

УДК: 51-76

Признаки стохастической детерминированности автогенной сукцессии лесных экосистем

В марковских моделях

А. В. Немчинова

Россия, 156000, г. Кострома, Сенной пер., д. 15, кв. 48

E-mail: nemanvic@rambler.ru

Получено 12 февраля 2016 г.,
после доработки 7 апреля 2016 г.

В статье описывается метод моделирования хода сукцессии лесных экосистем до климаксовой стадии с помощью построения марковской цепи. Показаны возможности метода устанавливать закономерности ходов сукцессии в собственных временах формирования лесных экосистем. В отличие от традиционных методов моделирования сукцессии на основе смен типов растительности, за переходные стадии разрабатываемой модели приняты варианты сформированности вертикальной структуры лесных сообществ и их насыщенности поздне-сукцессионными видами. Длительность сукцессионных ходов из любого состояния устанавливается не в абсолютных временных единицах, а рассчитывается по средним числам шагов до попадания в климакс в единой временной шкале. Выявлено свойство восстанавливающейся растительности, определенное как *признак стохастической детерминированности* хода автогенной сукцессии. Приведены свидетельства того, что ход и темп лесной сукцессии стохастически детерминированы внутренними особенностями пространственной и популяционной организации сообществ.

Ключевые слова: моделирование хода сукцессии, марковская цепь, темп сукцессии, вертикальная структура сообществ, стохастический детерминизм, собственные времена формирования сообществ

Marks of stochastic determinacy of forest ecosystem autogenous succession in Markov models

A. V. Nemchinova

kv. 48, 15 Haymarket per., Kostroma, 156000, Russia

Abstract. — This article describes a method to model the course of forest ecosystem succession to the climax state by means of a Markov chain. In contrast to traditional methods of forest succession modelling based on changes of vegetation types, several variants of the vertical structure of communities formed by late-successional tree species are taken as the transition states of the model. Durations of succession courses from any stage are not set in absolute time units, but calculated as the average number of steps before reaching the climax in a unified time scale. The regularities of succession courses are revealed in the proper time of forest ecosystems shaping. The evidences are obtained that internal features of the spatial and population structure do stochastically determine the course and the pace of forest succession. The property of developing vegetation of forest communities is defined as an *attribute of stochastic determinism* in the course of autogenous succession.

Keywords: modeling course of succession, Markov chain, pace of forest succession, vertical structure of forest communities, stochastic determinism, proper time of forest ecosystem shaping

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2016, vol. 8, no. 2, pp. 255–265 (Russian).

Введение

Моделирование сукцессионной динамики лесных насаждений с применением математического аппарата — один из успешно развиваемых научных инструментов лесохозяйственного прогнозирования, предметом которого в исследованиях выступают смена и ход роста древостоев, их изреживание и горизонтальная структура, смена типов леса и типов растительности, динамика продуктивности лесов, динамика популяций лесообразующих пород, формирование их возрастной и онтогенетической структуры, потоки элементов почвенного питания. Разработкой имитационной модели роста леса и круговорота элементов в лесных экосистемах EFIMOD, совмещающей популяционный и балансовый (с учетом прироста биомассы и биологического круговорота) подходы, занимался А. С. Комаров со своими коллегами (Моделирование динамики..., 2007; Chertov et al., 1999, 2003; Komarov et al., 2003). Практической значимостью этой и других разрабатываемых моделей сукцессий на лесных территориях в конечном итоге является разработка стратегий и методов управления лесными ресурсами и природоохранными ценностями.

Успешность прогнозирования хода восстановительной сукцессии, даже при вербальном моделировании, проблематична из-за несоответствия собственных времен формирования лесных сообществ со временем проведения наблюдений за ними. Исследователи вынуждены собирать данные на примерах пространственных сукцессионных рядов вместо изучения изменений во времени. Многообразие вариантов лесных сообществ, восстанавливаемых в местах нарушений (вырубок, пожаров и массовых ветровалов), неочевидность и асинхронность переходов из одной стадии сукцессии в другую, а также непредсказуемая продолжительность их пребывания в каждой из стадий наводят наблюдателя на мысль, что каждое ожидаемое в определенный момент времени состояние лесного сообщества в ходе сукцессии, как событие, случайно и имеет разную вероятность проявления. Длительности текущей и последующих стадий любого конкретного сообщества также спонтанны.

