

УДК 574.34:512.643.8

ВТОРИЧНЫЙ ПОКОЙ В ДИНАМИКЕ АЛЬПИЙСКИХ МАЛОЛЕТНИКОВ: ВСЕМУ СВОЕ ВРЕМЯ

© 2025 г. Д. О. Логофет^{1, *}, Е. С. Казанцева¹, И. Н. Белова¹,
Н. Г. Уланова^{2, **}, Ю. В. Софронов^{1, 3}

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, Москва, 119234 Россия

³Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
факультет почвоведения, кафедра общего земледелия и агроэкологии
Ленинские горы, Москва, 119234 Россия

*E-mail: danilal@postman.ru

**E-mail: nulanova@mail.ru

Поступила в редакцию 30.10.2024 г.

После доработки 02.12.2024 г.

Принята к печати 03.12.2024 г.

Структуру ценопопуляций проломника *Androsace alba* и незабудочника кавказского *Eritrichium caucasicum* по стадиям онтогенеза наблюдали на постоянных площадках в альпийском поясе Северо-Западного Кавказа ежегодно в течение 15 лет (2009–2023 гг.). Уникально длительные ряды этих данных позволили выявить эффекты вторичного покоя в жизненном цикле малолетнего вида, что было принципиально невозможно на коротких рядах порядка трех–пяти лет. Данные типа “определенные особи” (*A. alba*) и “определенные особи от неизвестных родителей” (*E. caucasicum*) позволяют калибровать соответствующие матричные модели динамики популяции с дискретной структурой и получить так называемые годовые проекционные матрицы популяции (ПМП). Анализ ПМП математическими средствами дает различные количественные характеристики объекта мониторинга – в частности, меру жизнеспособности локальной популяции, – но выявленные эффекты вторичного покоя вносят изменения в ряды данных и ставят вопрос о ревизии прежних моделей и полученных из них характеристик. Мы показываем, что логичный с точки зрения модели ход – включение в жизненный цикл дополнительного состояния гибели или вторичного покоя – не имеет смысла в задаче оценки жизнеспособности популяции. Процедура калибровки, скорректированная по ревизованным данным, закономерно увеличивает прежнюю оценку меры жизнеспособности, подтверждая тем самым важную роль вторичного покоя как механизма адаптации к стрессовым условиям существования.

DOI: 10.31857/S0044459625020032, EDN: AIWWY

В сезонном климате после окончания неблагоприятного для растений периода года (зимнего или летнего покоя) они возобновляют рост побегов и корней. Однако иногда этого не происходит. В результате в популяциях некоторых видов отдельные особи в течение всего года или на протяжении нескольких лет остаются в состоянии так называемого *вторичного покоя* (термин используется в популяционной биологии растений)

(Rabotnov, 1969) или *продленного покоя* (Жмылев и др., 2018). В современной англоязычной литературе это соответствует понятию “*vegetative dormancy*” (Shefferson, 2009).

Вторичный покой оценивают как одно из важнейших приспособлений к неблагоприятным условиям существования (Работнов, 1950, 1974; Жукова, 1995; Gremer, 2010; Gremer et al., 2012). Т.А. Работнов дал следующее объяснение

наблюдаемому феномену: “При особо неблагоприятных условиях многие растения не в состоянии развить надземных побегов, но в то же время сохраняют жизнеспособность, пребывая в покоящемся состоянии в виде подземных стеблей. Способность пребывать в течение неблагоприятных периодов в покоящемся состоянии является важным приспособительным свойством. Благодаря ему ряд растений может произрастать в местах с резкой неустойчивостью условий обитания” (Работнов, 1950, с. 74). Такой покой может продолжаться в течение одного или нескольких лет, но после его окончания растение не отмирает, а начинает снова развивать надземные побеги.

Обнаружить вторичный покой в популяциях растений весьма непросто. Требуется проведение многолетних наблюдений за фиксированными особями в течение многих вегетационных сезонов. Поскольку такие особи никак не проявляют своего присутствия (нет надземных побегов), они остаются неучтенными при однолетних популяционных исследованиях, что сказывается на адекватности интерпретации динамических процессов в популяциях.

Рейнтал с соавторами (Reintal et al., 2010) выявили 64 вида растений из 14 семейств, где наблюдался вторичный покой. При этом 53% видов принадлежат к сем. Orchidaceae и 62% видов относятся к классу Monocotyledones. П.Ю. Жмылев с соавторами (2018) нашли 112 видов из 58 родов и 21 семейства со вторичным покоем.

Исследования *Epipactis atrorubens* показали отсутствие снижения жизнеспособности особей после пребывания в состоянии вторичного покоя по сравнению с особями тех же возрастных состояний, не входивших во вторичный покой. Таким образом было показано отсутствие “издержек” или “стоимости” пребывания в покоящемся состоянии (Jäkäläniemi et al., 2011). Открытым остается вопрос о жизнедеятельности подземных органов в период покоя, они могут находиться как в латентном состоянии, так и активно функционировать, в том числе получая углеродное питание по микоризным сетям (Morrow, Olfelt, 2003).

Вторичный покой по мнению одних авторов не связан с возрастным состоянием (Shefferson, 2006), по мнению других — приурочен к какому-то одному или нескольким стадиям онтогенеза (Ермакова, 1989, 1994; Voeken, 1991; Уланова, 1995; Вахрамеева и др., 2014). Продолжительность такого покоя у разных возрастных групп также может различаться.

Мониторинг особей *Astragalus scaphoides* в течение 25 лет (Gremer et al., 2012) показал, что обеспечение преимущества в приспособленности в изменчивой среде реализовано за счет отказа от одного или нескольких сезонов роста и размножения в пользу сохранения состояния покоя. Данные о продолжительности жизни особей, которые пребывали во вторичном покое, малочисленны и разноречивы. Так, исследование популяции *Dactylorhiza sambucina* в Чешской Республике в течение 12 лет (Jersáková et al., 2015) показало, что 20% из 450 изученных растений находились в состоянии покоя в течение одного или нескольких лет, максимально отмеченный покой составил восемь лет, при этом после повторного появления эти особи обычно были бесплодны в течение следующего года. Часто отмечают, что вероятность смерти особей возрастает с увеличением продолжительности покоя. Считают, что вторичный покой увеличивает продолжительность жизни растений (Pfeifer et al., 2006; DePrenger-Levin et al., 2013) или является проявлением старения (Jacquemyn et al., 2010).

В природе вегетативный покой часто меняется в зависимости от климатических факторов и условий местообитания. Большинство растений с вторичным покоем предпочитает расти при хорошем освещении, в сухих местах и на неплодородной почве (Reintal et al., 2010). Продолжительность периода покоя больше у видов, растущих на сухих участках и/или известковых почвах. Поведение растений зависит от целого ряда факторов, однако экологический стресс является основным фактором, вызывающим спячки.

