положительные результаты. В то же время нельзя не отметить влияние такого подхода на метаболизм множества лигандов ЧСА, которые удаляются из кровотока пациента вместе с их белком-переносчиком. Безусловно, такие методы, как прямое введение ЧСА в ЦНС (интрацеребровентрикулярно или субарахноидально) и использование модифицированных форм ЧСА, требуют проведения дополнительных исследований *in vitro* и на животных моделях и далеки от внедрения в клиническую практику, в то время как лиганды ЧСА являются уже одобренными для использования и широко известными лекарственными веществами или естественными метаболитами, что существенно упрощает разработку новых подходов к лечению и профилактике БА с их использованием. Необходимо отметить, что разработка любого из предложенных подходов даст толчок для лучшего понимания роли Аβ в развитии БА.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда, грант № 20-74-10072 (Е.А. Литус).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Упомянутые в обзоре исследования авторов данной статьи не включали исследований на людях или животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Algamil M., Milojevic J., Jafari N., Zhang W., Melacini G.*, 2013. Mapping the interactions between the Alzheimer's Aβ-peptide and human serum albumin beyond domain resolution // *Biophys. J.* V. 105. № 7. P. 1700–1709.
<https://doi.org/10.1016/j.bpj.2013.08.025>
- Algamil M., Ahmed R., Jafari N., Ahsan B., Ortega J., Melacini G.*, 2017. Atomic-resolution map of the interactions between an amyloid inhibitor protein and amyloid β (Aβ) peptides in the monomer and protofibril states // *J. Biol. Chem.* V. 292. № 42. P. 17158–17168.
<https://doi.org/10.1074/jbc.M117.792853>
- Ali M.M., Ghouri R.G., Ans A.H., Akbar A., Toheed A.*, 2019. Recommendations for anti-inflammatory treatments in Alzheimer's disease: A comprehensive review of the literature // *Cureus.* V. 11. № 5. Art. e4620.
<https://doi.org/10.7759/cureus.4620>
- Alonso A.C., Zaidi T., Grundke-Iqbal I., Iqbal K.*, 1994. Role of abnormally phosphorylated tau in the breakdown of microtubules in Alzheimer disease // *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 91. № 12. P. 5562–5566.
<https://doi.org/10.1073/pnas.91.12.5562>
- Andreassen N., Hesse C., Davidsson P., Minthon L., Wallin A. et al.*, 1999. Cerebrospinal fluid beta-amyloid 1–42 in Alzheimer disease: differences between early- and late-onset Alzheimer disease and stability during the course of disease // *Arch. Neurol.* V. 56. № 6. P. 673–680.
<https://doi.org/10.1001/archneur.56.6.673>
- Arvanitakis Z., Shah R.C., Bennett D.A.*, 2019. Diagnosis and management of dementia: Review // *JAMA.* V. 322. № 16. P. 1589–1599.
<https://doi.org/10.1001/jama.2019.4782>
- Azizi G., Navabi S.S., Al-Shukaili A., Seyedzadeh M.H., Yazdani R., Mirshafiey A.*, 2015. The role of inflammatory mediators in the pathogenesis of Alzheimer's disease // *Sultan Qaboos Univ. Med. J.* V. 15. № 3. P. e305–316.
<https://doi.org/10.18295/squmj.2015.15.03.002>
- Bagheri S., Squitti R., Haertlé T., Siotto M., Saboury A.A.*, 2017. Role of copper in the onset of Alzheimer's disease compared to other metals // *Front. Aging Neurosci.* V. 9. Art. 446.
<https://doi.org/10.3389/fnagi.2017.00446>
- Bal W., Sokołowska M., Kurowska E., Faller P.*, 2013. Binding of transition metal ions to albumin: sites, affinities and rates // *Biochim. Biophys. Acta.* V. 1830. № 12. P. 5444–5455.
<https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2013.06.018>
- Bali J., Gheini A.H., Zurbruggen S., Rajendran L.*, 2012. Role of genes linked to sporadic Alzheimer's disease risk in the production of β-amyloid peptides // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 109. № 38. P. 15307–15311.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1201632109>
- Baumketner A., Bernstein S.L., Wytenbach T., Bitan G., Teplow D.B. et al.*, 2006. Amyloid beta-protein monomer structure: a computational and experimental study // *Protein Sci.* V. 15. № 3. P. 420–428.
<https://doi.org/10.1110/ps.051762406>
- Bernstein S.L., Wytenbach T., Baumketner A., Shea J.-E., Bitan G. et al.*, 2005. Amyloid β-Protein: Monomer structure and early aggregation states of Aβ42 and its Pro 19 alloform // *J. Am. Chem. Soc.* V. 127. № 7. P. 2075–2084.
<https://doi.org/10.1021/ja044531p>
- Biere A.L., Ostaszewski B., Stimson E.R., Hyman B.T., Maggio J.E., Selkoe D.J.*, 1996. Amyloid β-Peptide is transported on lipoproteins and albumin in human plasma // *J. Biol. Chem.* V. 271. № 51. P. 32916–32922.
<https://doi.org/10.1074/jbc.271.51.32916>
- Bitan G., Kirkitadze M.D., Lomakin A., Vollers S.S., Benedek G.B., Teplow D.B.*, 2003. Amyloid beta-protein (Aβ) assembly: Aβ40 and Aβ42 oligomerize through distinct pathways // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 100. № 1. P. 330–335.
<https://doi.org/10.1073/pnas.222681699>

- Boada M., Ortiz P., Anaya F., Hernández I., Muñoz J. et al.*, 2009. Amyloid-targeted therapeutics in Alzheimer's disease: Use of human albumin in plasma exchange as a novel approach for A β mobilization // *Drug News Perspect.* V. 22. № 6. P. 325–339.
<https://doi.org/10.1358/dnp.2009.22.6.1395256>
- Boada M., Anaya F., Ortiz P., Olazarán J., Shua-Haim J.R. et al.*, 2017. Efficacy and safety of plasma exchange with 5% albumin to modify cerebrospinal fluid and plasma amyloid- β concentrations and cognition outcomes in Alzheimer's disease patients: Amulticenter, randomized, controlled clinical trial // *J. Alzheimers Dis.* V. 56. № 1. P. 129–143.
<https://doi.org/10.3233/JAD-160565>
- Boada M., López O.L., Olazarán J., Núñez L., Pfeffer M. et al.*, 2020. A randomized, controlled clinical trial of plasma exchange with albumin replacement for Alzheimer's disease: Primary results of the AMBAR Study // *Alzheimers Dement.* V. 16. № 10. P. 1412–1425.
<https://doi.org/10.1002/alz.12137>
- Bode D.C., Stanyon H.F., Hirani T., Baker M.D., Nield J., Viles J.H.*, 2018. Serum albumin's protective inhibition of amyloid- β fiber formation is suppressed by cholesterol, fatty acids and warfarin // *J. Mol. Biol.* V. 430. № 7. P. 919–934.
<https://doi.org/10.1016/j.jmb.2018.01.008>
- Bohrmann B., Tjernberg L., Kuner P., Poli S., Levet-Trafit B. et al.*, 1999. Endogenous proteins controlling amyloid beta-peptide polymerization. Possible implications for beta-amyloid formation in the central nervous system and in peripheral tissues // *J. Biol. Chem.* V. 274. № 23. P. 15990–15995.
<https://doi.org/10.1074/jbc.274.23.15990>
- Brier M.R., Gordon B., Friedrichsen K., McCarthy J., Stern A. et al.*, 2016. Tau and A β imaging, CSF measures, and cognition in Alzheimer's disease // *Sci. Transl. Med.* V. 8. № 338. Art. 338ra66.
<https://doi.org/10.1126/scitranslmed.aaf2362>
- Brinkman S.D., Gershon S.*, 1983. Measurement of cholinergic drug effects on memory in Alzheimer's disease // *Neurobiol. Aging.* V. 4. № 2. P. 139–145.
[https://doi.org/10.1016/0197-4580\(83\)90038-6](https://doi.org/10.1016/0197-4580(83)90038-6)
- Bunin M.A., Wightman R.M.*, 1998. Quantitative evaluation of 5-hydroxytryptamine (serotonin) neuronal release and uptake: An investigation of extrasynaptic transmission // *J. Neurosci.* V. 18. № 13. P. 4854–4860.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.18-13-04854.1998>
- Butterfield D.A., Lauderback C.M.*, 2002. Lipid peroxidation and protein oxidation in Alzheimer's disease brain: Potential causes and consequences involving amyloid β -peptide-associated free radical oxidative stress // *Free Radic. Biol. Med.* V. 32. № 11. P. 1050–1060.
[https://doi.org/10.1016/S0891-5849\(02\)00794-3](https://doi.org/10.1016/S0891-5849(02)00794-3)
- Butterfield D.A., Reed T., Newman S.F., Sultana R.*, 2007. Roles of amyloid β -peptide-associated oxidative stress and brain protein modifications in the pathogenesis of Alzheimer's disease and mild cognitive impairment // *Free Radic. Biol. Med.* V. 43. № 5. P. 658–677.
<https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2007.05.037>
- Carrillo-Mora P., Luna R., Colín-Barenque L.*, 2014. Amyloid beta: Multiple mechanisms of toxicity and only some protective effects? // *Oxid. Med. Cell. Longev.* V. 2014. Art. 795375.
<https://doi.org/10.1155/2014/795375>
- Cheignon C., Tomas M., Bonnefont-Rousselot D., Faller P., Hureau C., Collin F.*, 2018. Oxidative stress and the amyloid beta peptide in Alzheimer's disease // *Redox Biol.* V. 14. P. 450–464.
<https://doi.org/10.1016/j.redox.2017.10.014>
- Choi T.S., Lee H.J., Han J.Y., Lim M.H., Kim H.I.*, 2017. Molecular insights into human serum albumin as a receptor of amyloid- β in the extracellular region // *J. Am. Chem. Soc.* V. 139. № 43. P. 15437–15445.
<https://doi.org/10.1021/jacs.7b08584>
- Christen Y.*, 2000. Oxidative stress and Alzheimer disease // *Am. J. Clin. Nutr.* V. 71. № 2. P. 621S–629S.
<https://doi.org/10.1093/ajcn/71.2.621s>
- Cirrito J.R., Disabato B.M., Restivo J.L., Verges D.K., Goebel W.D. et al.*, 2011. Serotonin signaling is associated with lower amyloid- β levels and plaques in transgenic mice and humans // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 108. № 36. P. 14968–14973.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1107411108>
- Costa M., Ortiz A.M., Jorquera J.I.*, 2012. Therapeutic albumin binding to remove amyloid- β // *J. Alzheimers Dis.* V. 29. № 1. P. 159–170.
<https://doi.org/10.3233/JAD-2012-111139>
- Cuberas-Borrós G., Roca I., Boada M., Tárraga L., Hernández I. et al.*, 2018. Longitudinal neuroimaging analysis in mild-moderate Alzheimer's disease patients treated with plasma exchange with 5% human albumin // *J. Alzheimers Dis.* V. 61. № 1. P. 321–332.
<https://doi.org/10.3233/JAD-170693>
- Cunnane S.C., Schneider J.A., Tangney C., Tremblay-Mercier J., Fortier M. et al.*, 2012. Plasma and brain fatty acid profiles in mild cognitive impairment and Alzheimer's disease // *J. Alzheimers Dis.* V. 29. № 3. P. 691–697.
<https://doi.org/10.3233/JAD-2012-110629>
- Deane R., Bell R.D., Sagare A., Zlokovic B.V.*, 2009. Clearance of amyloid-beta peptide across the blood-brain barrier: Implication for therapies in Alzheimer's disease // *CNS Neurol. Disord. Drug Targets.* V. 8. № 1. P. 16–30.
<https://doi.org/10.2174/187152709787601867>
- DeMattos R.B., Bales K.R., Parsadanian M., O'Dell M.A., Foss E.M. et al.*, 2002. Plaque-associated disruption of CSF and plasma amyloid-beta (A β) equilibrium in a mouse model of Alzheimer's disease // *J. Neurochem.* V. 81. № 2. P. 229–236.
<https://doi.org/10.1046/j.1471-4159.2002.00889.x>
- Du X., Wang X., Geng M.*, 2018. Alzheimer's disease hypothesis and related therapies // *Transl. Neurodegener.* V. 7. № 1. Art. 2.
<https://doi.org/10.1186/s40035-018-0107-y>
- Ezra A., Rabinovich-Nikitin I., Rabinovich-Toidman P., Solomon B.*, 2016. Multifunctional effect of human serum albumin reduces Alzheimer's disease related pathologies in the 3xTg mouse model // *J. Alzheimers Dis.* V. 50. № 1. P. 175–188.
<https://doi.org/10.3233/JAD-150694>
- Fändrich M.*, 2007. On the structural definition of amyloid fibrils and other polypeptide aggregates // *Cell. Mol. Life Sci.* V. 64. № 16. P. 2066–2078.
<https://doi.org/10.1007/s00018-007-7110-2>

- Fändrich M., Meinhardt J., Grigorieff N., 2009. Structural polymorphism of Alzheimer A β and other amyloid fibrils // *Prion*. V. 3. № 2. P. 89–93.
https://doi.org/10.4161/pri.3.2.8859
- Fasano M., Curry S., Terreno E., Galliano M., Fanali G., et al., 2005. The extraordinary ligand binding properties of human serum albumin // *IUBMB Life*. V. 57. № 12. P. 787–796.
https://doi.org/10.1080/15216540500404093
- GBD 2019 Dementia Forecasting Collaborators, 2022. Estimation of the global prevalence of dementia in 2019 and forecasted prevalence in 2050: An analysis for the Global Burden of Disease Study 2019 // *Lancet. Public Heal.* V. 7. № 2. P. e105–e125.
https://doi.org/10.1016/S2468-2667(21)00249-8
- Gella A., Durany N., 2009. Oxidative stress in Alzheimer disease // *Cell Adh. Migr.* V. 3. № 1. P. 88–93.
https://doi.org/10.4161/cam.3.1.7402
- Gherzi-Egea J.F., Gorevic P.D., Ghiso J., Frangione B., Patlak C.S., Fenstermacher J.D., 1996. Fate of cerebrospinal fluid-borne amyloid beta-peptide: Rapid clearance into blood and appreciable accumulation by cerebral arteries // *J. Neurochem.* V. 67. № 2. P. 880–883.
https://doi.org/10.1046/j.1471-4159.1996.67020880.x
- Gibson G.L., Allsop D., Austen B.M., 2004. Induction of cellular oxidative stress by the beta-amyloid peptide involved in Alzheimer's disease // *Protein Pept. Lett.* V. 11. № 3. P. 257–270.
https://doi.org/10.2174/0929866043407101
- Goedert M., Spillantini M.G., 2001. Tau gene mutations and neurodegeneration // *Biochem. Soc. Symp.* V. 67. № 67. P. 59–71.
https://doi.org/10.1042/bss0670059
- Gong Y., Chang L., Viola K.L., Lacor P.N., Lambert M.P. et al., 2003. Alzheimer's disease-affected brain: Presence of oligomeric A beta ligands (ADDLs) suggests a molecular basis for reversible memory loss // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 100. № 18. P. 10417–10422.
https://doi.org/10.1073/pnas.1834302100
- Hayden K.M., Zandi P.P., Khachaturian A.S., Szekely C.A., Fotuhi M. et al., 2007. Does NSAID use modify cognitive trajectories in the elderly? The Cache County Study // *Neurology*. V. 69. № 3. P. 275–282.
https://doi.org/10.1212/01.wnl.0000265223.25679.2a
- Hirao K., Smith G.S., 2014. Positron emission tomography molecular imaging in late-life depression // *J. Geriatr. Psychiatry Neurol.* V. 27. № 1. P. 13–23.
https://doi.org/10.1177/0891988713516540
- Ishima Y., Mimono A., Tuan Giam Chuang V., Fukuda T., Kusumoto K. et al., 2020. Albumin domain mutants with enhanced A β binding capacity identified by phage display analysis for application in various peripheral A β elimination approaches of Alzheimer's disease treatment // *IUBMB Life*. V. 72. № 4. P. 641–651.
https://doi.org/10.1002/iub.2203
- Kayed R., Head E., Thompson J.L., McIntire T.M., Milton S.C. et al., 2003. Common structure of soluble amyloid oligomers implies common mechanism of pathogenesis // *Science*. V. 300. № 5618. P. 486–489.
https://doi.org/10.1126/science.1079469
- Kinney J.W., Bemiller S.M., Murtishaw A.S., Leisgang A.M., Salazar A.M., Lamb B.T., 2018. Inflammation as a central mechanism in Alzheimer's disease // *Alzheimers Dement. Transl. Res. Clin. Interv.* V. 4. № 1. P. 575–590.
https://doi.org/10.1016/j.trci.2018.06.014
- Kirkitadze M.D., Condron M.M., Teplow D.B., 2001. Identification and characterization of key kinetic intermediates in amyloid beta-protein fibrillogenesis // *J. Mol. Biol.* V. 312. № 5. P. 1103–1119.
https://doi.org/10.1006/jmbi.2001.4970
- Kirschner D.A., Abraham C., Selkoe D.J., 1986. X-ray diffraction from intraneuronal paired helical filaments and extraneuronal amyloid fibers in Alzheimer disease indicates cross-beta conformation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 83. № 2. P. 503–507.
https://doi.org/10.1073/pnas.83.2.503
- Kragh-Hansen U., 1990. Structure and ligand binding properties of human serum albumin // *Dan. Med. Bull.* V. 37. № 1. P. 57–84.
http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/2155760
- Kumar A., Sidhu J., Goyal A., Tsao J.W., 2022. Alzheimer Disease. Treasure Island (FL): StatPearls Publishing.
http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/29763097
- Kuo Y.M., Kokjohn T.A., Kalback W., Luehrs D., Galasko D.R. et al., 2000. Amyloid-beta peptides interact with plasma proteins and erythrocytes: Implications for their quantitation in plasma // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* V. 268. № 3. P. 750–756.
https://doi.org/10.1006/bbrc.2000.2222
- Laitinen M.H., Ngandu T., Rovio S., Helkala E.-L., Uusitalo U. et al., 2006. Fat intake at midlife and risk of dementia and Alzheimer's disease: A population-based study // *Dement. Geriatr. Cogn. Disord.* V. 22. № 1. P. 99–107.
https://doi.org/10.1159/000093478
- Lim G.P., Yang F., Chu T., Chen P., Beech W. et al., 2000. Ibuprofen suppresses plaque pathology and inflammation in a mouse model for Alzheimer's disease // *J. Neurosci.* V. 20. № 15. P. 5709–5714.
https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.20-15-05709.2000
- Litus E.A., Kazakov A.S., Sokolov A.S., Nemashkalova E.L., Galushko E.I. et al., 2019. The binding of monomeric amyloid β peptide to serum albumin is affected by major plasma unsaturated fatty acids // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* V. 510. № 2. P. 248–253.
https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2019.01.081
- Litus E.A., Kazakov A.S., Deryusheva E.I., Nemashkalova E.L., Shevelyova M.P. et al., 2021. Serotonin promotes serum albumin interaction with the monomeric amyloid- β peptide // *Int. J. Mol. Sci.* V. 22. № 11. Art. 5896.
https://doi.org/10.3390/ijms22115896
- Litus E.A., Kazakov A.S., Deryusheva E.I., Nemashkalova E.L., Shevelyova M.P. et al., 2022. Ibuprofen favors binding of amyloid- β peptide to its depot, serum albumin // *Int. J. Mol. Sci.* V. 23. № 11. Art. 6168.
https://doi.org/10.3390/ijms23116168
- Llewellyn J.D., Langa M.K., Friedland P.R., Lang A.I., 2010. Serum albumin concentration and cognitive impairment // *Curr. Alzheimer Res.* V. 7. № 1. P. 91–96.
https://doi.org/10.2174/156720510790274392
- Loeffler D.A., 2020. AMBAR, an encouraging Alzheimer's trial that raises questions // *Front. Neurol.* V. 11. Art. 459.
https://doi.org/10.3389/fneur.2020.00459

- Matsuoka Y., Saito M., LaFrancois J., Saito M., Gaynor K. et al.*, 2003. Novel therapeutic approach for the treatment of Alzheimer's disease by peripheral administration of agents with an affinity to β -amyloid // *J. Neurosci.* V. 23. № 1. P. 29–33.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.23-01-00029.2003>
- McCormick J.W., Ammerman L., Chen G., Vogel P.D., Wise J.G.*, 2021. Transport of Alzheimer's associated amyloid- β catalyzed by P-glycoprotein // *PLoS One.* V. 16. № 4. Art. e0250371.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0250371>
- McKee A.C., Carreras I., Hossain L., Ryu H., Klein W.L. et al.*, 2008. Ibuprofen reduces A β , hyperphosphorylated tau and memory deficits in Alzheimer mice // *Brain Res.* V. 1207. P. 225–236.
<https://doi.org/10.1016/j.brainres.2008.01.095>
- Menendez-Gonzalez M., Gasparovic C.*, 2019. Albumin exchange in Alzheimer's disease: Might CSF be an alternative route to plasma? // *Front. Neurol.* V. 10. Art. 1036.
<https://doi.org/10.3389/fneur.2019.01036>
- Meraz-Ríos M.A., Toral-Ríos D., Franco-Bocanegra D., Villeda-Hernández J., Campos-Peña V.*, 2013. Inflammatory process in Alzheimer's Disease // *Front. Integr. Neurosci.* V. 7. Art. 59.
<https://doi.org/10.3389/fnint.2013.00059>
- Metaxas A., Kempf S.J.*, 2016. Neurofibrillary tangles in Alzheimer's disease: Elucidation of the molecular mechanism by immunohistochemistry and tau protein phospho-proteomics // *Neural Regen. Res.* V. 11. № 10. P. 1579–1581.
<https://doi.org/10.4103/1673-5374.193234>
- Miguel-Álvarez M., Santos-Lozano A., Sanchis-Gomar F., Fiuza-Luces C., Pareja-Galeano H. et al.*, 2015. Non-steroidal anti-inflammatory drugs as a treatment for Alzheimer's disease: A systematic review and meta-analysis of treatment effect // *Drugs Aging.* V. 32. № 2. P. 139–147.
<https://doi.org/10.1007/s40266-015-0239-z>
- Milojevic J., Melacini G.*, 2011. Stoichiometry and affinity of the human serum albumin-Alzheimer's A β peptide interactions // *Biophys. J.* V. 100. № 1. P. 183–192.
<https://doi.org/10.1016/j.bpj.2010.11.037>
- Milojevic J., Raditsis A., Melacini G.*, 2009. Human serum albumin inhibits Abeta fibrillization through a “monomer-competitor” mechanism // *Biophys. J.* V. 97. № 9. P. 2585–2594.
<https://doi.org/10.1016/j.bpj.2009.08.028>
- Milojevic J., Esposito V., Das R., Melacini G.*, 2007. Understanding the molecular basis for the inhibition of the Alzheimer's Abeta-peptide oligomerization by human serum albumin using saturation transfer difference and off-resonance relaxation NMR spectroscopy // *J. Am. Chem. Soc.* V. 129. № 14. P. 4282–4290.
<https://doi.org/10.1021/ja067367+>
- Moreira P.I., Carvalho C., Zhu X., Smith M.A., Perry G.*, 2010. Mitochondrial dysfunction is a trigger of Alzheimer's disease pathophysiology // *Biochim. Biophys. Acta.* V. 1802. № 1. P. 2–10.
<https://doi.org/10.1016/j.bbadis.2009.10.006>
- Morris M.C., Evans D.A., Bienias J.L., Tangney C.C., Bennett D.A. et al.*, 2003. Dietary fats and the risk of incident Alzheimer disease // *Arch. Neurol.* V. 60. № 2. P. 194–200.
<https://doi.org/10.1001/archneur.60.2.194>
- Mullard A.*, 2021. Failure of first anti-tau antibody in Alzheimer disease highlights risks of history repeating // *Nat. Rev. Drug Discov.* V. 20. № 1. P. 3–5.
<https://doi.org/10.1038/d41573-020-00217-7>
- Murphy M.P., LeVine H.*, 2010. Alzheimer's disease and the amyloid- β peptide // *J. Alzheimers Dis.* V. 19. № 1. P. 311–323.
<https://doi.org/10.3233/JAD-2010-1221>
- Pitschke M., Prior R., Haupt M., Riesner D.*, 1998. Detection of single amyloid beta-protein aggregates in the cerebrospinal fluid of Alzheimer's patients by fluorescence correlation spectroscopy // *Nat. Med.* V. 4. № 7. P. 832–834.
<https://doi.org/10.1038/nm0798-832>
- Pizzino G., Irrera N., Cucinotta M., Pallio G., Mannino F. et al.*, 2017. Oxidative stress: Harms and benefits for human health // *Oxid. Med. Cell. Longev.* V. 2017. P. 1–13.
<https://doi.org/10.1155/2017/8416763>
- Poduslo J.F., Curran G.L., Sanyal B., Selkoe D.J.*, 1999. Receptor-mediated transport of human amyloid beta-protein 1-40 and 1-42 at the blood-brain barrier // *Neurobiol. Dis.* V. 6. № 3. P. 190–199.
<https://doi.org/10.1006/nbdi.1999.0238>
- Poorkaj P., Grossman M., Steinbart E., Payami H., Sadovnick A. et al.*, 2001. Frequency of tau gene mutations in familial and sporadic cases of non-Alzheimer dementia // *Arch. Neurol.* V. 58. № 3. P. 383–387.
<https://doi.org/10.1001/archneur.58.3.383>
- Qiang W., Yau W.-M., Luo Y., Mattson M.P., Tycko R.*, 2012. Antiparallel β -sheet architecture in Iowa-mutant β -amyloid fibrils // *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 109. № 12. P. 4443–4448.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1111305109>
- Ramos-Fernández E., Tajés M., Palomer E., Ill-Raga G., Bosch-Morató M. et al.*, 2014. Posttranslational nitro-glycative modifications of albumin in Alzheimer's disease: Implications in cytotoxicity and amyloid- β peptide aggregation // *J. Alzheimers Dis.* V. 40. № 3. P. 643–657.
<https://doi.org/10.3233/JAD-130914>
- Rayner H.C., Hasking D.J.*, 1986. Hyperparathyroidism associated with severe hypercalcaemia and myocardial calcification despite minimal bone disease // *BMJ.* V. 293. № 6557. P. 1277–1278.
<https://doi.org/10.1136/bmj.293.6557.1277-a>
- Reyes Barcelo A.A., Gonzalez-Velasquez F.J., Moss M.A.*, 2009. Soluble aggregates of the amyloid-beta peptide are trapped by serum albumin to enhance amyloid-beta activation of endothelial cells // *J. Biol. Eng.* V. 3. № 1. Art. 5.
<https://doi.org/10.1186/1754-1611-3-5>
- Rivers-Auty J., Mather A.E., Peters R., Lawrence C.B., Brough D.*, 2020. Anti-inflammatories in Alzheimer's disease – potential therapy or spurious correlate? // *Brain Commun.* V. 2. № 2. Art. fcaa109.
<https://doi.org/10.1093/braincomm/fcaa109>
- Roberts K.F., Elbert D.L., Kasten T.P., Patterson B.W., Sigurdson W.C. et al.*, 2014. Amyloid- β efflux from the central nervous system into the plasma // *Ann. Neurol.*

- V. 76. № 6. P. 837–844.
<https://doi.org/10.1002/ana.24270>
- Rodríguez-Martín T., Cuchillo-Ibañez I., Noble W., Nyenya F., Anderton B.H., Hanger D.P., 2013. Tau phosphorylation affects its axonal transport and degradation // *Neurobiol. Aging*. V. 34. № 9. P. 2146–2157.
<https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2013.03.015>
- Rózga M., Kłoniecki M., Jabłonowska A., Dadlez M., Bal W., 2007. The binding constant for amyloid A β 40 peptide interaction with human serum albumin // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* V. 364. № 3. P. 714–718.
<https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2007.10.080>
- Sadigh-Eteghad S., Sabermarouf B., Majidi A., Talebi M., Farhoudi M., Mahmoudi J., 2015. Amyloid-Beta: A crucial factor in Alzheimer's disease // *Med. Princ. Pract.* V. 24. № 1. P. 1–10.
<https://doi.org/10.1159/000369101>
- Schilde L.M., Kösters S., Steinbach S., Schork K., Eisenacher M. et al., 2018. Protein variability in cerebrospinal fluid and its possible implications for neurological protein biomarker research // *PLoS One*. V. 13. № 11. Art. e0206478.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206478>
- Sevigny J., Chiao P., Bussière T., Weinreb P.H., Williams L. et al., 2016. The antibody aducanumab reduces A β plaques in Alzheimer's disease // *Nature*. V. 537. № 7618. P. 50–56.
<https://doi.org/10.1038/nature19323>
- Shankar G.M., Walsh D.M., 2009. Alzheimer's disease: Synaptic dysfunction and Abeta // *Mol. Neurodegener.* V. 4. № 1. Art. 48.
<https://doi.org/10.1186/1750-1326-4-48>
- Sharma K., 2019. Cholinesterase inhibitors as Alzheimer's therapeutics (Review) // *Mol. Med. Rep.* V. 20. № 2. P. 1479–1487.
<https://doi.org/10.3892/mmr.2019.10374>
- Sheppard O., Coleman M., 2020. Alzheimer's disease: Etiology, neuropathology and pathogenesis // *Alzheimer's Disease: Drug Discovery*. Brisbane: Exon Publications.
<https://doi.org/10.36255/exonpublications.alzheimersdisease.2020.ch1>
- Shibata M., Yamada S., Kumar S.R., Calero M., Bading J. et al., 2000. Clearance of Alzheimer's amyloid- β 1–40 peptide from brain by LDL receptor-related protein-1 at the blood-brain barrier // *J. Clin. Invest.* V. 106. № 12. P. 1489–1499.
<https://doi.org/10.1172/JCI10498>
- Sjogren M., 2001. Both total and phosphorylated tau are increased in Alzheimer's disease // *J. Neurol. Neurosurg. Psychiatry*. V. 70. № 5. P. 624–630.
<https://doi.org/10.1136/jnnp.70.5.624>
- Spires-Jones T.L., Hyman B.T., 2014. The intersection of amyloid beta and tau at synapses in Alzheimer's disease // *Neuron*. V. 82. № 4. P. 756–771.
<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.05.004>
- Stanyon H.F., Viles J.H., 2012. Human serum albumin can regulate amyloid- β peptide fiber growth in the brain interstitium: Implications for Alzheimer disease // *J. Biol. Chem.* V. 287. № 33. P. 28163–28168.
<https://doi.org/10.1074/jbc.C112.360800>
- Summers W.K., Viesselman J.O., Marsh G.M., Candelora K., 1981. Use of THA in treatment of Alzheimer-like dementia: Pilot study in twelve patients // *Biol. Psychiatry*. V. 16. № 2. P. 145–153. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7225483>
- Summers W.K., Majovski L.V., Marsh G.M., Tachiki K., Kling A., 1986. Oral tetrahydroaminoacridine in long-term treatment of senile dementia, Alzheimer type // *N. Engl. J. Med.* V. 315. № 20. P. 1241–1245.
<https://doi.org/10.1056/NEJM198611133152001>
- Suvorina M.Y., Selivanova O.M., Grigorashvili E.I., Nikulin A.D., Marchenkov V.V. et al., 2015. Studies of polymorphism of amyloid- β 42 peptide from different suppliers // *J. Alzheimers Dis.* V. 47. № 3. P. 583–593.
<https://doi.org/10.3233/JAD-150147>
- Tampi R.R., Forester B.P., Agronin M., 2021. Aducanumab: Evidence from clinical trial data and controversies // *Drugs Context*. V. 10. P. 1–9.
<https://doi.org/10.7573/dic.2021-7-3>
- Tiraboschi P., Sabbagh M.N., Hansen L.A., Salmon D.P., Merdes A. et al., 2004. Alzheimer disease without neocortical neurofibrillary tangles // *Neurology*. V. 62. № 7. P. 1141–1147.
<https://doi.org/10.1212/01.WNL.0000118212.41542.E7>
- Tschanz J.T., Norton M.C., Zandi P.P., Lyketsos C.G., 2013. The Cache County Study on Memory in Aging: Factors affecting risk of Alzheimer's disease and its progression after onset // *Int. Rev. Psychiatry*. V. 25. № 6. P. 673–685.
<https://doi.org/10.3109/09540261.2013.849663>
- Vandesquille M., Po C., Santin M., Herbert K., Comoy E., Dhenain M., 2014. Amyloid plaques detection by MRI: Comparison of five mouse models of amyloidosis // *Alzheimers Dement.* V. 10. Art. 15.
<https://doi.org/10.1016/j.jalz.2014.05.020>
- Vlad S.C., Miller D.R., Kowall N.W., Felson D.T., 2008. Protective effects of NSAIDs on the development of Alzheimer disease // *Neurology*. V. 70. № 19. P. 1672–1677.
<https://doi.org/10.1212/01.wnl.0000311269.57716.63>
- Vusse G.J., van der, 2009. Albumin as fatty acid transporter // *Drug Metab. Pharmacokinet.* V. 24. № 4. P. 300–307.
<https://doi.org/10.2133/dmpk.24.300>
- Wang C., Cheng F., Xu L., Jia L., 2016. HSA targets multiple A β 42 species and inhibits the seeding-mediated aggregation and cytotoxicity of A β 42 aggregates // *RSC Adv.* V. 6. № 75. P. 71165–71175.
<https://doi.org/10.1039/C6RA14590F>
- Wang D.-S., Dickson D.W., Malter J.S., 2006. β -Amyloid degradation and Alzheimer's disease // *J. Biomed. Biotechnol.* V. 2006. № 3. Art. 58406.
<https://doi.org/10.1155/JBB/2006/58406>
- Wang J., Tan L., Wang H.-F., Tan C.-C., Meng X.-F. et al., 2015. Anti-inflammatory drugs and risk of Alzheimer's disease: An updated systematic review and meta-analysis // *J. Alzheimers Dis.* V. 44. № 2. P. 385–396.
<https://doi.org/10.3233/JAD-141506>
- Wang W., Dong X., Sun Y., 2019. Modification of serum albumin by high conversion of carboxyl to amino groups creates a potent inhibitor of amyloid β -protein fibrillogenesis // *Bioconjug. Chem.* V. 30. № 5. P. 1477–1488.
<https://doi.org/10.1021/acs.bioconjchem.9b00209>
- Whiley L., Chappell K.E., D'Hondt E., Lewis M.R., Jiménez B. et al., 2021. Metabolic phenotyping reveals a reduction in the bioavailability of serotonin and kynurenine path-

- way metabolites in both the urine and serum of individuals living with Alzheimer's disease // *Alzheimers Res. Ther.* V. 13. № 1. Art. 20.
<https://doi.org/10.1186/s13195-020-00741-z>
- Xie B., Li X., Dong X.-Y., Sun Y., 2014. Insight into the inhibition effect of acidulated serum albumin on amyloid β -protein fibrillogenesis and cytotoxicity // *Langmuir*. V. 30. № 32. P. 9789–9796.
<https://doi.org/10.1021/la5025197>
- Xie H., Guo C., 2020. Albumin alters the conformational ensemble of amyloid- β by promiscuous interactions: Implications for amyloid inhibition // *Front. Mol. Biosci.* V. 7. Art. 629520.
<https://doi.org/10.3389/fmolb.2020.629520>
- Yan Q., Zhang J., Liu H., Babu-Khan S., Vassar R. et al., 2003. Anti-inflammatory drug therapy alters beta-amyloid processing and deposition in an animal model of Alzheimer's disease // *J. Neurosci.* V. 23. № 20. P. 7504–7509.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.23-20-07504.2003>
- Zhang H., Liu D., Huang H., Zhao Y., Zhou H., 2018. Characteristics of insulin-degrading enzyme in Alzheimer's disease: A meta-analysis // *Curr. Alzheimer Res.* V. 15. № 7. P. 610–617.
<https://doi.org/10.2174/1567205015666180119105446>
- Zhang S., Iwata K., Lachenmann M.J., Peng J.W., Li S. et al., 2000. The Alzheimer's peptide A β adopts a collapsed coil structure in water // *J. Struct. Biol.* V. 130. № 2–3. P. 130–141.
<https://doi.org/10.1006/jsbi.2000.4288>
- Zhang W., Xiong H., Callaghan D., Liu H., Jones A. et al., 2013. Blood-brain barrier transport of amyloid beta peptides in efflux pump knock-out animals evaluated by in vivo optical imaging // *Fluids Barriers CNS.* V. 10. № 1. Art. 13.
<https://doi.org/10.1186/2045-8118-10-13>
- Zhao M., Guo C., 2021. Multipronged regulatory functions of serum albumin in early stages of amyloid- β aggregation // *ACS Chem. Neurosci.* V. 12. № 13. P. 2409–2420.
<https://doi.org/10.1021/acscchemneuro.1c00150>
- Zhao Y., Marcel Y.L., 1996. Serum albumin is a significant intermediate in cholesterol transfer between cells and lipoproteins // *Biochemistry.* V. 35. № 22. P. 7174–7180.
<https://doi.org/10.1021/bi952242v>

The role of human serum albumin in prevention and treatment of Alzheimer's disease

M. P. Shevelyova^a, E. I. Deryusheva^a, E. L. Nemashkalova^a, A. V. Machulin^b, and E. A. Litus^{a, *}

^a*Institute for Biological Instrumentation, Pushchino Scientific Center for Biological Research, RAS
 Prosp. Nauki, 3, Pushchino, 142290 Russia*

^b*Skryabin Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms, Pushchino Scientific Center for Biological Research, RAS
 Prosp. Nauki, 3, Pushchino, 142290 Russia*

*e-mail: ealitus@gmail.com

Alzheimer's disease (AD) has been and remains the main cause of dementia in aging patients. This neurodegenerative disease belongs to the progressive and socially significant ones. There are several hypotheses for the development of AD: the tau hypothesis, the amyloid cause, the cholinergic cause, the cause of oxidative stress and inflammation. The lack of a generally accepted understanding of the etiology and pathogenesis of AD hinders the development of new effective mechanisms for its treatment and prevention. In 2021, for the first time, a drug for pathogenetic therapy of AD (aducanumab) was approved, which helps to reduce the content of amyloid- β peptide (A β) in the brain of patients. Another promising approach to the treatment of AD, aimed at removing A β from the patient's central nervous system, is the impact on human serum albumin (HSA), which carries 90% of A β in the blood serum and 40–90% of A β in the cerebrospinal fluid. In clinical practice, plasmapheresis has already been tested and shown to be effective with the replacement of one's own HSA with a purified therapeutic albumin preparation. Another variant of this approach is to enhance the interaction of HSA with A β through the action of exogenous and endogenous HSA ligands, such as serotonin, ibuprofen and some unsaturated fatty acids. *In vivo* studies confirm the association of this group of ligands with the pathogenesis of AD. These substances are well-studied natural metabolites or drugs, which greatly simplifies the development of new methods of therapy and prevention of AD with their use. In general, a new direction of scientific research devoted to the study of HSA as a carrier and depot of A β in the blood and cerebrospinal fluid will expand our understanding of A β metabolism and its role in the pathogenesis of AD.

