ИЗВЕСТИЯ АН. СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ, 1997, № 5, с. 613–622

ЭКОЛОГИЯ

УДК 581.524:519.217

НЕОДНОРОДНЫЕ МАРКОВСКИЕ МОДЕЛИ СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ: НОВЫЕ ПЕРСПЕКТИВЫ СТАРОЙ ПАРАДИГМЫ

© 1997 г. Д. О. Логофет, Л. Л. Голубятников, Е. А. Денисенко

Институт физики атмосферы РАН, 109017 Москва, Пыжевский пер., 3

Поступила в редакцию 11.12.96 г.

Модели сукцессий, построенные как случайные цепи Маркова, служат удобным средством формализованного описания процесса смен фитоценозов, так как их общее математическое свойство – сходимость к устойчивому предельному распределению – отвечает основной парадигме сукцессионной теории – закономерному движению от пионерных стадий к устойчивому (поли)климаксу. Однако однородные во времени модели (с постоянными значениями переходных вероятностей) нельзя считать надежным инструментом долговременного прогноза, ибо они опираются на гипотезу инвариантности внешней среды. В моделях нового поколения, рассмотренных на примере сукцессий, идущих на отвалах открытых разработок месторождений руды в лесостепной зоне, переходные вероятности поставлены в зависимость от ключевых факторов среды, влияющих на скорость сукцессионных смен, – термического фактора и фактора увлажнения. Диапазон адаптации растительности по этим факторам установлен путем анализа временны́х рядов погодных данных, и переходная матрица модели построена как функция двух переменных, заданная на этом диапазоне. Нетривиальные сценарии изменения факторов в течение прогнозируемого периода делают марковскую цепь неоднородной во времени и позволяют получать количественные прогнозы того же уровня достоверности, что и принятый сценарий. Обсуждаются перспективы использования подобных моделей для описания сдвигов биоклиматических зон в ответ на глобальные изменения климата.

ВВЕДЕНИЕ

Математические модели сукцессионного ряда, построенные как случайные цепи Маркова, давно используются как средство формализованного описания процесса смен фитоценозов во времени (см., например, Jeffers, 1978; Князьков и др., 1989, и обзоры в Horn, 1975, 1981; Usher, 1979; Shugart, West, 1980; Миркин, Наумова, 1984). Выделенные стадии сукцессии отождествляются с состояниями цепи и ход сукцессии рассматривается как процесс случайного блуждания по этим состояниям, управляемый матрицей переходных вероятностей. При этом структура матрицы соответствует известной схеме сукцессионных переходов, а количественные значения элементов матрицы отражают – в некотором опосредованном виде – имеющиеся знания о скорости соответствующих смен. Если переходная матрица не изменяется во времени (т.е. цепь *однородна*), то общее математическое свойство таких моделей – сходимость к устойчивому предельному распределению, не зависящему от начального состояния, – отвечает основной парадигме сукцессионной теории – закономерному движению от пионерных стадий к устойчивому (поли)климаксу. Стандартные методы матричной алгебры позволяют вычислить количественное соотношение стадий в предельном распределении, а также среднее время достижения финальных стадий, что придает имеющемуся геоботаническому знанию форму количественных прогнозов.

Однако однородная модель означает в сущности, что – явно или неявно – принимается *гипотеза инвариантности* среды, то есть повторяемости из года в год неких "средних" значений ключевых факторов среды, определяющих направление и скорость хода сукцессионных смен. Если же, с другой стороны, длительность прогноза такова, что за это время наступают определенные изменения среды и перед моделью ставится задача оценить влияние этих изменений, то однородную модель уже нельзя признать адекватной целям такого исследования. Этими соображениями, по-видимому, объясняется тот факт, что однородные марковские модели, сохраняя свою дидактическую ценность как наглядное средство формализованного описания сукцессий, так и не превратились в инструмент реального экологического прогноза.

В реалистичной модели, таким образом, вероятности перехода не могут оставаться постоянными, а должны быть функциями ключевых факторов среды, ускоряющих или замедляющих ход сукцессии. В различных зонах и разных экотопах ключевыми могут оказаться различные факторы. Например, в моделях гидро-, мезо-, гало- и ксеросерий для пойменных фитоценозов в долинах равнинных рек Средней Азии такими факторами служили уровень засоления и глубина залегания грунтовых вод (Князьков и др., 1992).

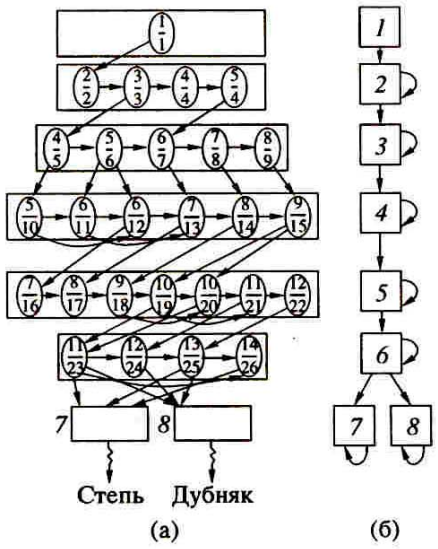


Рис. 1. а) Схема переходов: а – между ассоциациями растительности в ходе сукцессии на суглинистых отвалах Михайловского горно-обогатительного комбината (Курская обл.): числитель дроби соответствует году наблюдения, знаменатель – номеру в списке ассоциаций; б – между стадиями сукцессии: *1* – пионерная стадия, *2* – сорно-бурьянная, *3* – мать-и-мачехово-разнотравная, *4* – бобовая, *5* – бобово-злаково-разнотравная, *6* – злаково-разнотравная, *7* – луговая, *8* – березовое редколесье (Денисенко и др., 1996).