Метаанализ исследований вторичного покоя растений выявил ряд интересных закономерностей (Shefferson et al., 2018): вероятность наличия вторичного покоя имела отрицательную корреляцию с другими свойствами жизненного цикла видов (репродуктивные затраты, вегетативное размножение, скорость роста); средняя доля спящих растений была самой низкой у миксотрофов (частичных микогетеротрофов) и самой высокой у полных микогетеротрофов; корневищные виды имели максимальные значения длительности покоя; во всех популяциях и видах связь между максимальной продолжительностью покоя и шириной местности была отрицательной.

Причиной перехода растения в состояние вторичного покоя может стать дефолиация. Используя маркеры для 140 клонов *Solidago missouriensis*, исследователи (Morrow, Olfelt, 2003) доказали, что восстановление особей после дефолиации

травоядными происходит из корневища, и часть клонов уходят в состояние вторичного покоя для избегания биотического стресса, вновь отрастая через 1–10 лет; такая реакция подтверждалась и в других исследованиях (Shefferson et al., 2018). Связь вегетативного покоя с параметрами генеративного размножения (показатели биологической приспособленности) более сложная, потому что некоторые виды увеличивают цветение и плодоношение после покоя, в то время как другие демонстрируют противоположную тенденцию (Shefferson, 2009).

Исследования травянистого многолетника *Astragalus scaphoides* на юго-западе штата Монтана в США (Gremier et al., 2010) выявили, что у находящихся в покое растений была более низкая концентрация неструктурных углеводов (НСУ), чем у вегетирующих растений. Удивительно, но в течение вегетационного периода находящиеся в покое растения набирали столько же НСУ, сколько и фотосинтетически активные растения. Таким образом, низкие уровни запаса НСУ были связаны с сохранением растения под землей.

Изучение вторичного покоя и механизмов его проявления остается важной задачей для понимания биологии и экологии видов, существующих в крайних экологических условиях, к которым относятся альпийские пустоши. Уникально длинные временные ряды данных типа “определенные особи” (“identified individuals”; Caswell, 2001, p. 134) по структуре локальных популяций двух альпийских малолетних видов (Логофет и др., 2023, 2024) позволили обнаружить эффекты вторичного покоя у заметного числа особей. Поскольку ожившие особи считались ранее погибшими, возникает потребность в ретроспективной ревизии ряда данных, начиная с того года, когда первое растение ушло в состояние вторичного покоя. Для соответствующего временного ряда матричных моделей динамики популяций (Логофет и др., 2023, 2024) это означает, что показатели жизнеспособности популяции, получаемые с их помощью, на самом деле были занижены и нуждаются в коррекции в сторону увеличения. Нуждается в коррекции и сам модельный формализм, поскольку прежнее состояние *гибели* в жизненном цикле особей теперь должно означать *гибель или вторичный покой*.

Цель настоящей работы — привести собранные ранее данные по структуре локальных популяций изучаемых альпийских малолетних видов и построенные для них матричные модели в соответствие с обнаруженными эффектами вторичного покоя.

1. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ХАРАКТЕР ДАННЫХ

1.1. Проломник *Androsace albana* Stev.

A. albana — травянистый розеточный стержнекорневой монокарпик (Шишкин, Бобров, 1952; Шагапсоев, 1999), в условиях Северо-Западного Кавказа проявляет себя как малолетник, стержнекорневой многолетний монокарпик (Казанцева, 2016). Вид включен в “Красную книгу Краснодарского края” (2007) и “Красную книгу Республики Адыгея” (2012). Этот светолюбивый вид произрастает на альпийских лугах, осыпях и каменистых местах, трещинах известняковых скал и валунов в субальпийском, альпийском и субнивальном поясах на высотах 1800–3600 м (Шишкин, Бобров, 1952; Гроссгейм, 1967; Shetekauri, 1998; Зернов, 2006, 2015).

1.2. Незабудочник кавказский *Eritrichium caucasicum* (Albov) Grossh

E. caucasicum — травянистый дву- или малолетний полурозеточный поликарпик (Попов, 1953; Ахметжанова и др., 2009; Зернов, 2006, 2015). В условиях Северо-Западного Кавказа проявляет себя как малолетник, стержнекорневой травянистый поликарпик (Казанцева, 2016). 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).

1.3. Данные многолетнего мониторинга

Исследования проводятся в Карачаево-Черкесской Республике, на территории Тебердинского национального парка, на горе Малая Хатипара (высота над уровнем моря 2800 м). Картирование маркированных особей на постоянных площадках, или *мониторинг*, осуществляли ежегодно, начиная с 2009 г., в августе, отмечая обновленные онтогенетические стадии закартированных ранее особей и пополнение популяций молодыми растениями согласно известным шкалам онтогенеза (рис. 1, 2) (Казанцева, 2016; Логофет и др., 2016, 2017, 2019).

В 2022 г. временные ряды соответствующих данных для каждого из двух видов содержали по 14 точек (Логофет и др., 2024), и результаты мониторинга в 2023 г. довели это число до 15, причем впервые были обнаружены эффекты

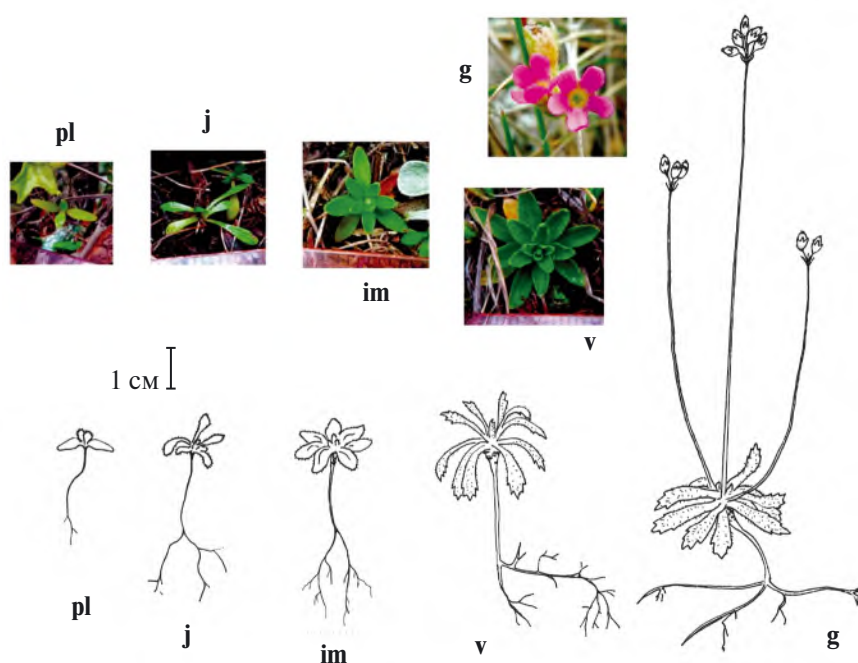


Рис. 1. Шкала онтогенеза альпийского малолетника *Androsace albana*: **pl** — проростки, **j** — ювенильные растения, **im** — имматурные, **v** — взрослые вегетативные, **g** — генеративные (Logofet et al., 2023).