Без учета возможной разнородности исходов лесовосстановления управление восстановительными процессами в местах лесозаготовок нацелено на фиксированные сроки повторностей сплошных рубок на одних и тех же участках. Формирование лесных сообществ ограничено периодичностью сплошных рубок в соответствии с установленным возрастом рубки, который, например в южной тайге, составляет 81 год в хвойных насаждениях, 61 — в березовых, 41 год — в осиновых. Растительность, как правило, не успевает восстановиться даже до своего исходного (дорубочного) состояния за нормативно установленные сроки. Игнорирование и недоучет закономерностей сукцессионного развития лесных сообществ в лесоправлении приводят к неуправляемости процессами лесовосстановления и продуктивностью лесов, к их структурной деградации [Немчинова, 2014], к накоплению потерь видového и популяционного разнообразия, снижению устойчивости и в конечном итоге к тотальным сменам лесного покрова.

Цель настоящей работы: используя инструмент моделирования хода сукцессии лесных сообществ с помощью марковских цепей, выявить закономерности стохастически зависимых направлений и темпов автогенной сукцессии при условии типизации стадий по признакам близости состояний сообществ к стадии климакса.

Описание предлагаемого подхода

В моделях, которые в качестве стадий сукцессии рассматривают типы растительности, соответствующий формализм вносит в прогнозирование неизмеримые ошибки, так как приходится прибегать к той или иной условной классификации растительности. Наблюдения в природе показывают, что проявление признаков установленных стадий происходит асинхронно. Градация стадий сукцессии в абсолютных временных единицах (в годах, месяцах) также некорректна, поскольку их длительность зависит от целого комплекса факторов и варьирует в широком диапазоне.

Теоретически адекватная модель хода сукцессии должна отражать причинные механизмы последовательности смен состояний лесных экосистем и сходимости к терминальному состоянию, но марковский формализм изначально развивался как чисто феноменологический [Логофет, 2010]. Поэтому вместо типизации растительности и установления абсолютного возраста стадий сукцессии интересно заложить в модель *единую относительную шкалу* оценки сукцессионных состояний лесных экосистем и темпов сукцессии из любого их состояния, описываемого в натуре. При этом модель не должна терять функциональности для лесных экосистем в границах пространственных единиц любого приемлемого размера.

Чтобы определиться с временной шкалой хода сукцессии, необходимо выбрать эталон терминальной стадии и времени ее достижения. Ответить на вопрос «Восстановилась ли лесная экосистема в ходе сукцессии после сплошной вырубki?» с позиций популяционной парадигмы [Смирнова, 2009], значит определить, насколько популяционно-демографическая структура [Смирнова и др., 2001] модифицированных лесных сообществ отличается от структуры климаксового (квазиклимаксового) сообщества [Смирнова и др., 2008], принимаемого нами за эталон. Время его достижения из любой заданной стадии сукцессии при таком подходе определяем как долю по отношению к длительности всего хода сукцессии до климакса, принимаемой за единицу.

В предлагаемом методе оценки сукцессионных ходов до климаксового состояния используется марковская цепь с дискретным шагом [Кемени, Снелл, 1970; Kemeny, Snell, 1976; Логофет, 2010]. В ориентированном графе модели 32 вершины, отождествляемые со стадиями (подстадиями) сукцессии, которые установлены по признакам ярусности в вертикальной структуре лесных сообществ и позициям популяций деревьев в их составе [Немчинова, 2014]. Ход сукцессии от стадии к стадии отслеживается по взаимопереходам растущих деревьев из подъяруса в верхний подъярус, постепенное заполнение которых приводит к терминальному состоянию (под номером 32), которое не покидается и называется *поглощающим* в терминологии марковских цепей [Кемени, Снелл, 1970; Kemeny, Snell, 1976; Логофет, 2010]. Участие древесных лесообразующих пород поздних стадий сукцессии в вертикальной структуре сообществ варьирует, но архитектура любого лесного сообщества в бореальной зоне формируется прежде всего елью — главным, высококонкурентным лесообразователем. В терминальной стадии, облик которой списан с эталонных лесов полигона исследования, ель присутствует в каждом подъярусе, ей сопутствуют другие породы поздних стадий сукцессии: пихта, клен, липа, береза, ива козья, рябина [Немчинова, 2005]. Формирование вертикальной структуры восстанавливаемых в ходе сукцессии сообществ отражает динамику популяций древесных пород [Смирнова и др., 2001], поэтому каждое из состояний вертикальной структуры (рис. 3) принимается за стадию (подстадию) автогенной сукцессии.