УДК 57.017.32

АДАПТИВНЫЕ РЕАКЦИИ ДРЕВНЕЙШИХ ИСКОПАЕМЫХ ОРГАНИЗМОВ: ВОЗМОЖНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРИЧИНЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ СОЦИАЛЬНОСТИ

© 2023 г. Е. Л. Сумина¹, *, Д. Л. Сумин²

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, геологический факультет, кафедра палеонтологии Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

²САНИПЭБ

Большая Никитская, 6, Москва, 125009 Россия

*E-mail: stromatolit@list.ru

Поступила в редакцию 08.06.2022 г.

После доработки 21.01.2023 г.

Принята к публикации 26.03.2023 г.

Результаты изучения строматолитов показали направленный и необратимый характер их эволюции. Дальнейшее детальное изучение строения позволило выявить соподчиненность структур различных иерархических уровней и согласованность их изменения во времени, что указывает на наличие у макроскопического строматолитообразователя морфогенетических и адаптивных возможностей – свойств целостного организма. Это вступало в противоречие с существующими на тот момент представлениями о невозможности образования прокариотами организованных сообществ или многоклеточных организмов. Считалось, что для образования многоклеточных организмов и любых сообществ с развитой коммуникацией требуется высокая структурная сложность элементов. Бактерии рассматривались как не обладающие достаточной сложностью одиночные или колониальные организмы. Однако прямое наблюдение их скоплений выявило признаки высокоорганизованных сообществ, сопоставимых по своей целостности с организмами. Это заставляет по-иному подойти к природе возникновения сообществ и источникам их сложности. На основании единства наблюдаемых процессов, помимо самих цианобактерий, рассматриваются данные по другим группам бактерий, а также по модульным организмам и сообществам многоклеточных эукариот.

DOI: 10.31857/S0044459623020070, EDN: RAPZQC

Для большинства палеонтологических объектов биологическая природа видна уже при первоначальном рассмотрении их строения. При изучении строматолитов – минерализованных сообществ нитчатых цианобактерий – их генезис, соподчинение морфологических признаков, механизм образования и другие важные параметры не столь очевидны. Поэтому дополнительным инструментом в выяснении природы строматолитов может выступить характер их изменения в геологическом времени как отражение их эволюции.

Поскольку строматолиты обладают крайне неустойчивой и неустойчивой морфологией по сравнению с остатками заведомых организмов, долгое время их исследования ограничивались упоминаниями в качестве объектов неясной природы, занимающих промежуточное положение между текстурами пород и палеонтологическими объектами. Практическая необходимость расчленения и корреляции докембрийских карбонатных толщ, в которых по эволюционным причинам нет скелетных остатков, вызвала особый интерес к стро-

матолитам как единственным макроскопическим ископаемым, содержащимся в них. Основные работы в этой области проводились в течение 50–80-х гг. XX в. – соответственно, на этот период приходится основной массив публикаций. Когда задачи геологического характера в целом были выполнены, их интенсивность резко снизилась. С одной стороны, за этот период был решен ряд сугубо биологических задач – разработаны принципы морфологического описания, классификации, доказано наличие у строматолитов биологической эволюции. Но, с другой стороны, эти исследования вывели на первый план вопрос о носителе организменных свойств строматолитообразователя.

Строматолиты образуются в результате жизнедеятельности сообщества бентосных нитчатых цианобактерий. Они являются микроскопическими фотосинтетиками и по этой причине не могут существовать как индивидуальные организмы, поскольку будут погребены осадком даже при минимальном его взмучивании. Благодаря

действию этого и других факторов нитчатые бентосные цианобактерии существуют в виде макроскопических сообществ – кожистых пленок. Физическая целостность пленок активно поддерживается составляющими их микроорганизмами путем направленного движения и выделения слизистого матрикса. Благодаря этому бентосное сообщество цианобактерий не может рассматриваться как простая сумма индивидуальных микроорганизмов.

Природа сообщества нитчатых цианобактерий как целостного индивидуума подтверждена экспериментальными данными (Греченко и др., 2013; Сумина, Сумин, 2013; Сумина и др., 2020). Обнаружение явления морфогенеза в сообществе показывает, что оно способно контролировать свою форму и направленно изменять ее в зависимости от условий среды. Таким образом, форма строматолита, точнее, форма каждого его слоя, является достаточно полным отражением функциональной формы сообщества. А изменение формы слоев, как в процессе нарастания отдельного строматолита, так и при смене их комплексов в геологическом времени, является отражением изменения сообществом своей формы в ответ на изменения факторов среды.

Успешное использование строматолитов в биостратиграфии предполагает наличие у них целостности организменного уровня, выражающейся в иерархичности строения, дифференцированности на отдельные морфологические выделенные участки, связи этих участков между собой, в наличии приспособительного смысла черт строения, направленной и необратимой их смене во времени.

Основным биологически значимым результатом стратиграфического изучения строматолитов является установление того факта, что эволюция строматолитов сходна с таковой представителей фауны и флоры – объектов несомненной организменной природы. В общих чертах к такому выводу приходят М.А. Семихатов (1962), В.А. Комар (1964), И.Н. Крылов (1963). О направленном изменении ряда признаков строматолитов писали И.К. Королюк (1965), М.Е. Раабен с соавторами (Раабен, 1960; Комар и др., 1965; Раабен, Забрдин, 1972).

Из приведенных данных следует, что строматолит, по-видимому, и должен рассматриваться как опорное минеральное образование некоего макроскопического организма. Эти организмы обладают способностью к морфогенетическим реакциям, а также филогенетическим изменениям. Приспособительный характер таких изменений был теоретически обоснован П.Ю. Петровым (1996). По его мнению, форма строматолита определяется не непосредственным воздействием внешних условий, а зависит от “внутренних функцио-

нальных причин развития и роста микробного сообщества” (Петров, 1996, с. 261). Однако в качестве носителя внутренних функциональных причин морфогенеза этот автор упоминает микробное сообщество, которое он понимает как биоценоз микроорганизмов.

Поскольку строматолитообразователь обладает функциями целого, эволюционные изменения строматолитов могут быть рассмотрены с точки зрения их приспособительного значения.

К ВОПРОСУ О ПРИЧИНАХ ЦЕЛОСТНОСТИ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ

Предваряя обсуждение темы о возможном уровне целостности древнейших микробных сообществ, одной из сторон которой является адаптивный характер морфологических изменений, необходимо остановиться на некоторых этапах развития представлений об “организмичности” на разных уровнях живого, и в первую очередь прокариот. Названия статей последних десятилетий в этой области знания говорят сами за себя – “Quorum sensing” или социальная жизнь бактерий” (Гинцбург и др., 2003), “Этология бактерий” (Смирнов, 2006), “Образование биопленок – пример “социального” поведения бактерий” (Романова и др., 2006), “Биопленка – “город микробов” или аналог многоклеточного организма?” (Николаев, Плакунов, 2007), “Биосоциальность одноклеточных (на материале исследований прокариот)” (Олескин, 2009), “Микробная популяция как многоклеточный организм” (Эль-Регистан, 2005).

Со времен Коха микробиология существовала в рамках парадигмы “чистых культур”, и, несмотря на колоссальные достижения, исследования экологии микробов оставались в стороне, хотя факт существования бактерий в виде сложных сообществ как в популяционном, так и в биоценотическом смысле был известен и во времена Левенгука. Сдвиг наметился, когда в середине прошлого века обратили внимание на взаимодействие микроорганизмов с поверхностями обитания в местах раздела фаз. Было показано, что большинство бактерий существует в виде биопленок на разнообразных биотических и абиотических поверхностях. Позже Г.А. Заварзин определил эту смену исследовательских подходов к биологическим объектам как переход от редукционизма к холизму – философии целостности, хотя сама идея существования микроорганизмов в природе не в виде свободно плавающих индивидов, а в виде структурированных сообществ была высказана Костертоном в 1978 г. (Costerton et al., 1978; Николаев, Плакунов, 2007).

В 2001 г. для особого типа микробных популяций был предложен специальный термин “струк-

турированная бактериальная популяция”. Им обозначили бактериальные колонии, для которых характерна не только типичная для популяций вообще динамичная в пространстве и времени структура, но и особый высоко стабильный ее тип, который существует и регулируется более или менее как единое целое и совмещает свойства собственно популяции и организмов двух уровней (Головлев, 2001).

В биопленках бактерии объединены сложными межклеточными связями, которые осуществляют экспрессию разных генов в различных участках биопленки, что позволило рассматривать их как функциональный аналог многоклеточного организма. Биопленки имеют характерную архитектуру и окружены экзополимерным матриксом, одна из важнейших функций которого – защита бактерий от различных стрессовых факторов, а также создание структурной целостности биопленки. В матриксе расположены воздухоносные или заполненные жидкостью каналы, что рассматривается в качестве аналогов циркуляторной и дыхательной систем. Сложная архитектура пленок дает возможность метаболической кооперации внутри пространственно хорошо организованной системы, создавая условия для разнообразных взаимодействий между бактериями (Романова и др., 2006). Регуляция сложного поведения микроорганизмов в биопленках осуществляется не только сигналами из окружающей среды, но и межклеточными сигналами при участии механизма, получившего название “чувство кворума” (“quorum sensing”; Гинцбург и др., 2003).

Применительно к биопленкам используют термины “коммуникация”, “аффилиация” и “кооперация”. Эти сущностные характеристики позволяют проводить непротиворечивые аналогии с другими системами, состоящими из клеток (Олескин, 2009). В сообществах прокариот, как правило, отсутствует система “доминирования—подчинения”, однако отсутствие единого управляющего центра не препятствует эффективной координации социального поведения в сообществе, причем у микроорганизмов отмечены сетевые структуры нескольких уровней. Среди основных факторов такого поведения в бактериальных сообществах можно отметить межклеточные контакты, химические сигнальные агенты и наличие межклеточного матрикса (Олескин, 2009). Важно, что в микробных сообществах происходит синтез веществ с нейромедиаторной функцией животных и человека. В целом все это позволяет говорить о сходстве с нервной системой – удлинённые клетки в бактериальных колониях сравниваются с аксонами нервных клеток, матрикс – с глиальными клетками, а общая внешняя оболочка колонии – с оболочкой нервных структур. Как указывала Г.И. Эль-Регистан (2005, с. 14),

“бактерии образуют сложные сообщества, коллективно охотятся за пищей и совершают совместные направленные перемещения и действия, координируя их посредством секретируемых внеклеточных сигнальных веществ – ауторегуляторов”.

Многочисленные примеры микробного взаимодействия приведены в ряде работ (Gray, 1997; Watnick, Kolter, 2000; Rickard et al., 2003; Jefferson, 2004; Beer, Stoodley, 2006).

Возможно, препятствием к пониманию бактериальных сообществ как структур организменного уровня целостности являлась внешняя простота их организации в сравнении с унитарными организмами, к которым могут быть отнесены прокариотные клетки, эукариотные клетки и многоклеточные организмы. Однако мы наблюдаем эти организмы на завершающих стадиях филогенеза, когда их черты приобрели устойчивый и определенный вид. Начальные же стадии становления организмов, будь то многоклеточность как эукариот, так и прокариот или образование модульных организмов, по понятным причинам значительно более просты и неопределенны. Это может быть отнесено и к их элементам.

Проблема целостности в разных ее аспектах, оценка стратегий модульных и унитарных организмов активно разрабатывается Н.Н. Марфениным (2016). Он на примере гидроидных полипов рассматривает переход от одиночных унитарных организмов к модульным и изменение целостности в процессе этого перехода. Разнообразие модульных организмов очень широко, если в него включать метамерные организмы с различной степенью олигомеризации. Трехслойные организмы имеют очень широкие возможности для реализации преимуществ централизации строения и поэтому большинство из них существенно удалены от первоначальных метамерных состояний, сохраняя только их реликты. Гидроиды же, как наиболее просто устроенные двуслойные, напротив, практически не имеют морфологических ресурсов для выхода из них и поэтому являются наиболее удобным объектом для изучения первичных стадий перехода от одиночных особей к модульным.

В начале этого перехода организмы двух рассматриваемых уровней скомпонованы различным образом. Первичный унитарный организм, как и его последующие копии, подвижен, хотя и без возможности передвижения по субстрату, дифференцирован и централизован. При почковании телесно непрерывное количество особей увеличивается. Большинство из них по строению не различаются между собой, но, благодаря наличию общей пищевой системы, уже появляются возможности для дифференциации с образованием непитающихся особей. Важным отличием отдельно взятого полипа от колонии

является также ее неподвижность. В целом этот переход характеризуется тем, что “и анатомически, и функционально модульный организм оказывается более простым по сравнению с унитарным” (Марфенин, 2016, с. 317), т.е. эволюция организмов нового уровня начинается с первых недифференцированных стадий и впоследствии идет в том же направлении, что и эволюция образующих их унитарных организмов. Процесс дифференциации модульных организмов также идет в том же направлении, что и становление многоклеточности — объединение множества одинаковых самостоятельно питающихся организмов, образование распределительных и коммуникационных структур и дальнейшее выделение на этой базе разнообразия непитающихся специализированных особей, которые интенсифицируют функции организма следующего эволюционного уровня. “Особые органы управления (нервная и гуморальная системы) лишь надстроены над более простым типом взаимного согласования процессов, который является единственным у децентрализованных организмов, где интеграция основана на множественном взаимодействии относительно независимых паритетных частей целого” (Марфенин, 2016, с. 315). Здесь, начиная с самых первых этапов, мы видим, как сложность элементов постепенно переносится ими на организацию системы в направлении придания ей целостности унитарного организма.

Вопросы социальности трехслойных многоклеточных по сравнению со всеми вышеперечисленными объектами имеют гораздо более длительную историю осмысления, что связано с их размерностью и систематической близостью к исследователю. Фундаментальная общность социальных объединений животных (первично- и вторичноротых, как их назовут позднее) является одной из заметных составляющих культуры с древнейших времен.

Если человек максимально социален среди вторичноротых животных, то среди первичноротых лидируют муравьи. Наиболее полно к настоящему моменту эти вопросы проработаны А.А. Захаровым (2021), Э. Уилсоном и Б. Хёлльдоблером (Уилсон, 2020; Уилсон, Хёлльдоблер, 2022). В целом с эволюционной точки зрения рассматривается возможный переход от эгоистического конкурирующего поведения особи к групповому альтруистическому. Здесь нужно отметить, что сами по себе животные, как индивидуальные, так и общественные, являются высокоорганизованными сообществами клеток, сложность которых качественно превышает сложность сообществ, образуемых самими организмами. Н.Н. Марфенин (2016) указывает на это обстоятельство для отношений модульных организмов (“колоний”) и входящих в их состав элементарных унитарных организмов, но оно имеет универсальный характер.

Само образование сообществ вполне может быть отнесено к органопроекции (Флоренский, 1993). Иными словами, образование сообществ является фрактальным разворачиванием сложности организмов за их физическими пределами (Сумин, Сумина, 2017). Этот процесс включает и клеточные организмы двух последовательных эволюционных уровней — прокариотные и эукариотные. Сам термин “эволюция” (развертывание) предполагает именно такое содержание.

В самом общем смысле как живые нами опознаются объекты, максимально независимые от среды. Это выражается в их строении, пространственном положении, химическом составе и других проявлениях. “Существование животного происходит не во внешней среде... но в жидкой внутренней среде”, “постоянство внутренней среды есть условие свободной, независимой жизни”, и “постоянство среды предполагает такое совершенство организма, чтобы внешние перемены в каждое мгновение компенсировались и уравнивались” (Бернар, 1878, с. 96–97).

Социальность является еще одной границей, позволяющей организмам поддерживать свою независимость от ниже организованной внешней среды и иметь более широкие возможности для репарации нарушений, неизбежно возникающих при передаче наследственной информации. Иными словами — противостоять случайной изменчивости и естественному отбору и вести свою эволюцию в выбранном направлении (Дарвин, 1941; Rassoulzadegan et al., 2006; Dias, Ressler, 2014; Cossetti et al., 2014). Закономерно, что при такой высокой сложности организменных систем и при таком высоком градиенте организованности между ними и средой большинство эволюционных попыток оказываются неудачными. Удачные же решения никогда не имеют постоянного характера.

Жизнь организмов вообще и их социальность в частности связаны с развитием интеллектуальных способностей как в структурном, так и в функциональном смысле. По этой причине у животных независимо от их систематического положения просматривается прямая связь между сложностью поведения и “недоразвитостью” потомства. У животных с наиболее сложным поведением оно физиологически и морфологически максимально ограждено от упрощающего влияния на развитие когнитивных способностей внешней среды, в том числе социальной, что естественным образом продолжает изолированное развитие эмбриона в яйце или во время беременности. Это необходимо, так как даже у одноклеточных организмов молодь более социальна, чем взрослые особи, поскольку ее развитие на ранних стадиях онтогенеза фрактально определяется внутренними причинами, в первую очередь отно-

шениями клеток многоклеточного организма. Однако для содержания беспомощной молодежи требуются именно социальные условия. Поэтому возникает положительная обратная связь между социальностью, способностью к сложному поведению особей и их изоляцией от внешней среды на ранних стадиях онтогенеза.

Таким образом, для многоклеточных организмов эволюционно первичным логично предполагать социальное, а не индивидуальное существование. При отсутствии других проявлений социальности разномножие может рассматриваться в качестве ее реликта. Если с этой точки зрения рассмотреть структуру разнообразия, то она включает абсолютное большинство индивидуальных организмов и меньшинство социальных. Это объясняется тем, что при любых преобразованиях возникает большинство неустойчивых и тупиковых конструкций. Как современное, так и наблюдаемое ископаемое разнообразие в целом будет состоять из продуктов их распада с большим числом переходов между состояниями.

Целостность социальных систем поддерживается постоянными или временными механическими контактами между их элементами. Такие контакты имеют малую протяженность и охватывают малое количество элементов. Однако возможных вариантов этих контактов существует бесконечное множество. Целенаправленно поддерживаются именно те, которые динамически сохраняют целостность системы, т.е. в основе выбора типа и участников контакта лежит представление каждого элемента о системе как целом.

Терминов “эгоизм” и “альтруизм” для описания этих взаимодействий недостаточно. Эгоизм — это стремление особи к собственной пользе или выгоде, альтруизм же — бескорыстная забота о благополучии других индивидуумов. В случае эусоциальных взаимодействий каждый из участников проецирует на систему индивидуальную информацию о ней, и часто это несовместимо с продолжением жизни. Социальность, таким образом, является информационным суперэгоизмом, физически проявляемым с помощью локальных телесных отношений. Физический размер муравья или клетки качественно меньше муравейника или организма, но для динамического сохранения или направленного изменения структуры связей сообщества муравьев и его клетки, как информационно, так и в смысле сложности, должны быть “больше” муравейника и организма.

Если социальные сообщества многоклеточных организмов еще находятся в стадии становления, то клеточная социальность, лежащая в основе строения самих организмов, обеспечивается вполне устойчивыми структурами. Эукариотным клеткам, чтобы построить многоклеточный организм, требуется универсальный геном, описыва-

ющий организм в целом. Для конкретизации его считывания необходимы общеорганизменные информационные системы, к которым относятся общая сеть цитоскелета, обмен экзосомами и др. Таким образом, реализация генетической информации является поведенческим актом, а не выполнением некоей неконтролируемой клетками исторически возникшей программы, что наиболее явно проявляется в ходе эмбриональных регуляций. Также здесь важно учитывать существование химерных организмов, то есть то, что унификация генома является не единственным и не главным способом согласования деятельности клеток. Эти механизмы являются общими как для клеток многоклеточных, так и для самих многоклеточных в организмоподобных социальных сообществах.

Важным вопросом здесь является соотношение наследуемой инстинктивной информации и когнитивных процессов (Панов, 2012). Та же двойственность была отмечена В.Я. Бродским (2009) для микроорганизмов. Связь социальности и развития информационных структур менее однозначна, чем это представлялось ранее. Например, сложная нервная система и когнитивные способности головоногих с социальностью не связаны. Ядерный аппарат многих одноклеточных более сложен, чем у многоклеточных. В целом же можно наблюдать первичность когнитивных процессов и закрепление удачных решений в виде наследственности.

Необходимо также отметить, что у социальных первичноротых по объему развитие нервной системы несопоставимо ниже, чем у большинства социальных вторичноротых, но они качественно более социальны, чем общественные вторичноротые, за исключением человека. Но в обоих случаях социальность основывается на высоко развитой нервной системе, включающей сложно организованный головной мозг, несмотря на то, что они не гомологичны.

Рациональная архитектура гнезд муравьев (Захаров, 2021) неизбежно должна быть связана с рациональными способностями особей, а они, в свою очередь, — с развитием нервной системы и со сложностью поведения. Особую роль здесь играет ситуативная и закрепляющаяся дифференциация поведения, основанная на интеграционных процессах (Волкова, 2014), о чем также говорит сложное устройство нервной системы и ее наибольшее развитие у рабочих особей.

А.А. Захаров (2021) также указывает на наличие сети локальных контактов между муравьями, позволяющей им строить купол правильной геометрии. Сама сеть контактов дифференцирована и имеет на вершине большую плотность. Кроме того, область вершины купола является областью принятия структурных решений, определяющих

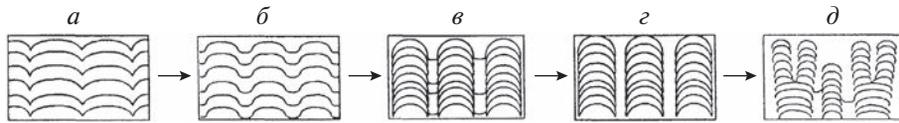


Рис. 1. Возможное направление морфологической эволюции архейских строматолитов, связанное с выделением столчатых структур (по: Hofmann, 2000): *а* – возникновение выпуклых и вогнутых участков рельефа, *б* – увеличение крутизны выпуклых структур рельефа и расстояний между ними, *в* – формирование столбиков и промежутков между ними с ограниченным развитием цианобактериальной пленки, *г* – окончательное формирование закономерных столчатых морфотипов, *д* – возникновение ветвления и дальнейшее становление его закономерности.

конкретные изменения в функционировании колонии. Из этого следует, что физически локальные контакты являются проявлением общих в отношении муравейника, инстинктивно и рационально понимаемых связей. Иными словами, для того, чтобы муравейник приобретал определенную форму, каждый муравей должен строить именно муравейник в целом, а не осуществлять “локальные контакты”.

Как это ни удивительно, но просматривается большое сходство между способом образования купола муравейника и строматолитовой постройки. Несмотря на все различия, между этими биогенными образованиями существует прямая морфофункциональная связь – в обоих случаях сообщества, используя рыхлый материал, выполняют задачу подъема над субстратом, увеличения инсоляции, удаления осадков с поверхности обитания, увеличения ее площади и т.д. Эти общие принципы, конечно, реализуются по различным причинам, различными способами и в различных условиях. Однако согласованная морфогенетическая активность элементов не может осуществляться без ее позиционирования и, соответственно, координатной сети (Сумина и др., 2020). Также в обоих случаях эта сеть оказывается дифференцированной и имеющей центр на вершине. Деление купола начинается с деления вершины, что само по себе не имеет функционального смысла. Это говорит о том, что морфологическим преобразованиям предшествуют информационные. У строматолитов эти преобразования координатной сети иногда выражены морфологически (Власов, 1970).

Исследования столь различных групп организмов все в большей степени выявляют общность принципов организации их сообществ. По всей видимости, на этом основании можно говорить о сквозных принципах организации сообществ вообще – по крайней мере от бактерий до человека. Наибольшее внимание, в том числе и с практической точки зрения, привлекают взаимосвязанные вопросы происхождения сложности сообществ и их централизации как этапа повышения этой сложности.

Как было показано выше, источником сложности сообщества на любом эволюционном уров-

не организмов является сложность их элементов (Марфенин, 2016; Sumina, Sumin, 2022). Для образования сообщества элементарным организмам в своем поведении необходимо реализовывать в первую очередь всеобщие связи, определяющие структуру сообщества, исходя из его внешних отношений. Простейший пример – куполообразные постройки муравьев и цианобактерий, полезность формы которых определяется как минимум их взаимоотношением с осадками и освещением. Также в этом поведении должны учитываться конструктивные свойства применяемых материалов и их соотношение с формой будущей постройки. Здесь также наблюдается сходство между постройками общественных насекомых и строматолитами. В эволюции цианобактериальные сообщества постоянно увеличивают прочность построек как на уровне материала, так и на уровне его компоновки и переходят от куполообразных построек к ветвящимся (рис. 1, 2). Здесь уже просматривается сходство скорее с термитниками, при построении которых используется более прочный материал, чем в куполообразных муравейниках. У муравьев также отмечена эта тенденция – их земляные купола имеют более крутые склоны, чем строящиеся из хвои. Далее в поведении реализуются общие связи, определяющие внутреннюю структуру сообщества в соответствии с внешними условиями. И лишь в последнюю очередь они конкретизируются с помощью локальных взаимодействий.

Согласованность деятельности большого количества самостоятельных индивидуумов не может быть достигнута без централизованного управления. Однако множество успешно живущих сообществ представляются нецентрализованными, и такая форма их организации обоснованно представляется эволюционно первичной. Исходя из высокого уровня организации взаимодействий, такие системы в действительности являются централизованными каждым индивидуумом – управляющим действиями всех остальных и управляемым ими. Такое базовое состояние сообществ, которое не утрачивается с нарастанием централизации, вероятнее всего, следует назвать взаимоорганизацией (Сумина, Сумин, 2013).

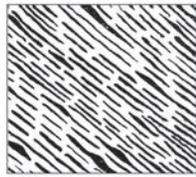
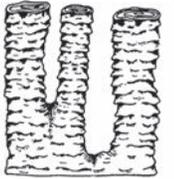
| Признак | | Форма постройки (общий уровень) | Боковое ограничение столбика (частный уровень) | Микроструктура (элементарный уровень) |
|--------------------------|---------|---|---|---|
| Возраст | | | | |
| Рифей (1650–600 млн лет) | верхний |  |  |  |
| | средний |  |  |  |
| | нижний |  |  |  |

Рис. 2. Закономерное изменение черт строения строматолитов на протяжении рифея (по данным В.А. Комара, 1964, 1966).

Возникновение централизации в сообществе является не сменой принципов организации, а надстройкой над взаимоотношениями (Марфенин, 2016). В ее рамках возможно не только усиление управляющих функций некоторой части особей, но и сохранение восприятия получаемых от них сигналов как управляющих. Здесь важна возможность организации обратных связей в информационной системе сообщества. Если коммуникация клеток организма, как правило, основана на идентичности изначальной генетической информации, то коммуникация в сообществах перепончатокрылых, например, опирается на общность в 75% и качественно уступает по своей сложности организмам. Это показывает, что чем более равны элементы, тем более высокую и централизованную иерархию они могут построить — информационная протяженность устойчивых вертикальных связей всегда оказывается пропорциональной протяженности горизонтальных связей. Конфигурация же механических контактов может соотноситься с этой зависимостью любым образом.

В случае увеличения в сообществах необратимой дифференциации интенсивность его функционирования повышается. При этом начинает нарастать специализация во взаимоотношениях с внешней средой, что сужает ресурсную базу, по-

вышает уязвимость и, главное, становится невозможным непрерывное эволюционное развитие. Для обеспечения возможности развития дифференцированных систем у многоклеточных эукариот возникли такие сложные механизмы, как половое размножение, старение и смерть. Это позволяет на время переводить клеточное сообщество в недифференцированное, нецентрализованное состояние и вводить в структуру организма новую информацию. Данный механизм наблюдается не только у организмов, но и у их сообществ — нецентрализованный муравейник переживает смену сезонов, меняет местоположение без сброса основной части биомассы, а централизованные семьи, например, осы обыкновенной, для этого должны ежегодно терять всех особей колоний, кроме покинувших ее молодых самок.

Сообщества нитчатых цианобактерий являются альтернативным многоклеточным эукариотам способом реализации двух уровней прокариотной многоклеточности (Гусев, Гохлернер, 1980). При качественно сопоставимых возможностях дифференциации они сохраняют универсальность элементов, и поэтому функциональная и морфологическая дифференциация сообществ является обратимой, а изменение их формы и строения, преодолевающее таксономические

Таблица 1. Соотношение потребностей строматолитообразователя и направлений эволюции основных черт строения ископаемых строматолитов

| Строматолитообразователь | Строматолит |
|---|---|
| Уход из зоны взмучивания осадка | Увеличение высоты постройки (высоты слоя) |
| Удаление осадка с поверхности | Увеличение крутизны арки |
| Сохранение и увеличение относительной поверхности фотосинтеза | Возникновение ветвления, в том числе активного |
| Поддержание оптимальной формы | Упрочнение постройки, определяемое расположением агрегатов карбонатных зерен в слое (усложнение микроструктуры) |

границы, происходит с одной и той же непрерывно существующей биомассой.

Отдельно может рассматриваться вопрос о соотношении собственной сложности цианобактерий и сложности образуемых ими сообществ. В отношении как эукариотных многоклеточных организмов (т.е. сообществ клеток), так и их социальных объединений наблюдается соответствие сложности информационных структур организмов, их индивидуального поведения и сложности социальных систем.

В отношении нитей цианобактерий и их клеток соответствующей сложности структурной организации не наблюдается. Здесь мы имеем дело с ситуацией, когда наблюдение в большей степени зависит от развития увеличительных приборов, чем от объектов, в частности это касается системы цитоскелета. И объективно окажется, что только поведение, являясь интегральной характеристикой, способно отражать реальную сложность организма.

Рассмотрим с точки зрения обсуждавшихся выше общебиологических закономерностей целостные адаптивные реакции строматолитообразующего сообщества.

Можно предположить, что основными тенденциями развития строматолитообразователя как бентосного макроскопического фотосинтетика в условиях интенсивного осадконакопления могут быть: уход из зоны взмучивания осадка, удаление осадка с поверхности, сохранение относительной поверхности фотосинтеза, поддержание оптимальной формы (табл. 1). При карбонатном осадконакоплении сообщество имеет возможность использовать биогенный карбонат, выпадающий в результате изъятия из среды растворенной в ней углекислоты. Этот карбонатный компонент может быть вовлечен в морфогенетические преобразования, которые способны компенсировать отрицательное влияние выпадения минерального осадка.

В случае образования строматолита как твердого опорного минерального тела жизненные потребности строматолитообразователя будут выражаться в следующем: общем увеличении высоты постройки (высоты слоя), увеличении крутизны

арки, возникновении ветвления, упрочении постройки путем определенного расположения агрегатов карбонатных зерен в слое.

ОБЩИЕ ТЕНДЕНЦИИ ИЗМЕНЕНИЯ ОСНОВНЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ЧЕРТ СТРОЕНИЯ СТРОМАТОЛИТОВ ВО ВРЕМЕНИ

Тренд направленного изменения морфологических черт строматолитов, который обеспечивает потребности строматолитообразователя, может быть прослежен, начиная с самых древних, палеоархейских, находок (3.5 млрд лет).

В архее (3.5–2.5 млрд лет назад) одним из наиболее распространенных морфотипов являются псевдостолбчатые постройки, которые встречаются и в более поздних отложениях.

Наряду с ними отмечены постройки, представляющие собой, по-видимому, полный переходный ряд от псевдостолбчатых к собственно столбчатым постройкам. Средние члены этого ряда названы Хофманном “partly linked” (“частично соединенные”) (Hofmann, 2000). Вероятно, такой набор форм в древнейших строматолитовых комплексах отражал процесс становления морфотипа столбчатых строматолитов на базе построек пластового типа.

В биогермных рядах (Крылов, 1975) рифейских строматолитов (1650–600 млн лет) образованию столбчатой части биогерма предшествует образование пластовой постройки. Ведущим механизмом эволюционных преобразований при переходе от пластового морфотипа к столбчатому было выделение в пределах единой минерализующейся пленки, образующей пластовый строматолит, таких элементов ее строения, которые повышали устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов среды, в частности засыпанию осадком (Маслов, 1960; Власов, 1970). Такими элементами могут быть выпуклые структуры рельефа, которые позволяют разгружать осадок в промежутках между ними. Впоследствии чередование выпуклых и вогнутых структур приобретает унаследованный характер (рис. 1а). Одним из факторов морфологического прогресса будет, очевидно,

увеличение крутизны выпуклых структур рельефа и расстояний между ними (рис. 1б). Развитие такой организации поверхности позволяет эффективно предотвращать засыпание осадком одних участков, но делает невозможным обитание пленки цианобактерий на других.

В дальнейшем эволюционные преобразования могут быть связаны с разделением первоначально единой пленки на отдельные участки, которые занимают только возвышенные части поверхности при ограничении роста пленки в понижениях (рис. 1в). Результатом этого процесса должно быть появление столбчатого морфотипа (рис. 1г). Эти преобразования являются следствием морфогенетического контроля отдельных участков пленки над своей формой и своими границами. Дальнейшим развитием такого контроля будет появление ветвящихся строматолитов (рис. 1д). Деление их арки ограничивает размер отдельных столбиков при их росте и позволяет пленке сохранять достаточно большую относительную поверхность (Сумина, 2002). Морфогенетический контроль формы построек в этом ряду проявляется раньше, чем морфогенетический контроль размеров.

Для архея (3.5–2.5 млрд лет назад) отмечаются также постройки с бугорчатой поверхностью, на срезе имеющие волнистую форму слоя с изгибами сантиметровой размерности. В более поздних отложениях, например, рифейских (1650–600 млн лет), они не встречаются, там развиты строматолиты с гладкой формой слоя. Это также указывает на увеличение степени морфогенетического контроля строматолитообразователей над своей формой и, соответственно, постройкой, хотя и для архея отмечено наличие форм с гладкими слоями.

Эволюционную направленность изменений строматолитов и соподчиненность изменения их морфологических признаков можно четко проследить на примере столбчатых строматолитов рифея, в частности ветвящихся строматолитов Анабарского массива (Комар, 1964). Здесь можно выявить следующие закономерности (рис. 2):

1. Усложнение формы построек, связанное с изменением характера ветвления и формы строматолитовых столбиков – от простых по форме пассивно ветвящихся построек группы *Kussiella* Kryl. до активно ветвящихся со сложными столбиками построек *Baicalia* Kryl. и *Anabaria* Kom.

2. Изменение характера боковой поверхности столбиков. Неровная, бахромчатая поверхность столбиков (*Kussiella* Kryl.) сменилась на столбики сначала с более ровной поверхностью (*Anabaria* Kom.), а затем на столбики с полным многократным облеканием (*Boxonia* Kom.).

3. Изменение микроструктур строматолитовых слоев от простых пластинчатых до сложных – сгустковых и шестоватых. Эти закономерные из-

менения авторы также интерпретируют как “отражение естественной эволюции водорослей-строматолитообразователей” (Комар, 1964, с. 100). Важным является то, что это усложнение построек прослеживается в пределах литологически однородной толщи доломитов, накопление которой происходило в течение примерно 800 млн лет (Комар, 1964, 1966). По этой причине усложнение нельзя связывать с фациальной изменчивостью. Это можно рассматривать как пример “чистой” эволюции, когда организмы в течение длительного времени находились в практически неизменяемых условиях обитания.

Приведенные данные показывают не только направленность эволюции, но и взаимосвязь изменений разных групп признаков. Одновременно и согласованно меняются общая морфология постройки, отдельных ее частей и микроструктура. Здесь возможно провести аналогию с тремя различными иерархическими уровнями организации индивидуумов многоклеточных эукариот – организменным, “органном” и тканевым (Крестьянский, 1969). Организменному уровню может соответствовать общая форма постройки, “органному” – особенности строения отдельных ее частей, тканевому – микроструктурные особенности слоев. Согласованность в усложнении структур, принадлежащих различным уровням организации строматолитовой постройки, может быть показателем высокой целостности строматолитообразователя.

Рассмотрим в контексте приведенной аналогии изменение четырех наиболее хорошо прослеживаемых на ископаемом материале признаков строматолитов. Они могут быть сгруппированы следующим образом: к организменному (наиболее общему) уровню могут быть отнесены тип ветвления и форма столбиков, “органному” (частному) – характер бокового ограничения, к тканевому (элементарному) – микроструктура.

Тип ветвления. Сравнение типа ветвления столбчатых строматолитов Южного Урала выявило следующую закономерность: тип ветвления направленно усложняется от нижнего рифея (1650–1350 млн лет) к верхнему (1030–600 млн лет). Так, для строматолитов группы *Kussiella* из нижнего рифея характерно простое деление столбика на два более узких. Для среднерифейских (1350–1030 млн лет) построек группы *Baicalia* характерно ветвление на два столбика или несколько, с резким пережимом в месте ветвления. У верхнерифейских *Minjaria* и *Gymnosolen* наблюдается сложное кустистое или древовидное ветвление столбиков (Крылов, 1963). Изменение характера ветвления во времени подтвердилось при изучении рифейских строматолитов из других регионов (Семихатов, 1960; Комар, 1964). М.Е. Раабен (1964) на материале Полюдова кряжа также отме-

тила ряд закономерностей, связанных с ветвлением строматолитовых столбиков. Пассивное ветвление, при котором столбики в процессе роста не увеличивают свою площадь, характерно для нижнего рифея, хотя может быть встречено и в более молодых отложениях. Активное ветвление столбиков встречается в среднем рифее и выше, а для верхнего рифея характерны столбики с активным ветвлением, т.е. расширяющиеся в процессе роста.

Форма столбиков. Форма столбика изменяется также направленно. Для построек нижнего рифея характерны столбики субцилиндрические, прямые и субвертикальные. Средне- и верхнерифейские строматолиты, наряду с субцилиндрическими, имеют и столбики неправильной формы (Комар, 1966).