Целью настоящей работы является развитие метода формализованного описания хода сукцессионных смен в лесостепной зоне, способного учитывать влияние климатических показателей на ход процесса. Эта цель достигается в моделях нового поколения, которые рассмотрены на примере сукцессий, идущих на отвалах открытых разработок месторождений руды Курской магнитной аномалии. Переходные вероятности модели поставлены в зависимость от термического фактора и фактора увлажнения, и переходная матрица построена как функция двух переменных на ограниченном множестве значений этих факторов – *диапазоне адаптации*, который установлен путем анализа временны́х рядов погодных данных. Любые нетривиальные сценарии изменения этих факторов в течение прогнозируемого периода делают марковскую цепь *неоднородной* во времени и позволяют получать количественные прогнозы того же уровня достоверности, что и принятый сценарий. Модели такого рода были бы уместны в разработке долговременных программ восстановления растительности нарушенных земель с учетом существующих трендов в климатических показателях. Естественным образом здесь возникает и перспектива использования подобных моделей для описания сдвигов биоклиматических зон в ответ на глобальные изменения климата.

ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ И РЕЗУЛЬТАТЫ ОДНОРОДНОЙ МОДЕЛИ

В течение ряда лет проводились наблюдения за динамикой растительного покрова на суглинистых отвалах Михайловского горно-обогатительного комбината Курской магнитной аномалии (МГОК), расположенного на территории центральной лесостепи Русской равнины (Утехин и др., 1988). Данные этих наблюдений позволили составить подробную схему переходов между выделенными ассоциациями травянистой растительности (рис. 1а) и установить, что в отсутствие дальнейших нарушений сукцессия на отвалах последовательно проходит все стадии (рис. 1б), типичные для первичной сукцессии растительности в лесостепной зоне (Денисенко и др., 1996).

Важной особенностью этой схемы является то, что бифуркация в стадию 7 или 8, т.е. в путь развития, приводящий в дальнейшем к формированию луговой степи, или в путь, на котором формируется лесной тип растительности (дубравы), происходит лишь после достижения стадии 6 – злаково-разнотравной. После бифуркации исход сукцессии (в отсутствие нарушений) определяется уже однозначно, что позволило нам при построении модели ограничиться восемью показанными стадиями и формально считать стадии 7 (остепненного луга) и 8 (березового редколесья) поглощающими состояниями модельной цепи. Чтобы избежать путаницы между понятиями финального состояния цепи и финальной стадии сукцессии (которая в лесостепи может быть луговой степью или дубравой), стадии 7 и 8 в дальнейшем именуются "терминальными" стадиями модели или "предфинальными" стадиями сукцессии.

При построении однородной модели сукцессии по данной схеме (Денисенко и др., 1996) удалось не только получить традиционные результаты в виде устойчивого предельного распределения территорий с лугом и березняком и среднего времени достижения этих стадий, но и воспользоваться наличием "микросхемы" сукцессионных смен ассоциаций (рис. 1а) в деле восстановления адекватной модели по данным наблюдений. Математически проблема сводится к решению некоторой обратной задачи – задачи восстановления матрицы переходных вероятностей по эмпирической матрице времен достижения стадий. Обычно обратные задачи оказываются некорректными в математическом смысле, но в данном случае удалось доказать (Денисенко и др., 1996), что решение обратной задачи корректно, и это позволило восстановить по "микросхеме" сукцессии точный диапазон всевозможных вариаций переходной матрицы P.

Каждый элемент p_{ij} матрицы $P = [p_{ij}]$ $(i,j = 1, \ldots, 8)$ имеет смысл вероятности перехода $j \longrightarrow i$ за один шаг по времени (равный в нашем случае 1 году) и

матрица является, таким образом, *стохастической* по столбцам (все столбцовые суммы равны 1). Согласно схеме рис. 1б матрица P имеет вид

$$P = \begin{bmatrix} & & 0 & 0 \\ & Q & \cdots & \\ & & 0 & 0 \\ 0 & \ldots\ p_{76} & 1 & 0 \\ 0 & \ldots\ p_{86} & 0 & 1 \end{bmatrix},$$

где 6×6 – подматрица Q задает вероятности переходов из всех непоглощающих состояний (с 1 по 6 включительно) в непоглощающие и имеет двудиагональную структуру. Наряду с условием стохастичности, вышеупомянутый диапазон вариаций определяется двумя подматрицами, $Q_{\min}$ и $Q_{\max}$, которые соответствуют самому короткому и самому долгому ходу смен по ассоциациям. Эти подматрицы, найденные как решения обратной задачи, суть

$$Q_{\min} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0.5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.5 & 0.75 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.25 & 0 \end{bmatrix},$$

$$Q_{\max} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0.75 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.25 & 0.8 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.2 & 0.8 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.2 & 0.83 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.17 & 0.5 \end{bmatrix}. \quad (1)$$

Из дальнейшего будет понятно, почему нахождение реального диапазона вариаций переходной матрицы явилось принципиальным моментом в разработке модели, матрица которой является функцией ключевых факторов среды, определяющих ход сукцессии.

РЕАКЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ НА КЛИМАТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ

При формировании того или иного типа растительности решающим фактором часто оказывается годичная динамика основных климатических показателей – таких как сумма T эффективных среднесуточных температур за год (т.е. температур не ниже 10°С) и годовая сумма H выпавших осадков. Известны усредненные гидротермические ареалы многих типов растительности, в том



Рис. 2. Гидротермические ареалы восточно-европейских дубрав (*1*) и луговых степей (*2*) (по Гребенщикову, 1986).

числе, дубрав и степей (Гребенщиков, 1986). Ареалы дубрав из дуба черешчатого *Quercus robur* и луговых степей находятся в термическом пространстве в пределах сумм температур от 2145 до 3245°С (рис. 2). В Европейской части России здесь сосредоточен оптимум существования растительности (Григорьев, Будыко, 1956). Если рассматривать годовую сумму осадков, то фитоценозы степей и дубрав формируются в пределах экологического пространства с суммой от 488 до 821 мм/год, причем у восточно-европейских дубрав гидротермический ареал у́же – до 520 мм/год.

Таким образом, климатический ареал луговых степей в значительной мере перекрывается с климатическим ареалом дубрав, так что однозначные суждения о типе растительности в заданной точке ареала невозможны. Очевидно лишь, что гидротермический ареал степных экосистем сдвинут в сторону уменьшения увлажнения.

Реальное распределение растительных сообществ на отвалах МГОК (рис. 3), является типичным для лесостепной зоны. За 25-летний срок существования горных выработок на старых отвалах сформировались мелколиственные леса с доминантами *Betula verrucosa*, *Populus tremula*, березово-ивовые редколесья и травянистые сообщества. Имеются также участки, растительность которых находится еще на ранних стадиях сукцессии.

Данные геоботанических описаний подвергались обработке по шкалам Л.Г. Раменского и др. (1956). Получены "экологические оценки по растительному покрову" условий местообитания в каждом сообществе для каждого года в ступенях стандартных шкал увлажнения ($У$). Они служат фитоиндикационными характеристиками изме-

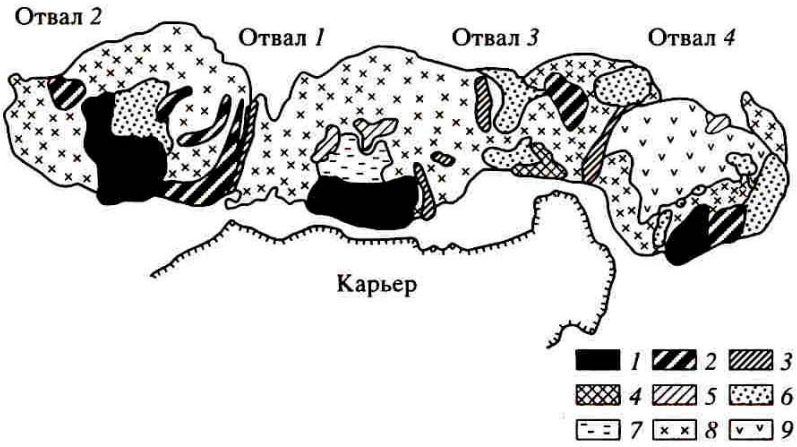


Рис. 3. Картосхема растительности отвалов МГОК через 25 лет после начала разработки месторождения: *1* – мелколиственные леса с сомкнутостью полога 0.7–0.8; *2* – березовое редколесье с сомкнутостью полога 0.5–0.6; *3* – балочные широколиственные леса; *4* – ивняки на переувлажненных территориях; *5* – березово-ивовое редколесье; *6* – сухое редколесье; *7* – леса по берегам рек; *8* – луга; *9* – участки отвалов с сильно разреженным травостоем (начальные стадии сукцессии) (Денисенко, Александров, 1990).

нения условий местообитания. Наблюдения показывают (рис. 4), что на отвалах 1–18 лет с момента отсыпки процесс дифференциации растительности идет по двум сериям:

а) ксероморфной, где активно идут процессы увеличения видового и структурного разнообразия и происходит сужение разброса по градиентам экологических условий (по увлажнению до значений 54–60);

б) мезоморфной, которая приводит к формированию лесного типа растительности, и где также происходит сужение разброса по градиентам среды (по увлажнению до 64–71).

Индикационные оценки условий местообитания по растительности обнаруживают слабую линейную зависимость от осадков: положительную для оценки *У*. Наибольший коэффициент корреляции ($r = 0.8$) наблюдался на ранних стадиях сукцессии (Утехин и др., 1988).



Рис. 4. Дифференциация растительности во времени: *1* – на отвалах МГОК; *2* – в дубраве Центрально-черноземного заповедника; *3* – в степи Центрально-черноземного заповедника.

Эти наблюдения позволяют предположить, что причину формирования разных серий сукцессии следует искать в различном увлажнении экотопа на определенной стадии сукцессии. Из картосхемы видно, что более увлажненными являются северные склоны отвалов, где мы наблюдаем мезоморфную серию сукцессии, то есть формирование лесных сообществ. Для сукцессии в целом при уменьшении увлажнения замедляются лишь темпы биотического преобразования экотопа, то есть увеличивается длительность отдельных стадий сукцессии, но последовательность смен стадий сохраняется.

Из вышесказанного следует, что для описания диапазона адаптации растительности и скорости смен растительных сообществ в ходе сукцессии можно использовать такие гидротермические характеристики, как сумма эффективных температур и сумма осадков.

