

УДК 519.217.2:574.42

СУКЦЕССИЯ, ВЫЗВАННАЯ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬЮ БОБРА (*Castor fiber* L.): I. УРОКИ КАЛИБРОВКИ ПРОСТОЙ МАРКОВСКОЙ МОДЕЛИ

© 2014 г. Д. О. Логофет¹, О. И. Евстигнеев², А. А. Алейников³, А. О. Морозова⁴

Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН
119017 Москва, Пыжевский пер., 3
e-mail: danilal@postman.ru

²*Государственный природный биосферный заповедник “Брянский лес”*
242170 Брянская обл., ст. Нерусса
e-mail: quercus_eo@mail.ru

³*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН*
117997 ГСП-7 Москва, Профсоюзная ул., 84/32
e-mail: aaacastor@gmail.com

⁴*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова*
Механико-математический факультет
119991 Москва ГСП-1, Ленинские горы, МГУ, дом 1, Главное здание
e-mail: anaksia@mail.ru

Поступила в редакцию 27.05.2013 г.

Однородная марковская цепь из трех агрегированных состояний “пруд – болото – лес” предложена в качестве модели циклических зоогенных сукцессий, вызванных жизнедеятельностью бобра *Castor fiber* L. (СВЖБ), в лесном биогеоценозе. Для калибровки переходной матрицы цепи оказалось достаточно данных исследований, проведенных в заповеднике “Брянский лес” в 2004–2008 гг. По формулам теории конечных однородных цепей Маркова получены основные результаты калиброванной модели: стационарное распределение вероятностей состояний цепи, матрица (T) средних времен первого достижения и средние длительности (M_j) стадий сукцессии. Первое показывает распределение относительных площадей под стадиями сукцессии при длительном сохранении существующих тенденций и темпов сукцессионных переходов – оно оказалось близким к наблюдаемому. Матрица T обеспечивает количественные характеристики циклического процесса, уточняя диапазоны для длительности стадий, предложенные экспертами в концептуальной схеме сукцессии. Расчетные величины M_j выявляют потенциальные несоответствия между эмпирическими данными, обобщающим их экспертным знанием и принятыми постулатами математической модели. Расчетное значение M_2 оказалось вне экспертного диапазона, и это дало повод усомниться в справедливости соответствующей экспертной оценки, выбранном способе агрегации состояний цепи или/и точности данных, т.е. извлечь определенные “уроки” из не вполне удачной калибровки. Среди возможных направлений совершенствования модели обсуждаются: дезагрегация агрегированных состояний растительности, отказ от постулата однородности во времени или от марковского свойства цепи.

Согласно современным представлениям, движущей силой сукцессионных преобразований сообществ в лесном биоценозическом покрове могут выступать разные группы животных: муравьи, птицы, мелкие мышевидные грызуны, копытные и др. (Veга, 2000; Линдемман, 2004; Рубашко и др., 2010; Северцов, 2012; Евстигнеев, Воеводин, 2013). В ненарушенном биоценозическом покрове долин малых рек сукцессионные преобразования определяются деятельностью речного бобра

Castor fiber L. (Синицин, Русанов, 1989; Евстигнеев, Беляков, 1997; Восточноевропейские ..., 2004; Завьялов и др., 2005; Данилов и др., 2007; Речной ..., 2012). Следующие процессы наиболее значимы для СВЖБ в долинах малых рек: 1) строительство запруд, при котором изменяется почвенно-гидрологический режим территории (Morgan, 1868; Синицин, Русанов, 1989; Завьялов, 1999) и создается наиболее крупная мозаика растительного покрова (Восточноевропейские...,

1994; Popadyuk et al., 1995; Смирнова, 1998); 2) использование территории по “переложной” системе, при которой бобры на некоторое время оставляют поселения и уходят в другие места. Эта система вызывает циклическое развитие сообществ и их пространственное перераспределение вдоль реки (Евстигнеев, Беляков, 1997; Евстигнеев и др., 1999; Алейников, 2010, 2011).

Марковские цепи как простой тип случайных процессов служат средством формального описания хода сукцессии (Horn, 1975; Jeffers, 1978; Логофет, 2010). Предполагается, что определены *стадии* рассматриваемой сукцессии и известна схема переходов между ними – *концептуальная схема* сукцессии, – которая содержит конечное число выделенных типов растительности или растительных ассоциаций и указания на порядок их следования (или альтернативные порядки) в сукцессионном ряду. Состояния цепи отождествляются со стадиями сукцессии, а концептуальная схема предопределяет структуру матрицы переходных вероятностей цепи (за один шаг по времени), или *переходной матрицы*, и задача построения адекватной модели сводится к *калибровке* этой матрицы по эмпирическим данным. Калиброванная модель придает количественный характер тому экспертному знанию, которое данной моделью формализуется, и в частности, позволяет оценить средние длительности отдельных стадий, средние времена достижения климаксного состояния из любой другой стадии или среднее время возврата к пройденной стадии, когда речь идет о циклической сукцессии.