Характер бокового ограничения. И.К. Королюк (1960) при изучении строматолитов Иркутского амфитеатра отметила, что строматолиты из нижне- и среднерифейских отложений характеризуются “бахромчатой” боковой поверхностью столбиков. В верхнем рифее появляются формы с гладкими столбиками. Из всего разнообразия выделенных ею типов боковой поверхности столбиков (без стенки, с однослойной стенкой, с многослойной стенкой, со стенкой, образованной “особой тканью”) формы с отчетливыми стенками появляются в самых верхах докембрия — в верхнем рифее и в кембрии (600–535 млн лет назад) (группа *Voxonia* Ког.). В рифее большинство строматолитов имеют стенку только на отдельных участках столбиков. Эти наблюдения полностью подтверждаются выводами, сделанными по строматолитам Южного Урала И.Н. Крыловым (1963). В целом аналогичные наблюдения приводятся и В.А. Комаром (1966) для строматолитов севера Сибирской платформы — в нижнем рифее присутствуют формы с неровной или бахромчатой поверхностью, без облекания. В среднем рифее появляются строматолиты с гладкой боковой поверхностью, с нечетко выраженным облеканием. Верхний рифей характеризуют и “определяют лицо строматолитового комплекса” (Комар, 1966, с. 53) формы с гладкой боковой поверхностью, часто с многослойным облеканием. Наряду с этим продолжают развиваться и формы без облекания.

Микроструктура. Этот признак, характеризующий внутреннее строение слоев, также имеет определенную приуроченность к четким стратиграфическим уровням. В.А. Комар (1964) при изучении столбчатых строматолитов рифея Анабарского массива установил следующую закономерность: микроструктура изменяется во времени от простой — пластинчатой и линзовато-пластинчатой в раннем рифее — до сложной — сгустковой и шестоватой, которая появляется в более поздних

горизонтах рифея. Такая закономерная смена типов микроструктуры на определенных стратиграфических уровнях позволила сделать вывод о естественной эволюции организмов-строматолитообразователей. Эта точка зрения нашла подтверждение и при использовании биометрических методов (Комар и др., 1965). Постоянство типов микроструктур на определенных стратиграфических уровнях отмечалось для Енисейского кряжа и Туруханского района (Семихатов, 1962), Учуро-Майского района (Нужнов, 1960), Поллюдова кряжа (Раабен, 1964), Южного Урала (Крылов, 1963, 1975).

В.А. Комар (1966) для каждого подразделения рифея в качестве примера приводит определенный тип микроструктуры из разрезов различных регионов: зонально-пластинчатая характерна для нижнего рифея, линзовидно-штриховатая — для среднего рифея, сгустково-слоистая — для верхнего рифея. Выдержанность микроструктур отмечается не только для столбчатых построек, но и для других морфотипов, например, пластовых.

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СТРОМАТОЛИТОВ

Рассмотрим функциональный смысл описанных выше изменений.

Эволюция строматолитов как направленное изменение целостных образований может считаться наблюдаемым, эмпирически установленным фактом. Это изменение должно иметь постоянно действующие внутренние причины, поскольку существующие колебания условий среды за это время (по крайней мере в течение рифея) не происходило — принципиально не менялись темпы осадконакопления и состав пород (Раабен, 1981). Увеличение прижизненной высоты строматолитов над осадком могло быть достигнуто только благодаря повышению скорости отложения минерального материала строматолитообразователями. Как указывают М.А. Семихатов и М.Е. Раабен (1996), ряд перестроек палеогеографической обстановки на различных этапах формирования строматолитов создавал предпосылки для увеличения их разнообразия, чего, однако, не происходило. Единственным фактором, который существенно изменял свои параметры, был состав гидросферы, однако он не мог оказать прямого влияния на изменение форм построек и если и влиял, то опосредованно, через биохимические свойства строматолитообразователей.

Общей тенденцией эволюционного преобразования построек на протяжении рифея явилось увеличение крутизны арки и высоты слоя, что позволяло строматолитообразователям, как бентосным сообществам, выходить из зоны придон-

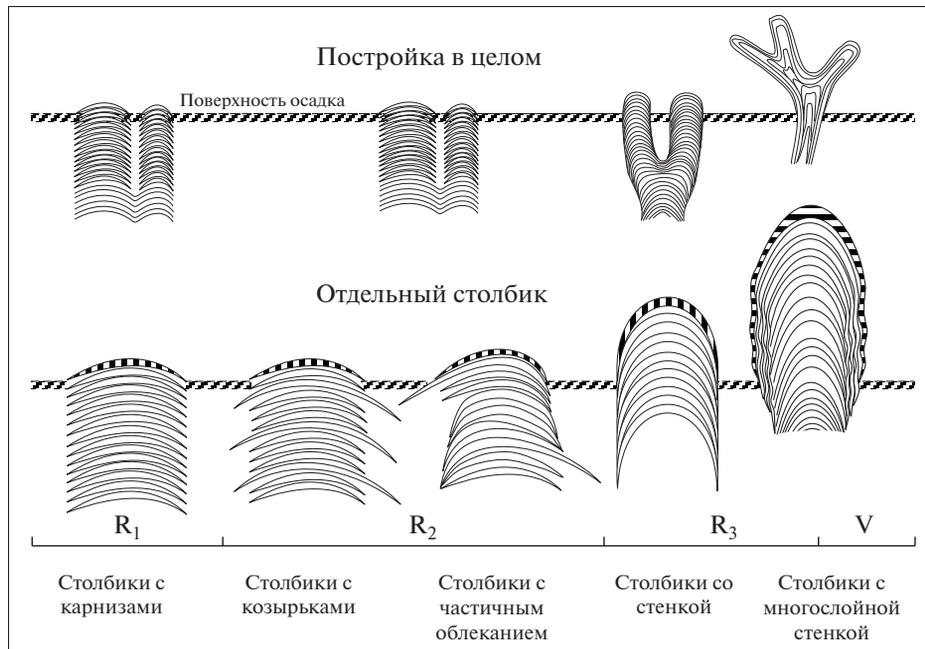


Рис. 3. Морфогенетические преобразования рифейских столбчатых строматолитов (временная шкала дана вне масштаба) (по: Сумина и др., 2020). R – рифей, V – венд.

ного волнения и взмучивания. Следствием увеличения арки является облекание боковой поверхности столбика и образование стенки. Облекание само по себе является важным морфогенетическим приобретением, поскольку резко упрочняет постройку и дает возможность образования сложных ветвящихся форм. Однако в отношении увеличения высоты арки оно явно вторично и является его следствием.

Увеличение крутизны арки является показателем увеличения удельной фотосинтетической продукции, поскольку выпадение биогенного карбоната кальция является побочным продуктом фотосинтеза. Наиболее интересным в наблюдаемом эволюционном ряду является то, что при приобретении строматолитообразователями избыточного материала, а именно карбоната, который может быть использован в дальнейших морфогенетических построениях, в морфогенез он вовлекается спустя некоторое время (рис. 3).

На ископаемом материале можно наблюдать становление данной морфогенетической реакции в ее развитии (рис. 1). Вероятно, наиболее простым типом столбчатого строматолита является постройка с практически плоской или слабо выпуклой аркой и без облекания. Несмотря на то, что в породе на продольном срезе такая постройка может иметь достаточно сложную морфологию и достигать нескольких метров в высоту, прижизненно такой строматолит возвышался над осадком не более чем на высоту одного слоя, т.е. около 5 мм. Примером такого строматолита могут

служить постройка *Kussiella kussiensis*, характерные для отложений нижнего рифея. Можно предполагать, что в этом случае продукции карбоната хватало лишь на то, чтобы обеспечить только небольшое возвышение над поверхностью осадка, и скорость роста строматолита не превышала скорости фонового осадконакопления.

В верхних горизонтах нижнего рифея появляются строматолиты с несколько иной морфологией, такие как *Baicalia*, а в среднем и верхнем рифее – *Tungussia*. С одной стороны, они проявляют принципиальное сходство с *Kussiella*, поскольку имеют достаточно низкие слои. Но отличаются от последних тем, что отдельные слои выходят за пределы боковой поверхности столбиков (особенно у *Tungussia*). Это может указывать на повышение удельной продукции фотосинтеза и скорости роста самих строматолитообразователей – в отдельные благоприятные периоды, например, связанные с локальным уменьшением скорости осадконакопления, они захватывали близлежащие поверхности осадка. Такое изменение формы боковой поверхности столбика не было связано с изменением формы слоев, т.е. фактически происходило без морфологического усложнения всей постройки. Строматолитообразователю удавалось лишь на некоторое время увеличить свою поверхность. Это приводило к образованию столбика, из которого в разные стороны выступали редкие карнизы.

У более поздних форм появляется такая особенность строения столбика, как облекание, т.е.

охватывание вышележащими слоями нижележащих. В этом случае происходит принципиальное изменение формы слоя – избыточный карбонат расходуется не на увеличение горизонтальной поверхности (карнизов), а на организацию вертикальной, т.е. боковой, поверхности. Это приводит к подъему постройки над осадком, позволяет строматолиту увеличивать высоту со скоростями, более высокими, чем темпы осадконакопления, и обеспечивает постройку с достаточной внутренней прочностью. Все перечисленные морфологические преобразования на базе облекания позволяют образовывать высокие (высота выступающей над осадком части постройки), сложно разветвленные постройки. Такие постройки развиты в верхнем рифее, например, постройки р. *Gymnosolen*.

Процесс преобразования формы слоя показывает, как в рамках предыдущих, более простых морфотипов появляется избыточный ресурс. Он инициирует следующий этап морфологического усложнения построек, который повышает в конечном итоге степень независимости строматолитообразователя от неблагоприятных факторов среды.

Описанная выше тенденция отражает общие черты развития и смены морфотипов строматолитов. Однако имеется целый ряд исключений, которые, на первый взгляд, противоречат общей наблюдаемой картине. Так, из ятулийских отложений Карелии (нижний рифей, 1650–1350 млн лет) известны находки четких гимносоленоподобных построек. Для строматолитов группы *Sundia* из тех же отложений характерно отчетливое (“верхнерифейское”) боковое ограничение (Крылов, 1975). Однако “отдельные находки стеночных или кустистых строматолитов в глубоком докембрии не изменяют общего представления о смене строматолитовых комплексов в разных горизонтах рифея, а опровергают только упрощенные схематические представления об этих комплексах” (Крылов, 1975, с. 154). Этот же автор подчеркивает, что попытки устанавливать возраст по “первому появлению” построек какой-либо группы привело бы к резкому и неоправданному смещению возрастных границ комплексов.

Появление таких “противоречивых”, не укладывающихся в общий эволюционный тренд находок, вероятнее всего, связано с тем, что на общий ход строматолитообразования оказывал влияние не некий постоянно изменяющийся внешний фактор или группа факторов. Это могло быть результатом однонаправленного, но идущего у разных групп не одновременно процесса морфологического усложнения, вызванного внутренними причинами (Бернар, 1878). Возможно, именно это обстоятельство приводило к некоторым несоответствиям. Реконструируемые

изменения палеогеографических обстановок предполагали определенный ожидаемый ответ в виде падения или увеличения разнообразия строматолитов, а реально наблюдаемая картина иногда имела прямо противоположный облик. Так, при трансгрессии в конце раннего рифея на территории современного Китая, когда следовало ожидать увеличения разнообразия строматолитов, происходит его сильное сокращение. Подобная картина наблюдалась и на территории Сибири и Южного Китая в венде (600–535 млн лет назад) (Семихатов, Раабен, 1996).

Вероятно, рассматриваемое эволюционное изменение строматолитов было вызвано усилением метаболизма строматолитообразователей. Оно позволяло им, с одной стороны, наращивать постройку со скоростью, значительно превышающей скорость фонового осадконакопления, с другой стороны, развивать внутреннюю среду, что выражается в возрастающих возможностях перераспределения минерального компонента в слое. По ископаемым остаткам, в частности по характеру ветвления арки и способу образования построек сложной формы, такое явление можно предполагать (Раабен, 1964; Власов, 1970; Сумина и др., 2020). В наших экспериментах перераспределение минеральных компонентов в культуре нитчатых цианобактерий обнаружено не было, однако удалось установить перераспределение внутри пленок газообразных продуктов жизнедеятельности (Сумина, Сумин, 2013).

Эти изменения макроскопических черт строения строматолитов обнаруживают коррелятивную связь с изменениями на микроструктурном уровне, определяющем прочность постройки и, таким образом, ее морфогенетические возможности.

По-видимому, тип микроструктуры характеризует не строение элементарных частей строматолитообразователя, а его способность воздействовать на перераспределение выпадающего осадка. В широком смысле – характеризует эволюционный уровень развития организма. В.А. Комар (1964) для ветвящихся строматолитов и группа авторов (Комар и др., 1965) для неветвящихся форм установили сходное эволюционное развитие во времени микроструктур этих типов построек. Общей тенденцией является нарушение сплошности темных слоев и увеличение их толщины. Для неветвящихся строматолитов этот процесс коррелятивно связан с уменьшением размеров постройки и увеличением упорядоченности в ее строении. Прочность постройки вначале обеспечивалась ее величиной, а впоследствии – структурой ее материала, что позволило увеличить относительную поверхность за счет уменьшения размеров.

В.А. Комар (1966) приводит данные, что не все слои принимают участие в образовании стенки.

Обычным является выклинивание темных слоев при приближении к краевой части столбика. Светлые слои становятся тоньше и, сливаясь между собой, образуют гладкую боковую поверхность столбика. Это говорит в пользу того, что именно светлые слои, состоящие из более крупных кристаллов карбоната, образуются в результате жизнедеятельности цианобактерий, поскольку они распространяются на всю поверхность столбика – субгоризонтальные и вертикальные ее части. Темные слои занимают только субгоризонтальные части постройки (арки), т.е. состоят из осадочного материала, который не удерживался на вертикальных поверхностях.

По всей видимости, смена во времени непрерывных ленточных микроструктур штриховатыми, а затем сгустковыми, может объясняться развивающейся способностью цианобактерий к перераспределению выпадающего на их поверхность осадка. При образовании наиболее простого ленточного типа осадочный материал выпадал непрерывным ровным слоем, который в таком виде и сохранялся в структуре строматолита, не подвергаясь какой-либо переработке. Этот слой мог отражать рельеф пленки цианобактерий, отвечая неравномерно-ленточному подтипу в классификации (Комар и др., 1965). Пленка возобновляла фотосинтез после того, как нитчатые цианобактерии проползали через слой выпавшего осадка и вновь располагались на его поверхности. На этой стадии сообщество уязвимо, так как отдельные нити не связаны друг с другом и могут быть легко смыты вместе с рыхлым осадком. По этой причине, вероятно, отбор происходил в направлении тех форм, у которых эта стадия занимала, возможно, меньшее время. Вероятно, более эволюционно продвинутые формы цианобактерий приобрели способность к перераспределению осадочного материала по своей поверхности. На начальных стадиях становления этой способности в едином слое выпавшего осадка образовывались разрывы, позволявшие пленке продолжать фотосинтез без стадии “проползания”. Этому эволюционному этапу может соответствовать штриховатый тип микроструктуры. Дальнейшее развитие этой способности могло привести к образованию из материала нескольких слоев выпавшего осадка компактных скоплений, что отвечает сгустковому типу микроструктуры. При таком распределении осадка стадия “проползания” занимала минимальное время, поскольку “проползание” могло осуществляться не индивидуальными нитями, а их группами.

Таким образом, направление вертикальной смены типов микроструктур строматолитов на протяжении рифея и эволюционные преобразования организмов-строматолитообразователей могут быть соотнесены друг с другом. Эволюционные преобразования, вероятно, касаются раз-

вития информационной согласованности (Греченко и др., 2015; Grechenko, Kharitonov, 2021) и становления внутренней среды внутри сообщества цианобактерий.

Коррелятивная связь между усложнением микроструктуры и типом ветвления, вероятно, также объясняется развитием способности цианобактерий к перераспределению минерального материала. Наиболее сложные активно-ветвящиеся постройки с тонкими наклонными столбиками обладают наиболее сложными типами микроструктуры. При их образовании светлый органический карбонат располагается не отдельными не связанными друг с другом слоями, а образует гораздо более прочную непрерывную пространственную решетку.

Другой аспект регуляции скорости осаждения биогенного карбоната проявляется при ветвлении столбиков. Ветвлению предшествует деление арки (самой выпуклой части слоя) строматолитового столбика и возникновение вместо одной вершины двух, с разделяющей их седловиной (рис. 4). Это деление происходит за счет изменения толщины светлого слоя в центре и по краям: в центре слой становится тоньше, а по краям, наоборот, толщина его увеличивается (Раабен, 1964). Это может означать, что интенсивность выпадения биогенного карбоната, образующего светлый слой, регулируется организмом-строматолитообразователем и является проявлением его формообразующих функций. Ф.Я. Власов (1970) на основе серии шлифов ископаемых строматолитов приводит следующие стадии процесса ветвления арки – наиболее выпуклой части слоя. В апикальной части слоя перед началом ветвления возникают микроскопические бугорки – стигмы. При образовании нескольких последующих слоев бугорки каждого нового слоя сохраняют свое местоположение. Затем области расположения бугорков – полистигмы – разделяются и в дальнейшем на этих местах образуются вершины двух новых столбиков.

М.Е. Раабен (1964) описывает явление срастания строматолитовых столбиков, выделяя три его типа. Первый тип – срастание столбиков, происходящее с полным объединением слоев. Второй тип – срастание с образованием специальной ткани. Третий – сближение столбиков без объединения слоев. В этом ряду, по всей видимости, просматривается становление процессов, обеспечивающих поддержание границ, определяющих целостность и индивидуальность организмов-строматолитообразователей.

Образование сложных типов микроструктур, особых типов биогенной ткани и изменение толщины биогенных слоев перед ветвлением предполагают наличие у строматолитообразователя ферментативных механизмов, позволяющих ему

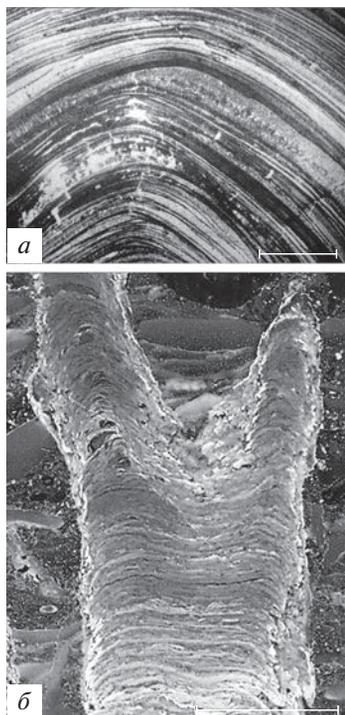


Рис. 4. Деление арки, предшествующее ветвлению столбика: *a* – единая вершина арки в промежутках между делениями (по: Крылов, 1975), *б* – разделение вершины арки и последующее деление столбика.

осуществлять тонкое управление биоминерализацией. Это предположение подтверждается обнаружением у нитчатой цианобактерии *Microcoleus chthonoplastes* фермента карбоангидразы, управляющего карбонатной биоминерализацией при образовании скелетов одноклеточных и многоклеточных эукариот, в частности у кокколитофорид и кораллов (Куприянова, Пронина, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, строматолиты образуются в результате жизнедеятельности макроскопического объекта, обладающего морфогенетической целостностью и механизмами управления биоминерализацией, и могут рассматриваться в качестве опорных минеральных структур. На это указывает наличие собственной пространственной организации и иерархической соподчиненности его частей. Изменение строматолитов во времени происходит в рамках приспособительных реакций строматолитообразователя. Наблюдаемые особенности эволюции строматолитов свидетельствуют об определенной структурной и функциональной приемственности черт строения, предполагающей наследственный контроль. Факторы среды, безусловно, оказывают влияние на этот процесс, но не непосредственно определяют форму строматолита, а через целост-

ную реакцию строматолитообразователя, проявляющуюся на всех видимых иерархических уровнях его организации.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бернар К., 1878. Курс общей физиологии. Явления жизни, общие для животных и растений. СПб.: И.И. Билибин. 317 с.
- Бродский В.Я., 2009. Прямые межклеточные взаимодействия и “социальное” поведение клеток млекопитающих, протистов и бактерий. Возможные причины многоклеточности // Онтогенез. Т. 40. № 2. С. 97–106.
- Власов Ф.Я., 1970. Анатомия и морфология строматолитов раннего и среднего протерозоя Южного Урала // Материалы по палеонтологии Урала. Свердловск: УФ АН СССР. С. 152–175.
- Волкова Е.В., 2014. Роль дифференционно-интеграционного подхода в разработке специальных способностей. Дифференционно-интеграционная теория развития. М.: Языки славянской культуры. С. 61–87.
- Гинцбург А.Л., Ильина Т.С., Романова Ю.С., 2003. “Quorum sensing” или социальная жизнь бактерий // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. № 5. С. 86–93.
- Головлев Е.Л., 2001. Механизм формирования биопленки – структурированной популяции *Pseudomonas aeruginosa* // Микробиология. Т. 71. № 3. С. 293–300.
- Греченко Т.Н., Харитонов А.Н., Сумина Е.Л., Сумин Д.Л., 2013. Генез памяти // Эксперим. психология. Т. 6. № 4. С. 67–78.
- Греченко Т.Н., Харитонов А.Н., Жегалло А.В., Александров Ю.И., 2015. Психофизиологический анализ цилиаторных процессов в поведении биосоциальных систем // Психол. журн. Т. 36. № 6. С. 76–87.
- Гусев М.В., Гохлернер Г.Б., 1980. Свободный кислород и эволюция клетки. М.: Изд-во МГУ. 223 с.
- Дарвин Ч., 1941. Изменение животных и растений в домашнем состоянии. М.; Л.: Огиз. 631 с.
- Захаров А.А., 2021. Муравей, семья, колония. М.: Фитон+. 192 с.
- Комар В.А., 1964. Столбчатые строматолиты рифа севера Сибирской платформы // Уч. Зап. НИИГА. Палеонтол. и биостратигр. Вып. 6. С. 84–105.
- Комар В.А., 1966. Строматолиты верхнедокембрийских отложений севера Сибирской платформы и их стратиграфическое значение. М.: Наука. 122 с.

- Комар В.А., Раабен М.А., Семихатов М.А., 1965. Конофитоны рифея СССР и их стратиграфическое значение // Тр. ГИН АН СССР. Вып. 131. М.: Наука. 72 с.
- Королюк И.К., 1960. Строматолиты нижнего кембрия и протерозоя Иркутского амфитеатра // Тр. ИГиРГИ АН СССР. Т. 1. С. 114–125.
- Королюк И.К., 1965. Некоторые строматолиты кембрия Иркутского амфитеатра // Тр. Ин-та нефти АН СССР. Т. 7. С. 51–59.
- Крестьянский В.И., 1969. Структурные уровни живой материи. М.: Наука. 296 с.
- Крылов И.Н., 1963. Столбчатые ветвящиеся строматолиты рифейских отложений Южного Урала и их значение для стратиграфии верхнего докембрия. М.: АН СССР. 133 с.
- Крылов И.Н., 1975. Строматолиты рифея и фанерозоя СССР // Тр. ГИН АН СССР. Вып. 234. М.: Наука. 243 с.
- Куприянова Е.В., Пронина Н.А., 2011. Карбоангидраза – фермент, преобразивший биосферу // Физиол. растений. Т. 58. № 2. С. 163–176.
- Марфенин Н.Н., 2016. Децентрализованный организм на примере колониальных гидроидов // Биосфера. Т. 8. № 3. С. 315–337.
- Маслов В.П., 1960. Строматолиты (их генезис, метод изучения, связь с фашиями и геологическое значение на примере ордовика Сибирской платформы). М.: АН СССР. 187 с.
- Николаев Ю.А., Плакунов В.К., 2007. Биопленка – “город микробов” или аналог многоклеточного организма? // Микробиология. Т. 76. № 2. С. 149–163.
- Нужнов С.В., 1960. Строматолиты позднего докембрия и кембрия отложений Учуро-Майского района // ДАН СССР. Т. 132. № 6. С. 1421–1424.
- Олескин А.В., 2009. Биосоциальность одноклеточных (на материале исследований прокариот) // Журн. общ. биологии. Т. 70. № 3. С. 225–238.
- Панов Е.Н., 2012. Избранные труды. Этология. Эволюционная биология. М.: Т-во науч. изд. КМК. 695 с.
- Петров П.Ю., 1996. Модель морфогенеза строматолитов // Литология и полезные ископаемые. № 3. С. 258–269.
- Раабен М.Е., 1960. О стратиграфическом положении слоев с *Gymnosolen* // Стратиграфия позднего докембрия и кембрия. Междунар. геол. Конгресс. XXI сессия. Докл. сов. геологов. Проблема 8. М.: АН СССР. С. 125–129.
- Раабен М.Е., 1964. Строматолиты верхнего рифея Полюдова кряжа и их вертикальное распределение // Бюлл. МОИП. Отд. геол. Т. 39. № 3. С. 82–94.
- Раабен М.Е., 1981. Рифейские строматолиты в нижнем протерозое // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 6. С. 51–64.
- Раабен М.Е., Забродин В.Е., 1972. Водорослевая проблематика верхнего рифея (строматолиты, онколиты) // Тр. ГИН. Вып. 217. М.: Наука. 130 с.
- Романова Ю.М., Смирнова Т.А., Андреев А.Л., Ильина Т.С., Диденко Л.В., Гинцбург А.Л., 2006. Образование биопленок – пример “социального” поведения бактерий // Микробиология. Т. 75. № 4. С. 556–561.
- Семихатов М.А., 1960. О вертикальном распределении строматолитов в рифее Туруханского района // ДАН СССР. Т. 135. № 6. С. 1480–1484.
- Семихатов М.А., 1962. Рифей и нижний кембрий Енисейского кряжа. М.: АН СССР. С. 192–228.
- Семихатов М.А., Раабен М.Е., 1996. Динамика глобального разнообразия строматолитов протерозоя. Статья 2. Африка, Австралия, Северная Америка и общий синтез // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 4. № 1. С. 26–55.
- Смирнов С.Г., 2006. Этология бактерий // Вестн. Ивановской мед. академии. Т. 11. № 3–4. С. 83–86.
- Сумин Д.Л., Сумина Е.Л., 2017. Морфогенез как фрактальная организация поведения // Эволюционная и сравнительная психология в России: теория и практика исследований. М.: Когито-Центр. С. 104–117.
- Сумина Е.Л., 2002. Методические аспекты интерпретации морфологических структур строматолитов // Мат-лы палеобот. конф. памяти В.А. Вахрамеева. М.: ГЕОС. С. 129–131.
- Сумина Е.Л., Сумин Д.Л., 2013. Морфогенез в сообществе нитчатых цианобактерий // Онтогенез. Т. 44. № 3. С. 203–220.
- Сумина Е.Л., Сумин Д.Л., Харитонов А.Н., Греченко Т.Н., 2020. Координация морфогенетической активности в современных и ископаемых сообществах цианобактерий // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 6. С. 403–420.
- Уилсон Э., 2020. Эусоциальность. М.: Альпина нон-фикшн. 111 с.
- Уилсон Э., Хёлльдоблер Б., 2022. Путешествие к муравьям. М.: Эксмо. 320 с.
- Флоренский П.А., 1993. Органопроекция // Русский космизм. Антология философской мысли. М.: Педагогика-пресс. С. 146–166.
- Эль-Регистан Г.И., 2005. Микробная популяция как многоклеточный организм // Механизмы выживания бактерий. М.: Медицина. С. 11–142.
- Beer D., de, Stoodley P., 2006. Microbial biofilms // The Prokaryotes: A Handbook on Habitats, Isolation, and Identification of Bacteria. V. 1. N.-Y.: Springer-Verlag. P. 904–937.
- Cossetti C., Lugini L., Astrologo L., Saggio I., Fais S., Spadafora C., 2014. Soma-to-germline transmission of RNA in mice xenografted with human tumour cells: Possible transport by exosomes // PLoS One. V. 9. № 7. Art. e101629. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101629>
- Costerton J.W., Geesey G.G., Cheng K.J., 1978. How bacteria stick // Sci. Amer. V. 238. P. 86–95.
- Dias B.G., Ressler K.J., 2014. Parental olfactory experience influences behavior and neural structure in subsequent generations // Nat. Neurosci. V. 17. P. 89–96.
- Gray K.M., 1997. Intercellular communication and group behavior in bacteria // Trends Microbiol. V. 5. № 5. P. 184–188.
- Grchenko T.N., Kharitonov A.N., 2021. Before brains: Spatial specialization and communication in bacterial biofilms herald brain morphology // Nat. Syst. Mind. V. 1. № 1. P. 59–70.

- Hofmann H.J.*, 2000. Archean stromatolites as microbial archives // *Microbial Sediments*. Berlin: Springer-Verlag. P. 315–326.
- Jefferson K.K.*, 2004. What drives bacteria to produce a biofilm? // *FEMS Microbiol. Lett.* V. 236. P. 163–173.
- Rassoulzadegan M., Grandjean V., Gounon P., Gillot I., Cuzin F.*, 2006. RNA-mediated non-mendelian inheritance of an epigenetic change in the mouse // *Nature*. V. 441. P. 469–474.
- Rickard A.H., Gilbert P., High N.J., Kolenbrander P.E., Handley P.S.*, 2003. Bacterial coaggregation: An integral process in the development of multi-species biofilms // *Trends Microbiol.* V. 11. P. 94–100.
- Sumina E., Sumin D.*, 2022. Complication: Does the complex from the simple? // *Biogenic – Abiogenic Interactions in Natural and Anthropogenic Systems*. VII Int. Symp. Sankt-Petersburg: Skifia-print. P. 28–29.
- Watnick P., Kolter K.*, 2000. Biofilm, city of microbes // *J. Bacteriol.* V. 182. P. 2675–2679.

Adaptive reactions of ancient fossil organisms: Likely evolutionary causes of sociality emergence

E. L. Sumina^a, * and D. L. Sumin^b

^a*Lomonosov Moscow State University, Geological Faculty, Department of Paleontology
Lenin Hills, 1, Moscow, 119991 Russia*

^b*SANIPEB
Bolshaya Nikitskaya, 6, Moscow, 125009 Russia*

**e-mail: stromatolit@list.ru*

The results of the study of stromatolites for the purposes of geology have shown the directed and irreversible nature of their evolution. Further detailed study of the structure made it possible to reveal the subordination of the structures of various hierarchical levels and the consistency of their changes over time, which indicates the presence of morphogenetic and adaptive capabilities in the macroscopic stromatolite-forming agent – the properties of an integral organism. This was in conflict with the ideas existing at that time about the impossibility of the formation of organized communities or multicellular organisms by prokaryotes. It was believed that the formation of multicellular organisms and any communities with developed communication requires a high structural complexity of the elements. Bacteria were considered as solitary or colonial organisms not having sufficient complexity. However, direct observation of their accumulations revealed signs of highly organized communities comparable in their integrity to organisms. This forces a different approach to the nature of the emergence of communities and the sources of their complexity. Based on the unity of the observed processes, in addition to the cyanobacteria themselves, data on other groups of bacteria, as well as on modular organisms and communities of multicellular eukaryotes, are considered.

УДК 574.34:512.643.8

ТРИНАДЦАТЬ ЛЕТ МОНИТОРИНГА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *ERITRICHIMUM CAUCASICUM*: СТОХАСТИЧЕСКАЯ СКОРОСТЬ РОСТА В УСЛОВИЯХ РЕПРОДУКТИВНОЙ НЕОПРЕДЕЛЕННОСТИ

© 2023 г. Д. О. Логофет^{1, *}, Л. Л. Голубятников¹, Е. С. Казанцева¹, Н. Г. Уланова^{2, **},
М. И. Хомутовский^{1, 2}, Д. К. Текеев³

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, Москва, 119234 Россия

³ФГБУ “Тебердинский национальный парк”
Бадукский пер., 1, Теберда, КЧР, 369210 Россия

*E-mail: danilal@postman.ru

**E-mail: nulanova@mail.ru

Поступила в редакцию 30.09.2022 г.

После доработки 05.11.2022 г.

Принята к публикации 23.03.2023 г.

Стадийную структуру ценопопуляции незабудочника кавказского *Eritrichium caucasicum* наблюдали на постоянных площадках в альпийском поясе Северо-Западного Кавказа ежегодно в течение 13 лет (2009–2021 гг.), накапливая данные типа “идентифицированные особи от неизвестных родителей”. Последнее обстоятельство предопределило то, что называется репродуктивной неопределенностью в терминологии матричных моделей динамики популяций с дискретной структурой – невозможность однозначно калибровать коэффициенты годичного пополнения, присущие группам генеративных растений и генеративных последнего цветения. В результате вместо годичных значений асимптотической скорости роста модель дает лишь определенные, изменяющиеся год от года диапазоны их значений, отвечающие данным, и это привносит не только технические сложности, но и делает неопределенным прогноз жизнеспособности на основе асимптотической скорости роста. Известный альтернативный подход состоит в оценке стохастической скорости роста λ_S , однако в литературе предлагались лишь искусственные модели случайности, участвующие в расчетах λ_S . Наша реалистичная модель случайности связана с вариациями погодных и микроклиматических условий местообитания и восстановлена по достаточно длинному (60 лет) временному ряду погодного показателя. Ее использование в расчетах λ_S методом Монте-Карло обеспечивает более надежную и точную оценку стохастической скорости роста.

DOI: 10.31857/S0044459623020045, EDN: RAJPLI

Когда рассматривается вопрос об оценке жизнеспособности ценопопуляции растений по данным многолетнего мониторинга ее структуры, традиционный для отечественной школы ботаники подход через определение различных морфологических индексов (критику и ссылки см. в работе Логофет и др., 2019) уступает место новой парадигме популяционного исследования – построению и анализу матричных моделей динамики популяций с дискретной структурой (Логофет, Уланова, 2021). В этой парадигме 13 лет мониторинга стадийной структуры ценопопуляции обеспечивают данные для калибровки 12 проекционных матриц популяции (ПМП) – главного инструмента дальнейшего анализа модели (Логофет,

Уланова, 2021), причем каждая пара последовательных лет дает свою годовую ПМП.

Среди многих, связанных с матричными моделями концепций, понятие *стохастической скорости роста* популяции (Cohen, 1979; Tuljapurkar, 1986, 1990; Caswell, 2001; Sanz, 2019) отличается и привлекательным термином, и элегантностью формализма. Суть понятия состоит в том, что “популяция развивается в случайно изменяющейся среде и каждая годичная ПМП считается опосредованным выражением того комплекса условий среды, под действием которого определен набор демографических параметров – элементов этой матрицы – сформировался к моменту очередного наблюдения” (Логофет, Уланова,

2021, с. 251). Тогда “случайная среда”, изменяющаяся в долгой череде лет, эквивалентна смене матриц в столь же длинной последовательности, а случайно меняющаяся среда эквивалентна случайному выбору матрицы из доступного набора годичных ПМП на каждом шаге этой последовательности (Логофет и др., 2019).

Этот случайный выбор, точнее заключенная в нем модель случайности, составляет главную проблему в деле практического применения концепции стохастической скорости роста с целью оценить жизнеспособность популяции и дать долгосрочный прогноз ее динамики. Понятно, что такая модель должна быть связана с вариациями условий конкретного местообитания, и возможный способ такой связи был предложен нами для мониторинга ценопопуляций альпийских малолетников *Androsace alba* (Logofet et al., 2020b) и *Eritrichium caucasicum* (Logofet et al., 2021) на более коротких отрезках времени, причем дал обнадеживающие результаты в обоих случаях.

Репродуктивная неопределенность (reproductive uncertainty) — это термин, введенный (Логофет, 2010) для обозначения объективной особенности жизненного цикла особей и соответствующих ему данных по структуре популяции, которые не позволяют однозначно определить статус-специфические коэффициенты пополнения популяции. У незабудочника *E. caucasicum* такая особенность есть (Логофет и др., 2016б) и “в данных объективно присутствует неопределенность, не позволяющая вычислить статусноспецифические коэффициенты репродукции столь же просто и непосредственно, как прочие демографические параметры” (Логофет, 2010, с. 31).

В настоящей работе стохастическая скорость роста ценопопуляции *E. caucasicum* в альпийском местообитании оценивается по данным более длинного, 13-летнего мониторинга ее стадийной структуры. После описания объекта исследования и характера данных в Разделе 1, в Разделе 2 мы предлагаем краткий экскурс в формализм матричных моделей и излагаем концепцию стохастической скорости роста на данном примере *E. caucasicum*. В Разделе 3 представлен наш оригинальный метод построения модели случайности, которая “связана с вариациями условий конкретного местообитания” (альпийской пустоши) и используется нами в оценке стохастической скорости роста. Раздел 4 посвящен изложению полученных результатов, которые комментируются и обсуждаются в Разделе 5.

1. ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ И ХАРАКТЕР ДАННЫХ

Незабудочник кавказский *Eritrichium caucasicum* (Albov) Grossh. — травянистый дву- или мало-

летний полурозеточный поликарпик (Попов, 1953; Зернов, 2006, 2015; Ахметжанова и др., 2009). Этот светолюбивый вид произрастает на лугах и скалах в субальпийском, альпийском и субнивальном поясах на высоте 2000–3000 м (Попов, 1953; Гроссгейм, 1967; Цепкова, 1987; Зернов, 2006). Очень медленно восстанавливается после нарушений, так как его семенная продукция невысока, а вегетативное размножение отсутствует (Батчаева, 2005).

Исследование ценопопуляции *E. caucasicum* проводили в Карачаево-Черкесской Республике на территории Тебердинского национального парка на горе Малая Хатипара, высота над уровнем моря 2800 м. Наблюдения проводили по общепринятой методике изучения ценопопуляций в естественной среде обитания на постоянных площадях (Работнов, 1950а, б; Полевая геоботаника, 1960; Программа и методика..., 1986; Современные подходы..., 2008). В 2009 г. в пределах одного фитоценоза (альпийская лишайниковая пустошь) были заложены постоянные площадки размером 0.25×0.25 м, общей площадью 0.625 м². Признавая мозаичность пространственного распределения альпийского фитоценоза (Onipchenko, 2002; Казанцева, 2016) фактором сохранения изучаемых популяций, в полевой сезон 2020 г. дополнительно были заложены еще постоянные площадки в пределах того же фитоценоза — две трансекты размером 1.5×0.25 м.

Сбор данных по картированию маркированных особей, или *мониторинг*, проводили ежегодно в августе, отмечая обновленные онтогенетические стадии закартированных ранее особей и пополнение популяции молодыми растениями согласно известной шкале онтогенеза (Казанцева, 2016; Логофет и др., 2016б) (рис. 1).

Все стадии онтогенеза имеют определенные морфологические признаки как в надземной, так и в подземной части, и 13 лет мониторинга структуры ценопопуляции соответствующим образом дополнили историю ее изменений (табл. 1).