Имеются достаточно длинные временны́е ряды наблюдений за параметрами погоды в рассматриваемом регионе России. Эти ряды составлены на основе данных метеорологических наблюдений на Курской биосферной станции (период наблюдений с 1970 по 1984 гг.) и биосферной станции "Каменная Степь" (период наблюдений с 1955 по 1986 гг.). По этим данным было выявлено множество $W_{эмп}$ всевозможных значений показателей T и H, причем значения H вычислялись как сумма осадков, выпавших не за год, а за вегетационный период текущего года, т.е. календарный интервал, отвечающий положительной эффективной температуре. После того как множество $W_{эмп}$ было отображено в соответствующих координатных осях на плоскости (T, H) (рис. 5), решалась задача его параметризации.

Для формального описания границ множества $W_{эмп}$ мы использовали метод интерполяции *сплайнами*. Основная идея метода состоит в том, чтобы представить неизвестную функцию (ветвь границы в нашем случае) в виде *кусочно-полиномиальной* функции, т.е. функции, для которой существует такое разбиение области ее определения, что на каждом элементе разбиения функция представляет собой многочлен некоторой степени, причем соседние многочлены соединяются друг с другом достаточно гладко (например, имеют совпадающие значения своих производных в точке сопряжения). В нашем случае для построения верхней и нижней границ $W_{эмп}$ использовался алгоритм кусочно-кубической интерполяции (Марчук, 1980) в сочетании с эмпирической оценкой среднеквадратичного отклонения H от среднего значения этой величины. В результате множество $W_{эмп}$ удалось ограничить двумя кривыми и получить тем самым выпуклое ограниченное множество W, характеризующее двумерный *диапазон адаптации* растительности лесостепной зоны в терминах T и H (рис. 5).

Заметим, что в отличие от традиционных в физиологии и экологии растений диапазонов адаптации, которые определяются путем прямых экспериментов и наблюдений на уровне отдельных видов (Лархер, 1978), мы применяем это понятие к растительности данной зоны в целом (Утехин, 1977), имея данные "эксперимента", поставленного самой хозяйственной деятельностью человека в данном регионе. В следующем разделе показано, какую роль играет множество W в деле построения реалистичной модели сукцессионного ряда.

ЭМПИРИЧЕСКОЕ ОБОБЩЕНИЕ И НЕОДНОРОДНАЯ МОДЕЛЬ СУКЦЕССИИ

Описанный выше опыт геоботанических наблюдений за сукцессией растительности на отвалах МГОК позволяет сформулировать следующее эмпирическое обобщение: при любом фиксированном значении термического фактора каждый сукцессионный переход происходит тем быстрее, чем выше увлажнение (в определенных пределах адаптации растительности); аналогичная закономерность наблюдается и в бифуркации между лугом и березняком, т.е. в более влажном состоянии переходные вероятности перераспределяются в пользу леса.

Имеющие смысл вероятностей перехода в единицу времени, переходные вероятности модели являются прямым аналогом скорости соответствующих смен фитоценозов, и потому сформулированное выше обобщение удается формализовать математически в терминах переходной матрицы. Задача сводится к тому, чтобы отобразить (двумерный в данном случае) диапазон адаптации растительности в допустимое множество вариаций переходной матрицы. И эта задача (например, в классе линейных функций) решается однозначно – благодаря тому, что количественный диапазон (1) возможных вариаций матрицы уже установлен с помощью однородной модели (Денисенко и др., 1996).

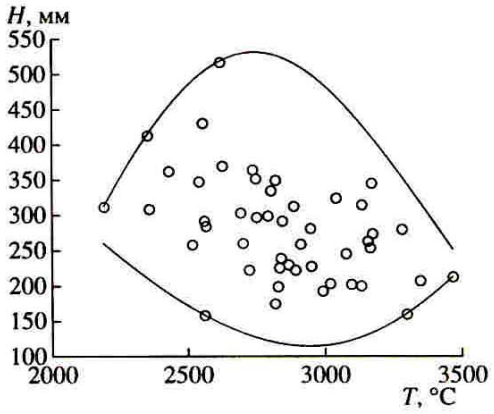


Рис. 5. Диапазон адаптации растительности лесостепной зоны в плоскости значений (T, H) – суммы эффективных температур и суммы осадков за вегетационный период.

В результате, вместо одной фиксированной матрицы P однородной модели, мы получаем целое семейство матриц $P(T, H)$, заданное на множестве $W \supset W_{эмп}$ и отражающее объективно наблюдаемую зависимость скорости сукцессии от текущих значений ключевых факторов среды. Эти факторы естественно считать функциями времени и, как следствие, получить зависимость от времени переходной матрицы

$$P(t) = P(T(t), H(t)),$$

т.е. марковскую цепь, *неоднородную* во времени, с основным уравнением

$$\mathbf{x}(t+1) = P(t)\mathbf{x}(t), \qquad (2)$$

где вектор (столбец) $\mathbf{x}(t) = [x_1, x_2, \ldots, x_8]$ обозначает распределение вероятностей отдельных состояний цепи (стадий сукцессии) в момент времени t.

Неоднородная модель способна уже отвечать на вопросы практической значимости о будущей судьбе отдельных отвалов и ландшафта в целом, если формулировка вопроса содержит конкретный сценарий в терминах $T(t)$ и $H(t)$.