Объект исследования и методика сбора материала

Полигон исследования (44°9'50,6029" в. д., 58°53'19,1437" с. ш., 250–400 м над ур. м.) площадью ок. 500 тыс. га располагается в бассейне р. Унжи — крупного притока р. Волги, в Кологривском районе Костромской области, в центральной части которого — территория заповедника «Кологривский лес» и его ядро, где на площади около 1 тыс. га сохранились и преобладают южнотаежные массивы пихтово-еловых лесов с доминированием ели (*Picea abies* (L.) Karst.) и содоминантами: березой пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), липой мелколистной (*Tilia cordata* Mill.), кленом остролистным (*Acer platanoides* L.), ивой козьей (*Salix caprea* L.), рябиной обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.), пихтой сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). На протяжении как минимум двух поколений южнотаежного лесообразователя — ели (средний возраст в древостоях — около 250 лет) — лесной массив не подвергался рубкам и пожарам, характеризуется абсолютно разновозрастной мозаично-ступенчатой структурой древостоев. На окружающих ядро заповедника территориях, растительность которых нарушена рубками, пожарами и массовыми ветровалами, преобладают раннесукцессионные виды древесных пород: береза пушистая и осина (*Populus tremula* L.); им могут сопутствовать другие перечисленные породы [Немчинова, 2005; Ландшафты и экологическая сеть..., 2013].

Обработано 555 геоботанических описаний растительных сообществ, выполненных в 2006–2011 гг. в модельном лесном массиве, включающих 88 описаний эталонных лесов ядра заповедника и 467 описаний растительности, нарушенной сплошными вырубками и пожарами в диапазоне от нулевой до 80-летней давности. Геоботанические описания выполнены по стандартной методике [Методические подходы..., 2010].

Описание модели сукцессии

За один дискретный шаг марковской цепи (фактическая длительность которого не задана) акт перехода древостоя в верхний подъярус может сопровождаться одновременными событиями: часть деревьев задерживается в своем подъярuse; все деревья или их часть подрастают из нижнего подъяруса; все деревья или их часть погибают. В матрице переходов в строках и столбцах указаны номера состояний вертикальной структуры от 1 до 32, при этом последовательность переходов из состояния в состояние не соответствует порядку нумерации (рис. 3). Переход из каждого состояния i возможен не в любое другое состояние j , так как за 1 шаг, по условию модели, древостой может подняться только на 1 подъярус или задержаться в этом состоянии i без изменений. Число альтернативных переходов из одной стадии, согласно ориентированному графу, различно и колеблется от 1–2 при переходе, например, из стадии № 1 (состояние без возобновления древесных пород) до 23 при переходе из стадии № 11 (таблица 1).

Таблица 1. Примеры построения матриц переходных вероятностей

$i \backslash j$	1	2	3	4	5	6	7	8	ex_i
1	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	2
2	0	0,33	0,33	0,33	0	0	0	0	3
3	0	0	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	6

$i \backslash j$	1	2	3	4	5	6	7	8	ex_i
1	0,54	0,46	0	0	0	0	0	0	2
2	0	0,30	0,28	0,42	0	0	0	0	3
3	0	0	0,18	0,26	0,13	0,08	0,08	0,27	6

Примечание. Слева — фрагмент матрицы переходных вероятностей при допущении равновероятности альтернативных переходов. Справа — фрагмент откалиброванной матрицы переходных вероятностей с вероятностями альтернативных переходов, пропорциональными числу сообществ на полигоне исследования. ex_i — число исходящих переходов из стадии i .

Вероятности случайных переходов по стадиям за 1 шаг собраны в матрице *переходных вероятностей*, или *переходной матрице* [Логофет, 2010] (таблица 1):

$$\mathbf{P} = [p_{ij}], \quad (1)$$

где p_{ij} — вероятность перехода из стадии i в стадию j . Распределение вероятностей переходов за 1 шаг $p_{i1}, p_{i2}, \dots, p_{in}$ (согласно марковскому свойству) зависит только от i и обладает *стохастическим* свойством:

$$0 \leq p_{ij} \leq 1, \quad \sum_{j=1}^n p_{ij} = 1, \quad i = 1, \dots, n, \quad n = 32. \quad (2)$$

Состояние сукцессии в моменты $t = 0, 1, 2, \dots$ описывается *стохастическим* вектором [Логофет, 2010]:

$$\mathbf{x}(t) = [x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)], \quad (3)$$