Всего за 13 лет наблюдений с 2009 по 2021 г. для *E. caucasicum* было маркировано 1313 особей, из которых 76 особей были впервые закартированы на новых площадках 2020 г. В 2021 г. на новых площадках были впервые прослежены онтогенетические переходы и отмечено пополнение из 19 ювенильных особей.

В данных мониторинга прослеживается развитие каждого растения данного вида по стадиям онтогенеза, однако определению не поддается то, в какой стадии (**g** или **gt**) находилось родительское растение каждой особи пополнения. Это обстоятельство уточняет характер данных мониторинга как “идентифицированные особи с неопределенными родителями” (Логофет, 2010, с. 30), после чего и возникает понятие “репродуктивная

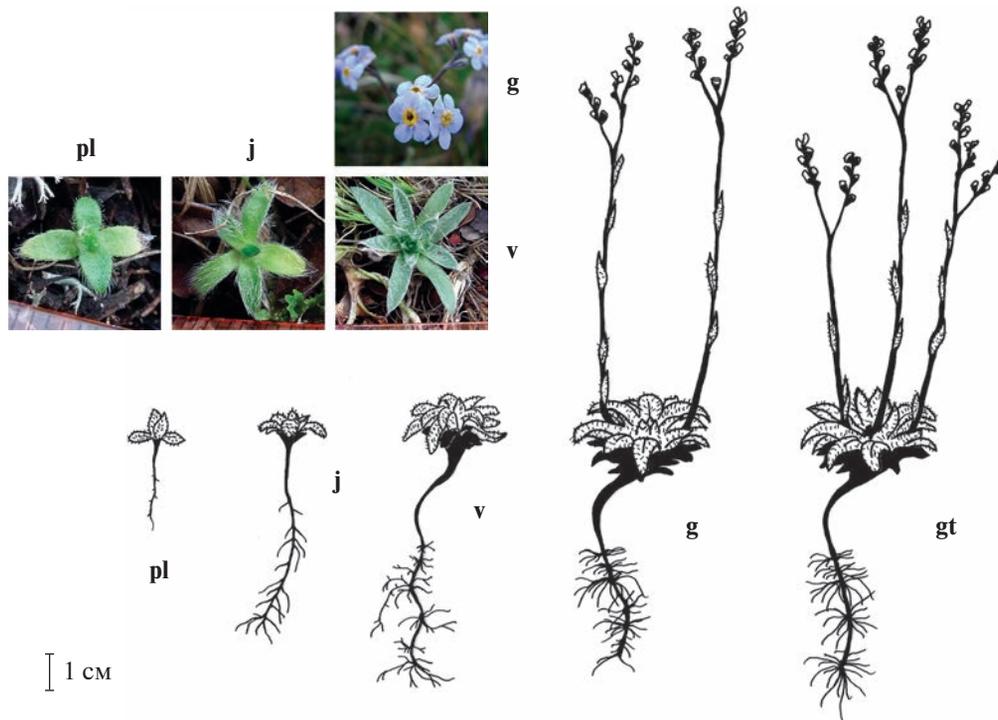


Рис. 1. Шкала онтогенеза альпийского малолетника *Eritrichium caucasicum*: **pl** – проростки, **j** – молодые особи, **v** – взрослые вегетативные растения, **g** – генеративные, **gt** – генеративные на стадии последнего цветения.

неопределенность” (Логофет и др., 2016б, с. 111), формализация которого представлена в следующем разделе.

2. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ФОРМАЛИЗМА МАТРИЧНОЙ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИИ

2.1. Граф жизненного цикла *E. caucasicum*

Граф жизненного цикла (ГЖЦ) особей 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 структуре рассматриваемой популяции: его *вершины* (или *узлы*) соответствуют компонентам вектора структуры, а направленные *ребра* (или *дуги*) показыва-

ют переходы, которые особи совершают (или могли бы совершить) между структурными группами за фиксированный промежуток времени Δt , называемый *временным шагом*.

На рис. 2 показан ГЖЦ *E. caucasicum*, который согласован со стадийной структурой ценопопуляции, ежегодно наблюдаемой в поле.

Поскольку стадию проростка и ювенильную растение проходит за один сезон, их объединили в одну стадию **j**. Направленные в нее дуги ГЖЦ следует понимать как *виртуальное* пополнение. Параметры семенного размножения весьма неопределенны в полевых условиях, и потому стадия семени сознательно исключена из модельного жизненного цикла. Возможность и корректность такого исключения при калибровке модели по данным типа “идентифицированные особи” бы-

Таблица 1. Структура ценопопуляции *E. caucasicum* по годам согласно данным учетов (продолжение табл. 1 из Логофет и др., 2018)

| Стадия | Численность стадийных групп в год наблюдения | | | | | | | | | | | | |
|-----------|--|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | 2009 | 2010 | 2011 | 2012 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2017 | 2018 | 2019 | 2020 | 2021 |
| j | 149 | 31 | 150 | 211 | 119 | 99 | 49 | 73 | 13 | 49 | 72 | 7 | 19 |
| v | 80 | 136 | 129 | 181 | 296 | 166 | 128 | 103 | 75 | 66 | 42 | 45 | 28 |
| g | 10 | 9 | 10 | 9 | 6 | 11 | 17 | 1 | 5 | 3 | 1 | 13 | 15 |
| gt | 4 | 1 | 3 | 7 | 1 | 4 | 8 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 3 |

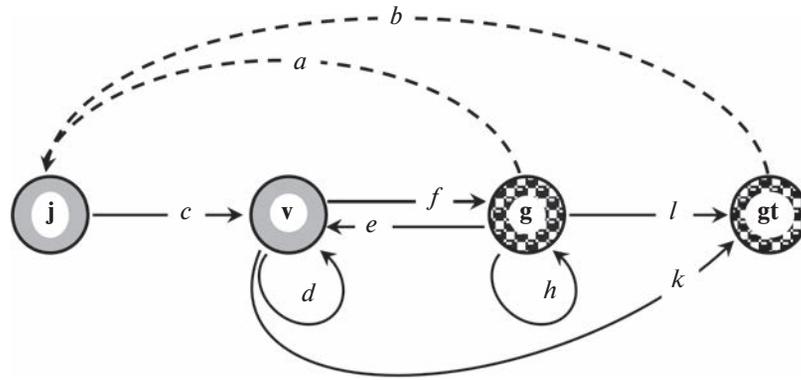


Рис. 2. Граф жизненного цикла по стадиям онтогенеза *Eritrichium caucasicum*. Обозначения стадий как на рис. 1; штриховые стрелки – виртуальное пополнение популяции из генеративных стадий (Логофет и др., 2016б).

ла доказана математически (Логофет и др., 2016б, Приложение А; Logofet et al., 2020а), а для данных типа “идентифицированные особи от неизвестных родителей” детально обсуждается в Разделе 5.

По общей направленности развития особи ГЖЦ воспроизводит шкалу онтогенеза, однако наличие в жизненном цикле нетривиальных задержек \circlearrowleft на стадиях *v* и *g*, возврата $v \leftarrow g$, а также ускоренного перехода $v \rightarrow gt$ есть проявление *поливариантности* онтогенеза (Жукова, 1983, 1986; Жукова, Комаров, 1990) *E. caucasicum* в условиях альпийского пояса Северо-Западного Кавказа (Логофет и др., 2016б). Смысл параметров *a*, *b*, ..., *k*, *l*, приписанных дугам ГЖЦ, разъясняется в следующем разделе.

2.2. Основное модельное уравнение

Заданный ГЖЦ (рис. 2) и соответствующую ему ПМП (*L*) связывает фундаментальное соотношение, давно установленное между ориентированным графом и ассоциированной с ним матрицей (Nagary et al., 1965; Логофет, Уланова, 2018), в результате чего *L* имеет следующее строение (*pattern*):

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & b \\ c & d & e & 0 \\ 0 & f & h & 0 \\ 0 & k & l & 0 \end{bmatrix}; \quad a, b, \dots, k, l \geq 0. \quad (1)$$

Неотрицательные элементы матрицы *L* называются *демографическими параметрами*, или *vital rates* (Caswell, 2001). Их количественные значения априори не известны, однако данные наблюдений двух последовательных лет позволяют однозначно вычислить (*калибровать*) все из них, кроме *a* и *b* – параметров пополнения, – как частоты соответствующих событий перехода, зафиксированных в наблюдениях (Logofet et al., 2021, Table 2). Если *g(t)* и *gt(t)* суть численности генеративных и

терминально генеративных, а *j(t + 1)* – ювенильных растений, наблюдаемых в последовательные годы *t* и *t + 1*, то значения *a* и *b* связаны очевидным соотношением, вытекающим из строения ГЖЦ:

$$j(t + 1) = ag(t) + bgt(t), \quad (2)$$

которое можно назвать *уравнением пополнения*. Оно выражает формальный смысл репродуктивной неопределенности: неопределенные параметры пополнения определены с точностью до определенного линейного соотношения (2).

В уравнении (2) неизвестными выступают параметры *a* и *b*, а коэффициенты при них и левая часть уравнения суть целые числа, известные из наблюдений. Поэтому оно имеет конечное число решений, равное числу способов, какими известное количество особей пополнения можно составить из вкладов двух родительских групп. Если один из вкладов может быть нулевым, то это число равно *j(t + 1) + 1*.

Если через $x(t) = [j(t), v(t), g(t), gt(t)]^T$ обозначить вектор (-столбец) стадийной структуры, наблюдаемой в год *t*, то из ГЖЦ аналогичным образом следует основное модельное уравнение в векторно-матричной форме:

$$x(t + 1) = L(t)x(t), \quad (3)$$

где *годовая (annual) ПМП L(t)* имеет строение (1) (примеры в табл. 3 из Логофет и др., 2016б). В силу репродуктивной неопределенности, уравнение (3) выполняется не для одной, а для целого (конечного) набора $\{L(t)\}$ годовых матриц.

2.3. Асимптотическая скорость роста, λ_1

Очевидным решением уравнения (3), когда матрица *L* остается постоянной во времени, выступает *траектория*

$$x(t) = L^t x(0), \quad t = 1, 2, \dots, \quad (4)$$

которая и описывает модельную динамику популяции. Важное следствие из классической теоремы Перрона–Фробениуса для неотрицательных матриц (Гантмахер, 1967, с. 355), давно и многократно установленное в разных источниках, касается *асимптотического* поведения траекторий (4). Точнее, справедливо предельное соотношение:

$$\mathbf{x}(t)_{t \rightarrow \infty} \rightarrow (\lambda_1)^t \mathbf{x}^*, \quad (5)$$

где $\mathbf{x}^* > 0$ есть собственный вектор, отвечающий доминантному собственному числу $\lambda_1(\mathbf{L}) > 0$, с нормой, зависящей от начального вектора $\mathbf{x}(0)$ (Логофет, Уланова, 2018, с. 124). Отсюда следует, что

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{x}(t) = \begin{cases} \infty, & \text{если } \lambda_1 > 1, \\ \mathbf{x}^*, & \text{если } \lambda_1 = 1, \\ 0, & \text{если } \lambda_1 < 1, \end{cases} \quad (6)$$

и потому λ_1 называется *асимптотической скоростью роста* популяции (*asymptotic growth rate*; Caswell, 2001).

Если матрица \mathbf{L} задана в численном виде, то ее доминантное собственное число и соответствующий собственный вектор вычисляются рутинным образом в любой современной системе математического обеспечения, такой как MatLab® (MathWorks, 2022), но в случае репродуктивной неопределенности, выраженной условием (2), результатом может быть лишь определенный интервал (*диапазон*) значений λ_1 , задающий количественные “границы приспособленности” вида в местных условиях (На земле..., 2015). Судить о жизнеспособности ценопопуляции в будущем на основании (6) можно, только если диапазон значений λ_1 целиком находился бы по одну сторону от 1 для каждого набора $\{\mathbf{L}(t)\}$ годовых ПМП, но в действительности это не так: расположение диапазона λ_1 меняется от года к году, и наблюдался даже случай, когда значение $\lambda_1 = 1$ оказалось внутри диапазона (Логофет и др., 2016б, табл. 3). Известный подход к оценке жизнеспособности в подобных ситуациях представлен в следующем разделе.

2.4. Стохастическая скорость роста, λ_S

Концепция *стохастической скорости роста* (λ_S) (Caswell, 2001) полагает, что популяция развивается в условиях, которые меняются от года к году каким-то случайным образом, и тогда каждая годовая ПМП, – а в нашем случае весь диапазон $\{\mathbf{L}(t)\}$, – считается опосредованным выражением того комплекса условий среды, под действием которого определенный набор демографических параметров сформировался к моменту очередного наблюдения (Pollard, 1966; Tuljapurkar, 1986, 1990). Совокупность всех годовых наборов $\{\mathbf{L}(t)\}$, полученная в результате длительного мо-

нитринга структуры популяции, отражает тогда весь диапазон случайных вариаций среды, реализованный за годы мониторинга. Судьба популяции в долговременной перспективе – это результат применения к начальному вектору структуры $\mathbf{x}(0)$ бесконечной последовательности ПМП, выбранных случайным образом из доступных наборов 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

$$\log \lambda_S = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \log N(\tau) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \log \|\mathbf{L}_{\tau-1} \dots \mathbf{L}_0 \mathbf{x}(0)\|_1, \quad (7)$$

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

Известно, что предел последовательности можно аппроксимировать ее конечным членом, причем тем точнее, чем дальше отстоит этот член от начала (Мир математики, 2022). Далекий конечный член можно вычислить методом Монте-Карло, если задано правило случайного выбора годичной ПМП из их доступной совокупности на каждом шаге последовательности. 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., 2021, Tabl. 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.

Однако правило *iid* слишком просто и вряд ли приемлемо в деле оценки жизнеспособности реальных популяций. 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), но по-прежнему искусственных конструкций, изобретенных авто-

рами, а не природой. То, каким образом случайный выбор матриц в последовательности (7) можно сделать реалистичным, связанным с вариациями условий среды, излагается в следующем разделе.

3. РЕАЛИСТИЧНАЯ МОДЕЛЬ СЛУЧАЙНОСТИ В ОЦЕНКЕ λ_s

Тринадцать лет мониторинга ценопопуляции *E. caucasicum* и соответствующие им 12 наборов годовых ПМП $\{L(t)\}$, $t = 2009, 2010, \dots, 2020$ определяют (неявно) спектр вариаций условий среды, повлиявших на динамику ценопопуляции, и дают временной ряд соответствующих значений асимптотической скорости роста $\lambda_1(t)$. Очевидно, этот ряд представляет собой реализацию некоторого случайного процесса смены условий, и если найти параметры этого процесса и использовать их при случайном выборе ПМП в ходе построения длинной последовательности (7), то именно такой выбор и будет соответствовать гораздо более реалистичной модели случайности, нежели выбор *iid* матриц.

Поиск параметров случайного процесса осуществляли (для 12 лет мониторинга; Logofet et al., 2021) по следующей схеме: сначала искали корреляции ряда из 11 (медианных в своем наборе) значений $\lambda_1(t)$, $t = 2009, 2010, \dots, 2019$, с аналогичными рядами 29 погодных и микроклиматических показателей, а затем среди найденных “зависимых переменных” выбирали те, для которых имеются более длинные (порядка 60 лет) продолжающиеся ряды наблюдений на ближайшей к альпийскому местообитанию метеостанции (Теберда). Для 12 лет мониторинга наилучшим показателем оказался температурный индекс $\theta(t)$ – минимальная за май–июнь температура воздуха (Logofet et al., 2021), – а добавление данных за 2021 г., т.е. еще одного значения $\lambda_1(2020)$, оставило этот выбор прежним.

Далее, ряд из 12 справочных значений $\theta(t)$, $t = 2010, \dots, 2021$ рассматриваем как короткую реализацию дискретной цепи Маркова из 12 состояний и каждому из более длинного ряда значений θ присваиваем ближайшее справочное. Таким образом получаем длинную реализацию марковской цепи блужданий по 12 состояниям, и она оказалась достаточно длинной, чтобы восстановить по ней переходную матрицу этой цепи, что и обеспечило реалистичную модель случайного выбора из 12 наборов $\{L(t)\}$ в машинных экспериментах Монте-Карло для оценки стохастической скорости роста.

Как только выбор годового набора сделан, возникает вопрос о выборе одной ПМП из этого набора, т.е. одного из допустимых значений параметра a . Два простых решения – это выбор со-

гласно дискретному аналогу нормального распределения на соответствующем отрезке значений и равновероятный выбор из заданного набора. Интуиция подсказывает, что в первом случае диапазоны оценок λ_s должны быть уже, чем во втором.

4. РЕЗУЛЬТАТЫ

Двенадцать наборов $\{L(t)\}$ годовых ПМП, калиброванных по данным 13-летнего мониторинга стадийной структуры ценопопуляции *E. caucasicum*, представлены в табл. 2. Количество пар значений репродуктивных параметров a и b в каждом годовом наборе ограничено условием (2), причем значение b (элемент (1, 4) матрицы $L(a; t)$) выражено через параметр a , все допустимые значения которого $\{a\}$ показаны в явном виде. Среди них всегда существует такое a° , которое дает “медианное” значение $\lambda_1(a^\circ)$, наиболее близкое к среднему (см. сноску к табл. 2). По расположению диапазонов $\lambda_1(L(t))$ относительно $\lambda_1 = 1$ можно судить, был ли прошедший год благоприятным для ценопопуляции или нет (если только 1 не попадает внутрь диапазона, как в случае $t = 2012$), но о долгосрочной перспективе можно лишь строить догадки, сравнивая количество благоприятных и неблагоприятных лет.

Наша реалистичная модель случайности в изменениях условий местообитания представляет собой дискретную (с шагом в один год) цепь Маркова с 12 состояниями, отождествленными с годами мониторинга с 2010-го по 2021-й. Восстановленная по длинному ряду погодного показателя, переходная матрица цепи размера 12×12 показана в табл. 3. Несложно убедиться, что матрица является *стохастической* (все суммы по столбцам равны 1), *неразложимой* (*irreducible*; Horn, Johnson, 1990) и *примитивной* (Логофет, Уланова, 2018). Отсюда следует существование устойчивого предельного распределения ss^* и сходимости к нему из любого начального распределения (Kemeny, Snell, 1976). Оно также использовано в расчетах λ_s по модели *iid* сравнения ради.

Оценки стохастической скорости роста ценопопуляции *E. caucasicum* по реалистичной модели случайности (табл. 3) представлены в табл. 4. В целях сравнения использован прежний план экспериментов Монте-Карло (Logofet et al., 2021) по длине последовательности (7) и количеству повторностей, но вместо равновероятных *iid* матриц (несостоятельность которых в условиях полевого эксперимента больше не вызывает никаких сомнений) мы провели эксперимент с равновероятным выбором ПМП из годового набора, предписанного марковской моделью случайности.

Численные результаты подтверждают априорные ожидания: при любой фиксированной длине последовательности диапазон оценок расширя-

Таблица 2. Однопараметрические наборы годичных ПМП $L(t; a)$, калиброванных по данным *E. caucasicum* в годы t , $t + 1$, и соответствующие границы значений $\lambda_1(L(t; a))$ (модификация и расширение табл. 3 из Logofet et al., 2021)

| t $j = t - 2008$ | Матрица $L(a; t) = L_j(a)$ | Уравнение пополнения {значения a } $a^\circ, \lambda_1(a^\circ)^{1)}$ | Диапазон $\lambda_1(L(t))$ | |
|-----------------------|--|--|----------------------------|--------------------|
| | | | $\lambda_{1\min}$ | λ_1^{\max} |
| 2009 1 | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (31-10a)/4 \\ 68/149 & 63/80 & 5/10 & 0 \\ 0 & 6/80 & 3/10 & 0 \\ 0 & 0/80 & 1/10 & 0 \end{bmatrix}$ | $10a + 4b = 31;$ $\left\{0, \frac{1}{10}, \frac{2}{10}, \dots, \frac{31}{10}\right\}$ $\frac{14}{10}, 0.948257$ | 0.903487 | 0.994929 |
| 2010 2 | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (150-9a)/1 \\ 17/31 & 106/136 & 6/10 & 0 \\ 0 & 9/136 & 1/9 & 0 \\ 0 & 2/136 & 1/9 & 0 \end{bmatrix}$ | $9a + b = 150;$ $\left\{0, \frac{1}{9}, \frac{2}{9}, \dots, \frac{150}{9}\right\}$ $\frac{87}{9}, 1.383299$ | 1.246008 | 1.520056 |
| 2011 3 | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (211-10a)/3 \\ 76/150 & 101/129 & 4/10 & 0 \\ 0 & 7/129 & 2/10 & 0 \\ 0 & 4/129 & 3/10 & 0 \end{bmatrix}$ | $10a + 3b = 211;$ $\left\{0, \frac{1}{10}, \frac{2}{10}, \dots, \frac{211}{10}\right\}$ $\frac{121}{10}, 1.371439$ | 1.247556 | 1.494775 |
| 2012 4 | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (119-9a)/7 \\ 137/211 & 153/181 & 6/9 & 0 \\ 0 & 6/181 & 0/9 & 0 \\ 0 & 0 & 1/9 & 0 \end{bmatrix}$ | $9a + 7b = 119;$ $\left\{0, \frac{1}{9}, \frac{2}{9}, \dots, \frac{119}{9}\right\}$ $\frac{52}{9}, 1.010985$ | 0.921284 | 1.100408 |
| 2013 5 | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (99-6a)/7 \\ 23/119 & 129/296 & 4/6 & 0 \\ 0 & 9/296 & 2/6 & 0 \\ 0 & 4/296 & 0/6 & 0 \end{bmatrix}$ | $6a + b = 99;$ $\left\{0, \frac{1}{6}, \frac{2}{6}, \dots, \frac{99}{6}\right\}$ $\frac{49}{6}, 0.822941$ | 0.786419 | 0.858779 |
| 2014 6 | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (49-11a)/4 \\ 22/99 & 103/166 & 3/11 & 0 \\ 0 & 14/166 & 3/11 & 0 \\ 0 & 3/166 & 5/11 & 0 \end{bmatrix}$ | $11a + 4b = 49;$ $\left\{0, \frac{1}{11}, \frac{2}{11}, \dots, \frac{49}{11}\right\}$ $\frac{28}{9}, 0.874279$ | 0.837632 | 0.911936 |
| 2015 7 | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (73-17a)/8 \\ 9/49 & 86/128 & 8/17 & 0 \\ 0 & 0/128 & 1/17 & 0 \\ 0 & 1/128 & 0/17 & 0 \end{bmatrix}$ | $17a + 8b = 73;$ $\left\{0, \frac{1}{17}, \frac{2}{17}, \dots, \frac{73}{17}\right\}$ $\frac{38}{9}, 0.685245$ | 0.671875 | 0.698697 |

Таблица 2. Окончание

| t $j = t - 2008$ | Матрица $L(a; t) = L_j(a)$ | Уравнение пополнения {значения a } $a^\circ, \lambda_1(a^\circ)^1$ | Диапазон $\lambda_1(L(t))$ | |
|-----------------------|--|---|----------------------------|--------------------|
| | | | $\lambda_{1\min}$ | λ_1^{\max} |
| 2016 8 | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (13-a)/1 \\ 15/73 & 60/103 & 0/1 & 0 \\ 0 & 5/103 & 0/1 & 0 \\ 0 & 1/103 & 0/1 & 0 \end{bmatrix}$ | $a + b = 13;$ {0, 1, 2, ..., 13} 5, 0.712283 | 0.644885 | 0.790195 |
| 2017 9 | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (49-5a)/1 \\ 5/13 & 58/75 & 3/5 & 0 \\ 0 & 2/75 & 1/5 & 0 \\ 0 & 0/75 & 1/5 & 0 \end{bmatrix}$ | $5a + b = 49;$ {0, $\frac{1}{5}, \frac{2}{5}, \dots, \frac{494}{5}$ } $\frac{26}{5}, 0.942585$ | 0.939603 | 0.945573 |
| 2018 10 | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (72-3a)/1 \\ 2/49 & 40/66 & 0 & 0 \\ 0 & 1/66 & 0 & 0 \\ 0 & 1/66 & 0 & 0 \end{bmatrix}$ | $3a + b = 72;$ {0, $\frac{1}{3}, \frac{2}{3}, \dots, \frac{72}{3}$ } $\frac{39}{3}, 0.669523$ | 0.642064 | 0.697567 |
| 2019 11 | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (7-a)/1 \\ 31/72 & 14/42 & 0/1 & 0 \\ 0 & 12/42 & 1/1 & 0 \\ 0 & 2/42 & 0/1 & 0 \end{bmatrix}$ | $a + b = 7;$ {0, 1, 2, ..., 7} 2, 1.237478 | 1.000000 | 1.495474 |
| 2020 12 | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (19-13a)/2 \\ 1/7 & 26/45 & 1/13 & 0 \\ 0 & 9/45 & 6/13 & 0 \\ 0 & 0 & 3/13 & 0 \end{bmatrix}$ | $13a + 2b = 19;$ {0, $\frac{1}{13}, \frac{2}{13}, \dots, \frac{19}{13}$ } $\frac{11}{13}, 0.816248$ | 0.787582 | 0.845745 |

Примечание. ¹⁾ Ближайшее к среднему значению λ_1 : $\lambda_1(a^\circ) = \min_a \{|\lambda_1(a) - (\lambda_{1\min} + \lambda_1^{\max})/2|\}$.

ется с ростом числа реализаций и длины последовательности, а наиболее надежная оценка достигается при максимальной длине. Результаты при нормальном и равновероятном выборе ПМП из реализованного годовичного набора различаются незначительно (в 4–5-м знаке), а искусственная модель случайности завышает оценку λ_s по сравнению с реалистичной.

5. ОБСУЖДЕНИЕ

Как показано в табл. 2, репродуктивная неопределенность в данных мониторинга заставля-

ет оперировать наборами ПМП вместо отдельных матриц, а соответствующие диапазоны значений асимптотической скорости роста вместо отдельных значений $\lambda_1(t)$ привносят не только технические сложности в расчеты стохастической скорости роста λ_s , но и неопределенность прогноза (как в случае $t = 2012$; табл. 2). Закономерно поэтому желание избавиться от репродуктивной неопределенности путем дополнительных (искусственных) допущений матричной модели (см. обзор Logofet, 2008) или более радикально, путем объединения (агрегации) нескольких (двух в случае *E. caucasicum*) репродуктивных групп в одну,

Таблица 3. Переходная матрица марковской цепи по 12 состояниям, соответствующим годам переходов

| Куда переход | Исходящие состояния | | | | | | | | | | | | Вектор ss^* , % |
|--------------|---------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|----------------------|
| | 2010 | 2011 | 2012 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2017 | 2018 | 2019 | 2020 | 2021 | |
| 2010 | 0 | 1/5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2/8 | 0 | 0 | 0 | 2/18 | 8.44 |
| 2011 | 2/6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1/6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2/18 | 7.98 |
| 2012 | 0 | 1/5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1.60 |
| 2013 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2/4 | 0 | 0 | 0 | 4.71 |
| 2014 | 0 | 0 | 0 | 1/3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1.57 |
| 2015 | 1/6 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1/6 | 1/6 | 1/8 | 0 | 0 | 0 | 1/18 | 9.71 |
| 2016 | 0 | 1/5 | 0 | 0 | 0 | 1/6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4/18 | 10.16 |
| 2017 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3/6 | 0 | 1/4 | 1/2 | 0 | 3/18 | 13.47 |
| 2018 | 1/6 | 0 | 0 | 2/3 | 0 | 0 | 0 | 1/8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6.23 |
| 2019 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1/8 | 1/4 | 0 | 0 | 0 | 3.24 |
| 2020 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1/2 | 0 | 0 | 1.62 |
| 2021 | 2/6 | 2/5 | 0 | 0 | 0 | 4/6 | 1/6 | 3/8 | 0 | 0 | 1 | 6/18 | 31.27 |

что снижает размерность модели и делает единственный коэффициент пополнения вполне определенным. Однако такое изменение модели – а в сущности, самого ГЖЦ – может, как оказалось (Logofet, 2017), принципиально изменить характер асимптотической динамики – с заметного экспоненциального убывания на определенный рост (Logofet, 2017, Tabl. 2, 3, $t = 2013$), и потому неприемлемо в адекватном моделировании изучаемого объекта.

Можно было бы избавиться от неопределенности без искажения ГЖЦ как формального выражения биологических знаний об изучаемом объекте, если воспользоваться *принципом оптимальности*, т.е. принять гипотезу, что вклады репродуктивных групп в пополнение популяции обеспечивают максимально возможное значение скорости роста λ_1 (Логофет, 2010). Сам поиск этого значения потребовал определенных математических усилий в доказательстве существования решения у соответствующей нелинейной задачи максимизации с нужными ограничениями, и оно было доказано в классической постановке оптимальных задач (Logofet, 2013), т.е. когда неизвестные a и b в условии (2) суть просто неотрицательные числа. Тот факт, что все данные мониторинга изначально представляют собой числа целые, никак не учитывался в традиционном формализме матричных моделей (Caswell, 2001), а оказалось, что *целочисленный* формализм, т.е. выражение векторов структуры в целых, а всех демографических параметров – в рациональных числах, таит в себе дополнительные возможности.

Например, если неизвестные a и b действительные неотрицательные, то невозможно отследить все их значения, ограниченные уравнением (2). А если a и b только целые, то лишь конечное чис-

ло всех допустимых значений и их последовательный перебор (порученный компьютеру) позволяют выяснить нужные свойства всего набора. На этом, в частности, основан метод сравнительного анализа моделей, включающих стадию семени и исключающих ее из ГЖЦ (Logofet et al., 2020a), который положил конец довольно бурной дискуссии о роли “скрытых” (cryptic) стадий жизненного цикла в построении адекватной модели (Kendall et al., 2019; Nguyen et al., 2019; Che-Castaldo et al., 2020). Используя математический факт линейности так называемого *индикатора потенциального роста* $R_1(L)$ (Логофет, 2012) относительно неопределенных параметров пополнения (Protasov, Logofet, 2014), мы доказали (Logofet et al., 2020a), что в пределах известных ограничений на неопределенные параметры семенного размножения *Androsace alba* – другого альпийского малолетника – исключение стадии семени из модельного жизненного цикла не способно изменить качественно картину динамики популяции, т.е. с убыли на рост или наоборот. Тем самым доказана корректность ГЖЦ с “виртуальным” пополнением (рис. 2) вместо реального семенного.

Возвращаясь к гипотезе оптимальности, отметим, что она не получила подтверждения в прямых экспериментах с иным объектом – вейником *Calamagrostis epigeios* (Логофет и др., 2016a), что не дает оснований надеяться на ее справедливость и для *E. caucasicum*.

Все вышесказанное убеждает в том, что репродуктивная неопределенность объективно существует и нужно работать с диапазонами скорости роста *E. caucasicum*, а не с отдельными ее значениями, как, например, у *Androsace alba* (Логофет и др., 2019, 2020). И формализм матричной модели, как показывают полученные нами результа-

Таблица 4. Оценки стохастической скорости роста ценопопуляции *E. caucasicum* методом Монте-Карло. Способ выбора *a*: N – нормальный выбор из доступного набора значений; E – равновероятный выбор

| Длина последовательности | Число реализаций | Диапазон вариаций в оценке λ_S и ширина диапазона в сравнении моделей случайности: | | | |
|--------------------------|------------------|--|----------------------------------|--|----------------------------------|
| | | марковская цепь с выбором <i>a</i> | | <i>iid</i> согласно распределению ss^* | |
| | | N | E | N | E |
| 1×10^5 | 13 | [0.890852, 0.892989] 0.002138 | [0.890630, 0.893340] 0.002710 | [0.916810, 0.919247] 0.002437 | [0.916902, 0.920165] 0.003263 |
| | 33 | [0.890341, 0.893604] 0.003264 | [0.890630, 0.893340] 0.002710 | [0.916661, 0.919247] 0.002586 | [0.916541, 0.920165] 0.003624 |
| | 100 | [0.890180, 0.894242] 0.004061 | [0.889854, 0.893666] 0.003812 | [0.916035, 0.919658] 0.003623 | [0.916225, 0.920165] 0.003940 |
| 2×10^5 | 13 | [0.890911, 0.892261] 0.001350 | [0.891160, 0.892940] 0.001780 | [0.917045, 0.918649] 0.001604 | [0.916634, 0.918694] 0.002060 |
| | 33 | [0.890911, 0.893310] 0.002400 | [0.890970, 0.892940] 0.001970 | [0.917045, 0.919493] 0.002449 | [0.916634, 0.919043] 0.002409 |
| | 100 | [0.890737, 0.893310] 0.002574 | [0.890688, 0.893288] 0.002601 | [0.916994, 0.919493] 0.002500 | [0.916634, 0.919250] 0.002616 |
| 3×10^5 | 13 | [0.890883, 0.892783] 0.001901 | [0.891113, 0.893014] 0.001900 | [0.917039, 0.918669] 0.001630 | [0.917050, 0.918624] 0.001573 |
| | 33 | [0.890869, 0.892951] 0.002082 | [0.891036, 0.893014] 0.001978 | [0.916878, 0.919015] 0.002136 | [0.917050, 0.918762] 0.001712 |
| | 100 | [0.890869, 0.892952] 0.002084 | [0.890981, 0.893019] 0.002038 | [0.916878, 0.919026] 0.002148 | [0.916991, 0.919028] 0.002037 |
| 5×10^5 | 13 | [0.891396, 0.892481] 0.001085 | [0.891486, 0.892546] 0.001059 | [0.917502, 0.918566] 0.001063 | [0.917194, 0.918360] 0.001166 |
| | 33 | [0.891396, 0.892481] 0.001085 | [0.891249, 0.892571] 0.001322 | [0.917502, 0.918714] 0.001212 | [0.917194, 0.918394] 0.001200 |
| | 100 | [0.891396, 0.892839] 0.001443 | [0.891188, 0.892575] 0.001387 | [0.917502, 0.918840] 0.001338 | [0.917130, 0.918853] 0.001723 |
| 1×10^6 | 13 | [0.891592, 0.892428] 0.000837 | [0.891479, 0.892275] 0.000796 | [0.917744, 0.918451] 0.000707 | [0.917700, 0.918157] 0.000457 |
| | 33 | [0.891592, 0.892439] 0.000847 | [0.891479, 0.892375] 0.000896 | [0.917744, 0.918559] 0.000815 | [0.917481, 0.918390] 0.000909 |
| | 100 | [0.891592, 0.892655] 0.001063 | [0.891437, 0.892592] 0.001156 | [0.917686, 0.918602] 0.000916 | [0.917159, 0.918686] 0.001527 |
| | 1000 | [0.891496, 0.892851] 0.001355 | [0.891386, 0.892729] 0.001343 | [0.917548, 0.918952] 0.001405 | [0.917022, 0.918716] 0.001694 |

Примечание. Использован генератор MT19937-64 псевдослучайных чисел, равномерно распределенных в (0, 1).

ты, такую возможность предоставляет – иллюстрируя в очередной раз методическую эффективность матричной модели, которая продемонстрирована и в сотнях иных приложений матричных моделей к видам растений (<https://compadre-db.org/Data/Compadre>) и животных (<https://compadre-db.org/Data/Comadre>).

6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Тринадцатый год (2020–2021) мониторинга ценопопуляции *E. caucasicum* оказался неблагоприятным расширением совокупности условий местообитания, наблюдавшихся в течение 12 лет, поскольку диапазон $[\lambda_{1min}, \lambda_1^{max}]$ допустимых значений асимптотической скорости роста (табл. 2)

оказался заметно левее критического значения $\lambda_1 = 1$. Соответственно, и стохастическая скорость роста отреагировала на такое ухудшение условий смещением диапазона оценок влево от 12-летнего диапазона [0.921158, 0.922505] (Logofet et al., 2021, Tabl. 4). Полученный с помощью реалистичной модели случайности, этот диапазон оказывается уже, чем по искусственной модели *iid*, т.е. дает более точную оценку. Таким образом, стохастическая скорость роста ценопопуляции *E. caucasicum*, вычисленная по результатам 13-летнего мониторинга ее структуры с помощью реалистичной модели случайности, подтверждает прежний вывод о нестабильном состоянии ценопопуляции в данной точке локального местообитания. А целочисленный формализм матричной модели популяции доказал в очередной раз свою эффективность.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ, грант № 22-24-00628.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахметжанова А.А., Онищенко В.Г., Семенова Е.В., Елумеева Т.Г., Герасимова М.А., 2009. Атлас сосудистых растений альпийского стационара Тебердинского заповедника. М.: б.и. 117 с.
- Батчаева О.М., 2005. Восстановительная динамика и горизонтальная структура альпийских фитоценозов Северо-Западного Кавказа (на примере Тебердинского заповедника). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь: Ставропольский гос. ун-т. 23 с.
- Гантмахер Ф.Р., 1967. Теория матриц. М.: Наука. 576 с.
- Гроссгейм А.А., 1967. Флора Кавказа. Т. VII. Л.: Наука. 894 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., Комаров А.С., 1990. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии. Т. 51. № 4. С. 450–461.
- Зернов А.С., 2006. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Т-во науч. изд. КМК. 664 с.
- Зернов А.С., 2015. Определитель сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики. М.: Т-во науч. изд. КМК. 454 с.
- Казанцева Е.С., 2016. Популяционная динамика и сезонная продуктивность малолетних альпийских растений северо-западного Кавказа. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 165 с.
- Логофет Д.О., 2010. Свирежевский 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 // Фунд. и прикл. математика. Т. 17. № 6. С. 41–63.
- 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., 2021. От мониторинга популяции к математической модели: Новая парадигма популяционного исследования // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 4. С. 243–269. <https://doi.org/10.31857/S0044459621040035>
- 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., Онищенко 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., Онищенко 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. 249–261.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онищенко 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., Онищенко В.Г., 2020. Обратный прогноз подтверждает вывод о жизнеспособности ценопопуляции растений // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 4. С. 257–271.
- Мир математики, 2022. <https://matworld.ru/posledovatelnosti/chislovye-posledovatelnosti.php>
- 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/>
- Оседец В.И., 1968. Мультипликативная эргодическая теорема. Характеристические показатели Ляпунова динамических систем // Тр. ММО. Т. 19. С. 179–210.