Сценарий в частном гипотетическом случае $T(t) = \text{const}$ и $H(t) = \text{const}$ может возвращать нас к *однородной* модели, делая ее простые прогнозы – при любых допустимых значениях этих констант – зависящими от реальных условий среды. Эти прогнозы, полученные, как и прежде (Денисенко и др., 1996), известными методами матричной алгебры, изображены на рис. 6а и 6б в виде ландшаф-

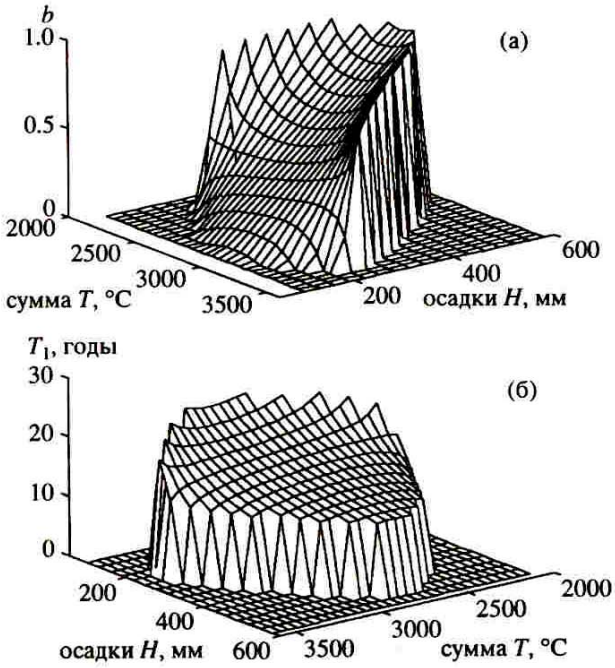


Рис. 6. Результаты модели сукцессии в зависимости от значений термического фактора и фактора увлажнения: а – доля участков, способных самовосстановиться до леса; б – среднее время достижения предфинальных стадий сукцессии (луга или березового редколесья).

тов функций $b(T, H)$ – доли березняка в предельном распределении – и $T_1(T, H)$ – среднего времени достижения предфинальных стадий сукцессии из пионерной – над плоскостью диапазона адаптации по T и H для лесостепной зоны. Видно, что оба этих показателя нетривиально зависят от факторов среды. Так, доля березняка варьирует в широких пределах, принимая крайние значения на границах диапазона адаптации, что вполне согласуется с положением лесостепи как экотона. Время достижения (стадии остепненного луга или березового редколесья) составляет величины от 13 до 24 лет с общей тенденцией роста при движении к более сухой области диапазона адаптации.

Если же сценарии $T(t)$ и $H(t)$ нетривиальны, то решение основного уравнения (2) при заданном начальном распределении $\mathbf{x}(0)$ выглядит уже не так просто, как в однородном случае, а именно,

$$\mathbf{x}(t) = P(t-1)P(t-2)\ldots P(0)\mathbf{x}(0), \qquad (3)$$

и говорить о предельном распределении вероятностей состояний можно лишь в том случае, если существует предел

$$\lim_{t\to\infty} P(t) = P^{\infty}.$$

Последнее может иметь место лишь в гипотетических сценариях специального вида, а для любого конечного по времени сценария терминальное распределение вычисляется по формуле (3). И хотя сама схема последовательных смен стадий не оставляет никаких иных возможностей для терминального распределения кроме как быть целиком сконцентрированным на луге и березняке, конкретное соотношение этих стадий в конце сценария теперь уже зависит (в отличие от однородного случая) от начального распределения вероятностей.

Представим, например, что две крайние точки диапазона адаптации, $w_1 = (T_1, H_1)$ и $w_2 = (T_2, H_2)$, фактически представленные в множестве наблюдений, переходят одна в другую за 50 лет в результате некоторого гипотетического сценария локального потепления и иссушения, изображенного на рис. 7а. Тогда ход сукцессии от пионерной стадии будет описываться динамикой вектора $\mathbf{x}(t)$ при $\mathbf{x}(0) = [1, 0, \ldots, 0]$ (рис. 7б), а ход изменений мозаики из шести первых стадий с соотношением площадей, скажем, 1 : 1 : 1 : 2 : 2 : 1 – динамикой вектора $\mathbf{x}(t)$ при $\mathbf{x}(0) = [1, 1, 1, 2, 2, 1, 0, 0]/8$ (рис. 7в). Видно, что доли промежуточных стадий сначала возрастают, затем убывают практически до нуля, и заметно различие в терминальном соотношении стадий луга и березняка при различных начальных распределениях. В обоих случаях доля луга заметно доминирует, отражая характер заданного сценария.

Что касается времени достижения промежуточных и терминальных стадий, вычисление этих характеристик для однородной цепи с поглощающими состояниями опирается на известный смысл элементов так называемой *фундаментальной* матрицы (Кемени, Снелл, 1970)

$$N = (I - Q)^{-1} \qquad (4)$$

как средних времен, которые цепь проводит в соответствующем состоянии до момента поглощения. В неоднородной цепи формула (4) уже утрачивает смысл, однако эквивалентное ей представление матрицы N в виде бесконечного ряда

$$N = I + Q + Q^2 + Q^3 + \ldots$$

наводит на мысль использовать его конечную сумму, отвечающую заданному сценарию достаточно большой длительности t_f,

$$N(t_f) = I + Q(0) + \\ + Q(1)Q(0) + \ldots + Q(t_f)\ldots Q(1)Q(0), \qquad (5)$$

в качестве аналога фундаментальной матрицы для оценки времен достижения.