где $x_j(t)$ есть вероятность состояния j ($j = 1, \dots, n$) в момент t , а модельная траектория сукцессионного хода от любого распределения стадий $\mathbf{x}(0)$, в частности из одной выбранной начальной стадии, задается уравнением

$$\mathbf{x}(t) = \mathbf{x}(0)\mathbf{P}^t, \quad t = 0, 1, 2, \dots, \quad (4)$$

Финальное распределение \mathbf{x}^* вероятностей стадий в нашем случае равно

$$\mathbf{x}^* = [0, \dots, 0, 1] \quad (5)$$

(где 1 соответствует климаксовой стадии № 32).

Матричный аппарат теории конечных марковских цепей позволяет получить оценку времени достижения поглощающих состояний. Относительные, стохастически зависимые длительности сукцессионных ходов устанавливаем по средним числам шагов до попадания в климакс, которые вычисляются по *фундаментальной* матрице [Кемени, 1970; Логофет, 2010; Kemeny et al., 1976]:

$$T = (I - Q)^{-1}. \quad (6)$$

Для этого переходная матрица \mathbf{P} представляется в блочно-диагональном виде из следующих подматриц:

$$\mathbf{P} = \left[\begin{array}{c|c} Q & R \\ \hline 0 & I \end{array} \right]. \quad (7)$$

Здесь Q — матрица 31×31 , элементы которой определяют переходы между непоглощающими состояниями; $I = \text{diag}\{1\}$ — диагональная единичная «матрица»; $\mathbf{0}$ — матрица 1×31 , состоящая из нулей; R — матрица 31×1 , элементы которой определяют переходы из непоглощающих состояний в поглощающее.

Каждый элемент t_{ij} фундаментальной матрицы T показывает среднее число моментов пребывания в непоглощающем состоянии j , если цепь исходит из состояния i ; поэтому среднее число M_i шагов до поглощения получается суммированием чисел t_{ij} по каждой строке [Логофет, 2010]:

$$M_i = \sum_{j=1}^n t_{ij}, \quad i = 1, \dots, 31. \quad (8)$$

После этого относительные, *стохастически зависимые* длительности сукцессионных ходов определяются для каждой из начальных стадий по отношению к максимальному из значений строчных сумм (8).

Модель, построенную при допущении равновероятности альтернативных переходов, назовем *теоретической*:

$$p_{ij} = \frac{1}{ex_i}, \quad (9)$$

где ex_i — число исходящих альтернативных переходов из стадии i (таблица 1).

Чтобы приблизить теоретическую модель к реальности, построили три других варианта модели — на основе откалиброванных переходных матриц, правдоподобие переходов в которых принято пропорциональным частоте встречаемости растительных сообществ в различных состояниях их вертикальной структуры, описанных: 1) на полигоне исследования; 2) в ядре заповедника; 3) на остальном, нарушенном вырубками, участке (таблицы 2, 3). Распределение сообществ в разных стадиях на полигоне исследования приведено в таблице 2, примеры составления матриц переходных вероятностей — в таблице 1. Указанные модели построены на разных по объему выборках описаний сообществ, приуроченных к несходным по площади и по степени антропогенной нарушенности участкам, с разным числом ландшафтов [Ландшафты и экологическая сеть..., 2013] (таблица 3).

Обозначим a_j число сообществ в стадии j ($j = 1, 2, \dots, n$). При калибровке переходных матриц вероятность каждого альтернативного перехода из i в j рассчитывалась как доля числа a_j от суммы чисел сообществ в тех стадиях, куда переход из i возможен, — множество таких стадий

(индексов j) обозначим через Ω_i ($i = 1, 2, \dots, n$). Формально $j \in \Omega_i$, если и только если $p_{ij} \neq 0$. Тогда

$$p_{ij} = a_j / \sum_{k \in \Omega_i} a_k, \quad i, j = 1, 2, \dots, n. \quad (10)$$

Легко показать, что сумма элементов в каждой строке равна при этом 1.