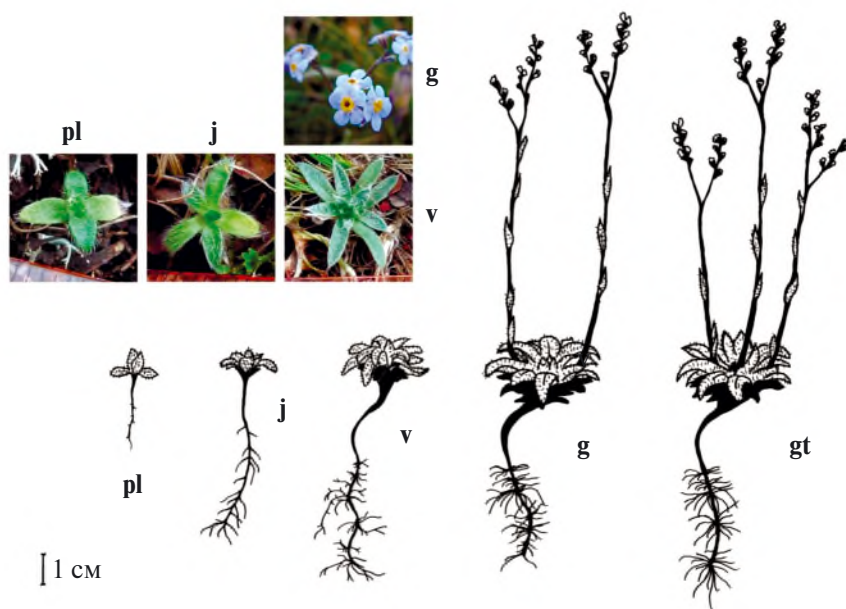


Рис. 2. Шкала онтогенеза альпийского малолетника *Eritrichium caucasicum*: **pl** — проростки, **j** — молодые особи, **v** — взрослые вегетативные растения, **g** — генеративные, **gt** — генеративные на стадии последнего цветения (Логофет и др., 2023).

Таблица 1. Структура ценопопуляций по годам, согласно данным учетов 2016–2023 гг. (продолжение табл. 1 из Логофет и др., 2024)

Стадия	Численность стадийных групп <i>A. albana</i> в год наблюдения							
	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023
pl	10	3	12	13	3	8	29	9
j	29	8	23	38	3	10	45	16
im	13	12	13	2	4	6	5	7(1)✓
v	22	28	23	23	19	15	19(9)✓	14(11)✓
g	2	1	2	1	2	5	1	2
Стадия	Численность стадийных групп <i>E. caucasicum</i> в год наблюдения							
	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023
j	73	13	49	72	7	19	65	76
va	103	75	66	42	45	28	47(12)✓	43(4)✓
g	1	5	3	1	13	15	3	5
gt	1	1	1	1	2	3	1	0

Примечание. ✓ (Число растений, вышедших из вторичного покоя).

вторичного покоя у данных видов малолетников (табл. 1, наглядности ради показаны только окончания временных рядов).

Всего за 15 лет наблюдений с 2009 по 2023 г. на постоянных площадках для *A. albana* была отмечена 1371 особь, а для *E. caucasicum* — 1454 особи.

2. РЕВИЗИЯ МАТРИЧНЫХ МОДЕЛЕЙ

2.1. Граф жизненного цикла *A. albana* и проекционная матрица

“Граф жизненного цикла (ГЖЦ) — это сжатое графическое представление наших знаний о том, как особи развиваются от рождения до смерти и когда производят потомство; он согласован со шкалой онтогенеза и строго соответствует структуре рассматриваемой популяции: его вершины (или узлы) соответствуют компонентам вектора структуры, а направленные ребра (или дуги) показывают переходы, которые особи совершают (или могли бы совершить) между структурными группами за фиксированный промежуток времени Δt , называемый *временным шагом*” (Логофет и др., 2024, с. 190). В нашем случае шаг равен одному году ($\Delta t = 1$), и потому в традиционном формализме матричной модели основное уравнение принимает вид

$$\mathbf{x}_A(t+1) = \mathbf{L}_A(t) \mathbf{x}_A(t), \quad (1)$$

$$t = 2009, 2010, \dots, 2022.$$

Здесь

$$\mathbf{x}_A(t) = [pl(t), j(t), im(t), v(t), g(t)]^T \quad (2)$$

— это вектор, компоненты которого суть численности соответствующих групп особей в год t (значок T

превращает вектор-строку в вектор-столбец), а строение матрицы $\mathbf{L}_A(t)$ соответствует ГЖЦ:

$$\mathbf{L}_A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & a \\ d & 0 & 0 & 0 & b \\ e & f & h & 0 & c \\ 0 & 0 & k & l & 0 \\ 0 & 0 & 0 & m & 0 \end{bmatrix}; a, b, \dots, k, l, m \geq 0 \quad (3)$$

(подробнее см. Логофет и др., 2024, а также учебное пособие Логофет, Уланова, 2024).

Матрица (3) получила название “*проекционная матрица популяции*” (ПМП); ее потенциально ненулевые элементы, отвечающие дугам ГЖЦ, — *демографические параметры* популяции (*vital rates*; Caswell, 2001, р. 1) — вычисляются однозначно по данным двух последовательных учетов.

При этом не было нужды включать состояние *гибели* в жизненный цикл растений в явном виде — оно присутствовало неявно, обеспечивая определенные математические свойства ПМП (математические подробности даны в Приложении А). Но чтобы модель учитывала эффекты вторичного покоя, в традиционный ГЖЦ, который определяется шкалой онтогенеза и способом ежегодного мониторинга ценопопуляции (Логофет и др., 2024, рис. 3), приходится ввести еще одно состояние *гибели или вторичного покоя* (рис. 3). Выявить различие в истинном статусе особей невозможно на момент наблюдения, и потому переходы в это состояние (стрелки серого цвета на рис. 3) показаны для всех стадий, где наблюдалась смертность особей; в частности,