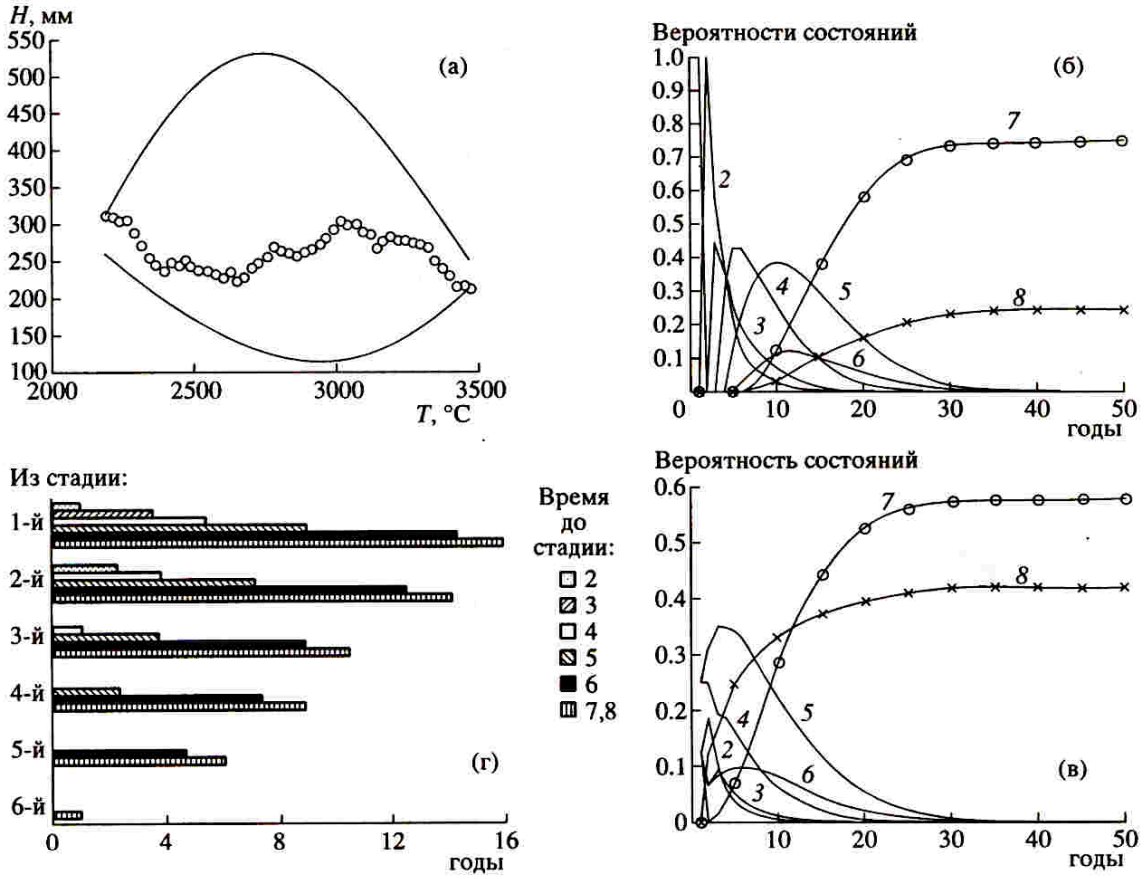


Рис. 7. Результаты эксперимента при заданном сценарии по эффективной температуре и осадкам: гипотетический сценарий локального потепления и иссушения (а); динамика восьми компонент вектора $\mathbf{x}(t)$ в ходе сукцессии при $\mathbf{x}(0) = [1, 0, \ldots, 0]$ (б) и $\mathbf{x}(0) = [1, 1, 1, 2, 2, 1, 0, 0]/8$ (в), цифры 2–8 соответствуют номеру стадии; среднее время достижения последовательных стадий сукцессии (г).

В нашем случае вычисления по формуле (5) дают матрицу (с точностью до сотых)

$$N(50) = \begin{bmatrix} 1.00 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 2.52 & 2.26 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1.90 & 1.60 & 1.00 & 0 & 0 & 0 \\ 3.52 & 3.28 & 2.70 & 2.35 & 0 & 0 \\ 5.34 & 5.32 & 5.17 & 5.03 & 4.66 & 0 \\ 1.60 & 1.61 & 1.58 & 1.52 & 1.39 & 1.00 \end{bmatrix},$$

вид которой отличается от своего прототипа из однородной модели тем, что ненулевые строчные элементы уже не одинаковы. Это обстоятельство затрудняет их интерпретацию как средней длительности пребывания в соответствующей стадии, однако времена достижения последующих стадий исходя из стадии, отвечающей номеру столбца, могут быть получены как кумулятивные суммы элементов вдоль соответствующих столбцов (см. рис. 7г).

У любой конкретной траектории случайного блуждания по заданной цепи с матрицей $P(t)$ эти времена суть, естественно, конкретные натуральные числа, которые можно регистрировать в статистическом эксперименте, реализующем случайное блуждание. В серии из 1000 таких экспериментов с заданным сценарием усредненные времена давали примерно те же значения, что и матрица $N(50)$, – относительная погрешность не превышала 4%.