Таблица 2. Распределение сообществ в различных стадиях на полигоне исследования

№ стадии	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	
Число ex_i	2	3	6	5	6	9	10	8	4	9	18	10	15	15	16	13	2	3	6	6	4	5	6	12	9	10	6	8	10	9	10	1	
	Число a_j сообществ:																															КВ	
на полигоне исследования	28	24	22	33	16	10	10	34	19	23	18	6	21	69	11	52	10	12	2	4	3	13	13	6	9	3	2	20	16	7	6	33	81,2
в ядре заповедника	0	0	3	5	1	4	2	7	1	0	1	0	5	4	0	6	2	2	2	2	0	6	1	3	4	2	1	6	6	0	0	12	92,7
на нарушенном участке	28	24	19	28	15	6	8	27	18	23	17	6	16	65	11	46	8	10	0	2	3	7	12	3	5	1	1	14	10	7	6	21	84,7

КВ — коэффициент вариации

За эталон «дистанции» до климакса принимаем самый длинный сукцессионный ход, т. е. наибольшее (по индексу i) из значений суммы (8) и относительные длительности сукцессионных ходов (N_i) рассчитываем по формуле

$$N_i = M_i / M_{\max}, \quad i = 1, 2, \dots, 32. \quad (11)$$

Соотнесенные с максимальной величиной, средние числа шагов до поглощения прогнозируют относительное время достижения климакса.

Признаки стохастической детерминированности хода автогенной сукцессии

Сравнительный анализ длительностей сукцессионных ходов, полученных с помощью теоретической модели (с допущением равновероятности переходов) и трех вариантов моделей с откалиброванными переходными матрицами, показал, что средние времена достижения поглощающего климаксового состояния лесных сообществ на полигоне в среднем короче почти в 3 раза (таблица 3), чем теоретически возможные. Прогнозируются более короткие длительности сукцессионных ходов для описанных сообществ, которые в среднем также в 1,5 раза короче длительностей, рассчитанных по теоретической модели.

Выявленное свойство развивающейся древесной растительности в сообществах можно определить как *признак стохастической детерминированности* хода автогенной сукцессии, а полученные значения (таблица 3) показывают уровень этого проявления, по крайней мере для сообществ полигона исследования.

Максимальные значения среднего числа (M_i) шагов до климаксовой стадии, рассчитанных по теоретической модели и по моделям с калиброванными переходными матрицами, совпадают на сравнительных графиках для всех вариантов моделей в отношении следующих стадий: 1, 9, 12, 17, 21, 23, 27 (рис. 1). Такие состояния — своего рода мини-поглощающие состояния, или стадии *стагнации*, которые, участвуя в цепочках взаимопереходов (марковских цепях), задерживают темп хода сукцессии при попадании в них.

Таблица 3. Результаты расчета длительностей прогнозируемых сукцессионных ходов по модели с откалиброванной переходной матрицей

Варианты модели с откалиброванными переходными матрицами	В сравнении с теоретической моделью	
	усредненное число шагов до климаксовой стадии	относительная длительность сукцессионных ходов N_{av}
Вариант 1 с учетом 555 описаний на территории полигона исследований площадью ок. 500 тыс. га; 8 типов ландшафтов	< в 2,69 раза	< в 1,54 раза
Вариант 2 с учетом 88 описаний эталонного участка малонарушенных лесов заповедника «Кологривский лес» площадью ок. 1 тыс. га; 1 тип ландшафта	< в 3,16 раза	< в 1,37 раза
Вариант 3 с учетом 467 описаний нарушенного сплошными вырубками участка на площади, за исключением площади ядра заповедника	< в 2,48 раза	< в 1,52 раза
В среднем:	< в 2,77 раза	< в 1,48 раза