- Полевая геоботаника, 1960 / Под ред. Лавренко Е.М., Корчагина А.А. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 2. 500 с.
- Попов М.Г., 1953. Сем. *Voraginaceae* // Флора СССР. Т. 19 / Под ред. Шишкина Б.К. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 752 с.
- Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР, 1986 / Под ред. Денисова Л.В., Никитина С.В., Заугольнова Л.Б. М.: ВАСХНИЛ. 45 с.
- Работнов Т.А., 1950а. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. С. 7–204.
- Работнов Т.А., 1950б. Вопросы изучения состава популяции для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. Вып. 1. С. 465–483.
- Современные подходы к описанию структуры растения, 2008 / Под ред. Савиных Н.П., Боброва Ю.А. Киров: Вятский гос. ун-т. 355 с.
- Ценкова Н.Л., 1987. К синтаксономии пастбищных сообществ высокогорных лугов Центрального Кавказа // Тр. Высокогорного геофиз. ин-та. Вып. 68. С. 82–96.
- 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.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01506.x>
- Caswell H., 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. 2nd ed. Sunderland: Sinauer. 722 p.
- 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.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108913>
- 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.
[https://doi.org/10.1016/0040-5809\(79\)90011-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(79)90011-X)
- Furstenberg H., Kesten H., 1960. Products of random matrices // *Ann. Math. Stat.* V. 31. P. 457–469.
- Harary F., Norman R.Z., Cartwright D., 1965. *Structural Models: An Introduction to the Theory of Directed Graphs*. N.-Y.: Wiley. 415 p.
- Horn R.A., Johnson C.R., 1990. *Matrix Analysis*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 561 p.
- Kemeny J.G., Snell J.L., 1976. *Finite Markov Chains*. N.-Y.: Springer. 238 p. (На русском языке: 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.
- Logofet D.O., 2008. Convexity in projection matrices: projection to a calibration problem // *Ecol. Model.* V. 216. № 2. P. 217–228.
- Logofet D.O., 2013. *Calamagrostis* model revisited: Matrix calibration as a constraint maximization problem // *Ecol. Model.* V. 254. P. 71–79.
- Logofet D.O., 2017. Aggregation may or may not eliminate reproductive uncertainty // *Ecol. Model.* V. 363. P. 187–191.
- Logofet D.O., Kazantseva E.S., Onipchenko V.G., 2020a. Seed bank as a persistent problem in matrix population models: From uncertainty to certain bounds // *Ecol. Model.* V. 438.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109284>
- Logofet D.O., Golubyatnikov L.L., Kazantseva E.S., Ulanova N.G., 2020b. Realistic choice of annual matrices contracts the range of λ_S estimates // *Mathematics*. V. 8. № 12.
<https://doi.org/10.3390/math8122252>
- Logofet D.O., Golubyatnikov L.L., Kazantseva E.S., Ulanova N.G., 2021. “Realistic choice of annual matrices contracts the range of λ_S estimates” under reproductive uncertainty too // *Mathematics*. V. 9. № 23.
<https://doi.org/10.3390/math9233007>
- MathWorks, 2022. <https://www.mathworks.com/help/matlab/ref/eig.html>
- 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.
- 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.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108723>
- Onipchenko V.G., 2002. *Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwest Caucasus*. Zürich: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidgenössische Technische Hochschule, Stiftung Rübel. 168 p.
- 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.
- 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.
- Sanz L., 2019. Conditions for growth and extinction in matrix models with environmental stochasticity // *Ecol. Model.* V. 411.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108797>
- 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.
- 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.

Thirteen years of monitoring a coenopopulation of *Eritrichium caucasicum*: Stochastic growth rate under reproductive uncertainty

D. O. Logofet^{a, *}, L. L. Golubyatnikov^a, E. S. Kazantseva^a, N. G. Ulanova^{b, **},
M. I. Khomutovsky^{a, b}, and D. K. Tekeev^c

^aLaboratory of Mathematical Ecology, Institute of Atmospheric Physics, RAS
Pyzhevsky Lane, 3, Moscow, 119017 Russia

^bLomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Plant Ecology and Geography
Lenin Hills, 1, Bldg. 12, Moscow, 119234 Russia

^cTeberda State National Park
Baduisky Lane, 1, Teberda, Republic of Karachai-Cherkess, 369210 Russia

*e-mail: danilal@postman.ru

**e-mail: nulanova@mail.ru

Eritrichium caucasicum is an alpine short-lived perennial species endemic for the Caucasus. The stage structure of a local population has been observed on permanent plots in the alpine belt of the Northwestern Caucasus annually for 13 years (2009–2021), accumulating data of the “identified individuals from unknown parents” type. The latter circumstance has predetermined what is called reproductive uncertainty in the terminology of matrix models for discrete-structured population dynamics and means that the annual recruitment rates inherent in the groups of generative plants and final flowering generative plants cannot be calibrated in a uniquely way. As a result, instead of the annual values of the asymptotic growth rate, the model gives only certain ranges of their values that vary from year to year, corresponding to the data. This introduces both technical difficulties and uncertainty in the viability forecast based on the asymptotic growth rates. A well-known alternative approach is to estimate the stochastic growth rate λ_S , but only artificial modes of randomness involved in the calculation of λ_S have been proposed in the literature. Our realistic model of randomness is related to variations in weather and microclimatic conditions of the habitat. It is reconstructed from a fairly long (60 years) time series of the weather indicator. Using this realistic model in Monte Carlo calculations of λ_S , we have obtained a more reliable and accurate estimate of the stochastic growth rate.

УДК 582.58(492)

ОЦЕНКА ДИНАМИКИ ФЛОРЫ ОРХИДНЫХ (ORCHIDACEAE: MAGNOLIOPHYTA) РОССИИ НА ОСНОВНИИ СРАВНЕНИЯ МАТЕРИАЛОВ, НАКОПЛЕННЫХ ДО 1951 Г. И В 1961–2010 ГГ.

© 2023 г. П. Г. Ефимов*, **

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376 Россия

*E-mail: efimov@binran.ru

**E-mail: efimov81@mail.ru

Поступила в редакцию 03.10.2022 г.

После доработки 03.11.2022 г.

Принята к публикации 15.11.2022 г.

Динамика флор является перспективным направлением исследований в ботанике. Работы в этой области имеют практическое значение для диагностики сокращающихся видов, позволяют выявлять конкретные факторы, влияющие на численность растений, и в перспективе разрабатывать меры по сохранению биологического разнообразия *in situ*. В настоящей статье под динамикой понимается изменение числа местонахождений, т.е. количественные изменения флор. Рассмотрены количественные изменения в составе флоры, выявляемые при сравнении массива данных до 1951 г. и в 1961–2010 гг. Диагностированы виды со статистически значимым сокращением или ростом числа местонахождений, у части видов статистически значимые тенденции не выявляются. Динамика рассматривается как по России в целом, так и отдельно по крупным частям страны, причем случаи, когда у видов выявляется несогласованная динамика числа местонахождений в различных частях страны, редки. Рассматриваются перспективы дальнейших исследований в этой области, в том числе возможности применения разработанной методики к другим группам сосудистых растений России.

DOI: 10.31857/S0044459622060057, EDN: RCUXNF

Флористический состав растений любой местности претерпевает со временем изменения. Наиболее известными изменениями флоры являются вселение новых, чужеродных элементов и вымирание редких аборигенных видов. Основными причинами вымирания видов называются исчезновение подходящих местообитаний, сбор людьми и климатические изменения (Seballos et al., 2015). Глобальное потепление, одно из наиболее значимых климатических изменений нашего времени, существенно усилилось в последние десятилетия и наиболее сильно проявляется в северных районах планеты – в арктической и бореальной областях (Masson-Delmotte et al., 2019) – и, таким образом, имеет большое влияние на флору России.

Однако, помимо качественных изменений состава флоры – вселения и вымирания видов, – повсеместно происходят и количественные изменения, выражающиеся в изменении числа местонахождений видов, обозначаемые как прогресс и регресс. Оценка количественных изменений флоры также важна, так как дает наиболее точные представления о характере изменений состава флоры, позволяет изучать причины этих изменений и прогнозировать будущее флоры. Реально используемое практическое приложение сведений о ко-

личественных изменениях флоры – оценки уязвимостей видов. Например, сведения по динамике заложены в четырех (A, B, C и E) из пяти критериев IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources – Международный союз охраны природы и природных ресурсов), используемых для категоризации видов по категориям уязвимости (IUCN, 2012).

Изучение количественных изменений флоры сложнее, чем фиксация изменений качественных, так как для этого требуется математический анализ на репрезентативных выборках. Оптимальными для таких исследований являются данные специализированных учетов, как это было осуществлено на материале флоры Великобритании (Braithwaite et al., 2006) и некоторых других стран, либо на материалах национальных баз данных (Tamis et al., 2005; Piessens, Hermy, 2006, и др.).

Изменение числа местонахождений видов сосудистых со временем, именуемое также динамикой числа местонахождений, или для краткости просто динамикой, и является предметом рассмотрения в данной работе. Для России основной тип информации, который имеется для анализа динамики числа местонахождений видов сосудистых растений в исторической перспективе – данные из гербарных коллекций. Ранее нами был

разработан сравнительно простой подход к использованию данных такого типа на материале орхидных северо-запада Европейской части России (Efimov, 2010, 2011). Целью настоящего исследования является представить результаты изучения динамики числа местонахождений видов всего семейства орхидных в масштабах всей нашей страны в целом, а также оценить перспективы подобных расчетов для других семейств сосудистых растений.

Орхидные являются хорошим модельным объектом для исследований динамики флоры в связи с их высокой природоохранной значимостью. Также можно считать, что их систематика на сегодняшний день изучена достаточно подробно (имеется новый обзор — Efimov, 2020). К орхидным традиционно наблюдается повышенный интерес как в научной среде, так и со стороны любителей природы, поэтому по данному семейству накоплен довольно значительный объем материала во многих гербарных коллекциях нашей страны.

Насколько можно судить, на настоящий момент исследования динамики флоры России с использованием математических методов не осуществлялись. Существующие оценки динамики, представленные, например, в Красных книгах, являются преимущественно экспертными оценками без статистического анализа, на основании сравнения абсолютных значений числа местонахождений, зарегистрированных в различные периоды времени. Такие оценки вполне адекватны для редких видов, известных из единичных точек, и перспективы такого анализа достаточно велики (Решетникова, 2016), но для более широко распространенных таксонов требуется разработка специальных методов с использованием математической статистики.

Исследуемый в работе интервал времени нацелен на выявление усредненных тенденций в динамике флоры, имеющих место на протяжении XX в. и в сопредельные десятилетия. Не позволяя оценить реакцию флоры на наиболее сильные климатические изменения, связываемые уже с XXI в., наше сравнение охватывает данные за период, когда антропогенное влияние на климат планеты неоднозначно, и период — приблизительно с 1960 г., — когда это влияние считается уже несомненным (Grönnimann et al., 2008). Есть достаточно много данных, показывающих значимость середины XX в. для сопоставлений, связанных с климатом. Так, после 1960 г. наблюдается устойчивый рост средней температуры поверхности Земли без свидетельств цикличности процесса в масштабе десятилетий, наблюдавшихся ранее (Climate change..., 2020). Данные по зимним температурам говорят, что до 1945 г. потепление достаточно локально сказывалось в Северной Америке и в Северной Атлантике, существенно не затрагивая территорию России, в то время как после 1950 г. заметно начало сказываться по всей

арктической и бореальной зоне Северного полушария (Jones, Moberg, 2003; Grönnimann et al., 2008).

Отметим, что в России имеется давняя практика популяционных исследований, хорошо разработанных в методическом отношении (Динамика ценопопуляций..., 1985; Заугольнова и др., 1988, и др.). Однако динамику числа местонахождений вида как такового нельзя оценивать на основании динамики числа особей в конкретных, даже нескольких, популяциях. Популяционная динамика во многом зависит от изменения локальных условий произрастания и может не соответствовать общей динамике числа местонахождений вида. Поэтому в данной работе популяционные методы не используются, хотя остаются применимыми для не изучавшихся нами самых редких таксонов, у которых можно напрямую оценить общее число особей и их изменение во всех или хотя бы в большинстве известных популяций.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Техническая реализация исследования основана на анализе базы данных, содержащей сведения о местонахождениях орхидных России, аналогичной той, которая составлялась ранее для работ по орхидным северо-запада Европейской части России (Efimov, 2010, 2011). Основные поля, по которым заносился материал для каждой записи, были следующие: название таксона; ранее присвоенный индивидуальный номер (баркод, номер записи в иных базах данных или иное); регион (область, край и т.п. — если обозначен); местонахождение; дата обнаружения в природе; автор находки; координаты (если исходно были указаны); тип данных (гербарий/литература/наблюдение). Для сведений на основе гербария вносился также номер, проставленный коллектором, и акроним гербарной коллекции. В процессе работы с базой данных региональную принадлежность и географические координаты (с точностью до минут) определяли по возможности для каждой записи. Учитывая общий объем данных, на момент анализа включавший около 62000 записей, определение географических координат представляло собой наиболее трудоемкий процесс, в особенности для исторических сведений, и было успешным для 92% записей.

Основное наполнение базы данных осуществляли на основе гербарных коллекций, к моменту анализа были учтены материалы из 59 полностью или почти полностью обработанных фондов (рис. 1), из которых в “Index Herbariorum” (<https://sweetgum.nybg.org/science/ih/>) зарегистрированы следующие (даны в порядке значимости вклада в рабочую базу данных): LE, MW, LECB, MHA, TK, VLA, SVER, YALT, SYKO, NSK, NS, PERM, PTZ, UFA, H, IRKU, MOSP, ALTB, VBG1, NNSU, KFTA, UDU, IRK, LENUD, KW, KUZ, SIMF, CSR, CSAU, HERZ, KPABG, PSK, PHEO, CNR,

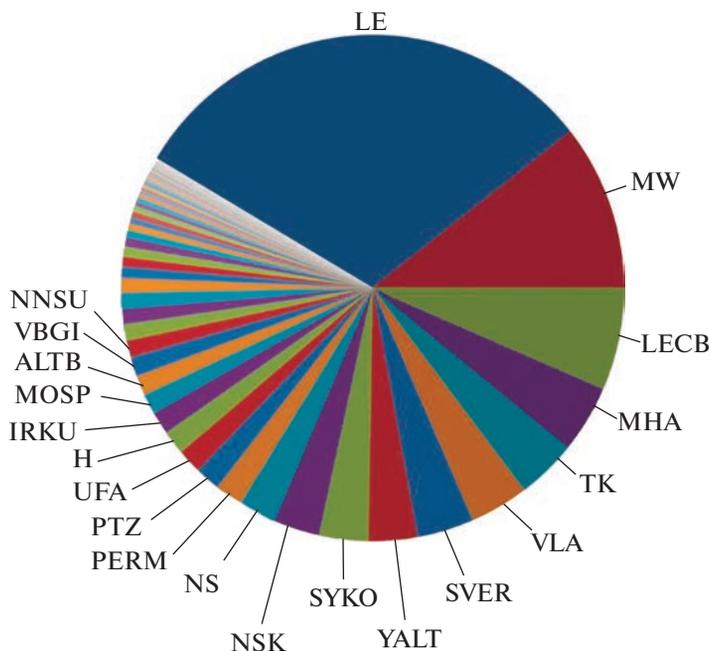


Рис. 1. Сравнительный состав материалов из различных гербариев в рабочей базе данных “Орхидные России”.

UUN, TVBG, KBAI, PKM, PVB, KBHG, DAG, ORIS, KHA, SAKH, SARAT, WIR. Помимо записей на основе гербария, учитывались также данные из литературы, а также вполне достоверные данные непосредственных наблюдений в природе, сделанные как самостоятельно, так и коллегами. Точки с ранее опубликованных карт, а также такие литературные данные, которые могли быть основаны на неверных определениях (например, большая часть информации из литературы по видам р. *Dactylorhiza*), не учитывались. Определение всех использованных в работе гербарных образцов проверялось — либо при непосредственной работе с гербарной коллекцией, либо по цифровым фотоснимкам.

Расчеты выполнялись в целом по методике, разработанной ранее при исследовании динамики числа местонахождений орхидных северо-запада Европейской части России (Efimov, 2010, 2011). В связи с разной точностью указания местонахождений, использованных в работе (например, на гербарных образцах 100-летней давности с очень грубыми привязками и новых образцах с указанием географических координат места сбора), при сравнениях оперировали не непосредственными числами известных местонахождений видов, а числами сеточных ячеек, в которых вид фиксировался в сравниваемые периоды времени. Размер сеточной ячейки был задан 0.1° в широтном и 0.2° в долготном направлении, что, по-видимому, близко к оптимальному значению размера ячейки, при котором возможна удовлетворительная геопривязка старого материала и не слишком сильное уменьшение объема ис-

ходной информации при округлении изначально более точно привязанных данных. Длина стороны сеточной ячейки сопоставима с приблизительно размером суточного перехода исследователя (5–15 км), во время которого могут фиксироваться множественные точки, являющиеся избыточными при данном анализе. Для Кавказа и Крыма площадь ячеек была взята в 4 раза меньше, для того чтобы получить больше ячеек по сборам с этих территорий, отличающихся малой величиной зоны, где встречаются орхидные. Например, в Крыму, который сам по себе меньше по площади всех остальных рассматриваемых в статье частей страны, орхидные отсутствуют на большей части территории, где доминируют аридные экосистемы, и приурочены почти исключительно к горным районам в южной части полуострова. К тому же, уже при предварительных расчетах выяснилось, что динамика числа местонахождений орхидных в Крыму и на Кавказе, как правило, менее выражена, чем в других частях страны, и для того, чтобы здесь выявить хоть какие-то тенденции, нужно больше исходных данных. В то же время крымский и кавказский материал зачастую удается привязывать точнее, что делает использование более мелких ячеек вполне возможным.

Подсчет чисел сеточных ячеек в сравниваемые периоды времени осуществлялся автоматизированным способом при помощи специально разработанной программы в форме надстройки к MS Excel. При этом учитывались даже такие записи, для которых год находки не был точно известен и был определен в форме интервала — при условии,

если интервал полностью попадал в период, по которому осуществлялся подсчет.

Сравнение чисел сеточных ячеек, занимаемых видом в два сравниваемых интервала времени, осуществляли для каждого вида отдельно с использованием критерия хи-квадрат для попарных сравнений, по формуле

$$\chi^2 = \frac{(O_1 - E_1)^2}{E_1} + \frac{(O_2 - E_2)^2}{E_2},$$

где O_1 и O_2 представляют собой наблюдаемые частоты (числа сеточных ячеек) в два сравниваемых интервала времени, полученные из базы данных (интервал “1” – более ранний, “2” – более поздний), а E_1 и E_2 – соответствующие им ожидаемые частоты (числа сеточных ячеек), рассчитанные исходя из нулевой гипотезы о том, что изменения числа сеточных ячеек у данного вида со временем не происходит (т.е. вид стабилен).

Для вычисления ожидаемых чисел сеточных ячеек учитывали различную интенсивность исследований в сравниваемые интервалы времени, что является обязательным условием при проведении подобных исследований (Prendergast et al., 1993; Braithwaite et al., 2006; McInerney et al., 2006; Rich, 2006; Rich, Karran, 2006; Petřík et al., 2010, и др.). Рич и Карран (Rich, Karran, 2006) как раз на примере одного из видов орхидных – *Neottia cordata* (L.) Rich. – продемонстрировали, насколько сильно могут отличаться от реальности оценки, полученные без учета фактора различной интенсивности исследований в различные периоды времени. В настоящем исследовании интенсивность исследований оценивали исходя из общего числа накопленных сеточных точек суммарно по всем видам орхидных в соответствующие периоды времени, по формулам

$$E_1 = (O_1 + O_2) \frac{N_1}{N_1 + N_2},$$

$$E_2 = (O_1 + O_2) \frac{N_2}{N_1 + N_2},$$

где N_1 и N_2 представляют собой общие числа сеточных ячеек, зафиксированные всеми видами орхидных в два сравниваемых интервала времени. Важным аспектом является то, что N_1 и N_2 определялись для каждого вида только для той части территории, где исследуемый вид встречается, причем не единично. Подробнее о критериях определения этой географической области будет сказано далее.

Методику расчета можно пояснить на следующем условном примере. Если общее число сеточных ячеек по всем видам орхидных вместе в первый из сравниваемых интервалов времени было, допустим, в 3 раза выше, чем во второй (интенсивность исследований отличается в 3 раза), то соотношение наблюдаемых чисел сеточных ячеек в эти периоды для конкретного вида, равное 3 : 1 (например, 36 ячеек до 1951 г. и 12 ячеек в период

1961–2010 гг.), будет свидетельствовать об отсутствии динамики числа местонахождений у этого вида (значение критерия χ^2 будет равно нулю). При наличии расхождения с соотношением 3 : 1 критерий хи-квадрат покажет статистическую значимость различия. Подтвержденным факт изменения числа местонахождений видов считали, если выявлялась не менее чем 90%-ная значимость отличий, но большая часть выявленной динамики подтверждается с 99%-ной и более высокой степенью значимости.

В реальности массивы данных, накопленные в сравниваемые в данном исследовании интервалы времени (т.е. до 1951 г. и в 1961–2010 гг.), имели, как правило, приблизительно одинаковый объем. Так, например, по России в целом суммарно по всем исследованным в работе видам орхидных в эти периоды было зафиксировано 14 159 и 18 120 ячеек соответственно (в период с 1961 по 2010 г. “интенсивность исследований” была всего в 1.28 раза больше, чем до 1951 г.).

Единично встречающиеся виды, зафиксированные в сравниваемые интервалы времени в пределах рассматриваемой территории из 10 ячеек и менее, исключались из расчетов как недостаточно репрезентативные случаи.

В настоящей работе представлена как общая оценка динамики числа местонахождений видов орхидных на территории всей России, так и региональные оценки, осуществленные по отдельности на независимых выборках из общей базы данных для восьми частей страны: Кавказа, Крыма, северо-запада Европейской части, севера Европейской части, центра Европейской части, Урала (включая Тюменскую, Курганскую и Омскую области), Сибири, Дальнего Востока. При региональных оценках динамики интенсивности исследований учитывалась только по соответствующей части страны. Например, для дальневосточного вида орхидных интенсивность исследований имеет значение только в пределах Дальнего Востока.

Указанные выше значения интенсивности исследований в целом по России (14159 и 18120 ячеек) использовались в качестве значений N_1 и N_2 только для тех видов, которые в России широко распространены, а именно, встречаются во всех указанных выше частях страны не единично (с тем же порогом – 10 сеточных ячеек). Таких видов всего пять: *Coeloglossum viride*, *Corallorhiza trifida*, *Dactylorhiza incarnata*, *Goodyera repens* и *Gymnadenia conopsea*. При расчетах динамики числа местонахождений остальных, менее широко распространенных видов интенсивность исследований оценивалась только по тем частям страны, где вид присутствует во флоре, причем также не единично.

Данные за 10 лет между выбранными периодами (с 1951 по 1959 г.) исключены из рассмотрения, чтобы снизить зависимость чисел сеточных ячеек с местонахождениями видов в сравниваемом

мые периоды друг от друга. Период после 2010 г. исключен из анализа в связи с тем, что сведения о местонахождениях приобретают особый характер из-за большого числа данных, опубликованных на краудсорсинговых платформах (iNaturalist и Plantarium), а также целенаправленной фиксации точек автором настоящей работы.

Поскольку критерий хи-квадрат является непольным, его значение ничего не говорит о направлении изменения числа местонахождений вида (прогресс не отличается от регресса). Направленность изменений оценивалась на основе коэффициента k , принимавшего значение $k > 1$ при прогрессе и $0 < k < 1$ при регрессе. Его вычисляли следующим образом:

$$k = \frac{O_1/O_2}{E_1/E_2}.$$

РЕЗУЛЬТАТЫ

В связи с выбраковкой редких видов, анализ был осуществлен для 105 видов орхидных флоры России. В последнем чек-листе орхидных России (Efimov, 2020) общее разнообразие орхидных России было оценено в 135 видов; таким образом, использованная методика оказалась применима для 78% видов семейства.

Оценки чисел сеточных ячеек в сравниваемые интервалы времени представлены в табл. 1, а рассчитанные на их основе значения критерия хи-квадрат — в табл. 2.

Можно видеть, что в целом по стране статистически значимый регресс в рассмотренный период времени показан у 18 видов. Из них с вероятностью 99% число местонахождений сокращается у 10: *Cypripedium guttatum* Sw., *C. macranthos* Sw., *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br., *Habenaria linearifolia* Maxim., *Herminium monorchis* (L.) R.Br., *Neotinea ustulata* (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase, *Orchis militaris* L., *Platanthera hologlottis* Maxim., *Pogonia japonica* Rchb.f. и *Ponerorchis chusua* (D. Don) Soó. К этому списку можно добавить *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm., проявляющий регресс во многих отдельно взятых частях страны. Положительная динамика числа местонахождений отмечена у 27 видов, из которых с вероятностью 99% — у 15: *Cephalanthera longibracteata* Blume, *Corallorhiza trifida* Châtel., *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Nevski, *D. euxina* (Nevski) Czerep., *D. fuchsii* (Druce) Soó, *D. sibirica* Efimov, *Goodyera repens* (L.) R.Br., *Liparis kumokiri* F. Maek., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Neottia camischatea* (L.) Spreng., *N. cordata* (L.) Rich., *N. ovata* (L.) Bluff & Fingerh., *Platanthera chlorantha* (Cust.) Rchb., *P. chorisiana* (Cham.) Rchb.f., *P. oligantha* Turcz.

В работе выявляется определенная региональная специфика динамики. Однако видов, у которых в пределах России выявляется динамика числа местонахождений разной направленности, всего четыре (табл. 2): *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch

характеризуется ростом числа местонахождений на Кавказе и сокращением их числа в центральных областях Европейской части; *Corallorhiza trifida* проявляет регресс в областях северо-запада Европейской части и прогресс в восточной части страны, начиная с Урала (Урал, Сибирь, Дальний Восток); *Epipogium aphyllum* Sw. проявляет регресс в областях северо-запада и севера Европейской части и прогресс в областях центра Европейской части и в Сибири; динамика числа местонахождений *Malaxis monophyllos* сходна с *Corallorhiza trifida*, но прогресс этого вида дополнительно отмечается еще и в центре Европейской части. В противовес этим случаям имеется 19 видов, у которых выявляется однонаправленная статистически значимая динамика числа местонахождений в двух или более частях страны. Из них наиболее показательно наличие шести широко распространенных видов, у которых статистически значимая динамика числа местонахождений выявляется синхронно в четырех и более частях страны (регресс у *Coeloglossum viride*, *Cypripedium guttatum*, *Gymnadenia conopsea*, *Herminium monorchis*, *Orchis militaris* и прогресс у *Dactylorhiza fuchsii*). Таким образом, динамику числа местонахождений отдельно взятых видов в масштабах страны в основном можно считать синхронной.

Если сравнивать различные части нашей страны между собой (рис. 2), то наибольший процент сокращающихся видов наблюдается на северо-западе и в центре Европейской части России, а в Азиатской России (Урал, Сибирь, Дальний Восток) он немного ниже. Видов с растущим числом местонахождений, напротив, в Азиатской части страны существенно больше, чем в Европейской. Кавказ, Крым и север Европейской части характеризуются большим процентом видов, у которых динамика числа местонахождений не выявляется, следовательно, можно утверждать, что в этих районах она по меньшей мере более слабая, чем в прочих регионах.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные оценки динамики числа местонахождений 78% видов семейства орхидных позволяют говорить о том, что использованный метод — эффективный инструмент для оценки количественных изменений флоры сосудистых растений России. Оставшиеся 22% — наиболее редкие виды орхидных, у которых слишком мало сеточных ячеек для корректных сравнений. Но для оценки динамики числа местонахождений таких видов статистические методы и не столь необходимы, здесь может быть достаточно сведений о том, сохранился или нет вид в конкретных точках, или информации об изменении числа особей в имеющихся популяциях (т.е. к ним можно применять популяционные методы, упомянутые ранее).

Таким образом, основной категорией сосудистых растений, для которой использованный ме-

Таблица 1. Оценка чисел сеточных ячеек

| Вид | Вся Россия | | Кавказ | | Крым | | Северо-запад Европейской части | | Север Европейской части | | Центр Европейской части | | Урал | | Сибирь | | Дальний Восток | |
|---|------------|-----------|------------|-----------|------------|-----------|--------------------------------|-----------|-------------------------|-----------|-------------------------|-----------|------------|-----------|------------|-----------|----------------|-----------|
| | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 |
| <i>Anacamptis coriophora</i> (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase | 42 | 28 | 14 | 8 | 17 | 8 | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. laxiflora</i> (Lam.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase | 30 | 27 | 4 | 7 | 20 | 10 | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. morio</i> (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase | 95 | 101 | 33 | 38 | 62 | 63 | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. pyramidalis</i> (L.) Rich. | 93 | 92 | 41 | 35 | 52 | 57 | | | | | | | | | | | | |
| <i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes | 172 | 185 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cephalanthera damasonium</i> (Mill.) Druce | 65 | 96 | 22 | 31 | 43 | 65 | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. longibracteata</i> Blume | 1 | 16 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. longifolia</i> (L.) Fritsch | 70 | 91 | 18 | 41 | 28 | 34 | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. rubra</i> (L.) Rich. | 143 | 156 | 42 | 42 | 47 | 45 | | | | | | | | | | | | |
| <i>Coeloglossum viride</i> (L.) Hartm. | 570 | 734 | 66 | 42 | 10 | 12 | | | | | | | | | | | | |
| <i>Corallorhiza trifida</i> Châtel. | 433 | 705 | 12 | 17 | 9 | 11 | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cremastra appendiculata</i> (D. Don) Makino | 1 | 13 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cypripedium calceolus</i> L. | 566 | 646 | | | 8 | 4 | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. guttatum</i> Sw. | 570 | 572 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. macranthos</i> Sw. | 431 | 390 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. shanxiense</i> S.C. Chen | 7 | 11 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. yatabeanum</i> Makino | 22 | 41 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Dactylorhiza aristata</i> (Fisch. ex Lindl.) Soó | 56 | 118 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>D. baicalica</i> (Klinge) Nevski | 34 | 262 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>D. euxina</i> (Nevski) Czerep. | 56 | 64 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>D. fuchsii</i> (Druce) Soó | 719 | 1189 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>D. iberica</i> (M. Bieb. ex Willd.) Soó | 17 | 10 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>D. incarnata</i> (L.) Soó | 785 | 993 | 21 | 16 | 10 | 14 | | | | | | | | | | | | |
| <i>D. maculata</i> (L.) Soó | 425 | 578 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>D. psychrophila</i> (Schltr.) Aver. | 52 | 64 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>D. romana</i> (Sebast.) Soó | 39 | 56 | 20 | 33 | 19 | 23 | | | | | | | | | | | | |
| <i>D. saccifera</i> (Brongn.) Soó | 14 | 19 | 14 | 19 | | | | | | | | | | | | | | |

Таблица 1. Продолжение

| Вид | Вся Россия | | Кавказ | | Крым | | Северо-запад Европейской части | | Север Европейской части | | Центр Европейской части | | Урал | | Сибирь | | Дальний Восток | |
|--|------------|-----------|------------|-----------|------------|-----------|--------------------------------|-----------|-------------------------|-----------|-------------------------|-----------|------------|-----------|------------|-----------|----------------|-----------|
| | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 |
| <i>D. salina</i> (Turcz. ex Lindl.) Soó | 93 | 119 | 9 | 7 | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>D. sibirica</i> Efimov | 37 | 109 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>D. traunsteineri</i> (Saut. ex Rehb.) Soó | 95 | 116 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>D. urvilleana</i> (Steud.) H. Baumann & Künkele | 55 | 88 | 55 | 88 | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm.) Besser | 176 | 270 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>E. condensata</i> Boiss. ex D.P. Young | 6 | 8 | 6 | 8 | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>E. helleborine</i> (L.) Crantz | 551 | 680 | 36 | 48 | 51 | 46 | 10 | 7 | | | | | | | | | | |
| <i>E. krymmontana</i> Kreutz, Fateryga & Efimov | 10 | 7 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>E. microphylla</i> (Ehrh.) Sw. | 16 | 15 | | | 16 | 15 | | | | | | | | | | | | |
| <i>E. palustris</i> (Mill.) Crantz | 346 | 376 | 20 | 14 | 8 | 4 | | | | | | | | | | | | |
| <i>E. papillosa</i> Franch. & Sav. | 32 | 69 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>E. persica</i> (Soó) Hausskn. ex Namf. | 20 | 25 | 12 | 14 | 8 | 11 | | | | | | | | | | | | |
| <i>E. thunbergii</i> A. Gray | 10 | 17 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ephippianthus schmidtii</i> Rehb.f. | 23 | 31 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Epipogium aphyllum</i> Sw. | 153 | 191 | 17 | 12 | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Galearis cyclochlila</i> (Franch. & Sav.) Soó | 17 | 21 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Gastrodia elata</i> Blume | 6 | 21 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Goodyera repens</i> (L.) R.Br. | 624 | 1055 | 25 | 32 | 10 | 8 | | | | | | | | | | | | |
| <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br. | 1195 | 1123 | 104 | 103 | 17 | 16 | | | | | | | | | | | | |
| <i>Habenaria linearifolia</i> Maxim. | 84 | 61 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hammorbya paludosa</i> (L.) O. Kuntze | 91 | 164 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hermidium monorehii</i> (L.) R.Br. | 463 | 274 | 23 | 10 | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Himantoglossum caprinum</i> (M. Bieb.) Spreng. | 25 | 34 | | | 25 | 34 | | | | | | | | | | | | |
| <i>H. comperianum</i> (Steven) P. Delforge | 11 | 17 | | | 11 | 17 | | | | | | | | | | | | |

Таблица 1. Продолжение

| Вид | Вся Россия | | Кавказ | | Крым | | Северо-запад Европейской части | | Север Европейской части | | Центр Европейской части | | Урал | | Сибирь | | Дальний Восток | |
|---|------------|-----------|------------|-----------|------------|-----------|--------------------------------|-----------|-------------------------|-----------|-------------------------|-----------|------------|-----------|------------|-----------|----------------|-----------|
| | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 | до 1951 г. | 1961–2010 |
| <i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich. | 746 | 930 | 11 | 14 | | | 127 | 219 | 107 | 174 | 226 | 187 | 136 | 172 | 139 | 164 | | |
| <i>P. chlorantha</i> (Cust.) Rehb. | 192 | 274 | 69 | 77 | 46 | 47 | 24 | 98 | | | 53 | 52 | | | | | 16 | 81 |
| <i>P. chorisiana</i> (Cham.) Rehb.f. | 16 | 81 | | | | | | | | | | | | | | | 15 | 40 |
| <i>P. convallarifolia</i> Lindl. | 15 | 40 | | | | | | | | | | | | | 4 | 10 | 53 | 62 |
| <i>P. densa</i> Freyn | 57 | 72 | | | | | | | | | | | | | 27 | 25 | 68 | 70 |
| <i>P. fuscescens</i> (L.) Kraenzl. | 95 | 95 | | | | | | | | | | | | | 14 | 7 | 75 | 76 |
| <i>P. hologetis</i> Maxim. | 89 | 83 | | | | | | | | | | | | | | | 14 | 24 |
| <i>P. komarovii</i> Schltr. | 14 | 24 | | | | | | | | | | | | | | | 31 | 65 |
| <i>P. metabifolia</i> F. Maek. | 31 | 65 | | | | | | | | | | | | | 8 | 27 | 8 | 31 |
| <i>P. oligantha</i> Turcz. | 16 | 58 | | | | | | | | | | | | | | | 5 | 8 |
| <i>P. ophrydioides</i> F. Schmidt | 5 | 8 | | | | | | | | | | | | | | | 2 | 16 |
| <i>P. sachalinensis</i> F. Schmidt | 2 | 16 | | | | | | | | | | | | | | | 60 | 134 |
| <i>P. tipuloides</i> (L.f.) Lindl. | 60 | 134 | | | | | | | | | | | | | | | 18 | 17 |
| <i>P. ussuriensis</i> (Regel & Maack) Maxim. | 18 | 17 | | | | | | | | | | | | | | | 43 | 31 |
| <i>Pogonia japonica</i> Rehb.f. | 43 | 31 | | | | | | | | | | | | | | | 13 | 3 |
| <i>Ponerorchis chusua</i> (D. Don) Soó | 13 | 3 | | | | | | | | | | | | | | | 221 | 297 |
| <i>P. cucullata</i> (L.) X.H. Jin, Schuit. & W.T. Jin | 221 | 297 | | | | | | | | | | | | | | | 26 | 47 |
| <i>Pseudorchis albida</i> (L.) A. Löve & D. Löve | 26 | 47 | | | | | | | 26 | 47 | | | | | | | | |
| <i>Serapias orientalis</i> (Greuter) H. Baumann & Künkele | 5 | 9 | 5 | 9 | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Spiranthes australis</i> (R.Br.) Lindl. | 256 | 307 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>S. spiralis</i> (L.) Chevall. | 3 | 11 | 3 | 11 | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Stevienella satyrioides</i> (Spreng.) Schltr. | 20 | 29 | 6 | 13 | 14 | 16 | | | | | 47 | 29 | 35 | 51 | 98 | 168 | 41 | 49 |
| <i>Traunsteinera globosa</i> (L.) Rehb. | 16 | 9 | 16 | 9 | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>T. sphaerica</i> (M. Bieb.) Schltr. | 50 | 40 | 50 | 40 | | | | | | | | | | | | | | |