Когда же и сам сценарий динамики ведущих факторов сукцессии задан лишь в вероятностном смысле, процедуры статистических испытаний по методу Монте-Карло остаются практически единственным средством получения модельного прогноза – как по терминальному распределению стадий, так и по временам их достижения в пределах заданного сценария. Если конкретизировать понятие экологического риска в контексте задач, связанных, например, с проблемами восстановления нарушенных земель, то модель становится

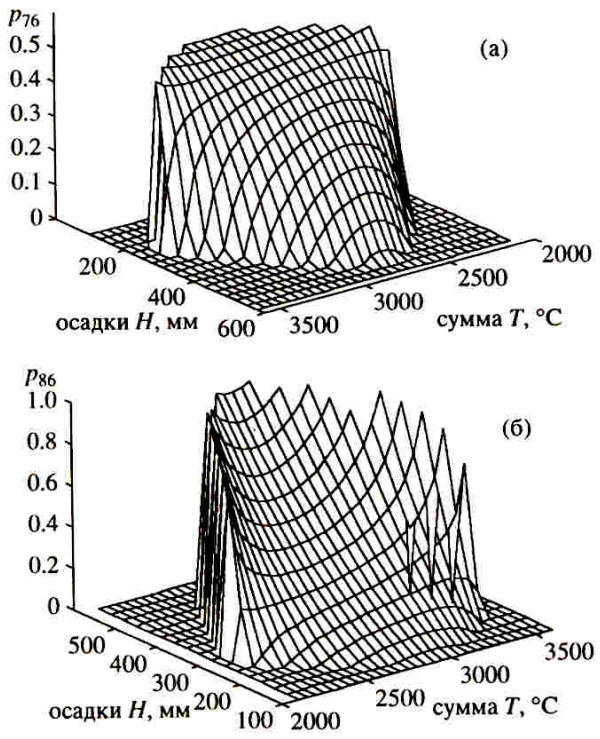


Рис. 8. Вероятности p_{76} и p_{86} бифуркации к остепненному лугу (а) и березняку (б) как функции ключевых факторов среды в диапазоне адаптации.

тогда инструментом вычисления профилей экологического риска, сопряженного с каждым таким сценарием (Логофет, 1993).

Неоднородная модель способна, таким образом, участвовать в разработке долговременных программ реставрации растительности при крупных техногенных нарушениях. Ясно, что любая такая программа должна опираться на некоторый прогноз динамики климатических факторов, из которого нужно извлечь конкретный сценарий изменений $T(t)$ и $H(t)$ на выбранный период времени, скажем, в 30 лет, после чего моделировать судьбу растительности на конкретных участках. Вряд ли, например, будет иметь смысл высаживать деревья там, где модель предсказывает самовосстановление остепненным лугом, и вряд ли можно будет утверждать через пять лет после лесопосадки, что лес восстановлен, если модель оценивает в 20 лет срок, необходимый для окончательной бифуркации к лесу.

Разумеется, всякая модель есть прежде всего удобное средство, а не самоцель исследования. Но в ряду моделей разного масштаба и различного уровня сложности, призванных помочь в поиске разумных стратегий человечества, надежная модель представляет и определенную самостоятельную ценность. Понятно, например, что реальные сдвиги биоклиматических зон в ответ на глобальные изменения климата происходят в форме соответствующих сукцессий растительности – независимо от того, каким образом этот процесс формализован в различных глобальных моделях биосферы Земли (см., например, Emanuel *et al.*, 1985; Henderson-Sellers A., 1993; Кондрашева, Кобак, 1996; Belotelov *et al.*, 1996). Поскольку, в глобальном масштабе лесостепная зона представляет собой экотон между двумя типами растительности с существенно перекрывающимися климатическими ареалами, интересны и количественные прогнозы неоднородной модели, и такая ее внутренняя характеристика как вероятность бифуркации "лес или степь" (см. рис. 8), построенная как функция чувствительных к климату параметров среды в строгом соответствии с законами региональных сукцессий.

Сравнивая диапазоны изменений двух вероятностей перехода – к степному и к лесному пути развития растительности, – заметим, что второй диапазон существенно больше первого. Иными словами, в лесостепи вероятность появления дубрав климатически более обеспечена, чем вероятность появления луговой степи. С этой точки зрения, сокращение площади дубрав, наблюдаемое и в России, и по территории Европы, свидетельствует о том, что антропогенное воздействие способно существенно повлиять на исход сукцессии и модифицировать картину, предсказанную с позиций климатического климакса данной зоны. Но это лишь повышает роль региональных моделей сукцессий растительности в деле построения более адекватных глобальных моделей.

В этой связи возникает вопрос, какой могла бы быть динамика системы, если климатический сценарий выходит за пределы диапазона адаптации. В настоящем виде модель неспособна отвечать на такие вопросы, ибо она построена исключительно по данным наблюдений и отражает только наблюдавшиеся траектории сукцессии, т.е. все то, что происходит именно внутри и на границе диапазона адаптации. Расширение модели сверх этого диапазона потребует соответствующего – гипотетического по своей сути – расширения концептуальной схемы сукцессии, и в этом заключается одна из проблем, которые глобальное моделирование ставит перед геоботанической наукой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разработанная модель первичной сукцессии растительности в лесостепной зоне, в которой переходные вероятности поставлены в зависимость от суммы эффективных температур и суммы осадков за вегетационный период, способна учитывать влияние климатических показателей на ход эндогенной сукцессии и представляет собой

удобный и наглядный способ формализации имеющегося геоботанического знания. Нетривиальные сценарии изменения этих показателей в течение прогнозируемого периода делают модельную цепь *неоднородной* во времени и позволяют получать количественные прогнозы динамики растительности в терминах соотношения различных стадий сукцессии в наблюдаемой мозаике и в терминах времени достижения соответствующих стадий.

Перспективы использования моделей такого рода связаны – помимо чисто исследовательских проектов – с разработкой долговременных программ восстановления растительности нарушенных земель с учетом существующих трендов в климатических показателях. Использование подобных моделей для описания сдвигов биоклиматических зон в ответ на глобальные изменения климата определяется тем, насколько достоверно принятый сценарий глобальных изменений выражается в динамике локальных показателей T и H.