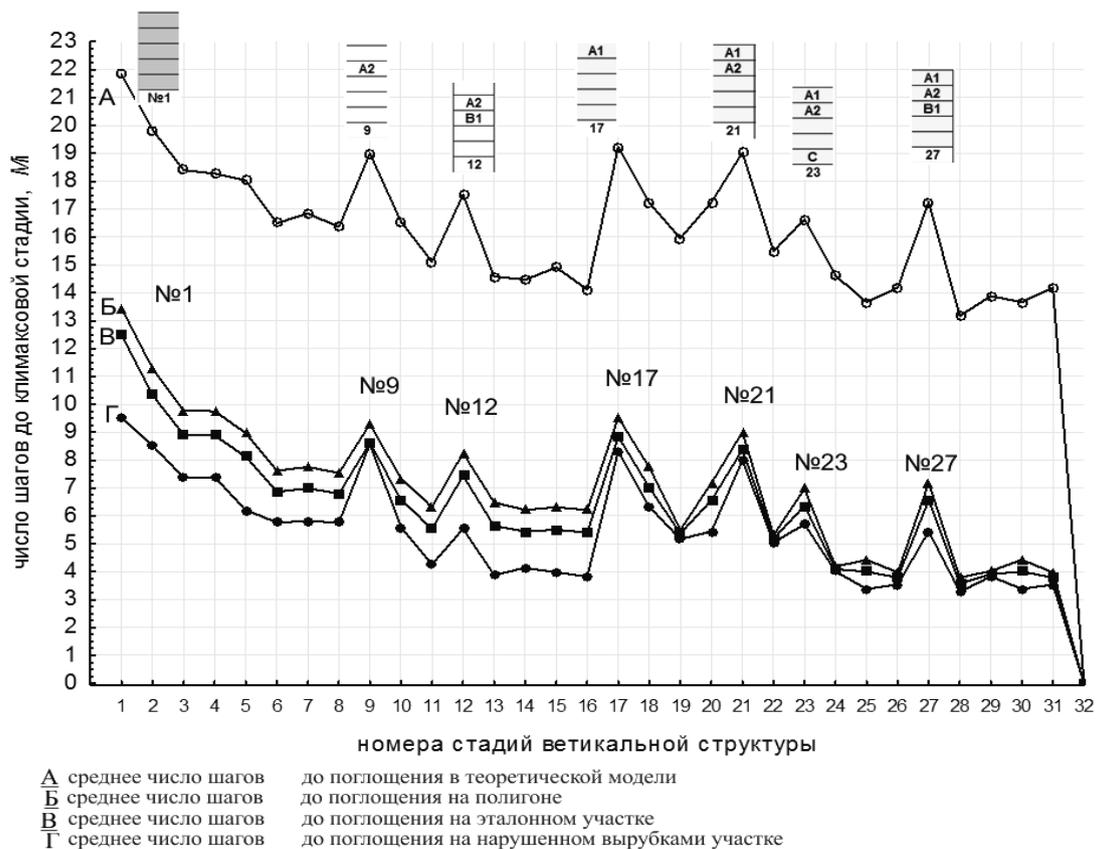


Рис. 1. Положение стадий стагнации в ходе сукцессии на сравнительных графиках значений средних чисел шагов до климаксовой стадии, M_i

Все стадии до № 17 характеризуются превосходством числа альтернативных переходов, исходящих из этих стадий, над числом входящих переходов в них из других стадий:

$$ex_i > en_i; \tag{12}$$

здесь ex_i — число исходящих переходов из стадии i , en_i — число входящих переходов в стадию i . Все последующие стадии, и особенно близкие к терминальной, имеют больше входящих переходов, чем исходящих, что характеризует их «поглощающие» свойства. В стадии № 21 имеем $ex_i - en_i = 0$ (таблица 4).

Таблица 4. Соотношение исходящих и входящих переходов для различных стадий

№ стадии	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
ex_i	2	3	6	5	6	9	10	8	4	9	18	10	15	15	16	13	2	3	6	6	4	5	6	12	9	10	6	8	10	9	10	1
en_i	1	2	3	3	3	6	5	5	3	6	9	5	10	9	8	8	3	6	9	9	4	9	9	14	17	14	8	14	14	15	12	13
$en_i - ex_i$	-1	-1	-3	-2	-3	-3	-5	-3	-1	-3	-9	-5	-5	-6	-8	-5	1	3	3	3	0	4	3	2	8	4	2	6	4	6	2	12

Примечание. В расчет взяты числа переходов без допущения гибели деревьев за 1 шаг модели.

Чем сильнее проявляются «поглощающие» свойства стадий, тем меньше средние числа шагов до климаксовой стадии (коэффициент корреляции $-0,49$). Та же зависимость числа переходов в варианте расчетов с учетом гибели деревьев при переходе за 1 шаг имеет обратный знак — коэффициент корреляции $+0,49$, что связываем с началом распада древостоев на последних стадиях сукцессии и возвратом в более ранние стадии. Стадии 11 и 15 в ходе сукцессии протекают быстрее, поскольку из этих стадий много больше вариантов переходов, чем входов в них (таблица 4).