Таблица 2. Динамика числа местонахождений флоры орхидных России (в ячейках проставлены значения критерия хи-квадрат)

| Вид | Вся Россия | Кавказ | Крым | Европейская часть | | | Урал | Сибирь | Дальний Восток |
|---------------------------------|------------|---------|--------|-------------------|----------|----------|---------|----------|----------------|
| | | | | северо-запад | север | центр | | | |
| <i>Anacamptis coriophora</i> | 2.88* | 2.77* | 3.84** | | | 0.20 | | | |
| <i>A. laxiflora</i> | 0.17 | 0.41 | 4.01** | | | 1.43 | | | |
| <i>A. morio</i> | 0.16 | 0.01 | 0.07 | | | | | | |
| <i>A. pyramidalis</i> | 0.78 | 1.95 | 0.02 | | | | | | |
| <i>Calypso bulbosa</i> | 3.16 | | | | 15.86*** | 3.81* | 0.45 | 0.25 | 0.34 |
| <i>Cephalanthera damasonium</i> | 2.86* | 0.42 | 3.19* | | | | | | |
| <i>C. longibracteata</i> | 7.98*** | | | | | | | | 7.98*** |
| <i>C. longifolia</i> | 1.46 | 5.67** | 0.26 | | | 5.72** | 1.79 | | |
| <i>C. rubra</i> | 0.02 | 0.55 | 0.26 | | | 2.45 | 4.90** | | |
| <i>Coeloglossum viride</i> | 0.01 | 9.98*** | 0.08 | 13.01*** | 0.05 | 15.77*** | 0.00 | 1.00 | 12.61*** |
| <i>Corallorhiza trifida</i> | 15.63*** | 0.25 | 0.09 | 17.61*** | 0.48 | 0.82 | 4.27** | 14.28*** | 25.12*** |
| <i>Cremastra appendiculata</i> | 6.09** | | | | | | | | 6.09** |
| <i>Cypripedium calceolus</i> | 4.44** | | 1.60 | 5.66** | 0.78 | 2.55 | 2.52 | 7.17*** | 5.60** |
| <i>C. guttatum</i> | 19.02*** | | | | 2.57 | 3.08* | 4.73** | 6.28** | 8.08*** |
| <i>C. macranthos</i> | 33.44*** | | | | | | 31.8*** | 11.52*** | 6.28** |
| <i>C. shanxiense</i> | 0.00 | | | | | | | | 0.00 |
| <i>C. yatabeanum</i> | 0.52 | | | | | | | | 0.52 |
| <i>Dactylorhiza aristata</i> | 3.75* | | | | | | | | 3.75* |
| <i>D. baltica</i> | 157.68*** | | | 79.30*** | | 63.70*** | | | |
| <i>D. euxina</i> | 13.30*** | 0.02 | | | | | | | |
| <i>D. fuchsii</i> | 32.05*** | | | 22.83*** | 17.43*** | 2.94* | 0.10 | 6.89*** | |
| <i>D. iberica</i> | 2.29 | | 2.29 | | | | | | |
| <i>D. incarnata</i> | 0.06 | 1.74 | 0.44 | 0.24 | 0.69 | 3.70* | 0.98 | 0.26 | 1.14 |
| <i>D. maculata</i> | 1.57 | | | 0.34 | 1.60 | 0.18 | 4.08** | | |
| <i>D. psychrophila</i> | 2.72* | | | | 2.72* | | | | |
| <i>D. romana</i> | 2.06 | 1.44 | 0.17 | | | | | | |
| <i>D. saccifera</i> | 0.17 | 0.17 | | | | | | | |
| <i>D. salina</i> | 0.01 | 0.68 | | | | | | 0.04 | |
| <i>D. sibirica</i> | 19.79*** | | | | | | | 19.79*** | |
| <i>D. traunsteineri</i> | 0.04 | | | 2.19 | 0.87 | 2.25 | 2.94** | | |
| <i>D. urvilleana</i> | 3.24* | 3.24* | | | | | | | |
| <i>Epipactis atrorubens</i> | 4.30** | | | 1.77 | 1.01 | 5.60** | 0.35 | | |
| <i>E. condensata</i> | 0.05 | 0.05 | | | | | | | |
| <i>E. helleborine</i> | 0.02 | 0.33 | 0.68 | 1.37 | 1.15 | 0.33 | 6.12** | 6.19** | |
| <i>E. krymmontana</i> | 0.74 | | 0.74 | | | | | | |

Таблица 2. Продолжение

| Вид | Вся Россия | Кавказ | Крым | Европейская часть | | | Урал | Сибирь | Дальний Восток |
|---------------------------------|------------|---------|------|-------------------|----------|----------|----------|----------|----------------|
| | | | | северо-запад | север | центр | | | |
| <i>E. microphylla</i> | 0.13 | | 0.13 | | | | | | |
| <i>E. palustris</i> | 3.30* | 2.26 | 1.60 | 0.31 | 2.70 | 1.44 | 1.83 | 2.58 | |
| <i>E. papillosa</i> | 2.49 | | | | | | | | 2.49 |
| <i>E. persica</i> | 0.12 | 0.00 | 0.3 | | | | | | |
| <i>E. thunbergii</i> | 0.06 | | | | | | | | 0.06 |
| <i>Ehippianthus schmidtii</i> | 0.24 | | | | | | | | 0.24 |
| <i>Epipogium aphyllum</i> | 0.11 | 1.87 | | 4.3** | 8.97*** | 3.75* | 0.63 | 6.58*** | 0.03 |
| <i>Galearis cyclochila</i> | 0.46 | | | | | | | | 0.46 |
| <i>Gastrodia elata</i> | 3.32* | | | | | | | | 3.32* |
| <i>Goodyera repens</i> | 30.60*** | 0.10 | 0.37 | 1.21 | 1.16 | 1.95 | 5.31** | 19.71*** | 2.42 |
| <i>Gymnadenia conopsea</i> | 55.65*** | 1.52 | 0.13 | 14.67*** | 0 | 27.92*** | 22.41*** | 12.38*** | 12.04*** |
| <i>Habenaria linearifolia</i> | 20.96*** | | | | | | | | 20.96*** |
| <i>Hammarbya paludosa</i> | 6.15** | | | 1.60 | 1.04 | 0.06 | 5.88** | 0.23 | 7.79*** |
| <i>Herminium monorchis</i> | 110.89*** | 7.48*** | | 21.93*** | 13.38*** | 47.69*** | 18.02*** | 14.47*** | 11.79*** |
| <i>Himantoglossum caprinum</i> | 0.86 | | 0.86 | | | | | | |
| <i>H. comperianum</i> | 0.93 | | 0.93 | | | | | | |
| <i>Limodorum abortivum</i> | 5.12** | 3.54* | 2.49 | | | | | | |
| <i>Liparis japonica</i> | 2.09 | | | | | | | | 2.09 |
| <i>L. kumokiri</i> | 16.24*** | | | | | | | | 16.24*** |
| <i>L. loeselii</i> | 0.07 | | | 2.61 | | 1.09 | 0.13 | 0.04 | |
| <i>L. makinoana</i> | 0.38 | | | | | | | | 0.38 |
| <i>Malaxis monophyllos</i> | 9.69*** | | | 8.81*** | 1.24 | 6.65*** | 6.52** | 22.37*** | 5.06** |
| <i>Neolindleya camtschatica</i> | 0.52 | | | | | | | | 0.52 |
| <i>Neotinea tridentata</i> | 0.17 | 1.09 | 0.24 | | | | | | |
| <i>N. ustulata</i> | 28.99*** | 0.02 | | 17.53*** | | 7.76*** | 16.48*** | | |
| <i>Neottia acuminata</i> | 1.66 | | | | | | | | 1.66 |
| <i>N. camtschatea</i> | 9.19*** | | | | | | | 4.31** | 7.79*** |
| <i>N. cordata</i> | 11.13*** | 0.23 | | 1.24 | 0.56 | 0.90 | 2.53 | 8.93*** | 0.30 |
| <i>N. nidus-avis</i> | 0.00 | 0.91 | 0.01 | 0.34 | 0.02 | 0.05 | 10.16*** | 2.94 | |
| <i>N. nipponica</i> | 0.12 | | | | | | | | 0.12 |
| <i>N. ovata</i> | 9.08*** | 1.08 | 0.00 | 0.00 | 9.44*** | 2.20 | 6.93*** | 0.17 | |
| <i>N. papilligera</i> | 2.75 | | | | | | | | 2.75* |
| <i>N. puberula</i> | 0.58 | | | | | | | | 0.58 |
| <i>Ophrys apifera</i> | 1.27 | 1.27 | | | | | | | |
| <i>O. insectifera</i> | 0.63 | | | 2.59 | | 0.21 | | | |
| <i>O. mammosa</i> | 2.71* | 2.40 | 0.65 | | | | | | |

Таблица 2. Продолжение

| Вид | Вся Россия | Кавказ | Крым | Европейская часть | | | Урал | Сибирь | Дальний Восток |
|--------------------------------|------------|---------|------|-------------------|-------|----------|----------|----------|----------------|
| | | | | северо-запад | север | центр | | | |
| <i>O. oestriifera</i> | 1.13 | 3.41* | 0.00 | | | | | | |
| <i>Orchis mascula</i> | 4.22** | 6.97*** | 0.08 | | | | 1.15 | | |
| <i>O. militaris</i> | 59.55*** | 0.15 | 3.06 | 4.85** | | 22.28*** | 15.60*** | 30.48*** | |
| <i>O. pallens</i> | 0.61 | | 0.61 | | | | | | |
| <i>O. provincialis</i> | 0.25 | 1.03 | 1.81 | | | | | | |
| <i>O. punctulata</i> | 0.34 | 3.25* | 0.95 | | | | | | |
| <i>O. purpurea</i> | 0.03 | 0.98 | 0.38 | | | | | | |
| <i>O. simia</i> | 0.37 | 0.00 | 0.78 | | | | | | |
| <i>Oreorchis patens</i> | 0.80 | | | | | | | 0.80 | |
| <i>Platanthera bifolia</i> | 0.03 | 0.04 | | 4.91** | 0.05 | 0.87 | 0.00 | 0.64 | |
| <i>P. chlorantha</i> | 7.76*** | 0.10 | 0.04 | 26.22*** | | 0.16 | | | |
| <i>P. chorisiana</i> | 21.24*** | | | | | | | 21.24*** | |
| <i>P. convallariifolia</i> | 3.36* | | | | | | | 3.36* | |
| <i>P. densa</i> | 0.26 | | | | | | 1.29 | 2.18 | |
| <i>P. fuscescens</i> | 5.00** | | | | | | 1.46 | 5.69* | |
| <i>P. hologlottis</i> | 6.72*** | | | | | | 4.54** | 6.73*** | |
| <i>P. komarovii</i> | 0.10 | | | | | | | 0.10 | |
| <i>P. metabifolia</i> | 2.01 | | | | | | | 2.01 | |
| <i>P. oligantha</i> | 12.61*** | | | | | | 6.12** | 5.80** | |
| <i>P. ophrydioides</i> | 0.00 | | | | | | | 0.00 | |
| <i>P. sachalinensis</i> | 6.02** | | | | | | | 6.02** | |
| <i>P. tipuloides</i> | 5.77** | | | | | | | 5.77** | |
| <i>P. ussuriensis</i> | 2.14 | | | | | | | 2.14 | |
| <i>Pogonia japonica</i> | 10.90*** | | | | | | | 10.90*** | |
| <i>Ponerorchis chusua</i> | 11.77*** | | | | | | | 11.77*** | |
| <i>P. cucullata</i> | 1.03 | | | | | 2.70 | 0.43 | 4.94** | |
| <i>Pseudorchis albida</i> | 0.10 | | | | 0.10 | | | | |
| <i>Serapias orientalis</i> | 0.59 | 0.59 | | | | | | | |
| <i>Spiranthes australis</i> | 2.01 | | | | | | 3.30* | 1.87 | |
| <i>S. spiralis</i> | 3.39* | 3.39* | | | | | | | |
| <i>Stevaniella satyrioides</i> | 0.76 | 1.58 | 0.04 | | | | | | |
| <i>Traunsteinera globosa</i> | 3.27* | 3.27* | | | | | | | |
| <i>T. sphaerica</i> | 3.33* | 3.33* | | | | | | | |

Примечание: Рост числа местонахождений отмечен полужирным шрифтом. Выделены статистически значимые случаи при * $p < 0.1$, ** $p < 0.05$ и *** $p < 0.01$ (то же обозначено цветом: чем ярче цвет, тем выше значимость; регресс вида обозначают синие тона, прогресс – оранжевые).

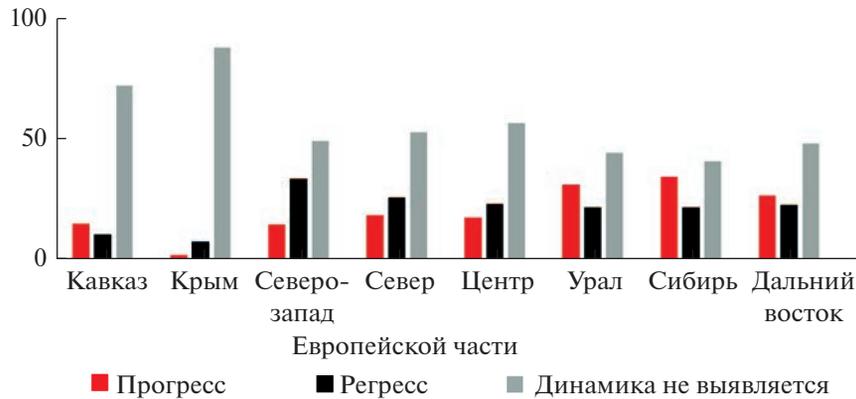


Рис. 2. Сравнительная общая динамика числа местонахождений орхидных в различных районах России.

тод остается не подходящим, являются наиболее редкие виды. Также спорным является возможность применения методики к микровидам из недостаточно изученных групп, по которым мало достоверно определенного материала (*Taraxacum*, *Hieracium*, *Ranunculus* и др.).

Сопоставление полученных данных со сведениями, полученными другими авторами, затруднительно в связи с тем, что ранее имелись в основном экспертные оценки для конкретных видов, последовательные данные по динамике числа местонахождений растений какой-либо местности очень немногочисленны. Статистический анализ динамики, как указывалось ранее, не осуществлялся вовсе — ни по орхидным, ни по другим видам сосудистых растений флоры России. Однако можно отметить отсутствие явных противоречий полученных данных с имеющимися в литературе предположительными оценками. Так, из 10 видов орхидных, сокращение которых по нашим данным статистически наиболее значимо, 7 внесены в Красную книгу РФ (2008), по многим из них приводятся сведения о регрессе, по крайней мере в Европейской части (Аверьянов, 1999, 2000; Мамаев и др., 2004; Вахрамеева и др., 2014). Особенно часто говорится о сокращении *Herminium monorchis* и *Neotinea ustulata*, а также о сокращении *Cypripedium guttatum* и *C. macranthos* в Европейской части. Отметим, что *H. monorchis* и по нашим данным характеризуется статистически наиболее значимым регрессом по России в целом (табл. 2).

Блинова (Blinova, 2008) интерпретирует данные об изменении численности особей в 21 популяции 10 видов орхидных Мурманской области в 1992–2004 гг. в контексте климатических изменений. Как говорилось ранее, популяционные методы позволяют оценить динамику конкретных популяций, которая не обязательно отражает динамику числа местонахождений вида в целом из-за особенностей локальных условий. По данным Блиновой, из исследованных ею видов достоверный положительный тренд был выявлен в популяциях *Cypripedium calceolus* L. и *Platanthera bifolia*

(L.) Rich., а отрицательный — у *Neottia ovata*, *Coeloglossum viride* и *Dactylorhiza incarnata* (L.) Sob. Наши данные по северу Европейской части сильно отличаются: у перечисленных видов динамика числа местонахождений не выявляется, за исключением *N. ovata*, показавшего, наоборот, статистически значимый положительный тренд. Такое сильное различие оценок связано с указанным принципиальным отличием использованных методик, а также разницей периодов времени, по которым имеются данные, и возможной спецификой Мурманской области (наши данные — по северу Европейской части в целом).

А.П. Серегин (2014) по результатам сеточного картирования Владимирской области констатирует предполагаемое исчезновение *Herminium monorchis*, *Neottia cordata*, *Liparis loeselii* (L.) Rich. Наши данные по центру Европейской части свидетельствуют о регрессе только первого из них. Здесь уже нет принципиального различия в методах (в обеих работах сопоставляется число сеточных ячеек), но также имеет место региональная специфика, разница в периодах наблюдений, да и просто фактор случайности при находках редких видов растений.

Указанные примеры показывают сложность сопоставления полученных нами данных с результатами других авторов. Сопоставление с нашими предшествующими оценками динамики числа местонахождений орхидных по северо-западу Европейской России (Efimov, 2010, 2011), напротив, малоинтересны из-за того, что в обеих работах использована одна методика и очень схожие исходные данные. Отличия сводятся к тому, что ранее рассматривались несколько иные периоды времени (1700–1949 и 1950–2009 гг.), а также был задействован несколько меньший объем исходных данных (с течением времени база данных непрерывно пополняется). В раннем исследовании не был выявлен статистически значимый прогресс у *Platanthera bifolia* (сейчас он подтвержден на уровне значимости 95–99%), а у вида *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., напротив, был отме-

чен регресс на таком же уровне значимости (сейчас он не подтверждается). Также в раннем исследовании отмечается более высокая статистическая значимость регресса у видов *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut. ex Rchb.) Sob., *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Bess. и *E. helleborine* (L.) Crantz.

В последние годы по редким видам *Ponerorchis chusua* и *Cypripedium macranthos* нами были даны прямые оценки изменения числа местонахождений со временем (по *C. macranthos* — только по Европейской части), показавшие, что число местонахождений обоих видов сократилось во много раз по сравнению с первой половиной XX в. и что оба вида находятся на грани вымирания (Ефимов и др., 2022; Efimov et al., 2022). Эти сведения вполне согласуются с оценками регресса этих видов, что также неудивительно в силу того, что эти оценки сделаны на одних и тех же исходных данных. Однако они показательны как визуализация имеющихся тенденций.

Определенные сопоставления могут быть сделаны с зарубежными территориями. Так, все пять выявленных нами наиболее сокращающихся видов орхидных, представленных в Западной Европе, практически повсеместно считаются сокращающимися или вымирающими, что говорит о сходстве динамики числа местонахождений этих видов по всему их ареалу. *Herminium monorchis* в Европе в целом характеризуется как один из наиболее уязвимых видов семейства (Pridgeon et al., 2001; Štípková, Kindlmann, 2015; Kull et al., 2016). *Coeloglossum viride* в горных районах и в высоких широтах не считается уязвимым, но в равнинных областях, напротив, оказывается одним из наиболее сильно сократившихся (Ессариус, 2016), в Германии число его местонахождений упало на 80% (Ессариус, 2016), в Великобритании — на 46% с 1930-х годов (Fay et al., 2015). *Neotinea ustulata* также почти повсеместно в Европе считается быстро сокращающимся видом (Kretzschmar et al., 2007), возможно, наиболее быстро вымирающим видом орхидных Великобритании (Preston et al., 2002). *Gymnadenia conopsea* в Западной Европе также сокращается, хотя численность его не опустилась до такого предела, чтобы он расценивался как уязвимый в целом (Meekers et al., 2012). *Orchis militaris* в целом считается также сокращающимся (Kretzschmar et al., 2007), в Великобритании число его местонахождений уменьшилось во много раз (Farrell, 1985). В сопредельной Эстонии наиболее сильно сократившимися, на основании карт ареалов, можно считать *Coeloglossum viride* и *Herminium monorchis* (Kurbel, Hirse, 2017). Сопоставление с картами ареалов дает и ряд других сопоставлений, но без математического анализа остается субъективным критерием.

Сопоставления с конкретными зарубежными исследованиями динамики числа местонахождений затруднительны как из-за различия в подходах, так и неоднородности условий разных стран,

характера антропогенного преобразования местности. Так как одним из важных факторов, влияющих на динамику флоры, является изменение климата, можно ожидать различной реакции на его изменение в различных частях ареала, откуда следует необходимость корректировок при сопоставлении данных по удаленным территориям. Так, исследование изменения числа местонахождений орхидных стран Бенелюкса (Vogt-Schilb et al., 2015), по-видимому, наиболее корректно сравнивать с нашими данными по Крыму и Кавказу. Из изученных в обоих исследованиях видов регресс совпадает у четырех (*Anacamptis coriophora* (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase, *A. laxiflora* (Lam.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase, *Herminium monorchis*, *Traunsteinera globosa* (L.) Rchb.), а также в этот список может быть добавлен вид *Cypripedium calceolus*, регресс которого не был нами отмечен в России в изученный интервал времени, но был зафиксирован позже, так как к 2019 г. сохранилось всего одно местонахождение этого вида в Крыму (Фатерыга, 2019). Прогресс орхидных в странах Бенелюкса и на Кавказе или в Крыму не совпадает ни у одного вида, но и противоположная динамика числа местонахождений выявлена всего у одного таксона, у *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. — регресс в странах Бенелюкса и прогресс на российском Кавказе. Последний вид известен сильным регрессом в северной части ареала — в северной части Великобритании и Франции, Бельгии и Польше практически вымер, при том что в южной части ареала сократился не столь сильно (Jacquemyn, Hutchings, 2010).

Исследование динамики числа местонахождений орхидных Дании (Damgaard et al., 2020), выполненное на огромном массиве популяционных данных за последние десятилетия, можно сравнить с нашими данными по северо-западу Европейской части, наиболее близко территориально. В Дании примерно у половины видов был выявлен регресс и только у двух — прогресс. Совпадает динамика числа местонахождений (отрицательная) у *Corallorhiza trifida*, *Gymnadenia conopsea*, *Herminium monorchis* и *Orchis militaris* и не совпадает (прогресс на северо-западе Европейской части и регресс в Дании) у *Dactylorhiza fuchsii* и *Platanthera bifolia*. Таким образом, здесь отмечается сходство динамики только на уровне наиболее сильно сокращающихся видов.

По зарубежной Азии данных по динамике меньше, и основываться можно только на списках охраняемых видов, которые, помимо видов с отрицательной динамикой, включают также единично встречающиеся таксоны. Так, по орхидным Монголии в новейшем ранжировании видов по IUCN сведения по динамике не были привлечены вовсе (Ваасанмункх et al., 2021), за исключением сообщения о предположительном вымирании *Calypso bulbosa* (L.) Oakes. Список охраняемых видов Японии (Global..., 2020) включает 12 видов, динамика числа местонахождений ко-

торых нами изучалась, из них на Дальнем Востоке у семи выявлен регресс (*Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *C. macranthos*, *Herminium monorchis*, *Neottia papilligera* Schltr., *Platanthera fuscescens* (L.) Kraenzl., *Pogonia japonica*), еще у двух регресс выявлен в других частях страны (*Calypso bulbosa*, *Eripogium aphyllum*), но есть и три прогрессирующих таксона (*Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze, *Platanthera chorisiana*, *P. convallariifolia* (Fisch. ex Lindl.) Lindl.). Таким образом, параллели в динамике числа местонахождений орхидных Дальнего Востока России и Японии также имеют место.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сходство динамики исследованных видов в различных частях России является аргументом в пользу корректности полученных оценок, так как для анализа динамики одного и того же вида в различных регионах использовались независимые, никак не связанные друг с другом массивы исходных данных. В этом же убеждают и параллели с литературными данными, имеющиеся главным образом для наиболее сильно регрессирующих таксонов.

Мы считаем, что использованный метод можно рекомендовать для изучения динамики и других видов флоры России. Однако для территорий, где имеются более полные данные о распространении видов, приводящие к высокой повторяемости регистрации вида в одних и тех же сеточных ячейках, представленный метод может оказаться неприменимым. Дело в том, что если в пределах сеточных ячеек вид фиксируется многократно, то динамика числа местонахождений начнет сказываться на изменении числа занятых сеточных ячеек с сильным запозданием, только тогда, когда вид начнет уже полностью выпадать из флоры отдельных ячеек. В России проблема повторности пока мало актуальна. Слабое покрытие территории исследованиями отражает тот факт, что число необследованных ячеек на порядок может превышать число ячеек с точками видов. Неэффективность метода для детально изученных территорий была ранее показана при применении его к массиву данных по Эстонии — параллели с динамикой числа местонахождений орхидных сопредельного северо-запада Европейской части оказались незначительны (Efimov, 2011).

Существенное препятствие для применения использованной методики для других групп сосудистых растений, отличных от орхидных, — трудоемкость сбора исходных данных. Проблема, во-первых, в том, что требуется привлечение данных из большого числа гербарных коллекций страны. Во-вторых, крайне длительный и кропотливый этап обработки материалов — это их геопривязка. В будущем постепенный перевод гербарных коллекций России в цифровую форму с представлением в геопривязанном формате существенно облегчит такие исследования и может сделать их даже рутинными.

Также можно отметить, что, пока не появится большой объем уже ставших историческими краудсорсинговых данных по России, при исследованиях динамики числа местонахождений любых групп сосудистых растений всегда будет ощущаться существенный недостаток исходных данных. До какой-то степени можно пытаться преодолеть эту проблему, подключая к анализу дополнительные данные из необследованных ранее гербарных коллекций, но в этом можно достаточно быстро достичь предела. Проблему недостатка данных можно преодолевать и путем увеличения географического охвата, однако здесь возникает вопрос о возможности различной динамики числа местонахождений одного и того же вида в различных частях его ареала. Для столь обширной территории, как Россия, эта проблема весьма существенна, что и отражает факт разнородной динамики числа местонахождений в различных частях ареала, выявленный в настоящей работе. Если подразделять территорию страны более дробно в широтном направлении, то не исключено, что географическая разнородность динамики числа местонахождений может проявиться еще более явно. Например, на северной и южной границах ареала можно ожидать даже разнонаправленную динамику, если имеет место смещение ареала как реакция на климатические изменения, например, на глобальное потепление.

Наконец, в силу специфики исходных данных, использованный в работе метод может выявлять артефактную (ложноположительную или ложноотрицательную) динамику числа местонахождений видов, имеющих ярко выраженное неравномерное распространение по территории. Примером может быть ложноположительная динамика числа местонахождений видов, произрастающих в удаленных районах, приходящаяся на периоды экспедиционных исследований, когда флора этих районов исследуется более детально. Или ложноположительная динамика числа местонахождений видов верховых болот в период активизации болотоведческих исследований. Впрочем, подобные артефакты представляются все-таки не очень значимыми, так как они сглаживаются за счет больших площадей изучаемых территорий. Диагностика таких артефактов пока затруднительна из-за отсутствия независимых критериев проверки. В первом приближении маркером возможных артефактов можно считать единичный случай выявления особой динамики числа местонахождений в пределах ареала вида. В настоящем исследовании таких примеров немного.

Недостатком представленного метода можно считать и то, что из-за дефицита данных на коротких отрезках времени приходится оперировать массивами данных, собранными на больших интервалах времени (от 50 лет). За столь долгий период динамика числа местонахождений видов может быть нелинейна, выявляется же только усредненная тенденция. Выявление более тонких особенностей динамики числа местонахождений видов

теоретически возможно путем разбивки имеющегося массива данных не на два, а на большее число интервалов, которые можно анализировать множественными попарными сравнениями, либо привлекать регрессионные модели для их анализа. Данные методики не являются предметом обсуждения в настоящей статье и при этом также имеют свои недостатки. Наши предварительные оценки показали, что по многим видам данных для регрессионного анализа недостаточно. Тем не менее выявление более тонких деталей динамики числа местонахождений очень важно, так как позволит шире изучать возможные причины наблюдаемой динамики, например, путем поиска корреляций с изменяющимися климатическими факторами. В дальнейшем анализ динамики числа местонахождений орхидных России будет продолжен.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен участникам проекта “Картирование орхидных России”, предоставивших фотоснимки гербарных образцов из многих гербарных фондов России, а также Д.Д. Сластунову за работу по программированию.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Финансовая поддержка исследований в 2020–2022 гг. осуществлялась РФФИ, грант № 20-04-00561. На более ранних этапах работы выполнялись в рамках реализации государственного задания, тема “Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы”, регистрационный № АААА-А19-119031290052-1.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов в финансовой или какой-либо иной сфере.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов Л.В., 1999. Род башмачок – *Cypripedium* (Orchidaceae) на территории России // Turczaninowia. Т. 2. Вып. 2. С. 5–40.
- Аверьянов Л.В., 2000. Орхидные (Orchidaceae) Средней России // Turczaninowia. Т. 3. Вып. 1. С. 30–53.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В., 2014. Орхидные России: биология, экология и охрана. М.: Т-во науч. изд. КМК. 437 с.
- Динамика ценопопуляций растений, 1985 / Под ред. Серебрякова Т.И. М.: Наука. 208 с.
- Ефимов П.Г., Прокопенко С.В., Якубов В.В., 2022. *Ponerorchis chusua* (Orchidaceae): систематика и распространение в России // Бот. журн. Т. 107. № 5. С. 433–440. <https://doi.org/10.31857/S0006813622050015>
- Заугольнова Л.Б., Жукова А.А., Комарова А.С., Смирнова О.В., 1988. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука. 184 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы), 2008 / Под ред. Бардунова Л.В., Новикова В.С. М.: Т-во науч. изд. КМК. 855 с.
- Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г., 2004. Орхидные Урала: систематика, биология, охранный статус. Екатеринбург: УрО РАН. 124 с.
- Решетникова Н.М., 2016. Динамика флоры средней полосы Европейской части России за последние 100 лет на примере Калужской области. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: ГБС РАН. 47 с.
- Серегин А.П., 2014. Флора Владимирской области: анализ данных сеточного картирования. М.: Т-во науч. изд. КМК. 441 с.
- Фатерыга В.В., 2019. Современное состояние ценопопуляции *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы. № 20. С. 76–81.
- Baasanmunkh S., Oyuntsetseg B., Efimov P., Tsegmed Z., Vandandorj S. et al., 2021. Orchids of Mongolia: Taxonomy, species richness and conservation status // Diversity. V. 13. № 7. <https://doi.org/10.3390/d13070302>
- Blinova I., 2008. Populations of orchids at the northern limit of their distribution (Murmansk Oblast): Effect of climate // Russ. J. Ecol. V. 39. № 1. P. 26–33. <https://doi.org/10.1134/S1067413608010050>
- Braithwaite M.E., Ellis R.W., Preston C.D., 2006. Change in the British Flora 1987–2004. L.: BSBI. 382 p.
- Brönnimann S., Ewen T., Luterbacher J., Diaz H.F., Stolarzki R.S., Neu U., 2008. A focus on climate during the past 100 years // Climate Variability and Extremes during the Past 100 Years (Adv. Global Change Res. V. 33). Dordrecht: Springer. P. 1–25. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6766-2_1
- Ceballos G., Ehrlich P.R., Barnosky A.D., García A., Pringle R.M., Palmer T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction // Sci. Adv. V. 1. № 5. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Climate change, 2020. Evidence and causes: Update 2020. Washington: National Acad. Press. 24 p. <https://doi.org/10.17226/25733>
- Damgaard C., Moeslund J., Wind P., 2020. Changes in the abundance of Danish Orchids over the past 30 years // Diversity. V. 12. № 6. <https://doi.org/244.10.3390/d12060244>
- Eccarius W., 2016. Die Orchideengattung *Dactylorhiza*. Eisenach: Selbstverlag des Verfassers. 639 p.
- Efimov P.G., 2010. The dynamics of Orchids of NW European Russia // J. Eur. Orch. Bd. 42. H. 3. P. 501–518.
- Efimov P.G., 2011. Revealing the decline and expansion of Orchids of NW European Russia // Eur. J. Environ. Sci. V. 1. № 2. P. 7–17.
- Efimov P.G., 2020. Orchids of Russia: Annotated checklist and geographic distribution // Nat. Cons. Res. V. 5. Suppl. 1. P. 1–18. <https://doi.org/10.24189/ncr.2020.018>
- Efimov P.G., Panasenko N.N., Gornov A.V., 2022. Remnant populations of *Cypripedium macranthos* (Orchidaceae) in Eastern Europe: Evidence of almost complete extinction and widespread introgression with *Cypripedium calceolus* // Nat. Cons. Res. V. 7. № 2. P. 1–20. <https://doi.org/10.24189/ncr.2022.014>

- Farrell L., 1985. Biological flora of the British Isles: *Orchis militaris* L. // J. Ecol. V. 73. № 3. P. 1041–1053.
- Fay M., Sayers B., Taylor I., 2015. *Dactylorhiza viridis* // Curtis Bot. Mag. V. 32. № 1. P. 33–41. <https://doi.org/10.1111/curt.12091>
- Global Red List of Japanese Threatened Plants, 2020. <https://www.kahaku.go.jp/english/research/db/botany/redlist/references.html>
- IUCN, 2012. Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional and National Levels: Version 4.0. Gland: IUCN. 41 p.
- Jacquemyn H., Hutchings M., 2010. Biological flora of the British Isles: *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall // J. Ecol. V. 98. № 5. P. 1253–1267. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01701.x>
- Jones P.D., Moberg A., 2003. Hemispheric and large-scale surface air temperature variations: an extensive revision and update to 2001 // J. Climate. V. 16. P. 206–223.
- Kretzschmar H., Eccarius W., Dietrich H., 2007. The Orchid Genera *Anacamptis*, *Orchis* and *Neotinea*: Phylogeny, Taxonomy, Morphology, Biology, Distribution, Ecology and Hybridisation. Bürgel: EchinoMedia. 544 p.
- Kull T., Selgis U., Pecina M.V., Metsare M., Ilves A. et al., 2016. Factors influencing IUCN threat levels to orchids across Europe on the basis of national Red Lists // Ecol. Evol. V. 6. P. 6245–6265.
- Kurbel R., Hirse T., 2017. Eesti Orhideede Käsiramaat. Tallinn: MTÜ Käoraamat. 304 p.
- Masson-Delmotte V., Zhai P., Pörtner H.-O., Roberts D., Skea J. et al. (eds.), 2019. IPCC, 2018: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty. https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/sites/2/2019/06/SR15_Full_Report_Low_Res.pdf
- McInerney G.J., Roberts D.L., Davy A.J., Cribb P.J., 2006. Significance of sighting rate in inferring extinction and threat // Cons. Biol. V. 20. № 2. P. 562–567. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00377.x>
- Meekers T., Hutchings M.J., Honnay O., Jacquemyn H., 2012. Biological flora of the British Isles: *Gymnadenia conopsea* s.l. // J. Ecol. V. 100. № 5. P. 1269–1288. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02006.x>
- Petrík P., Pergl J., Wild J., 2010. Recording effort biases the species richness cited in plant distribution atlases // Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. V. 12. P. 57–65.
- Piessens K., Hermy M., 2006. Does the heathland flora in northwestern Belgium show an extinction debt? // Biol. Conserv. V. 132. № 3. P. 382–394. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.032>
- Prendergast J.R., Wood S.N., Lawton J.H., Eversham B.C., 1993. Correcting for variation in recording effort in analyses of diversity hotspots // Biodivers. Lett. V. 1. № 2. P. 39–53. <https://doi.org/10.2307/2999649>
- Preston C.D., Pearman D.A., Dines T.D., 2002. New Atlas of the British and Irish Flora. Oxford: Oxford Univ. Press. 922 p.
- Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W., Rasmussen F.N., 2001. Genera Orchidacearum. V. 2. Orchidoideae (Part 1). Oxford: Oxford Univ. Press. 464 p.
- Rich T., 2006. Floristic changes in vascular plants in the British Isles: Geographical and temporal variation in botanical activity 1836–1988 // Bot. J. Linn. Soc. V. 152. № 3. P. 303–330.
- Rich T., Karran A., 2006. Floristic changes in the British Isles: Comparison of techniques for assessing changes in frequency of plants with time // Bot. J. Linn. Soc. V. 152. № 3. P. 279–301. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00574.x>
- Štípková S., Kindlmann P., 2015. Extent and reasons for meadows in South Bohemia becoming unsuitable for orchids // Eur. J. Environ. Sci. V. 5. № 2. P. 142–147. <https://doi.org/10.14712/23361964.2015.87>
- Tamis W.L.M., Van't Zelfde M., Van Der Meijden R., Udo De Haes H.A., 2005. Changes in vascular plant biodiversity in the Netherlands in the 20th century explained by their climatic and other environmental characteristics // Clim. Change. V. 72. № 1–2. P. 37–56. <https://doi.org/10.1007/s10584-005-5287-7>
- Vogt-Schilb H., Munoz F., Richard F., Schatz B., 2015. Recent declines and range changes of orchids in Western Europe (France, Belgium and Luxembourg) // Biol. Conserv. V. 190. P. 133–141. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.05.002>

The dynamics of the orchid flora of Russia as revealed by comparison of the data before 1951 and in 1961–2010

P. G. Efimov*, **

Komarov Botanical Institute, RAS
Professor Popov Str., 2, Saint-Petersburg, 197376 Russia

*e-mail: efimov@binran.ru

**e-mail: efimov81@mail.ru

The study of the distributional changes is a perspective subject of botanical research. Such studies are of particular importance for diagnosis of decline, and can make an important input for the identification of specific factors affecting plant abundance and, in the future, to provide appropriate plant protection *in situ*. The aim of this study is to elucidate the distributional changes in Russian orchid flora based on historic distributional data. In our country, these data are provided primarily by herbarium materials. This article deals with the distributional changes as revealed by comparing the dataset before 1951 and in 1961–2010. The taxa with statistically significant decrease and increase have been observed; for others, no significant changes were detected. The distributional changes are studied across Russia as a whole, and separately for some parts of the country. Cases where inconsistent dynamics across the country were revealed, are rare. The prospects for further research in this area are discussed, including the possibility of applying the same methodology for other groups of vascular plants in Russia.

УДК 58:069.4/.5

ГЕРБАРИИ РОССИИ: РОЛЬ В ИЗУЧЕНИИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ СТРАНЫ, ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ И РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

© 2023 г. Э. В. Гарин¹, *, Д. В. Гарина¹

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН
пос. Борок, 109, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742 Россия

*E-mail: garinev@ibiw.ru

Поступила в редакцию 15.08.2022 г.

После доработки 25.01.2023 г.

Принята к публикации 25.02.2023 г.

Для сохранения биоразнообразия на Земле необходимо в кратчайшие сроки провести инвентаризацию всех форм жизни, и эта задача особенно актуальна для малоизученных территорий. Наземные и водные экосистемы России представляют собой самый большой массив естественных внетропических экосистем Евразии. Для решения задачи инвентаризации флоры и фауны особую значимость приобретают биологические коллекции; в целом ряде обзоров привлекается внимание научного и гражданского сообщества к проблеме сохранения и все более широкого применения коллекций. В данной статье исследуется роль гербариев в изучении биоразнообразия России на основе количественного анализа коллекций страны, степени их цифровизации и интеграции в глобальную мировую сеть биологических коллекций. Сделан вывод, что гербарный фонд России недостаточен по количеству образцов и неравномерно распределен по регионам, наименьшее количество образцов растений имеется для ряда регионов северо-востока России. Около половины всех российских гербариев не зарегистрированы в Index Herbariorum, соответственно, не интегрированы в мировую информационную систему по биоразнообразию. Здесь же освещается проблема сохранности гербарных коллекций, намечаются пути ее решения и перспективы использования гербариев в будущем. Авторы полагают, что первоочередными мерами должны быть: 1) формирование нормативно-правовой базы по работе с биокolleкциями, которая, в частности, позволит признать гербарные коллекции объектами культурного и научного наследия, обеспечить специальное финансирование коллекций; 2) введение в практику централизованного учета российских гербариев и включение их в международную базу данных; 3) запрет на списание гербарных коллекций организациями; 4) увеличение темпов цифровизации ботанических коллекций; 5) комплектование гербариев кадровыми исследователями; введение в профильных вузах курса по гербарному делу; 6) выделение для гербариев отдельных помещений, оборудованных специализированными шкафами и вентиляцией.