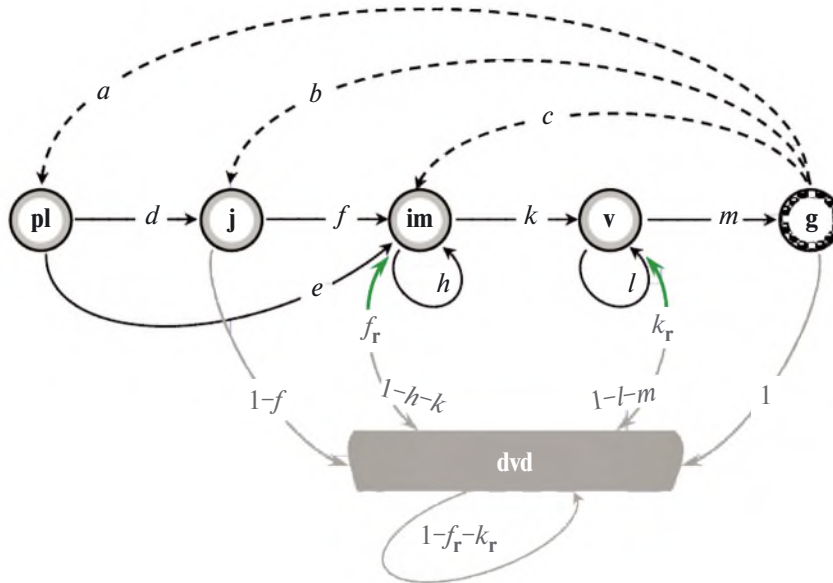


Рис. 3. Ревизия ГЖЦ проломника *A. albana*: обозначения стадий как на рис. 1; штриховые стрелки — пополнение популяции, обнаруженное в соответствующих стадиях; дополнительные пояснения в тексте.

такой переход делают все особи генеративной стадии у монокарпного вида.

Параметры зеленых стрелок обозначены теми же буквами, что и соседние с ними, заходящие дуги, но с нижним индексом *r*, означающим “оживление” (revival).

В связи с дополнительным состоянием размерность вектора структуры популяции (2) возрастает с 5 до 6:

$$y_A(t) = [x_A(t), dvd(t)]^T, \quad (4)$$

а ПМП размера 6×6 принимает следующий вид:

$$L_r = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & a & 0 \\ d & 0 & 0 & 0 & b & 0 \\ e & f & h & 0 & c & f_r \\ 0 & 0 & k & l & 0 & k_r \\ 0 & 0 & 0 & m & 0 & 0 \\ 1-d-e & 1-f & 1-h-k & 1-l-m & 1 & 1-f_r-k_r \end{bmatrix} \quad (5)$$

— согласно общему правилу соответствия между ПМП и ГЖЦ как *ориентированным графом*, ассоциированным с данной матрицей (Логофет, Уланова, 2024, § П.6). Закономерно, что ее главная подматрица размера 5×5 (очерчена красными линиями) совпадает с матрицей L_A (3), 6-й столбец показывает параметры оживания, 6-я строка отражает тот факт, что ни одно растение не исчезает из такой расширенной популяции.

2.2. Граф жизненного цикла *E. caucasicum* и проекционная матрица

Аналогичная схема рассуждений с вектором структуры популяции

$$x_E(t) = [j(t), v(t), g(t), gt(t)]^T \quad (6)$$

и традиционным базовым уравнением

$$x_E(t+1) = L_E(t) x_E(t), \quad t = 2009, 2010, \dots, 2022, \quad (7)$$

где ПМП

$$L_E = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & b \\ c & d & e & 0 \\ 0 & f & h & 0 \\ 0 & k & l & 0 \end{bmatrix}; a, b, \dots, k, l, m \geq 0, \quad (8)$$

приводит к ГЖЦ *E. caucasicum*, который изображен на рис. 4.

В связи с дополнительным состоянием размерность вектора структуры популяции (6) возрастает с 4 до 5:

$$Y_E(t) = [x_E(t), dvd(t)]^T, \quad (9)$$

а ПМП размера 5×5 принимает следующий вид:

$$L_r = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & b & 0 \\ c & d & e & 0 & c_r \\ 0 & f & h & 0 & f_r \\ 0 & k & l & 0 & k_r \\ 1-c & 1-d-f & 1-e-h-l & 1 & 1-c_r-f_r-k_r \end{bmatrix} \quad (10)$$

— согласно общему правилу соответствия между ПМП и ГЖЦ как *ориентированным графом*,

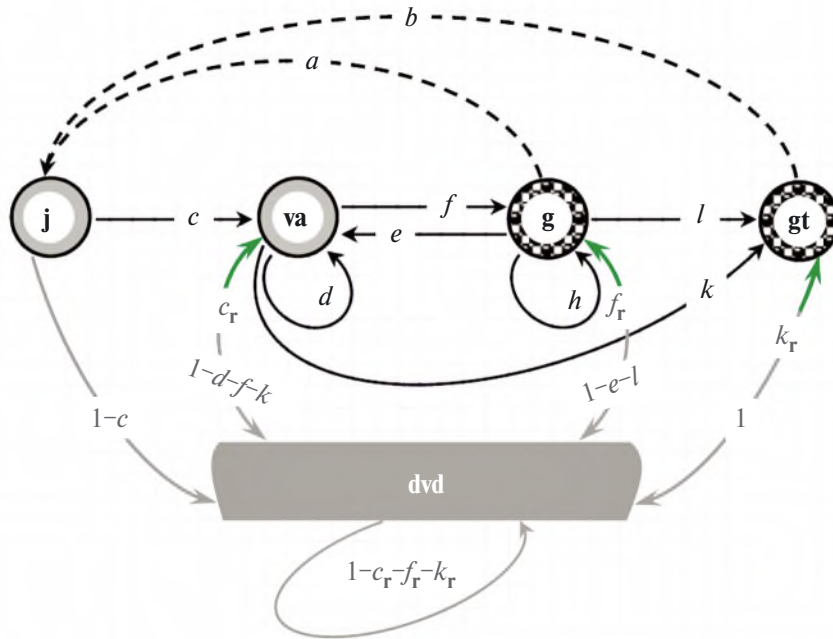


Рис. 4. Ревизия ГЖЦ незабудочника *E. caucasicum*: обозначения стадий как на рис. 2 (стадию проростка и ювенильную растение проходит за один сезон, и потому их объединили в одну стадию **j**); дополнительное состояние **dvd** — гибели или вторичного покоя; штриховые стрелки — пополнение популяции, обнаруженное в соответствующих стадиях.

ассоциированным с данной матрицей (Логофет, Уланова, 2024, § П.6). Закономерно, что ее главная подматрица размера 4×4 (очерчена красными линиями) совпадает с матрицей L_E (8), 5-й столбец показывает параметры оживления, а 5-я строка отражает тот факт, что ни одно растение не исчезает из такой расширенной популяции.

2.3. Ревизия матричного формализма

Как только демографические параметры калиброваны по данным двух последовательных учетов, появляется возможность получить объективные количественные характеристики локальной популяции, в частности вычислить меру ее “жизнеспособности” как доминантное собственное число λ_1 калиброванной матрицы. Но строение расширенных матриц (5) и (10) позволяет доказать, что их λ_1 всегда больше единицы при всех допустимых количественных значениях демографических параметров (Приложение А). Иными словами, расширенная популяция, т.е. совокупность живых и погибших особей, может только прирастать. Это совершенно осмысленно по сути и совершенно бессмысленно с точки зрения оценки жизнеспособности популяции — ее следует оценивать только среди живых особей.