В рассмотренной модели учтен лишь наиболее общий – климатогенный – аспект естественного развития растительности, но нет принципиальных препятствий учету иных, более частных, аспектов в более конкретных проектах, для которых модель могла бы служить базовой схемой. В целом авторы убеждены, что марковские модели еще далеко не исчерпали свой потенциал как средства формализованного описания смен фитоценозов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант 96-04-50664.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гребенщиков О.С. Климатическая характеристика ареалов зональных природных экосистем // Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. С. 31–50.

Григорьев А.А., Будыко М.И. О периодическом законе географической зональности // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110. № 1. С. 129–132.

Денисенко Е.А., Александров Г.А. Зарастание отвалов Михайловского горно-обогатительного комбината // Эколого-экономические проблемы биотехнологии в горной промышленности. М.: Московский горный институт, 1990. С. 148–158.

Денисенко Е.А., Каргополова У.Д., Логофет Д.О. Первичная сукцессия растительности в техногенном ландшафте лесостепной зоны (марковская модель) // Изв. РАН. Сер. биол. 1996. № 5. С. 542–551.

Кемени Д.Д., Снелл Д.Л. Конечные цепи Маркова. М.: Наука, 1970. 272 с.

Князьков В.В., Логофет Д.О., Турсунов Р.Д. Попытка марковского описания сукцессии растительности // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1989. № 2. С. 297–301.

Князьков В.В., Логофет Д.О., Турсунов Р.Д. Неоднородная марковская модель сукцессии растительности заповедника Тигровая балка // Математическое моделирование популяций растений и фитоценозов / Под ред. Логофета Д.О. М.: Наука, 1992. С. 37–48.

Кондрашева Н.Ю., Кобак К.И. Возможные изменения локализации природных зон северного полушария при глобальном потеплении климата // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем / Под ред. Израэля Ю.А. Т. 16. С.-Петербург: Гидрометеоиздат, 1996. С. 90–99.

Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.

Логофет Д.О. Экология риска и риск экологии // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. № 6. С. 883–895.

Марчук Г.И. Методы вычислительной математики. М.: Наука, 1980. 535 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. О сукцессиях растительных сообществ // Экология. 1984. № 6. С. 3–11.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.И., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 427 с.

Утехин В.Д. Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем. М.: Наука, 1977. 140 с.

Утехин В.Д., Денисенко Е.А., Кашкарова В.П. и др. Природные геосистемы Центральной лесостепи Русской равнины / Под ред. Грина А.И. М.: Наука, 1988. С. 53–82.

Belotelov N.V., Bogatyrev B.G., Kirilenko A.P., Venevsky S.V. Modelling of time–dependent biome shifts under global climate changes // Ecol. Modelling. 1996. V. 87. P. 29–40.

Emanuel W.R., Shugart H.H., Stevenson M.P. Climate change and the broad scale distribution of terrestrial ecosystem complexes // Climatic Change. 1985. № 7. P. 29–43.

Henderson-Sellers A. Continental vegetation as a dynamic component of a global climate model: a preliminary assessment // Climatic Change. 1993. V. 23. P. 337–377.

Horn H.S. Markovian properties of forest successions // Ecology and Evolution of Communities / Ed. by Cody M.L., Diamond J.M. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press, 1975. P. 196–211.

Horn H.S. Succession // Theoretical Ecology: Principles and Applications. 2nd ed. / May R.M. (ed.) Oxford: Blackwell, 1981. P. 253–271.

Jeffers J.N.R. An Introduction to Systems Analysis: with ecological applications. London: Edward Arnold, 1978. 198 p. (Русский перевод: Джефферс Дж. Введение в системный анализ: применение в экологии. М.: Мир, 1981. 252 с.)

Shugart H.H., West D.C. Forest succession models // Bioscience. 1980. V. 30. P. 308–313.

Usher M.B. Markovian approaches to ecological succession // J. Anim. Ecology. 1979. V. 48. P. 413–426.

Inhomogeneous Markov Models for Succession of Plant Communities: New Perspectives on an Old Paradigm

D. O. Logofet, E. A. Denisenko, and L. L. Golubyatnikov

Institute of Atmospheric Physics, Russian Academy of Sciences, 3 Pyzhevsky Per., Moscow, 109017 Russia

Succession models, designed as random Markov chains, serve as a convenient tool to describe, in formal terms, the course of phytocenosis changes, since they exhibit a common mathematical property (the convergence to a stable limit distribution) that conforms to the main paradigm of succession theory (successive movement from the pioneer stages to the steady (poly)climax ones). However, time-homogeneous models (with constant values of transition probabilities) can hardly be regarded a reliable tool for long-term prognosis, as they rely on the hypothesis of environmental invariance. In the new-generation models, which are exemplified for succession occurring on spoil-banks of an open ore-mining in the forest-steppe zone, the transition probabilities are set in relation to the key factors that influence the rate of successional changes, namely, the thermic and the moistening factors. The adaptation range of vegetation is found in these factors by the time-series analysis of weather data, and the transition matrix of the model is constructed as a function of two variables defined over the range. Nontrivial scenarios of how the factors vary with time over a forecast period render the chain inhomogeneous in time and enable one to gain quantitative predictions at the same confidence level as an adopted scenario. The prospects are addressed for using such models to describe the shifts of bioclimatic zones in response to global climate changes.