DOI: 10.31857/S0044459623020033, EDN: RAHAMT

Несмотря на очевидную высокую значимость классической ботаники для развития науки и экономики, еще в 1970–1990-х гг. отечественные ученые-ботаники били тревогу о несоответствии значения наук о растениях и внимания, которое государство уделяет их развитию (Лавренко и др., 1973; Грубов, Сергиенко, 1988; Юрцев и др., 1991). Попытки исправления ситуации предпринимаются учеными и государственными деятелями в настоящее время. В США в 2019 г. члены 116-го Конгресса представили “Билль ботаники”, в котором отмечалось сокращение числа экспертов-ботаников, готовых к решению практических задач: борьбе с инвазивными растениями, лесовосстановлению после пожаров, управлению земельными ресурсами. Авторы законопроекта указывали на необходимость срочных действий, поскольку,

согласно прогнозам, в течение текущего десятилетия США потеряют почти половину своих экспертов в области ботаники, что приведет к прямым и косвенным потерям в биоразнообразии и экономическим последствиям (Crisci et al., 2020).

На Международном ботаническом конгрессе, состоявшемся в г. Шэньчжэнь (Китай) в 2017 г., была принята Шэньчжэньская декларация, в которой указывалось на необходимость срочных действий в условиях “грандиозной трансформации” природы и общества, все ускоряющихся темпов сокращения биоразнообразия на планете. В ней отмечалось, что “ученые-ботаники должны вносить [...] эффективный вклад в региональную и глобальную устойчивость; [...] меры по сохранению разнообразия растений и адаптации сель-

ского хозяйства к все более теплому климату должны быть значительно усилены” (Shenzhen Declaration..., 2017, p. 4–5). При этом одной из задач на пути сохранения биоразнообразия является необходимость ускорить инвентаризацию жизни на Земле, чему должно способствовать использование новых технологий и создание платформ больших данных.

Очевидно, что внедрение новых информационных технологий для создания крупнейших цифровых биологических коллекций неотделимо от сохранения и грамотного использования самих биологических коллекций (Natural-history collections..., 2017), функции которых в последнее время выходят далеко за рамки традиционных направлений (Funk, 2003, 2018; Bakker et al., 2016; Buerki, Baker, 2016; Heberlink, Isaak, 2017; Meineke et al., 2018; Crisci et al., 2020; Ronsted et al., 2020, и др.). Здесь мы перечислим лишь основные сферы использования гербариев (некоторые авторы приводят до 100 примеров использования гербарных коллекций – Funk, 2003).

В частности, коллекции растений могут использоваться для природоохранной деятельности (Лавренко и др., 1973; Nualart et al., 2017), для решения ряда научных задач, связанных с биологией глобальных изменений (Lavoie, 2013; Meineke et al., 2018). Гербарии широко используются для фенологических реконструкций и изучения процесса распространения растений, изменения их географических ареалов во времени (Скворцов, 1973; Feeley, 2012; Lavoie, 2013). Гербарные образцы также содержат ценную информацию о морфологии растения и его отдельных частей. Анализ изменений в морфологии органов растений при просмотре множества образцов может свидетельствовать об изменении давления отбора (Holmes et al., 2016). Изотопные анализы тканей животных и растений могут предоставить данные об экологии и жизненном цикле видов, которые сложно собрать в полевых условиях (McLean et al., 2016). Кроме того, большое количество новых видов описывается по мере разбора гербарных коллекций (Kemp, 2015).

Развитие новых технологий и методов молекулярной биологии (выделения ДНК, ПЦР-анализа, секвенирования нового поколения) в последние два десятилетия позволило использовать ДНК из гербарных образцов для идентификации видов растений как из современных сборов в случае, если морфологические отличия основных признаков не отчетливо выражены, так и древних образцов уже вымерших видов и популяций; изучить исторические эпифитотии и коэволюцию системы “патоген–хозяин” (Vere et al., 2015; Фомина и др., 2019; Nevill et al., 2020, и др.). Появились методы, позволяющие преодолеть сложность при прочтении ДНК исторических гербарных образцов

вследствие ее частичной деградации при длительном хранении (Zeng et al., 2018; Фомина и др., 2019). Это способствовало появлению новых направлений в биологии, таких как гербарная геномика (Bakker et al., 2016, 2020; Bakker, 2019).

Россия играет важную роль в сохранении глобального биоразнообразия и поддержании биосферных функций на нашей планете, так как на ее территории сохраняется крупнейший массив природных экосистем и представлена значительная часть мирового видового разнообразия. На территории, занимающей более 17 млн км² суши (1/8 всей поверхности суши Земли), представлены практически все внетропические природные экосистемы Евразии: полярные пустыни, тундры, лесотундры, тайга, смешанные и широколиственные леса, лесостепи, степи, полупустыни, субтропики. Леса России составляют около 22% мирового запаса лесных ресурсов; Россия обладает самыми богатыми в мире водно-болотными угодьями. Флора России содержит более 12 500 видов дикорастущих сосудистых растений, 1550 видов мхов и печеночников, около 3000 видов и форм лишайников (Камелин и др., 2019). В почвах и водоемах России, включая омывающие ее территорию моря, обитает 7–9 тыс. видов низших растений (водорослей), число видов грибных организмов составляет около 20–25 тыс. (Алимов и др., 2001). К сожалению, эта огромная территория со всем богатством флоры и фауны на сегодняшний день остается недостаточно обследованной. Описанные нами проблемы, связанные с недостатком финансирования в области изучения растительных ресурсов, их инвентаризации и сохранения в масштабе всего мира, актуальны также и для России и встают еще более остро в связи с ее огромной территорией и недостаточно проработанной нормативно-правовой базой (Каменский и др., 2016; Чеченкина, Сотникова, 2019; Хлёткина и др., 2022).

Данная статья посвящена гербарным коллекциям России, их роли в изучении биоразнообразия страны. Она включает в себя анализ количества гербарных коллекций, их представленности в различных регионах страны, степень их цифровизации и интегрированности в глобальную мировую сеть баз данных о биоразнообразии планеты. Она также освещает проблему сохранности гербарных коллекций, намечает пути ее решения и перспективы использования гербариев в будущем.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ГЕРБАРИИ ДЕЛА В РОССИИ

Согласно глобальной базе данных гербариев мира Index Herbariorum (<https://sweetgum.nybg.org/science/ih/>), по состоянию на 1 декабря 2021 г. насчитывается 3095 действующих гербариев,

которые в совокупности содержат более 387 млн экземпляров растений. Из них на долю России приходится 144 гербария, зарегистрированных в И.Н. По нашим оценкам, в российских научных и образовательных организациях, музеях и заповедниках находится еще 149 гербариев, не зарегистрированных в Index Herbariorum (Garin, 2023).

Необходимо отметить, что гербарный фонд России, документально отражающий богатство ее растительного мира, далеко не достаточен для тех требований, которые предъявляет современная наука как по количеству, так и по качеству гербарного материала. Объем гербарных коллекций России значительно уступает зарубежным фондам развитых стран. Так, в пересчете на единицу площади государства в России гербарный фонд составляет в среднем 1.8 листа на 1 км², что значительно ниже, чем в Европе (в Швейцарии этот показатель равен 293, в Бельгии — 169, в Нидерландах — 127, в Австрии — 130) или в Азии (Тайвань — 42, Япония — 34). Сходные данные мы получаем и при пересчете гербарных фондов на численность населения: в России 82.6 листа на 1000 человек, в то время как в Швейцарии этот показатель равен 1413, в Австрии — 1220, в Швеции — 1158 и т.д. (Гарин, 2015б).

В конце 1990-х—начале 2000-х гг. рядом научных институтов России проводилась работа по инвентаризации гербарных коллекций страны. В частности, в 1996—1997 гг. Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН) собирал данные о состоянии гербарных коллекций России, намереваясь напечатать полученные сведения в виде справочника, однако справочник не был выпущен из-за отсутствия финансирования. Несколько позже, в 2004 г., сотрудниками Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН была создана база данных гербариев России. Эти базы данных в настоящее время находятся на сайте Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (<https://www.binran.ru/resources/current/herbaria/herblist-rus.html>) и Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова (Гуреева, 2010; http://www.sevin.ru/collections/herbacoll/coll_list.html) и на сегодняшний день содержат информацию соответственно о 251 и 146 гербарных коллекциях, расположенных в более чем сотне населенных пунктов России. С начала 2002 г. А.П. Серёгиным неоднократно предпринимались попытки внести в Index Herbariorum российские гербарии, до того момента все еще не получившие своих акронимов. В ходе этой работы менее чем за год 10 гербариев внесли данные о себе в Index Herbariorum, еще ряд гербариев обновил данные о своих фондах, однако значительная часть гербарных коллекций так и не провела регистрацию своих коллекций в Index Herbariorum (Серёгин, 2002, 2003).

В 2022 г. нами проведена работа по очередной систематизации и обновлению сведений, касающихся гербарных коллекций России. В табл. 1 представлено количество гербариев в различных субъектах РФ и количество образцов в них (данные ранжированы по объему гербарного фонда) на январь 2023 г. (субъекты РФ приводятся по тексту Конституции РФ, 2022). Общее количество гербариев в 89 субъектах РФ — 293, в них находится 21.34 млн образцов. Наибольшими по количеству единиц хранения являются гербарии Санкт-Петербурга и Москвы — 10.24 млн и 2.21 млн образцов соответственно (48 и 10.3% от общероссийского гербарного фонда). В самом большом в стране гербарии, находящемся в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова (Санкт-Петербург), зарегистрировано 7.16 млн образцов (33.56% гербарного фонда РФ). Во втором по величине гербарии — гербарии МГУ (МВ) — находится 1.11 млн образцов (5.2%). За пределами двух крупнейших мегаполисов число гербариев и гербарных листов в них значительно снижается: от 800 тыс. листов в самом крупном гербарии до 30 листов — в самом маленьком. В 15 субъектах РФ имеется лишь по одному гербарии, в 1 субъекте — ни одного. Среднее количество гербариев, приходящихся на каждый регион — 3, среднее количество образцов в гербарии — 73.3 тыс. Всего в РФ плотность гербарной сети представлена 17 гербарными коллекциями на миллион жителей.

Как видно из табл. 1, распределение гербарных фондов по стране очень неравномерное даже за пределами Санкт-Петербурга и Москвы — от 787 тыс. листов в Приморском районе до 30 листов в Ненецком АО и полного отсутствия выявленных гербариев в Чукотском АО. Разброс такого параметра, как индекс территориальной встречаемости (число гербарных листов на 1 км²) — от 0 до 39.4% (в среднем 1.8%), число гербарных листов на тысячу жителей — от 0.7 до 970 (в среднем 82.6), в итоге число листов на плотность населения региона — от 0 до 448.6 (в среднем 26.2). Это подтверждает выше приведенные данные о недостаточности фондов российских гербариев по сравнению с гербарными фондами других стран.

По размерам фондов гербарии принято делить на три группы: большие гербарии (2 млн и более), средние (0.2–2 млн) и малые (менее 200 тыс.) (Скворцов, Проскуракова, 1973). При таком подходе наблюдается неравномерная картина распределения гербарных фондов: к большим относится только гербарий БИН РАН, во вторую группу попадают лишь 17 гербариев (7.74 млн образцов), остальные же 273 относятся к малым гербариям (6.43 млн).

Использование более подробного представления соотношения числа гербариев и объема фондов позволяет детализировать картину. Если оценить

Таблица 1. Распределение гербариев по регионам России

| Субъект РФ | Гербариев | Гербарный фонд, листов | Число гербарных листов на 1 км ² | Число гербарных листов на 1000 чел. населения | Число гербарных листов на плотность населения (тыс. чел./км ²) |
|----------------------|-----------|------------------------|---|---|--|
| Санкт-Петербург | 11 | 10244500 | 7119.2 | 1 828.8 | 2.6 |
| Москва | 10 | 2207769 | 861.9 | 169.7 | 0.4 |
| Приморский край | 10 | 787447 | 4.8 | 426.8 | 70.3 |
| Новосибирская обл. | 3 | 681000 | 3.8 | 243.5 | 43.3 |
| Томская обл. | 3 | 509000 | 1.6 | 479.0 | 150.6 |
| Респ. Коми | 4 | 463630 | 1.1 | 628.4 | 261.9 |
| Ростовская обл. | 4 | 429000 | 4.2 | 102.1 | 10.3 |
| Алтайский край | 2 | 401000 | 2.4 | 185.3 | 31.1 |
| Иркутская обл. | 7 | 391480 | 0.5 | 165.2 | 128.0 |
| Красноярский край | 10 | 304629 | 0.1 | 106.6 | 252.4 |
| Респ. Крым | 6 | 295251 | 11.3 | 152.6 | 4.0 |
| Ярославская обл. | 9 | 220093 | 6.1 | 181.9 | 6.6 |
| Свердловская обл. | 7 | 208500 | 1.1 | 48.8 | 9.5 |
| Пензенская обл. | 2 | 176000 | 4.1 | 139.0 | 6.0 |
| Респ. Дагестан | 2 | 172000 | 3.4 | 54.1 | 2.7 |
| Мурманская обл. | 5 | 165917 | 1.1 | 248.5 | 36.0 |
| Тюменская обл. | 6 | 157559 | 0.1 | 41.2 | 60.3 |
| Пермский край | 4 | 143777 | 0.9 | 56.8 | 9.1 |
| Воронежская обл. | 6 | 143740 | 2.8 | 62.3 | 3.3 |
| Магаданская обл. | 1 | 132000 | 0.3 | 970.0 | 448.6 |
| Респ. Карелия | 4 | 132000 | 0.7 | 247.6 | 44.7 |
| Респ. Саха (Якутия) | 4 | 126847 | 0.0 | 127.4 | 392.8 |
| Донецкая НР | 1 | 126400 | 4.8 | 56.3 | 1.5 |
| Респ. Башкортостан | 6 | 125700 | 0.9 | 30.7 | 4.4 |
| Саратовская обл. | 4 | 122500 | 1.2 | 50.2 | 5.1 |
| Респ. Татарстан | 2 | 121900 | 1.8 | 30.4 | 2.1 |
| Ставропольский край | 6 | 119353 | 1.8 | 41.0 | 2.7 |
| Вологодская обл. | 3 | 110237 | 0.8 | 96.5 | 13.9 |
| Самарская обл. | 6 | 102260 | 1.9 | 32.2 | 1.7 |
| Кемеровская обл. | 2 | 100000 | 1.0 | 38.4 | 3.7 |
| Сахалинская обл. | 3 | 95691 | 1.1 | 205.1 | 17.9 |
| Нижегородская обл. | 4 | 93000 | 1.2 | 29.8 | 2.3 |
| Кировская обл. | 2 | 90000 | 0.7 | 78.0 | 9.4 |
| Курская обл. | 3 | 81568 | 2.7 | 75.4 | 2.3 |
| Краснодарский край | 3 | 75000 | 1.0 | 12.8 | 1.0 |
| Удмуртская Респ. | 2 | 74945 | 1.8 | 51.6 | 2.2 |
| Респ. Бурятия | 6 | 70674 | 0.2 | 72.2 | 25.4 |
| Липецкая обл. | 2 | 70321 | 2.9 | 61.5 | 1.5 |
| Архангельская обл. | 3 | 69475 | 0.1 | 68.1 | 40.2 |
| Амурская обл. | 4 | 67536 | 0.2 | 88.1 | 31.9 |
| Херсонская обл. | 4 | 64224 | 2.3 | 64.2 | 1.8 |
| Омская обл. | 3 | 61200 | 0.4 | 32.9 | 4.6 |
| Калининградская обл. | 1 | 55000 | 3.6 | 53.4 | 0.8 |
| Ивановская обл. | 3 | 54320 | 2.5 | 58.5 | 1.3 |
| Псковская обл. | 1 | 50000 | 0.9 | 83.5 | 4.6 |
| Респ. Адыгея | 2 | 45190 | 5.8 | 90.9 | 0.7 |

Таблица 1. Продолжение

| Субъект РФ | Гербариев | Гербарный фонд, листов | Число гербарных листов на 1 км ² | Число гербарных листов на 1000 чел. населения | Число гербарных листов на плотность населения (тыс. чел./км ²) |
|----------------------------|-----------|------------------------|---|---|--|
| Челябинская обл. | 2 | 45000 | 0.5 | 13.1 | 1.2 |
| Кабардино-Балкарская Респ. | 1 | 40000 | 3.2 | 44.2 | 0.6 |
| Курганская обл. | 2 | 39000 | 0.5 | 50.2 | 3.6 |
| Орловская обл. | 1 | 39000 | 1.6 | 54.7 | 1.3 |
| Хабаровский край | 4 | 38230 | 0.0 | 29.6 | 23.3 |
| Респ. Мордовия | 2 | 36500 | 1.4 | 46.6 | 1.2 |
| Ханты-Мансийский АО – Югра | 4 | 34405 | 0.1 | 20.1 | 10.8 |
| Севастополь | 1 | 34000 | 39.4 | 62.1 | 0.1 |
| Забайкальский край | 5 | 28600 | 0.1 | 28.5 | 12.3 |
| Ульяновская обл. | 3 | 28550 | 0.8 | 23.9 | 0.9 |
| Респ. Марий Эл | 2 | 27000 | 1.2 | 39.9 | 0.9 |
| Тверская обл. | 5 | 26900 | 0.3 | 21.9 | 1.8 |
| Белгородская обл. | 4 | 26505 | 1.0 | 17.2 | 0.5 |
| Рязанская обл. | 2 | 26500 | 0.7 | 24.0 | 1.0 |
| Респ. Хакасия | 3 | 25940 | 0.4 | 48.5 | 3.0 |
| Волгоградская обл. | 3 | 24486 | 0.2 | 9.8 | 1.1 |
| Запорожская обл. | 2 | 23890 | 0.9 | 14.6 | 0.4 |
| Брянская обл. | 3 | 21900 | 0.6 | 18.7 | 0.7 |
| Тульская обл. | 5 | 21501 | 0.8 | 14.3 | 0.4 |
| Карачаево-Черкесская Респ. | 2 | 21200 | 1.5 | 45.1 | 0.6 |
| Владимирская обл. | 2 | 16350 | 0.6 | 12.1 | 0.4 |
| Оренбургская обл. | 2 | 16030 | 0.1 | 8.6 | 1.1 |
| Московская обл. | 3 | 15800 | 0.4 | 1.9 | 0.1 |
| Калужская обл. | 3 | 15106 | 0.5 | 14.1 | 0.4 |
| Астраханская обл. | 3 | 13853 | 0.3 | 14.4 | 0.7 |
| Луганская НР | 2 | 13355 | 0.5 | 9.5 | 0.3 |
| Респ. Северная Осетия | 2 | 13000 | 1.6 | 18.9 | 0.2 |
| Респ. Алтай | 2 | 10600 | 0.1 | 50.3 | 4.7 |
| Смоленская обл. | 2 | 10000 | 0.2 | 11.3 | 0.6 |
| Камчатский край | 2 | 8850 | 0.0 | 30.3 | 14.1 |
| Респ. Тыва | 3 | 8400 | 0.0 | 25.0 | 4.2 |
| Еврейская АО | 2 | 7000 | 0.2 | 46.5 | 1.7 |
| Респ. Калмыкия | 1 | 7000 | 0.1 | 26.2 | 2.0 |
| Чеченская Респ. | 1 | 7000 | 0.4 | 4.6 | 0.1 |
| Респ. Ингушетия | 1 | 6300 | 2.0 | 12.4 | 0.0 |
| Ленинградская обл. | 1 | 5476 | 0.1 | 2.7 | 0.2 |
| Новгородская обл. | 2 | 5000 | 0.1 | 8.6 | 0.5 |
| Чувашская Респ. | 1 | 5000 | 0.3 | 4.2 | 0.1 |
| Тамбовская обл. | 2 | 2900 | 0.1 | 3.0 | 0.1 |
| Костромская обл. | 2 | 1500 | 0.0 | 2.6 | 0.2 |
| Ямало-Ненецкий АО | 1 | 700 | 0.0 | 1.4 | 1.1 |
| Ненецкий АО | 1 | 30 | 0.0 | 0.7 | 0.1 |
| Чукотский АО | – | – | – | – | – |

Таблица 2. Объем фондов по децилям гербариев

| № дециля | Гербарных листов | Доля гербарного фонда, % |
|----------|------------------|--------------------------|
| 1 | 16463506 | 77.2 |
| 2 | 2259475 | 10.6 |
| 3 | 1050768 | 4.9 |
| 4 | 583362 | 2.7 |
| 5 | 361048 | 1.7 |
| 6 | 248816 | 1.2 |
| 7 | 173565 | 0.8 |
| 8 | 116674 | 0.5 |
| 9 | 61563 | 0.3 |
| 10 | 19213 | 0.1 |

Таблица 3. Объем фондов по децилям фондов

| № дециля | Количество гербариев | Доля гербариев, % |
|----------|----------------------|-------------------|
| 1–4 | 2 | 0.7 |
| 5 | 3 | 1.0 |
| 6 | 5 | 1.7 |
| 7 | 8 | 2.7 |
| 8 | 16 | 5.5 |
| 9 | 35 | 12.0 |
| 10 | 222 | 76.3 |

распределение фондов по децилям (10 групп по 29 гербариев), то распределение фондов будет выглядеть следующим образом (табл. 2): в первой группе оказывается 77.2% всех гербарных фондов РФ, затем объемы фондов будут стремительно уменьшаться от группы к группе, и разница между крайними группами достигает 857 раз.

Распределение гербариев по децилям фондов (10 групп по 2.13 млн) также показывает значительный перевес в сторону крупных гербариев – объем фондов двух крупнейших гербариев перекрывают четыре первых дециля, в первых пяти гербариях содержится почти половина гербарного фонда РФ, а три четверти гербарных коллекций (76.3%) содержат в себе только десятую часть гербарных фондов РФ (табл. 3).

Возможно, в дальнейшем при более тщательной и регулярной инвентаризации гербарных фондов можно будет провести более осознанное разделение на группы, основываясь на нескольких критериях. Например, выделить гербарии первой категории, включающие от полумиллиона образцов, активно пополняющиеся, куда следовало бы рекомендовать к обязательной передаче дублетные образцы и публикуемые находки из других регионов; гербарии второй категории, со-

держащие порядка 100–500 тыс. образцов, также имеющие большое значение в изучении биоразнообразия России и претендующие наравне с гербариями первой категории на регулярную финансовую поддержку на федеральном уровне; гербарии третьей категории, насчитывающие десятки тысяч единиц хранения, сочетающие образовательную функцию с исследованиями преимущественно на региональном уровне, редко публикующие материалы и, как правило, не имеющие типовых образцов, получающие дополнительное финансирование на грантовой основе; гербарии четвертой категории – небольшие, преимущественно до 10 тыс. единиц хранения, обычно гербарии музеев и заповедников, учебные гербарии техникумов и небольших вузов, имеющие узкое применение, в основном демонстративное. Гербарии, в доступе к которым руководство отказывает сторонним исследователям, включать в подобную схему не стоит.

Основной формой собственности современных гербариев России являются государственная и общественная. Именно такие коллекции учитываются в базах данных Index Herbariorum и “Гербарии России”. В настоящее время по нашим подсчетам в России существует 124 гербария, принадлежащих вузам (32.8% фондов), 69 – заповедникам (2.2%), 58 – научно-исследовательским учреждениям (62.7%), 39 – музеям (1.8%), и три находятся в частных собраниях (0.4%) (Garin, 2023).

Известно, что становление и развитие государственных и общественных гербариев в европейских странах происходило лишь начиная с XIX в., причем многие из таких гербариев создавались путем слияния частных коллекций, некоторые из которых насчитывали десятки и сотни тысяч гербарных листов, а гербарий Гукера насчитывал около 1 млн листов. Частные гербарии продолжали доминировать до середины XIX в., и основные ботанические сочинения в то время создавались исследователями на основе именно личных коллекций. Некоторые частные гербарии продолжали свое существование до середины XX в. (Скворцов, 1977; Гуреева, 2013). В настоящее время личные гербарии, как показывает практика, не ушли окончательно в прошлое. На территории России нам известно три таких гербария: около 58000 образцов в гербарии И.В. Кузьмина (Тюменская обл.), 21319 образцов в гербарии Общества изучения флоры Ярославской области и 5278 образцов в гербарии Свято-Алексиевской пустыни (Ярославская обл.) (Garin, 2023). В общем объеме гербарных фондов России роль частных гербариев может показаться незначительной, однако, например, гербарий И.В. Кузьмина занимает 52-е место по объему фондов, уступая только 25 вузам, 24 НИИ, лишь одному музею и одному заповеднику; а объем фондов более 58 тыс. листов имеют лишь 42 российских региона. Таким образом,

роль частных гербариев в исследовании биоразнообразия также нельзя игнорировать.

Стоит отметить, что проделанная нами работа по актуализации данных по гербарным коллекциям позволила дополнительно выявить ряд мелких гербариев в регионах, увеличив данные о гербарном фонде России с 17.07 млн (Гуреева, 2013) до 21.34 млн листов (Garin, 2023), из которых только 0.56 млн листов — за счет присоединенных с 2014 г. территорий. Учет большего числа средних и малых коллекций не только расширил наши представления об объеме гербарных фондов РФ, но и заметно изменил представления о роли крупнейших собраний, например, относительная роль крупнейшего гербария России — гербария БИН РАН — уменьшилась с 43.3% (Гуреева, 2013) до 33.6%.

Что касается вопроса цифровизации гербарных коллекций России, то этой теме посвящен ряд публикаций, к которым мы отсылаем читателя (Seregin, 2016, 2018, 2020). Здесь отметим лишь, что Россия отстает в темпах цифровизации своих ботанических коллекций и даже указывается некоторыми авторами как “вероятно, главный регион”, в котором “большие объемы данных о биоразнообразии хранятся в основном в локальных базах данных, недоступных для Интернета” (Nelson, Ellis, 2018, p. 3, по: Ivanova, Shashkov, 2016). Однако в последнее десятилетие наметился заметный прогресс в этой области. Процесс цифровизации, запущенный Гербарием Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова в 2015 г., способствовал началу интеграции российских баз данных о растениях в мировую сеть через портал Global Biodiversity Information Facility (GBIF). На январь 2023 г. проект МГУ Депозитарий живых систем “Ноев ковчег” содержит 1233989 изображений 40043 видов только сосудистых растений. Гербарий высших растений Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН разместил на своем сайте 157633 оцифрованных изображений гербария. Скорейшая цифровизация коллекций из остальных регионов России, их интеграция в мировую базу данных по биоразнообразию планеты должна способствовать сохранению видового разнообразия растений и уникальных природных комплексов крупнейшей в мире страны.

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ГЕРБАРНЫХ КОЛЛЕКЦИЙ В РОССИИ. ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ ГЕРБАРИЕВ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ИХ РЕШЕНИЯ

Главная цель деятельности биоколлекций — сохранение биоразнообразия, его исследование и полезное использование (Каменский и др., 2016). Подавляющее большинство российских коллекций осуществляют научную деятельность, часть этих исследований имеет непосредственное от-

ношение к сохранению редких и исчезающих видов растений на территории РФ и сопредельных стран, борьбе с инвазивными видами растений. Без использования гербарных коллекций невозможно создание экспертами-ботаниками региональных “Флор”, “Красных” и “Чёрных книг”, определителей. Благодаря гербарным коллекциям удастся обнаружить новые, ранее не отмеченные в регионе виды, либо показать ошибочность их указания для данного региона (Гарин, 2015в). Используя старые гербарные коллекции, можно наблюдать изменение ареалов ряда вида: инвазивных, сорных, “беглецов из культуры” и т.п. Однако необходимо отметить, что теоретические исследования в области биоразнообразия, рекомендации ботаников развиты гораздо лучше, чем связанные с ними природоохранные мероприятия. Эта проблема — разрыв между научными исследованиями и применением их в практике природоохранных мероприятий — характерна не только для России, и возможные пути ее решения широко обсуждаются в природоохранной науке (Knight et al., 2008; Bertuol-Garcia et al., 2018; Jarvis et al., 2020, и др.).

Отметим, что в каждой стране имеются свои особенности и специфика проблем, связанных с функционированием гербариев. Далее мы попытаемся указать те проблемные места, которые, на наш взгляд, характерны для России.

1. На сегодняшний день отсутствует централизованный учет и систематизация гербарных коллекций в масштабах страны. Попытки создать каталог гербарных коллекций России предпринимались неоднократно, но к настоящему времени есть несколько устаревших, неполных и несовпадающих между собой списков. Мы считаем, что необходимо довести инвентаризацию гербарных фондов РФ до приемлемого уровня, позволяющего создать справочник, аналогичный работе по гербариям Украины (Шиян, 2011). Постановление на федеральный учет гербарных коллекций дает юридическое основание для введения запрета на списание гербарных коллекций любым способом, кроме передачи гербария в другие учреждения, имеющие свои зарегистрированные гербарии. Объем утерянного российской наукой в виде таких списаний материалов — вопрос самостоятельного исследования.

2. Формирование нормативно-правовой базы для работы с биоколлекциями необходимо в первую очередь из-за связи биологических коллекций с понятием “национальные биоресурсы”. Биоресурсы являются объектом строгого законодательного регулирования по всему миру, однако в России такое регулирование на сегодняшний день слабее, чем в развитых странах (Каменский и др., 2016), и может быть даже охарактеризовано как находящееся на недопустимо низком уровне (Казанцев, 2018). Хронологически последнее знаковое событие в этом направлении — Первый научный форум “Генетические ресурсы России” (Санкт-Петербург, июнь 2022 г.), посвященный

правовому регулированию в сфере биоресурсов и биологических коллекций, в рамках которого был организован Круглый стол “Нормативно-правовое регулирование и стандарты работы с биоресурсными коллекциями”. Форум собрал более 500 специалистов из более 100 научно-исследовательских учреждений и вузов Российской Федерации. Выработанные в ходе работы форума предложения были направлены в соответствующие министерства и комитеты Госдумы (Хлёткина и др., 2022). Форум показал, что, с одной стороны, необходимость решить имеющийся комплекс проблем осознается научным сообществом и объединяет все больше заинтересованных лиц, с другой стороны, ситуация мало изменилась за последние полвека.

3. В России проблема сохранения и рационального использования биологических коллекций усугубляется тем, что в действующих российских нормативно-правовых актах научная инфраструктура представлена только двумя видами объектов: центры коллективного пользования научным оборудованием и уникальные научные установки. Поскольку научные коллекции в большинстве случаев не принадлежат ни к одной из указанных категорий, они не получают финансирования в рамках государственных программ поддержки научной инфраструктуры (Казанцев, 2018; Чеченкина, Сотникова, 2019). В то же время научные фонды и научные программы министерств также не рассматривают заявки на получение финансирования для поддержания коллекций, поскольку не относят их к научным исследованиям. Государственные задания университетов или научно-исследовательских центров также не предполагают такой деятельности.

Очевидна и слабая материальная база гербариев: в ряде случаев коллекции хранятся в не приспособленных для гербарных коллекций шкафах, в не смонтированном виде, иногда тюками, в не приспособленных для этого помещениях (подвалы, кладовки и т.п.). Хотя во многом это следствие не только слабого финансирования, но и отсутствия закрепленных за гербарием специалистов, способных грамотно организовать работу подразделения.

4. Отсутствие постоянного штата (научных сотрудников и лаборантов) в гербарии приводит к тому, что коллекции не пополняются годами, либо незначительные пополнения производятся студентами, а свежие сборы копятятся и хранятся в неразобранном виде. Однако необходимо отметить, что остается немало энтузиастов среди ученых, ведущих работу по поддержанию гербариев научных институтов, вузов, музеев и заповедников России и проводящих научные исследования на их основе. Зачастую имеющиеся коллекции удается сохранять и пополнять силами одного-трех сотрудников практически “на голом энтузиазме”. В частности, наибольший вклад в формирование гербария Института биологии внутрен-

них вод РАН (около 70% от всех фондов гербария) сделан семью сотрудниками (Гарин, 2015а).

В последние десятилетия все более ощущается острый дефицит кадровых исследователей – не только знатоков той или иной систематической группы, но и знатоков региональных флор, на плечи которых приходится основная нагрузка по определению свежих поступлений гербарного материала. Это ведет к ухудшению ситуации с подготовкой новых кадров систематиков и флористов, обеспечением преемственности в передаче знаний и опыта (Лавренко и др., 1973; Ботанические коллекции..., 2015).

5. Размещение коллекций в совершенно не приспособленных для этих целей помещениях значительно ухудшает сохранность гербарного материала, подвергая коллекции воздействию климатических и биологических воздействий. Так, широко распространенная практика размещения гербарий в учебных корпусах университетов не только не дает возможности поддерживать необходимый режим температуры и влажности воздуха, но и делает невозможной инсектицидную обработку фондов.

6. Слабое финансирование гербариев ведет и к почти полному прекращению обмена гербарными образцами между гербариями разных учреждений страны.

7. Ботаники, работавшие с гербариями европейских стран, отмечают несопоставимо более высокий уровень как собранного материала, так и организации процесса работы с фондами. Вопрос здесь выходит за пределы недостаточного финансирования и касается скорее общей культуры формирования, поддержания и сохранения коллекций. К сожалению, приходится отмечать, что даже материал, предполагаемый к передаче на хранение в фонды гербария, собирается неопытно, без учета рекомендаций, многократно описанных в специализированных пособиях.

8. Коллекции в различных учреждениях располагаются в разном порядке: по алфавиту названий растений, по алфавиту семейств, по системе Энглера, по системе Тахтаджяна, по системе АРГ; в ряде гербариев принят разный порядок в разных фондах, например, в одном фонде – по алфавиту семейств, в другом фонде – по системе Энглера. Все это делает неудобной работу с коллекцией приезжими исследователями.

9. Несмотря на небольшие по величине фонды малых гербарных коллекций, последние очень ценны для исследования и документации региональных флор. Например, некоторые республиканские и региональные “флоры” (“Флора Крыма”, “Флора Азербайджана”, “Флора Литвы”, “Флора Эстонии” и т.п.) создавались преимущественно на основе этих небольших региональных гербариев (Скворцов, 1973). Возможно, стоит предусмотреть шефство крупных гербариев над более мелкими, поскольку для последних будет финан-

сово и организационно затруднительно провести оцифровку собственных коллекций.

Объем частных собраний остается неизученным, хотя суммарно может представлять значительную величину. Для сравнения, к 1970 г. в Чехословакии было известно о восьми частных коллекциях, превышающих 10 тыс. единиц хранения каждая (в сумме более 200 тыс. единиц), и 20 коллекциях с числом экземпляров 5–10 тыс. Самый крупный гербарий насчитывал 60 тыс. экземпляров мхов (Скворцов, 1977).

10. Уместно было бы организовать сообщество *Совет Гербариев*, что предлагалось еще в 1973 г. в СССР (Лавренко и др., 1973), по аналогии с тем, как это сделано в настоящее время в США (The Society of Herbarium Curators, <https://www.herbariumcurators.org>). Подобная организация могла бы объединить руководителей и кураторов гербариев и помочь им в решении возникающих проблем.

11. Отдельно стоит вопрос денежной оценки стоимости гербария. Хотя и предпринимались попытки оценить среднестатистический гербарный лист (Parnell, 1996, 2001), все же традиционно в мировой практике принято считать, что гербарий не имеет цены. Однако принятие нулевой цены гербарного листа дает возможность безнаказанно списывать уникальные коллекции, халатно относиться к сохранности коллекций. Понятно, что возможные критерии для оценки (стоимость материалов и труда для монтажа, удаленность точки сбора, возраст образца, принадлежность к типовым или ваучерным образцам, сохранность точки сбора, упоминание в публикациях и т.п.) будут крайне приблизительные, но они могут предостеречь от недобросовестного обращения с гербарными образцами и их уничтожения. В целом решение этого вопроса кажется непростым с этической точки зрения, однако фактически рыночная цена уже определена. На электронной площадке eBay можно найти немало предложений: гербарий сбора 1960-х годов оценивается около 2.5 тыс. руб. за лист, гербарий XIX века стоит 4–10 тыс. руб. за лист.