Таким образом, стандартная схема рассуждений при построении матричной модели приводит к бессмысленному результату и нуждается

в ревизии. Очевидная цель ревизии — исключить погибшие особи из рассмотрения, а значит, вместо состояния гибели или вторичного покоя (**dvd**) будем рассматривать только *вторичный покой* (**vd**). Поскольку отследить вторичный покой можно только в момент “воскрешения”, предлагаемая ревизия матричного формализма зависит от того, наблюдались или нет ожившие растения в промежутке $t \rightarrow t + 1$, т.е. в ряду годовичных матриц $L_{rA}(t)$ *A. albana* присутствуют теперь матрицы соответственно двух следующих типов:

$$L_{rA}(t) = \begin{cases} L_r(t) \text{ вида (5), если } f_r(t) + k_r(t) > 0; \\ \text{diag}\{L_A(t), 1\}, \text{ если } f_r(t) = k_r(t) = 0. \end{cases} \quad (11)$$

Запись $\text{diag}\{L(t), 1\}$ означает блочно-диагональную матрицу, на диагонали которой стоят перечисленные квадратные блоки.

Аналогично, в ряду годовичных матриц $L_{rE}(t)$ *E. caucasicum* присутствуют теперь матрицы двух следующих типов:

$$L_{rE}(t) = \begin{cases} L_r(t) \text{ вида (10),} \\ \text{если } c_r(t) + f_r(t) + k_r(t) > 0; \\ \text{diag}\{L_E(t), 1\}, \\ \text{если } c_r(t) = f_r(t) = k_r(t) = 0. \end{cases} \quad (12)$$

Теперь вычисление меры жизнеспособности популяции как доминантного собственного числа λ_1 ПММ (11) или (12) вполне осмысленно.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1. Калиброванные ПМП *A. albana* и вычисленные меры жизнеспособности

Результаты “осмысленного” вычисления представлены в табл. 2.

3.2. Калиброванные ПМП *E. caucasicum* и вычисленные меры жизнеспособности

Наличие двух репродуктивных стадий в жизненном цикле *E. caucasicum* и невозможность различить родительские стадии у потомков обусловили такое объективное свойство данных, которое было названо *репродуктивной неопределенностью* (Логофет и др., 2016). Неопределенными остаются параметры пополнения популяции *a* и *b*, поскольку из основного матричного

Таблица 2. Годичные ПМП для *A. albana*, калиброванные по данным 2017–2023 гг. (продолжение табл. 2 из Логофет и др., 2024)

Год переписи, <i>t</i>	Матрица $L_{t-2009}: t \rightarrow t + 1$	$\lambda_1(L(t))$	Вектор x^* , %
2017 <i>j</i> = 8	$L_8 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 12/1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 23/1 \\ 3/3 & 2/8 & 8/12 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2/12 & 21/28 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2/28 & 0 \end{bmatrix}$	1.1206	$\begin{bmatrix} 12.93 \\ 24.78 \\ 42.13 \\ 18.95 \\ 1.21 \end{bmatrix}$
2018 <i>j</i> = 9	$L_9 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 13/2 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 38/2 \\ 1/12 & 1/23 & 0/13 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/13 & 22/23 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/23 & 0 \end{bmatrix}$	0.9617	$\begin{bmatrix} 13.23 \\ 38.65 \\ 2.89 \\ 43.27 \\ 1.96 \end{bmatrix}$
2019 <i>j</i> = 10	$L_{10} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 3/1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 3/1 \\ 1/13 & 1/19 & 2/4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2/4 & 18/23 & 0 \\ 0 & 0 & 0/4 & 2/23 & 0 \end{bmatrix}$	0.8496	$\begin{bmatrix} 18.45 \\ 18.45 \\ 6.84 \\ 51.04 \\ 5.22 \end{bmatrix}$
2020 <i>j</i> = 11	$L_{11} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 8/2 \\ 1/3 & 0 & 0 & 0 & 9/2 \\ 2/3 & 2/3 & 2/4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2/4 & 13/19 & 0 \\ 0 & 0 & 0/4 & 5/19 & 0 \end{bmatrix}$	1.3008	$\begin{bmatrix} 15.88 \\ 21.94 \\ 31.49 \\ 25.53 \\ 5.16 \end{bmatrix}$

Таблица 2. Окончание

Год переписи, t	Матрица $L_{t-2009}: t \rightarrow t+1$	$\lambda_1(L(t))$	Вектор x^* , %
2021 $j = 12$	$L_{12} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 29/5 \\ 1/8 & 0 & 0 & 0 & 44/5 \\ 1/8 & 2/5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 5/6 & 14/15 & 0 \\ 0 & 0 & 0/6 & 1/15 & 0 \end{bmatrix}$	1.2717 1.1143✓	$\begin{bmatrix} 14.86 \\ 24.21 \\ 10.36 \\ 47.72 \\ 2.85 \end{bmatrix}$
2022 $t = 13$	$L_{13} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 9/1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 16/1 \\ 2/29 & 4/45 & 2/5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 10/5 & 15/19 & 0 \\ 0 & 0 & 0/5 & 2/19 & 0 \end{bmatrix}$	1.1825 0.79742✓	$\begin{bmatrix} 21.39 \\ 38.03 \\ 6.20 \\ 31.57 \\ 2.81 \end{bmatrix}$

Примечание. ✓ Значения, вычисленные без учета выхода из вторичного покоя.

уравнения (6) для их вычисления остается лишь одно линейное соотношение:

$$j(t+1) = a g(t) + b g t(t), \quad (13)$$

в котором левая часть и коэффициенты в правой части известны из данных двух последовательных учетов. Поэтому в качестве вычисленной меры выступает не точное значение, а диапазон

возможных значений. Тот факт, что слагаемые в правой части (13) суть целые числа, позволяет свести неопределенность к определенному набору рациональных чисел (Логофет и др., 2023). Именно такие, зависящие от t , наборы и соответствующие диапазоны значений меры жизнеспособности показаны в таблице результатов (табл. 3).