Наиболее часто встречаемые состояния на двух участках полигона исследования совпадали в отношении стадий 4, 8, 16, 28, 32 (рис. 2). Является ли совпадение пиков максимумов чисел сообществ определенных стадий результатом влияния условий среды или оно обусловлено особенностями «поведения» биоты в ходе сукцессии? Если бы только ландшафтные условия и сложившаяся после антропогенных нарушений фитоценотическая обстановка определяли распределение стадий на территории, то частоты их встречаемости на нарушенном вырубками участке и в ядре заповедника не должны были совпасть, поскольку размер последнего значительно меньше (1 тыс. га против 500 тыс. га), располагается он только в пределах одного типа ландшафта против 10 типов на остальной территории [Ландшафты и экологическая сеть..., 2013; Немчинова, 2005], и представлен почти на порядок меньшей выборкой описаний (таблица 3).

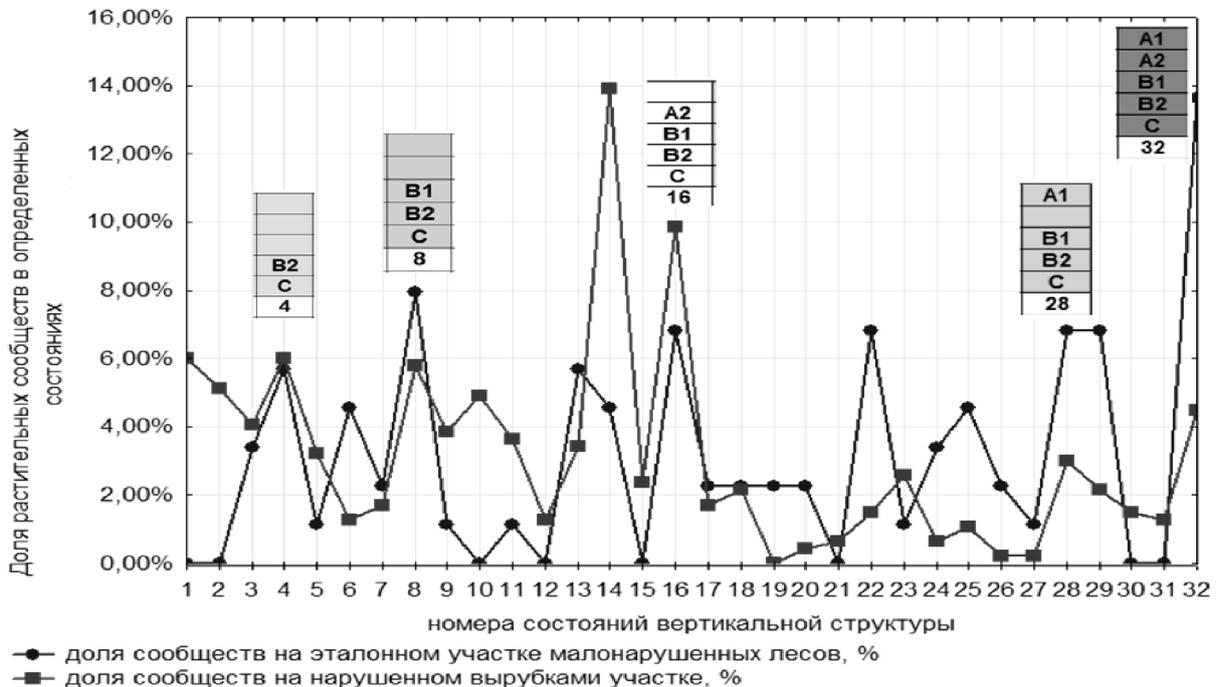


Рис. 2. Наиболее часто встречаемые состояния вертикальной структуры лесных сообществ

Оценили положение «особенных» состояний вертикальной структуры в модели сукцессии. Стадии стагнации, вовлеченные в «паутину» возможных взаимопереходов, располагаются в начальных положениях квадратных блоков, очертания которых вырисовались на схеме мат-



Рис. 4. Изменение числа стадий, вовлеченных во взаимодействия, в серии блоков взаимодействий переходной матрицы (рис. 3), начиная с блока начальных стадий сукцессии к блоку с терминальной стадией

Заключение

Получены свидетельства, что ход и темп сукцессии лесных сообществ «стохастически детерминированы» [Шноль, 1979; Anand, 1997] внутренними особенностями их организации. В мозаике случайных взаимодействий выделяются особые стадии: 1) состояния вертикальной структуры, попадание в которые в ходе автогенной сукцессии приводит к задержке или ускорению восстановления климаксового состояния, что обусловлено сложившейся к этим моментам популяционной структурой древесных эдификаторов в сообществе; 2) наиболее часто встречаемые состояния вертикальной структуры, через которые проходит максимальное число возможных траекторий хода сукцессии. Несмотря на разнообразие возможных вариантов случайных переходов из стадии в стадию, растительность формируется по определенным траекториям хода сукцессии, которые в среднем оказываются короче, чем если бы реализовывались все возможные варианты перебора стадий. Это может быть связано с внутренними возможностями самоорганизации биоты: используя случайные варианты своего развития, в конечном итоге выбирать пути минимизации энергетических затрат в ходе сукцессии сообществ, что определяется особыми сочетаниями пространственных и внутриценотических условий. «Выбор» таких траекторий хода сукцессии сказывается на экономии времени для восстановления устойчивого климаксового состояния.