Подводя итог вышесказанному, мы считаем, что для исправления нынешней ситуации необходимо в срочном порядке:

1) сформировать нормативно-правовую базу по работе с биокolleкциями, которая, в частности, позволит признать гербарные коллекции объектами культурного и научного наследия, обеспечить специальное финансирование коллекций;

2) ввести в практику централизованный учет российских гербариев и включение их в международную базу данных;

3) запрет на списание гербарных коллекций организациями;

4) увеличение темпов цифровизации ботанических коллекций;

5) комплектование гербариев кадровыми исследователями; введение в профильных вузах курса по гербарному делу;

6) выделение для гербариев отдельных помещений, оборудованных специализированными шкафами и вентиляцией.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания, тема № 121051100099-5.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Алтухов Ю.П., Амирханов А.М., Бобылев С.Н., Боголюбов С.А. и др., 2001. Национальная стратегия сохранения биоразнообразия России. М.: Проект ГЭФ “Сохранение биоразнообразия”. 76 с.
- Ботанические коллекции — национальное достояние России, 2015. Сб. науч. статей Всеросс. (с междунар. участием) науч. конф., посвящ. 120-летию Гербария им. И.И. Спрыгина и 100-летию Русского ботанического общества (г. Пенза, 17–19 февраля 2015 г.) / Под ред. Новиковой Л.А. Пенза: Изд-во ПГУ. 408 с.
- Гарин Э.В., 2015а. Гербарий ИБВВ РАН на современном этапе // Ботанические коллекции — национальное достояние России: сб. науч. статей Всеросс. (с междунар. участием) науч. конф., посвящ. 120-летию Гербария им. И.И. Спрыгина и 100-летию Русского ботанического общества. Пенза: Изд-во ПГУ. С. 28–30.
- Гарин Э.В., 2015б. К вопросу о частных гербариях // Ботанические коллекции — национальное достояние России: сб. науч. статей Всеросс. (с междунар. участием) науч. конф., посвящ. 120-летию Гербария им. И.И. Спрыгина и 100-летию Русского ботанического общества. Пенза: Изд-во ПГУ. С. 31–33.
- Гарин Э.В., 2015в. Манжетка Литвинова в Тверской и Ярославской областях по фондам Гербария ИБВВ РАН (IBIW) // Междунар. журн. прикл. и фунд. исследований. № 6–3. С. 514.
- Грубов В.И., Сергиенко Л.А., 1988. О состоянии гербариев в СССР // Бот. журн. Т. 73. № 10. С. 1507–1511.
- Гуреева И.И., 2010. Мировой гербарный фонд и его распределение // Бот. журн. Т. 95. № 11. С. 1658–1667.
- Гуреева И.И., 2013. Гербарное дело: Руководство по организации Гербария и работе с гербарными коллекциями. 2-е изд., испр. и доп. Томск: Изд-во Томск. ун-та. 194 с.
- Казанцев М.Ф., 2018. Правовое регулирование в сфере биологических коллекций: система, состояние,

- развитие // Науч. ежегодник ИФиП УрО РАН. Т. 18. № 1. С. 94–143.
<https://doi.org/10.17506/ryipl.2016.18.1.94143>
- Камелин Р.В., Буданицев А.Л., Павлов В.Н.*, 2019. Растительный мир России // Большая российская энциклопедия. <https://old.bigenc.ru/text/v/3038905>
- Каменский П.А., Сазонов А.Э., Федянин А.А., Садовничий В.А.*, 2016. Биологические коллекции: стремление к идеалу // *Acta Naturae*. Т. 8. № 2. С. 6–10.
- Конституция Российской Федерации с поправками от 30.12.2008 № 6-ФКЗ, от 30.12.2008 № 7-ФКЗ, от 05.02.2014 № 2-ФКЗ, от 21.07.2014 № 11-ФКЗ, от 14.03.2020 № 1-ФКЗ, от 04.10.2022 № 5-ФКЗ, 6-ФКЗ, 7-ФКЗ, 8-ФКЗ.
- Лавренко Е.М., Скворцов А.К., Тахтаджян А.Л., Тихомиров В.Н., Юрцев Б.А.*, 1973. Гербарии: значение для общества, современное состояние, перспективы // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* № 1. С. 5–12.
- Серёгин А.П.*, 2002. География гербарного дела в России // *География и регион. V. Биогеография и биоразнообразии Прикамья: мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. Пермь.* С. 224–226.
<https://doi.org/10.13140/2.1.4993.7609>
- Серёгин А.П.*, 2003. Регистрация Гербариев в Index Herbariorum: российский пример // *Вісн. Луганського нац. пед. ун-ту ім. Т.Г. Шевченка. Біол. науки.* № 11. С. 69–72.
<https://doi.org/10.13140/2.1.1948.3840>
- Скворцов А.К.*, 1973. Гербарий – основа систематической и географической ботаники // *Природа.* № 9. С. 2–9.
- Скворцов А.К.*, 1977. Гербарий. Руководство по методике и технике. М.: Наука. 199 с.
- Скворцов А.К., Проскурякова Г.М.*, 1973. Гербарий Главного ботанического сада АН СССР // *Бот. журн.* Т. 58. № 1. С. 155–161.
- Фомина Н.А., Антонова О.Ю., Чухина И.Г., Гавриленко Т.А.*, 2019. Гербарные коллекции в молекулярно-генетических исследованиях // *Turczaninowia.* Т. 22. № 4. С. 104–118.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.4.12>
- Хлёткина Е.К., Захарова М.В., Нижников А.А., Гельтман Д.В., Чернецов Н.С. и др.*, 2022. Первый научный форум “Генетические ресурсы России” – о правовом регулировании в сфере биоресурсов и биологических коллекций // *Биотехнология и селекция растений.* Т. 5. № 2. С. 48–54.
<https://doi.org/10.30901/2658-6266-2022-2-02>
- Чеченкина Т.В., Сотникова М.В.*, 2019. Можно ли оценить бесценное? К вопросу о сравнении стоимости научных коллекций // *Управление наукой и наукометрия.* Т. 14. № 4. С. 567–583.
<https://doi.org/10.33873/2686-6706.2019.14-4.567-583>
- Шиян Н.М.*, 2011. Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum. Київ: “Альтерпрес”. 442 с.
- Юрцев Б.А., Тихомиров В.Н., Скворцов А.К.*, 1991. Гербарии вызывают о помощи // *Вестн. АН СССР.* № 2. С. 131–135.
- Bakker F.T.*, 2019. Herbarium genomics: Plant archival DNA explored // *Paleogenomics, Population Genomics / Eds Lindqvist C., Rajora O.P. Switzerland: Springer Nature.* P. 205–224.
<https://doi.org/10.1007/978-3-030-04753-5>
- Bakker F.T., Bieker V.C., Martin M.D.*, 2020. Editorial: Herbarium collection-based plant evolutionary genetics and genomics // *Front. Ecol. Evol.* V. 8. Art. 603948.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2020.603948>
- Bakker F.T., Lei D., Yu J., Mohammadin S., Wei Z. et al.*, 2016. Herbarium genomics: Plastome sequence assembly from a range of herbarium specimens using an iterative organelle genome assembly pipeline // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 117. P. 33–43.
<https://doi.org/10.1111/bij.12642>
- Bertuol-Garcia D., Morsello C., El-Hani C.N., Pardini R.*, 2018. A conceptual framework for understanding the perspectives on the causes of the science – practice gap in ecology and conservation // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* V. 93. № 2. P. 1032–1055.
<https://doi.org/10.1111/brv.12385>
- Buerki S., Baker W.J.*, 2016. Collections-based research in the genomic era // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 117. № 1. P. 5–10.
<https://doi.org/10.1111/bij.12721>
- Crisci J.V., Katinas L., Apodaca M.J., Hoch P.C.*, 2020. The end of botany // *Trends Plant Sci.* V. 25. № 16. P. 1173–1176.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.09.012>
- Feeley K.*, 2012. Distributional migrations, expansions, and contractions of tropical plant species as revealed in dated herbarium records // *Glob. Change Biol.* V. 18. № 4. P. 1335–1341.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02602.x>
- Funk V.A.*, 2003. 100 uses for an herbarium: Well at least 72 // *Am. Soc. Pl. Taxon. Newsl.* V. 17. P. 17–19.
- Funk V.A.*, 2018. Collections-based science in the 21st Century // *J. Syst. Evol.* V. 56. № 3. P. 175–193.
<https://doi.org/10.1111/jse.12315>
- Garin E.V.*, 2023. List of herbariums of Russia // *Mendeley Data.* Ver. 1.
<https://doi.org/10.17632/wc9j7xr772.1>
- Heberlink J.M., Isaak B.L.*, 2017. Herbarium specimens as exaptations: New uses for old collections // *Am. J. Bot.* V. 104. P. 963–965.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1700125>
- Holmes M.W., Hammond T.T., Wogan G.O.U., Walsh R.E., LaBarbera K. et al.*, 2016. Natural history collections as windows on evolutionary processes // *Mol. Ecol.* V. 25. P. 864–881.
<https://doi.org/10.1111/mec.13529>
- Ivanova N.V., Shashkov M.P.*, 2016. Biodiversity databases in Russia: Towards a national portal // *Arctic Sci.* V. 3. № 3. P. 560–576.
<https://doi.org/10.1139/as-2016-0050>
- Jarvis R.M., Borrelle S.B., Forsdick N.J., Pérez-Hämmerle K.-V., Dubois N.S. et al.*, 2020. Navigating spaces between conservation research and practice: Are we making progress? // *Ecol. Solut. Evid.* V. 1. Art. e12028.
<https://doi.org/10.1002/2688-8319.12028>
- Kemp C.*, 2015. Museums: The endangered dead // *Nature.* V. 518. P. 292–294.
<https://doi.org/10.1038/518292a>
- Knight A.T., Cowling R.M., Rouget M., Balmford A., Lombard A.T., Campbell B.M.*, 2008. Knowing but not doing: selecting priority conservation areas and the research-implementation gap // *Conserv. Biol.* V. 22. № 3. P. 610–617.
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00914.x>
- Lavoie C.*, 2013. Biological collections in an everchanging world: Herbaria as tools for biogeographical and environmental studies // *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* V. 15. № 1. P. 68–76.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2012.10.002>

- McLean B.S., Bell K.C., Dunnun J.L., Abrahamson B., Colella J.P. et al., 2016. Natural history collections-based research: progress, promise, and best practices // *J. Mammal.* V. 97. № 1. P. 287–297. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv178>
- Meineke E.K., Davies T.J., Daru B.H., Davis C.C., 2018. Biological collections for understanding biodiversity in the Anthropocene // *Phil. Trans. R. Soc. B.* V. 374. Art. 20170386. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0386>
- Natural-history collections face fight for survival, 2017 // *Nature.* V. 544. P. 137–138. <https://doi.org/10.1038/544137b>
- Nelson G., Ellis S., 2018. The history and impact of digitization and digital data mobilization on biodiversity research // *Phil. Trans. R. Soc. B.* V. 374. Art. 20170391. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0391>
- Nevill P.G., Zhong X., Tonti-Filippini J., Byrne M., Hislop M. et al., 2020. Large scale genome skimming from herbarium material for accurate plant identification and phylogenomics // *Plant Methods.* V. 16. Art. 1. <https://doi.org/10.1186/s13007-019-0534-5>
- Nualart N., Ibáñez N., Soriano I., López-Pujol J., 2017. Assessing the relevance of herbarium collections as tools for conservation biology // *Bot. Rev.* V. 83. P. 303–325. <https://doi.org/10.1007/s12229-017-9188-z>
- Parnell J., 1996. The monetary value of herbarium collections // *Systematics and Biological Collections. Abstracts of Papers and Posters* / Ed. Rushton B.S. Belfast: Ulster Museum. P. 33–34.
- Parnell J., 2001. The monetary value of herbarium collections // *Biological Collections & Biodiversity* / Eds Rushton B.S., Hackney P., Tyrie C.R. Otley: Linnean Society of London. P. 271–286.
- Ronsted N., Grace O.M., Carine M.A., 2020. Editorial: Integrative and translational uses of herbarium collections across time, space, and species // *Front. Plant Sci.* V. 11. Art. 1319. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01319>
- Seregin A.P., 2016. Making the Russian flora visible: Fast digitisation of the Moscow University herbarium (MW) in 2015 // *Taxon.* V. 65. № 1. P. 205–207. <https://doi.org/10.12705/651.29>
- Seregin A.P., 2018. The largest digital herbarium in Russia is now available online! // *Taxon.* V. 67. № 2. P. 463–467. <https://doi.org/10.12705/672.34>
- Seregin A.P., 2020. Moscow Digital Herbarium: A consortium since 2019. https://www.researchgate.net/publication/339052464_Moscow_Digital_Herbarium_a_consortium_since_2019. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.17337.93283>
- Shenzhen Declaration Drafting Committee, 2017. The Shenzhen Declaration on Plant Sciences – Uniting plant sciences and society to build a green, sustainable Earth // *PhytoKeys.* V. 86. P. 3–7. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.86.20859>
- Vere N., de Rich T.C.G., Trinder S.A., Long C., 2015. DNA barcoding for plants // *Methods Mol. Biol.* V. 1245. P. 101–118. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1966-6_8
- Zeng C.-X., Hollingsworth P.M., Yang J., He Z.-S., Zhang Z.-R. et al., 2018. Genome skimming herbarium specimens for DNA barcoding and phylogenomics // *Plant Methods.* V. 14. Art. 43. <https://doi.org/10.1186/s13007-018-0300-0>

Herbaria of Russia: The role in the study of biodiversity of the country, the problems of conservation and management

E. V. Garin^a, * and D. V. Garina^a

^a*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS
Borok, 109, Nekouz, Yaroslavskaia Region, 152742 Russia*

*e-mail: garinev@ibiw.ru

In order to preserve biodiversity on Earth, it is necessary to carry out an inventory of all forms of life as soon as possible, and this task is especially relevant for little-studied territories, including Russia. The terrestrial and aquatic ecosystems of Russia represent the largest array of natural extratropical ecosystems in Eurasia. To solve the problem of inventorying flora and fauna, biological collections are of particular importance; in a number of reviews by scientists (mainly foreign ones) the attention of the scientific and civil community is drawn to the problem of preserving and increasing the use of collections. The article examines the role of herbaria in the study of biodiversity in Russia based on a quantitative analysis of collections, their representation in various regions of the country, the degree of their digitalization and integration into the global world network of biological collections. It is concluded that the herbarium fund of Russia is insufficient in terms of the number of specimens and unevenly distributed across the regions, the smallest number of plant specimens is available for a number of regions of the north-east of Russia. About half of all Russian herbaria are not registered in Index Herbariorum, although the pace of digitalization of botanical collections in Russia has somewhat accelerated in recent decades. It also highlights the problem of the preservation of herbarium collections, outlines ways to solve it and prospects for the use of herbaria in the future. The authors believe that the priority measures should be: 1) the formation of a regulatory framework for working with biocollections, which, in particular, will make it possible to recognize herbarium collections as objects of cultural and scientific heritage, and provide special funding for collections; 2) introduction into the practice of centralized accounting of Russian herbaria and their inclusion in the international database; 3) a ban on writing off herbarium collections by organizations; 4) increasing the pace of digitalization of botanical collections; 5) staffing of herbaria by professional researchers; introducing of a herbarium course in specialized universities; 6) the allocation of separate rooms for herbariums, equipped with specialized cabinets and ventilation.

УДК 591.9:598.2/.9+591.526

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ В ПЕРВОЙ ПОЛОВИНЕ ЛЕТА

© 2023 г. Е. Н. Бочкарёва^{1, 2, *}, О. Б. Митрофанов³

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия

²Государственный природный заповедник “Тигирекский”
ул. Никитина, 111, Барнаул, 656049 Россия

³Государственный природный биосферный заповедник “Алтайский”
пер. Набережный, 1, а/я 91, Горно-Алтайск, 649000 Россия

*E-mail: benbirds@mail.ru

Поступила в редакцию 30.09.2022 г.

После доработки 06.10.2022 г.

Принята к публикации 30.10.2022 г.

Проанализированы результаты маршрутных учетов птиц, усредненные за первую половину лета (16.05–15.07), на территории Восточного Алтая. Учеты проведены в 1996, 2000–2002, 2007, 2008 и 2013 гг. На основе кластерного анализа составлена иерархическая классификация населения птиц, выявлена структура и основные факторы среды, определяющие территориальную неоднородность орнитокомплексов. Показано, что их изменчивость в Восточно-Алтайской провинции и Алтайской физико-географической горной области в целом близка по своей структуре. Пространственно-типологическая структура населения птиц Восточного Алтая своей конфигурацией близка к полумесяцу.

DOI: 10.31857/S0044459622060045, EDN: RCDGLL

В последние десятилетия изучение пространственной неоднородности населения птиц получило широкое распространение. Так, население птиц большей части провинций Алтайской горной области описано достаточно полно (Цыбулин, 2009). Однако Восточный Алтай оставался неизученным до конца прошлого века. Исследования 1996–2013 гг., проведенные на территории Восточно-Алтайской физико-географической провинции, позволяют проанализировать собранные данные, а также провести ряд сопоставлений по различным провинциям Алтае-Саянской горной страны.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В расчеты включены результаты маршрутных учетов птиц, проведенных на территории Восточного Алтая Алтайской горной области в пределах Алтайского заповедника и на прилегающих к нему участках долины р. Чулышман в первой половине лета (16.05–15.07) 1996, 2000–2002, 2007, 2008 и 2013 гг. Учеты проведены в светлое время суток. Как показали результаты анализа, подобное отхождение от стандартной методики учета не отразилось на общих представлениях о неоднородности населения птиц и факторах, их опре-

деляющих (Равкин, Ливанов, 2008). Суммарная протяженность маршрутов – около 1700 км, на них зарегистрировано 165 видов птиц. Всего проанализировано 160 вариантов населения. Анализ результатов учета выполнен с использованием пакета программ банка данных лаборатории зоомониторинга ИСиЭЖ СО РАН. Названия птиц приведены по Е.А. Коблику и В.Ю. Архипову (2014). По исходным показателям обилия в особях на 1 км² рассчитана матрица коэффициентов сходства Жаккара (Jaccard, 1902) в модификации для количественных признаков (Наумов, 1964). Дальнейшая обработка основана на методах кластерного анализа и линейной качественной аппроксимации (Равкин, Ливанов, 2008). Для проверки правильности ориентации графа в факторном пространстве используется многомерное неметрическое шкалирование (Ефимов и др., 1978; Ефимов, Равкин, 1980).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Классификация населения птиц

В классификации для каждого таксона указаны первые пять лидирующих видов (по убыванию среднего обилия), их доля в населении (%) и ос-

новные суммарные показатели сообществ, соответственно, плотность населения (особей/км² или особей на 10 км береговой линии на водоемах и водотоках), биомасса (кг/км²), видовое и, через точку с запятой, фоновое богатство. Далее приведено соотношение преобладающих по числу особей типов фауны, представители которых составляют 10% и более от общего обилия птиц.

1. Тундровый тип населения (лидируют, %: горный конек *Anthus spinoletta* (L.) 21, варакушка *Luscinia svecica* (L.) 14, полярная овсянка *Schoeniclus pallasi* (Cab.) 13, бурая пеночка *Phylloscopus fus-catus* (Blyth) 9, белая куропатка *Lagopus lagopus* (L.) 5; 84 особи/км²; 7 кг/км²; всего встречено 58 видов; из них 15 фоновых; преобладают представители тибетского 34 и сибирского типов фауны 20, транспалеаркты 18, арктического 11 и китайского типов 10%).

Подтипы:

1.1 – каменисто-травянистых тундр (горный конек 41, гималайская завирушка *Prunella himalayana* (Blyth) 13, тундряная куропатка *Lagopus muta* (Mont.) 9, гималайский выюрок *Leucosticte nemoricola* (Hodgs.) 6, хрустан *Eudromias morinellus* (L.) 5; 74; 7; 36; 12; тибетского и арктического типов фауны 67 и 14);

1.2 – ерниковых тундр и тундростепей (варакушка и полярная овсянка по 18, бурая пеночка 14, горный конек 11, белая куропатка 8; 90; 7; 43; 11; сибирского типа фауны 28, транспалеарктов 23, тибетского, китайского и арктического типов 18, 15 и 10).

2. Лесной тип населения (пеночка-теньковка *Phylloscopus collybita* (Vieill.) и лесной конек *Anthus trivialis* (L.) по 10, пеночка-зарничка *Phylloscopus inornatus* (Blyth) 7, пухляк *Parus montanus* Bald. и азиатский черноголовый чекан *Saxicola maurus* (Pall.) по 6; 124; 7; 133; 30; европейского 33, сибирского 31 и китайского типов фауны 16, транспалеарктов 14).

Подтипы:

2.1 – среднегорных хвойных лесов и субальпийских незаболоченных редколесий (пеночка-теньковка 11, пеночка-зарничка 9, пухляк 8, лесной конек 7, зеленая пеночка *Phylloscopus trochiloides* (Sund.) 5; 115; 6; 97; 27; сибирского 42, европейского 25 и китайского типов фауны 16, транспалеарктов 11);

2.2 – субальпийских заболоченных редколесий (лесной конек и бурая пеночка по 11, желтоголовая трясогузка *Motacilla citreola* Pall. и пеночка-теньковка по 10, азиатский черноголовый чекан 9; 61; 3; 46; 16; сибирского 29, европейского 24 и китайского типов фауны 18, транспалеарктов 16, тибетского типа 12);

2.3 – низкогорных лиственных лесов и лесов с участием сосны (обыкновенная овсянка *Emberiza*

citrinella L. и лесной конек по 11, пеночка-теньковка 9, чечевица *Carpodacus erythrinus* (Pall.) 7, большая синица *Parus major* L. 6; 182; 15; 62; 29; европейского 59 и сибирского типов фауны 15, транспалеарктов 12, китайского типа 10);

2.4 – лесостепи (лесной конек 15, азиатский черноголовый чекан 13, чечевица 8, пеночка-теньковка 7, садовая овсянка *Emberiza hortulana* L. 6; 189; 13; 86; 34; европейского типа фауны 42, транспалеарктов 20, китайского и сибирского типов 18 и 12).

3. Степной тип населения (каменка-пleshанка *Oenanthe pleschanka* (Lepechin) 28, овсянка Годлевского *Emberiza godlewskii* Tacz. 14, бородачатая куропатка *Perdix dauurica* (Pall.) 12, горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros* (Gm.) 9, каменка *Oenanthe oenanthe* (L.) 5; 81; 9; 48; 16; монгольского, китайского и европейского типов фауны 56, 21 и 10).

4. Синантропный тип населения (маскированная трясогузка *Motacilla personata* Gould 16, большая синица 15, полевой воробей *Passer montanus* (L.) 14, горихвостка-чернушка 10, сизый голубь *Columba livia* Gm. 8; 123; 9; 25; 17; европейского типа фауны 33, транспалеарктов 19, монгольского типа 10).

5. Водно-околоводный тип населения (горбоносый турпан *Melanitta deglandi* (Bon.) 22, перевозчик *Actitis hypoleucos* (L.) 19, желтоголовая трясогузка 10, хохлатая чернеть *Aythya fuligula* (L.) 9, горная трясогузка *Motacilla cinerea* Tunst. 7; 75; 47; 40; 14; транспалеарктов 53, голарктов 22, сибирского типа фауны 11).

Подтипы:

5.1 – речной (первозчик 44, горная трясогузка 14, оляпка *Cinclus cinclus* (L.) 10, большой крохаль *Mergus merganser* L. и маскированная трясогузка по 7; 54; 13; 20; 10; транспалеарктов 81);

5.2 – озерный (горбоносый турпан 37, хохлатая чернеть 15, желтоголовая трясогузка 13, чернозобая гагара *Gavia arctica* (L.) 8, кряква *Anas platyrhynchos* L. 6; 2; 89; 35; 12; голарктов 38, транспалеарктов 34, сибирского и тибетского типов фауны 14 и 13).

В населении незастроенной суши, наиболее представительном как по количеству вариантов, так и по занимаемой площади, хорошо заметна высотно-пооясная дифференциация местообитаний. Лесной тип орнитокомплексов включает сообщества всех облесенных местообитаний независимо от плотности древостоя, т.е. включает редколесья, леса и лесостепь. Здесь же прослежено влияние заболоченности. Причем в заболоченных редколесьях суммарное обилие и видовое богатство ниже остальных подтипов этого типа. Влияние состава лесообразующих пород привело к выделению в отдельный подтип населения лиственных лесов, в том числе с участием сосны.

Отметим, что в лесостепи выше суммарное обилие, чем в остальных подтипах населения.

В целом на незастроенной суше уменьшение высоты местности по поясам приводит к увеличению среднего суммарного обилия и видового богатства до лесного типа, а точнее подтипа населения лесостепи. Далее общее обилие и видовое богатство уменьшаются в степном типе. Помимо высотной дифференциации, на незастроенной суше прослежено влияние облесенности. В водно-околоводном типе населения четко прослеживается связь с проточностью, что привело к разделению речного и озерного подтипов населения.

Итак, судя по классификации населения птиц, неоднородность орнитокомплексов в наибольшей степени обуславливают застроенность и обводненность, на незастроенной суше – высотная поясность, облесенность, состав лесообразующих пород и увлажнение. В водно-околоводных сообществах очевидна связь с проточностью. Представленной классификацией аппроксимируется 50% дисперсии коэффициентов сходства рассматриваемых сообществ (коэффициент корреляции – 0.71; табл. 1). Наиболее информативно по этому показателю деление на типы населения.

Пространственная структура и организация населения птиц

Граф пространственно-типологической структуры населения птиц построен на уровне подтипов, порог значимости сходства 6 единиц и представим в виде полумесяца (рис. 1). Такая конфигурация отражает дугообразное изменение отличий в основном ряду, что обусловлено сходством населения тундровых ландшафтов с лесостепными и степными, которое определяется широким распространением азиатского черноголового чекана и чечевицы. Отметим, что подобное сходство проявилось лишь на исходной матрице коэффициентов сходства. Неметрическое шкалирование на уровне подтипов и типов классификации этого не выявило, что связано, видимо, с усреднением данных.

Схема ориентирована по пяти трендам: высотной поясности, теплообеспеченности, облесенности, обводненности и застроенности. Влияние высотной поясности и связанной с ней теплообеспеченностью приводит к увеличению среднего суммарного обилия и видового богатства от тундр до низкогорных лесов и лесостепи. Уменьшение облесенности ландшафтов в ряду “низкогорные леса–лесостепь–степь” сопровождается увеличением в лесостепи и затем снижением в степи плотности населения и видового богатства. В водно-околоводных сообществах плотность населения и число встреченных видов в целом

Таблица 1. Информативность классификации населения птиц Восточного Алтая в первой половине лета

| Таксон | Учтенная дисперсия, % |
|--------|-----------------------|
| Тип | 43 |
| Подтип | 33 |
| Всего | 50 |

меньше, чем на суше. Здесь заметно влияние проточности.

Отдельный тренд, связанный с застроенностью, представлен орнитокомплексами малых поселков. Это отличие сопровождается уменьшением суммарного обилия и числа видов от естественных лесных к нарушенным местообитаниям суши. Информативность структурных представлений о населении птиц первой половины лета составляет 51% учтенной дисперсии (коэффициент корреляции – 0.71).

Таким образом, в результате классификации орнитокомплексов и анализа их пространственно-типологической структуры выявлен набор факторов среды, градиенты которых совпадают с основными направлениями пространственной изменчивости сообществ птиц. На следующем этапе исследования все выявленные факторы заданы для оценки силы и общности связи с неоднородностью орнитокомплексов, отраженной матрицей коэффициентов сходства. Наиболее значимо пространственную неоднородность населения птиц Восточного Алтая в первой половине лета определяет кормность (табл. 2). К следующей группе по значимости следует отнести развитие травяного покрова, закустаренность, состав лесообразующих пород и облесенность. Несколько меньше значение увлажнения. Влияние рельефа, обводненности, проточности и высотной поясности еще меньше. Корреляция с отличиями в абсолютной высоте местности, и тем более застроенности, невелика. Всего выявленными факторами и режимами по структуре и классификации учитывается 58% дисперсии (коэффициент корреляции – 0.76).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как и в большинстве провинций гор юга Сибири (Равкин, 1984; Цыбулин, 1999; Бочкарёва, Ливанов, 2013; Бочкарёва, 2021), граф пространственных изменений орнитокомплексов Восточного Алтая в первой половине лета представим в виде полумесяца. Подобное изменение определяется существованием общих видов в открытых местообитаниях нижних поясов и высокогорий.

Наборы факторов среды, определяющих пространственную неоднородность орнитокомплексов, во всех обследованных провинциях Алтай-

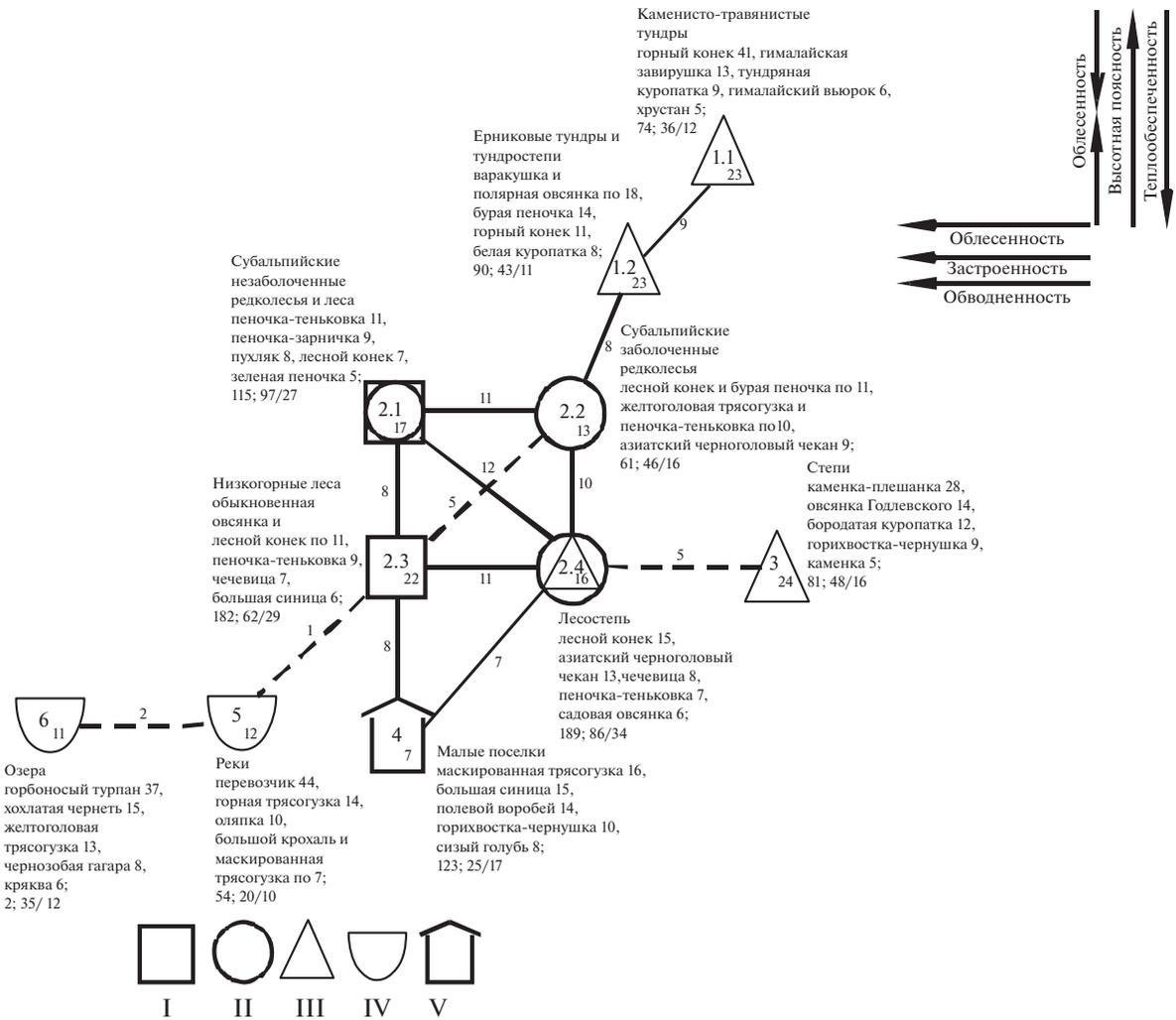


Рис. 1. Пространственная структура населения птиц Восточного Алтая в первой половине лета. Население местообитаний: I – лесов нормальной полноты, II – мозаичных лесов, III – низкопродуктивных открытых, IV – водно-околоводных, V – поселков. Цифры внутри фигур соответствуют номерам подтипов или типов населения по классификации, а нижний индекс обозначает внутригрупповое сходство, цифры между ними – межгрупповое. Сплошной линией обозначено сходство выше принятого порога значимости, а при отсутствии таковой, прерывистой линией или точками – максимальное сходство ниже порога. Рядом с названием класса приведено пять лидирующих видов; плотность населения (особей/км² или на 10 км береговой линии на водоемах и водотоках) и число видов (встреченных; фоновых). Стрелками указаны направления основных структурообразующих градиентов среды.

ской горной области почти одинаковы (Равкин, 1973; Цыбулин, 1999; Торопов, Граждан, 2010; Бочкарёва, Ливанов, 2013; Бочкарёва, 2021). При этом в Восточном Алтае, по сравнению с Северо-Западным, отмечена меньшая значимость закусаренности. Одной из особенностей последней из названных провинций является большее распространение подпооя кустарниковых сообществ (Огуреева, 1980). В Восточном Алтае рельеф более значим, чем в Северо-Западном, в силу его большей расчлененности (Алтайский край..., 1978). В отличие от Центрального, в Восточном Алтае для неоднородности населения птиц более значимо развитие травяного покрова по причине значительных площадей низкотравных степей и

лесостепей, преимущественно в долине Чулышмана. По сравнению со всеми обследованными ранее провинциями и Алтаем в целом, в Восточной выявлено наименьшее значение застроенности, ввиду того, что ее большая часть расположена на охраняемой природной территории, и населенные пункты представлены несколькими домами. В пользу этого говорит и сходное низкое значение этого фактора для неоднородности орнитокомплексов Тигирекского заповедника (Бочкарёва, Ирисова, 2009). Итоговые оценки информативности представлений об организации населения большинства провинций Алтая близки.

Классификация летнего населения птиц Восточного Алтая в целом близка к таковым Северо-,

Таблица 2. Оценка силы и общности связи среды и неоднородности населения птиц Восточного Алтая в первой половине лета

| Фактор, режим | Учтенная дисперсия, % |
|--------------------------------------|----------------------------------|
| Кормность | 47 |
| Развитие травяного покрова | 43 |
| Закустаренность | 41 |
| Состав лесообразующих пород | 40 |
| Облесенность | 39 |
| Увлажнение | 32 |
| Рельеф | 23 |
| Обводненность | 21 |
| Проточность | 21 |
| Высотная поясность | 17 |
| Абсолютная высота местности | 9 |
| Антропогенное влияние: застроенность | 0.6 |
| Все факторы | 57 |
| Режимы по структуре | 51 |
| Режимы по классификации | 50 |
| Все факторы и режимы | 58 (коэффициент корреляции 0.76) |

Северо-Западно- и Центрально-Алтайских провинций. При этом, в отличие от Северо-Западного Алтая, в Восточном выделен отдельно тундровый тип населения, а не объединен с субальпийскими редколесьями и лугами. В Северном и Центральном Алтае, так же как и в Восточном, население птиц субальпийских редколесно-луговых среднегорий входит в качестве подтипа в лесное население. Так же как в Центральном Алтае, в Восточном лесостепное население в качестве подтипа вошло в лесной тип населения. В лесном типе населения птиц Восточного Алтая прослежено влияние состава лесообразующих пород, так же как в Северо-Восточном, и абсолютных высот – как в Северо-Западном. В отличие от Северного и Северо-Западного Алтая, в Восточном в первую половину лета не выявлен лесо-лугово-степной тип населения по причине отсутствия таких сообществ.

Значительное сходство обнаруживают классификации населения птиц Восточного Алтая и Алтайской физико-географической области в целом (Цыбулин, 2004, 2009). Здесь также отдельно выделен тундровый тип (хотя и с лугами) и степной, а в лесной тип объединены редколесный и лесостепной подтипы. Помимо этого прослежено влияние состава лесообразующих пород. Система водно-околоводных сообществ также разделена на озерный и речной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как в отдельных провинциях, так и на Алтае в целом по классификации населения птиц прослежено преобладающее распространение лесного типа. Структура орнитокомплексов в Восточном Алтае не отличается конфигурацией, которая в горах юга Западной Сибири близка к полумесяцу. В остальном в большинстве провинций значительных изменений в структуре населения не выявлено, и отличия заключаются лишь в деталях.

Пространственно-типологическую неоднородность летнего населения птиц Северо-Западного Алтая в основном определяют одиннадцать факторов среды, среди которых наиболее значима кормность. К следующей группе по значимости следует отнести развитие травяного покрова, закустаренность, состав лесообразующих пород и облесенность. Менее значимы увлажнение, рельеф, обводненность, проточность и высотная поясность. Влияние абсолютных высот местности и застроенности невелико. Всего выявленными факторами и режимами по структуре и классификации в целом учитывается 58% дисперсии (коэффициент корреляции – 0.76).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы статьи глубоко признательны И.Н. Богомоловой за помощь в проведении расчетов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования, послужившие основой для настоящего сообщения, поддержаны Программой Фундаментальных научных исследований Государственной академии наук на 2021–2025 гг., проект № FWGS-2021-0002.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии какого-либо конфликта интересов в финансовой или какой-либо иной сфере.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием лабораторных животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтайский край: Атлас, 1978. М.: Барнаул. Т. 1. 222 с.
 Бочкарёва Е.Н., 2021. Птицы Северо-Западного Алтая: численность, распределение и пространственная дифференциация населения. Новосибирск: СО РАН. 289 с.
 Бочкарёва Е.Н., Ирисова Н.Л., 2009. Птицы Тигирекского заповедника // Тр. Тигирекского заповедника

- ка. Вып. 2. Барнаул: ФГБУ Государственный природный заповедник "Тигирекский". 209 с.
- Бочкарёва Е.Н., Ливанов С.Г., 2013. Птицы Центрального Алтая. Новосибирск: Наука. 544 с.
- Ефимов В.М., Равкин Ю.С., 1980. Еще раз о пространственной структуре населения птиц Северо-Восточного Алтая // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Наука. С. 59–63.
- Ефимов В.М., Галактионов Ю.К., Дорощенко Ю.В., 1978. Алгоритм изображения статистической организации поведения животных // III Всесоюз. конф. по биологической и медицинской кибернетике. М.; Сухуми: Науч. совет по комплекс. пробл. "Кибернетика". С. 146–149.
- Коблик Е.А., Архипов В.Ю., 2014. Фауна птиц стран северной Евразии в границах бывшего СССР. Списки видов. Зоологические исследования № 14. М.: Т-во науч. изд. КМК. 172 с.
- Наумов Р.Л., 1964. Птицы в очагах клещевого энцефалита. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 19 с.
- Огуреева Г.Н., 1980. Ботаническая география Алтая. М.: Наука. 190 с.
- Равкин Ю.С., 1973. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск: Наука. 375 с.
- Равкин Ю.С., 1984. Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). Новосибирск: Наука. 264 с.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г., 2008. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Торопов К.В., Граждан К.В., 2010. Птицы Северо-Восточного Алтая: 40 лет спустя. Новосибирск: Наука-Центр. 394 с.
- Цыбулин С.М., 1999. Птицы Северного Алтая. Новосибирск: Наука. 519 с.
- Цыбулин С.М., 2004. Картографические аспекты исследования территориальной изменчивости населения птиц Алтая // Сиб. экол. журн. № 4. С. 521–526.
- Цыбулин С.М., 2009. Птицы Алтая. Новосибирск: Наука. 234 с.
- Jaccard P., 1902. Lois de distribution florale dans la zone alpine // Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat. V. 38. P. 69–130.

Spatial organization of the bird assemblages of the Eastern Altai in the first part of summer

E. N. Bochkareva^{a, b, *} and O. B. Mitrofanov^c

^a*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, RAS
Frunze st., 11, Novosibirsk, 630091 Russia*

^b*Tigirek State Natural Reserve
Nikitina st., 111, Barnaul, 656049 Russia*

^c*Altaisky State Nature Biosphere Reserve
Naberezhny Lane, 1, Gorno-Altai, 649000 Russia*

*e-mail: benbirds@mail.ru

The results of bird counts averaged over the first half of summer (May 16–July 15) in 1996, 2000–2002, 2007, 2008 and 2013 in the Eastern Altai are analyzed. The hierarchical classification of bird population has been compiled on the basis of cluster analysis. Its structure and the main environmental factors that determine the territorial heterogeneity of ornithocomplexes have been identified. It is shown that their variability in the East Altai and the Altai physiographic mountain region is generally similar in structure. The spatial-typological structure of the Eastern Altai bird population is close to a crescent in its configuration.