Таблица 3. Проекционные матрицы $L(a, b; t)$ для незабудочника *E. caucasicum*, калиброванные по данным переписей в моменты t и $t+1$ в период 2017–2023 гг., и соответствующие значения меры приспособленности λ_1 (продолжение табл. 3 из Логофет и др., 2024)

Год переписи, t	Матрица $L(a, b; t) = L_{t-2009}$	Уравнение (3.14); {значения a } среднее, λ_1	Диапазон $\lambda_1(L_j)$	
			$\lambda_{1\min}$	$\lambda_{1\max}$
2017 $t = 8$	$L_8 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (49-5a)/1 \\ 5/13 & 58/75 & 3/5 & 0 \\ 0 & 2/75 & 1/5 & 0 \\ 0 & 0/75 & 1/5 & 0 \end{bmatrix}$	$5a + b = 49;$ $\{0, \frac{1}{5}, \frac{2}{5}, \dots, \frac{49}{5}\}$ $\frac{24}{5}, 0.942829$	0.939603	0.945573
2018 $t = 9$	$L_9 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (72-3a)/1 \\ 2/49 & 40/66 & 0 & 0 \\ 0 & 1/66 & 0 & 0 \\ 0 & 1/66 & 0 & 0 \end{bmatrix}$	$3a + b = 72;$ $\{0, \frac{1}{3}, \frac{2}{3}, \dots, \frac{72}{3}\}$ $\frac{39}{3}, 0.669523$	0.642064	0.697567

Таблица 3. Окончание

Год переписи, t	Матрица $L(a, b; t) = L_{t-2009}$	Уравнение (3.14); {значения a } среднее, λ_1	Диапазон $\lambda_1(L_j)$	
			$\lambda_{1\min}$	$\lambda_{1\max}$
2019 $t = 10$	$L_{10} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (7-a)/1 \\ 31/72 & 14/42 & 0/1 & 0 \\ 0 & 12/42 & 1/1 & 0 \\ 0 & 2/42 & 0/1 & 0 \end{bmatrix}$	$a + b = 7;$ {0, 1, 2, ..., 7} 2, 1.237478	1.000000	1.4955
2020 $t = 11$	$L_{11} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (38-13a)/2 \\ 1/7 & 25/45 & 10/15 & 0 \\ 0 & 9/45 & 1/15 & 0 \\ 0 & 0/45 & 2/15 & 0 \end{bmatrix}$	$13a + 2b = 19;$ {0, $\frac{1}{13}, \frac{2}{13}, \dots, \frac{19}{13}$ } $\frac{11}{13}, 0.816248$	0.787582	0.845745
2021 $t = 12$	$L_{12} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (65-15a)/3 \\ 1/7 & 25/45 & 10/15 & 0 \\ 0 & 9/45 & 1/15 & 0 \\ 0 & 0/45 & 2/15 & 0 \end{bmatrix}$	$15a + 3b = 65;$ {0, $\frac{1}{15}, \frac{2}{15}, \dots, \frac{65}{15}$ } $\frac{32}{15}, 1.664109$	1.660384 1.240569✓	1.667919 1.252970✓
2022 $t = 13$	$L_{13} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & 76-3a \\ 1/65 & 46/59 & 0 & 0 \\ 0 & 4/59 & 1/3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$	$3a + b = 76;$ {0, $\frac{1}{3}, \frac{2}{3}, \dots, \frac{76}{3}$ } $\frac{38}{3}, 0.813485$	0.779661 0.893617✓	0.841460 0.950206✓

Примечание. ✓ Значения, вычисленные без учета вторичного покоя.

4. ОБСУЖДЕНИЕ

Использованные шкалы онтогенеза (рис. 1, 2) и соответствующие ГЖЦ не содержат стадии способных к прорастанию семян, потому что определение запаса семян и параметров семенного размножения в поле сталкивается с принципиальными трудностями. Поэтому стадия семени сознательно исключена из модельного жизненного цикла. Возможность и корректность такого исключения при калибровке модели по данным типа “определенные особи” ранее постулировалась (Логофет и др., 2016, Приложение А), а позднее была доказана математически (Logofet et al., 2020) на основе результатов решения новых математических

задач, замотивированных в практике модельных исследований.

Уточненные данные последних лет наблюдений на площадках с *E. caucasicum* (табл. 1) демонстрируют эффект вторичного покоя: в 2022 и 2023 гг. в стадии v обнаружены растения, которые ранее считались погибшими. Соответственно, изменились и годовичные ПМП последних лет (табл. 3). В терминах рис. 4 и выражения (12) эти изменения означают, что $c_t(12) = 12$, $c_t(13) = 4$. Нарушение субстохастичности в подматрице переходов имеет место в матрице L_{12} , и, как следствие, значения λ_1 нетипично высокие. В матрице L_{13} сумма элементов 2-го столбца лишь приблизилась к 1, но не превысила ее, и значения λ_1 весьма умеренные.

Если бы ожившие растения не ожили, а оставались бы в состоянии вторичного покоя, то значения λ_1 должны были бы уменьшиться, что и подтверждается в соответствующих ячейках двух последних столбцов табл. 3. Отсутствие оживших особей в 2022 г. привело бы к заметному снижению меры жизнеспособности: у виртуальной матрицы L_{12} (не показанной в таблице) диапазон допустимых значений λ_1 заметно ближе к 1, чем диапазон $\lambda_{12}\lambda_{12}$. В 2023 г. вернувшихся особей оказалось гораздо меньше, а если бы их не было, то диапазон λ_1 тоже приблизился бы к единице, парадоксально увеличив меру жизнеспособности.

Если ревизованные ГЖЦ сравнивать между собой по разнообразию стадий, в которых может происходить возврат к жизни из вторичного покоя (зеленые стрелки на рис. 3, 4), то можно заметить, что у *E. caucasicum* это разнообразие выше: среди таких стадий есть генеративные, в отличие от ГЖЦ *A. albana* (рис. 3), где таких стадий нет. На самом деле данные наблюдений не зафиксировали возвратов из состояния покоя в генеративные стадии у обоих видов (нулевые значения параметров f_r и k_r в табл. 2, 3). Однако возвраты в генеративные стадии отнюдь не исключены теоретически, и задача последующих наблюдений состоит в том числе и в отслеживании подобных эффектов.

Как отмечалось ранее (Логофет, Уланова, 2021; Логофет и др., 2024), оценка жизнеспособности по итогу всего периода мониторинга на основе оригинальной концепции *структурно-геометрического* среднего (Logofet, 2018), или *структурно-мультипликативного* среднего (Protasov et al., 2022; Logofet, 2023) неотрицательных матриц, а также прогнозы будущей жизнеспособности по стохастической скорости роста λ_s весьма чувствительны к содержанию годичных ПМП. Поэтому учет вторичного покоя и соответствующие ревизии годичных матриц весьма важны с точки зрения адекватного использования наших уникально длинных временных рядов данных.

5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Уникально длинные временные ряды данных наблюдений на постоянных площадках по стадийной структуре альпийских малолетних видов *Androsace albana* и *Eritrichium caucasicum* позволили выявить эффекты вторичного покоя в жизненном цикле малолетнего вида, что было принципиально невозможно на коротких рядах

порядка трех–пяти лет. Данные типа “определенные особи” (*A. albana*) и “определенные особи от неизвестных родителей” (*E. caucasicum*) позволяют калибровать соответствующие матричные модели динамики популяции с дискретной структурой и получать так называемые годичные проекционные матрицы популяции (ПМП). Их анализ математическими средствами дает различные количественные характеристики объекта мониторинга — в частности, меру жизнеспособности локальной популяции, — но выявленные эффекты вторичного покоя внесли изменения в ряды данных, что привело и к ревизии прежних моделей и полученных из них характеристик.