Потенции видов лесообразующих пород поздних стадий сукцессии могут оставаться нереализованными по причине образования особых внешних — экотопических — условий (экотопический субклимакс), в виду недостатка или полного отсутствия, диаспор этих пород (диаспорический субклимакс) [Смирнова, 2004]. Однако наряду с внешними причинами действуют внутренние, которые независимо от них, стохастически задают определенный темп и траекторию хода автогенной сукцессии, что обеспечивается особенностями пространственной организации сообществ и внутриценотическими отношениями между его участниками.

Лучшие почвенные и иные благоприятные экологические условия могут отразиться на увеличении видимой скорости роста древостоев, но это не значит, что все стадии сукцессии будут пройдены одинаково быстро. При стечении ряда обстоятельств, в том числе под воздействием внешних факторов, быстрый рост древостоя может привести к одной из стадий, например с максимальным значением среднего числа шагов до климакса, прохождение через которую закономерно увеличит длительность хода сукцессии. Напротив, попадание в стадии, из которых вероятности выходов выше, ускорит темп сукцессии. Такие изменения — ускорения — торможения — практически неуловимы наблюдателем, и достоинство предложенной модели —

это возможность выявлять закономерности хода сукцессии и выражать их в единицах собственного времени формирования лесных экосистем.

Благодарности

Автор благодарит Д. О. Логофета за интерес, проявленный к работе, ценные замечания и советы.

Список литературы

- Кемени Д. Д., Снелл Д. Л.* Конечные цепи Маркова. — М.: Наука, 1970. — 272 с.
- Ландшафты и экологическая сеть Костромской области. Ландшафтно-географические основы проектирования экологической сети Костромской области: монография / А. В. Хорошев, А. В. Немчинова, В. О. Авданин; ред. Г. Д. Неганова. — Кострома : КГУ им. Н. А. Некрасова, 2013. — 428 с.
- Логофет Д. О.* Марковские цепи как модели сукцессии: новые перспективы классической парадигмы // Лесоведение. — 2010. — № 2. — С. 46–59.
- Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / Л. Б. Заугольнова, Т. Ю. Браславская (отв. ред.). — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. — 383 с.
- Немчинова А. В.* Дифференциация лесных фитоценозов бассейна р. Понга на примере ландшафтов Кологривского леса: Дисс. канд. биол. наук. — Сыктывкар, 2005. РГБ ОД, 61:05-3/600. — 251 с.
- Немчинова А. В.* Оценка структурной деградации лесных экосистем и их восстановительного потенциала с помощью марковской модели сукцессии // Вестник КГУ им. Н. А. Некрасова. — 2014. — № 7 (20). — С. 70–75.
- Смирнова О. В.* Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение. — 2004. — № 3. — С. 15–27.
- Смирнова О. В.* Роль популяционной парадигмы в познании экосистемных процессов // Вестник Удмуртского университета. — 2009. — Вып. 1. — Сер. Биология. Науки о Земле. — С. 80–86.
- Смирнова О. В., Бобровский М. В., Ханина Л. Г.* Оценка и прогноз сукцессионных процессов в лесных ценозах на основе демографических методов // Бюллетень московского общества испытателей природы, отд. биологии. — 2001. — Т. 106, Вып. 5. — С. 25–33.
- Смирнова О. В., Торопова Н. А.* Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Успехи современной биологии. 2008. — Т. 128, № 2. — С. 129–144.
- Шноль С. Э.* Физико-химические факторы биологической эволюции. — М.: Наука, 1979. — 263 с.
- Anand M., Orloci L.* Chaotic dynamics in a multispecies community // Environmental and Ecological Statistics. — 1997. — Vol. 4. — P. 337–344.
- Kemeny J., Snell L.* Finite Markov Chains. — New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo: Springer-Verlag, 1976. — 238 p.