Мы показали, что логичный с точки зрения модели ход — включение в жизненный цикл дополнительного состояния гибели или вторичного покоя — не имеет смысла в задаче оценки жизнеспособности популяции, и значит, традиционный матричный формализм нуждается в ревизии. Процедуры калибровки, скорректированные по ревизованным данным в рамках ревизованного формализма, изменили — хотя и по-разному — прежнюю оценку меры жизнеспособности в сторону увеличения, подтвердив тем самым важную роль вторичного покоя как механизма адаптации к стрессовым условиям существования.

Приложение А

ПОДРОБНОСТИ ДЛЯ МАТЕМАТИКОВ

Традиционное представление ПМП L в виде суммы двух матриц $L = T + F$, где T отвечает за переходы между стадиями, а F — за пополнения популяции (Логофет, Уланова, 2024, § 1.1), для случаев, рассмотренных в разделе 2, выглядит так:

$$L_A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ d & 0 & 0 & 0 & 0 \\ e & f & h & 0 & c \\ 0 & 0 & k & l & 0 \\ 0 & 0 & 0 & m & 0 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & a \\ 0 & 0 & 0 & 0 & b \\ 0 & 0 & 0 & 0 & c \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix};$$

$$a, b, \dots, k, l, m \geq 0; \quad (A1)$$

$$L_E = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ c & d & e & 0 \\ 0 & f & h & 0 \\ 0 & k & l & 0 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & b \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix};$$

$$a, b, \dots, k, l, m \geq 0. \quad (A2)$$

Если имеет место смертность особей, то матрица переходов T всегда *субстохастическая* по столбцам, т.е. сумма элементов каждого ее столбца не превосходит 1 вне зависимости от их количественных значений (Логофет, Уланова, 2024, с. 41–42), и каждая столбцовая сумма равна 1, т.е. матрица *стохастическая*, когда убыли особей нет. Таковы, например, подматрицы переходов в матрицах (5) и (10).

Спектральный радиус стохастической матрицы равен 1 (Horn, Johnson, 1990, § 8.7). Отсюда по теореме о монотонной зависимости фробениусова числа от элементов неразложимой матрицы (Логофет, Уланова, 2024, § П.7, П.7.1) следует, что доминантное собственное число λ_1 субстохастической матрицы не превосходит 1, а λ_1 матриц (5) и (10) строго больше 1 всегда, как только хотя бы один из параметров пополнения a, b, c не равен нулю.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны В.Г. Онипченко за полезные советы и замечания, улучшившие содержание рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов в финансовой или какой-либо другой области.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахметжанова А.А., Онипченко В.Г., Семенова Е.В., Елумева 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.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В., 2014. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Т-во науч. изд. КМК. 437 с.
- Гроссгейм А.А., 1967. Флора Кавказа. Т. VII. Л.: Наука. 894 с.
- Ермакова И.М., 1989. Поведение вида в широком диапазоне условий (на примере овсяницы луговой) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. Вып. 2. С. 113–123.
- Ермакова И.М., 1994. Поведение крохоблики лекарственной на лугу и в посеве // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 99. Вып. 1. С. 67–79.
- Жмылев П.Ю., Татаренко И.В., Вахрамеева М.Г., Воронина Е.Ю., Лазарева Г.А., Прохоров В.П., 2018. “Спящие красавицы”: краткий обзор разнообразия продленного покоя у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 123. Вып. 3. С. 41–53.
- Жукова Л.А., 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”. 224 с.
- 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 семенная продуктивность малолетних альпийских растений Северо-Западного Кавказа. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 165 с.
<https://cloud.mail.ru/public/RYaw/Cga3fYBjt>
- Красная книга Краснодарского края (Растения и грибы), 2007. Изд. 2-е / Отв. ред. Литвинская С.А. Краснодар: ООО “Дизайн Бюро № 1”. 640 с.
- Красная книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира: в 2 ч., 2012. Изд. 2-е / Управление по охране окружающей среды, природным ресурсам и чрезвычайным ситуациям РА; отв. ред. Замотайлов А.С.; глав. ред. разд. “Растения” и “Грибы” Сиротюк Э.А. (Куваева); научн. ред. Ч. 1: Сиротюк Э.А. (Куваева), Акатова Т.В., Липка О.Н. Майкоп: Качество, 2012. Ч. 1: Растения и грибы. 340 с.
- Логофет Д.О., Белова И.Н., Казанцева Е.С., Онипченко В.Г., 2016. 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., Голубятников Л.Л., Казанцева Е.С., Уланова Н.Г., Полошвец Т.В., Текеев Д.К., 2024. Многолетний мониторинг структуры популяции: альпийские малолетки на грани стабильности // Журн. общ. биологии. Т. 85. № 3. С. 187–206.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онипченко В.Г., 2017. Сколько лет живет альпийский малолетник? Модельный подход // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 5. С. 63–80.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онипченко 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., Уланова Н.Г., Хомутовский М.И., Текеев Д.К., 2023. Тринадцать лет мониторинга ценопопуляции *Eritrichium caucasicum*: стохастическая скорость роста в условиях репродуктивной неопределенности // Журн. общ. биологии. Т. 84. № 2. С. 114–126.
- 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., 2024. Матричные модели биологических популяций: практический курс. Уч. Пособие. М.: МАКС Пресс. 148 с.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=68612581>
- Попов М.Г., 1953. Сем. Boraginaceae // Флора СССР / Под ред. Шишкина Б.К. Т. 19. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 752 с.
- Работнов Т.А., 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л.: Наука. 204 с.
- Работнов Т.А., 1974. Луговедение. М.: Изд-во Моск. ун-та. 384 с.
- Уланова Н.Г., 1995. Вейник тростниковидный // Биологическая флора Московской области. Вып. 11. М.: Аргус. С. 72–90.
- Цепкова Н.Л., 1987. К синтаксономии пастбищных сообществ высокогорных лугов Центрального Кавказа // Тр. Высокогорного геофиз. ин-та. № 68. С. 82–96.
- Шишкин Б.К., Бобров Е.Г., 1952. Род *Androsace* // Флора СССР / Под ред. Шишкина Б.К., Боброва Е.Г. Т. 18. М.; Л.: АН СССР. С. 221–243.
- Шхагапсоев С.Х., 1999. Морфоструктура подземных органов растений первичнообнаженных склонов Кабардино-Балкарии. Нальчик: Кабардино-Балкарский гос. ун-т им. Х.М. Бербекова. 72 с.
- Boeken B., 1991. Above-ground emergence in the desert tulip *Tulipa systola* Stapf. in the Negev desert of Israel // Funct. Ecol. V. 5. P. 705–712.
- Caswell H., 2001. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. 2nd ed. Sunderland: Sinauer. 722 p.
- DePrenger-Levin M.E., Neale J.M.R., Grant T.A., Dawson C., Baytok Y.E., 2013. Life history and demography of *Astragalus microcymbus* Barneby (Fabaceae) // Nat. Areas J. V. 33. P. 264–275.
- Gremer J.R., 2010. Causes and consequences of prolonged dormancy: Why stay belowground? PhD Diss. Missoula: Univ. of Montana. 142 p.
- Gremer J.R., Crone E.E., Lesica P., 2012. Are dormant plants hedging their bets? Demographic consequences of prolonged dormancy in variable environments // Am. Nat. V. 179. P. 315–327.
<http://dx.doi.org/10.5061/dryad.nh1r171j>
- Gremer J.R., Sala A., Crone E.E., 2010. Disappearing plants: Why they hide and how they return // Ecology. V. 91. P. 3407–3413.
<http://dx.doi.org/10.1890/09-1864.1>
- Horn R.A., Johnson C.R., 1990. Matrix Analysis. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 561 p.
- Jacquemyn H., Brys R., Jongejans E., 2010. Size-dependent flowering and costs of reproduction affect population dynamics in a tuberous perennial woodland orchid // J. Ecol. V. 98. P. 1204–1215.
- Jäkäläniemi A., Crone E.E., Närhi P., Tuomi J., 2012. Orchids do not pay costs at emergence for prolonged dormancy // Ecology. V. 92. P. 1538–1543.
<http://dx.doi.org/10.2307/23035106>
- Jersáková J., Traxmandlová I., Ipser Z., Kropf M., Pellegrino G., et al., 2015. Biological flora of Central Europe: *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó // Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. V. 17. P. 318–329.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.ppees.2015.04.002>
- Logofet D.O., 2018. Averaging the population projection matrices: heuristics against uncertainty and nonexistence // Ecol. Complex. V. 33. № 1. P. 66–74.
- Logofet D.O., 2023. Pattern-multiplicative average of non-negative matrices revisited: Eigenvalue approximation is the best of versatile optimization tools // Mathematics. V. 11. Art. 3237.
<https://doi.org/10.3390/math11143237>
- Logofet D.O., Golubyatnikov L.L., Kazantseva E.S., Belova I.N., Ulanova N.G., 2023. Thirteen years of monitoring an alpine short-lived perennial: Novel methods disprove the former assessment of population viability // Ecol. Model. V. 477. Art. 110208.
- Logofet D.O., Kazantseva E.S., Onipchenko V.G., 2020. Seed bank as a persistent problem in matrix population models: From uncertainty to certain bounds // Ecol. Model. V. 438. Art. 109284.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109284>
- Morrow P.A., Olfelt J.P., 2003. Phoenix clones: Recovery after long-term defoliation-induced dormancy // Ecol. Lett. V. 6. P. 119–125.
- Pfeifer M., Wiegand K., Heinrich W., Jetschke G., 2006. Longterm demographic fluctuations in an orchid species driven by weather: implications for conservation planning // J. Appl. Ecol. V. 43. P. 313–324.
- Protasov V.Yu., Zaitseva T.I., Logofet D.O., 2022. Pattern-multiplicative average of nonnegative matrices: When a constrained minimization problem requires versatile optimization tools // Mathematics. V. 10. Art. 4417.
<https://doi.org/10.3390/math10234417>
- Rabotnov T.A., 1969. On coenopopulations of perennial herbaceous plants in natural coenoses // Vegetatio. V. 19. P. 87–95.
- Reintal M., Tali K., Haldna M., Kull T., 2010. Habitat preferences as related to the prolonged dormancy of perennial herbs and ferns // Plant Ecol. V. 210. P. 111–123.
<http://dx.doi.org/10.1007/s11258-010-9742-9>

- Shefferson R.P., 2006. Survival costs of adult dormancy and the confounding influence of size in lady's slipper orchids, genus *Cypripedium* // *Oikos*. V. 115. P. 253–262.
- Shefferson R.P., 2009. The evolutionary ecology of vegetative dormancy in mature herbaceous perennial plants // *J. Ecol.* V. 97. P. 1000–1009.
- Shefferson R.P., Kull T., Hutchings M.J., Selosse M.-A., Jacquemyn H., et al., 2018. Drivers of vegetative dormancy across herbaceous perennial plant species // *Ecol. Lett.* V. 21. P. 724–733.
<http://dx.doi.org/10.1111/ele.12940>
- Shetekauri Sh., 1998. Spatial distribution characteristics of glacial relief flora of the high mountains of the Caucasus // *Feddes Repert.* V. 109. P. 465–472.

Vegetation dormancy in the dynamics of alpine short-lived perennials: All in good time

D. O. Logofet^{a, *}, E. S. Kazantseva^a,
I. N. Belova^a, N. G. Ulanova^{b, **}, Yu. V. Sofronov^{a, c}

^a*Institute of Atmospheric Physics, RAS, Laboratory of Mathematical Ecology
Pyzhevsky Lane, 3, Moscow, 119017 Russia*

^b*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Plant Ecology and Geography
Lenin Hills, Moscow, 119234 Russia*

^c*Lomonosov Moscow State University, Soil Science Faculty,
Department of General Agriculture and Agroecology
Lenin Hills, Moscow, 119234 Russia*

*E-mail: danilal@postman.ru

**E-mail: nulanova@mail.ru

The local population structures of two short-lived perennial species, *Androsace albana* and *Eritrichium caucasicum*, classified by ontogenetic stages were observed annually for 15 years (2009–2023) at permanent sites in the alpine belt of the North-West Caucasus. The uniquely long series of these data made it possible to discover the effects of vegetation dormancy in the life cycle of a short-lived species, which was fundamentally impossible with short series of about three to five years. Data of the “identified individuals” (*A. albana*) and “identified individuals from unknown parents” (*E. caucasicum*) types enable us to calibrate the corresponding matrix models of discrete-structured population dynamics and obtain the so-called annual population projection matrices (PPMs). The analysis of PPMs by mathematical means yields various quantitative characteristics of the monitored object, in particular, the viability measure of the local population. However, the revealed effects of vegetation dormancy make changes to the data series and raise the issue to revise the previous models and ensued characteristics. We show that including an additional state of death or vegetation dormancy into the life cycle, which is quite a logical move from the model's viewpoint, does not make any sense in the task of assessing the population viability. When adjusted to fit the revised data, the calibration procedure, does naturally increase the previous estimates of the viability measure, thereby confirming an important role the vegetation dormancy plays as a mechanism to adapt the plant for stressful environment.