В настоящей статье построена простейшая марковская модель циклической СВЖБ в долинах малых рек заповедника “Брянский лес” и предпринята попытка ее калибровки по данным исследований 2004–2008 гг. Результат калибровки выявил некоторое несоответствие между моделью, эмпирическими данными и экспертными оценками длительности стадий, а анализ возможных причин несоответствия позволил сформулировать ряд методических выводов – “уроков калибровки”, – определивших направления дальнейшего совершенствования модели.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объекты. Объектами исследования служили комплексы лесных и нелесных сообществ в поймах малых рек заповедника “Брянский лес”, освоенных речными бобрами (*Castor fiber* L.). Под малыми реками мы понимаем водотоки, которые бобры могут перегородить плотиной и создать

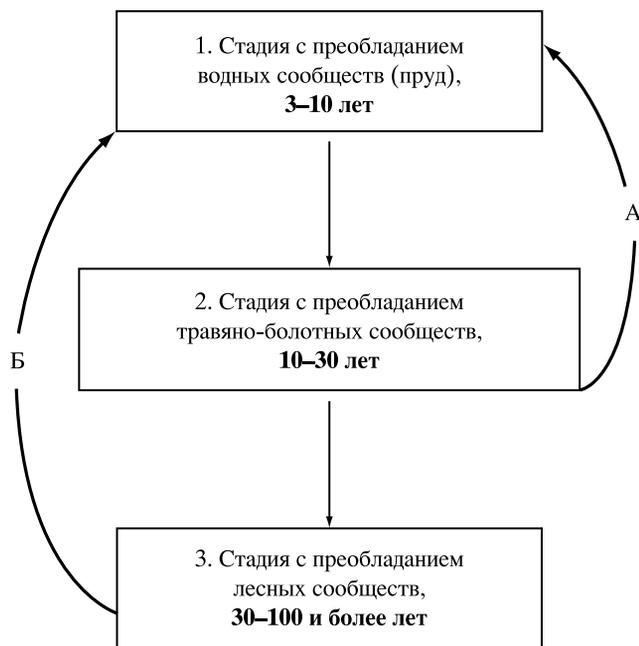
пруд. Протяженность изученных рек составляет от 5 до 20 км, а ширина поймы в среднем течении – от 50 до 400 м. Питание рек смешанное: грунтовое и атмосферное. Заповедник расположен в Неруссо-Деснянском Полесье на юго-востоке Брянской области (Россия). В ботанико-географическом плане район относится к Полесской подпровинции Восточно-Европейской широколиственной провинции (Растительность..., 1980). С зоогеографической точки зрения исследуемая территория входит в Центрально-Русский район провинции смешанных лесов бореально-лесной подобласти Палеарктической области (Кузнецов, 1950).

Методы. В развитии сообществ пойменных экотопов малых рек, обусловленном деятельностью бобров, выделяются три стадии: водная, травяно-болотная и лесная.

Первая стадия с преобладанием водного сообщества (пруда). Пока действует плотина, сообщества залиты водой на площади до 20 га. Здесь преобладают водные ценозы. Так, глубоководные участки бобрового затона покрыты свободноплавающими растениями (*Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrrhiza* и др.), а мелководные участки около берега – земноводными растениями (*Oenanthe aquatica*, *Phragmites australis*, *Carex riparia* и др.). За 3–10 лет бобры полностью или частично уничтожают древесные растения вокруг поселений и уходят в другие места, а плотина разрушается весенними паводками.

Вторая стадия с преобладанием травяно-болота. После ухода бобров и спада воды на большей части заброшенного пруда, в его центральной части, формируется травяное болото. На периферии бывшего пруда образуется среднепоямный луг, а в приплотинном понижении, которое выкопано бобрами при выгребании грунта на строительство плотин, возникает небольшая хорошо прогреваемая заводь с преобладанием *Spirodela polyrrhiza*, *Potamogeton gramineus*, *P. trichoides*, *Hottonia palustris*, *Hydrocharis morsus-ranae* и др. Максимальная длительность травяно-болотной стадии определяется временем, которое необходимо древесным растениям для формирования сомкнутого полога (обычно около 30 лет в условиях заповедника).

Третья стадия с преобладанием леса. За три десятилетия на месте заброшенного затона формируется сомкнутый черноольшаник (*Alnus glutinosa*). В травяном покрове доминируют черноольховые виды: *Urtica dioica*, *Scirpus sylvaticus*, *Lycopus europaeus* и др. К 60–70-м годам старые ольхи вываливаются, формируя “окна”. На валеже



Циклические сукцессии в растительном покрове пойм малых рек, вызванные жизнедеятельностью бобра. Тонкие стрелки – направления развития сообществ, определяемые самой растительностью; толстые стрелки – направления, определяемые бобрами; А – укороченные циклы развития растительности, когда бобры возвращаются на стадии развития травяно-болотных сообществ; Б – удлиненные циклы развития растительности, когда бобры возвращаются на стадии развития лесных сообществ. В годах указана экспертная оценка диапазона длительности каждой стадии.

приживается молодое поколение ольхи и вяза. Накопление перегнойно-аккумулятивного горизонта способствует внедрению ясеня. В результате на заброшенных бобровых прудах со временем формируется ольхово-вязовый ясеневник.

Однонаправленное развитие ценозов прерывается “привычкой” бобров использовать территорию по “переложной” системе. Бобры могут вернуться на стадии травяного болота до ее завершения, например, при частичном восстановлении древесных растений, через десять лет. В этом случае формируются укороченные циклы развития сообществ (рисунок) продолжительностью 13–40 лет. В случае возобновления деятельности бобров на стадии леса, образуются удлиненные циклы продолжительностью 43–140 и более лет.

По данным наблюдений, проведенных в 2002, 2004 и 2008 гг. (Алейников, 2011), территории обследованных пойм распределялись между вышеописанными типами растительности так, как это представлено в табл. 1. За 100% принимали площадь днища долин малых рек. В 2002–2004 гг. проведены натурные исследования водотоков

Таблица 1. Процентное соотношение площадей под стадиями сукцессии

Стадия сукцессии	№ стадии	Годы наблюдений		
		2002	2004	2008
Пруд	1	16.2	14.4	13.0
Травяное болото	2	4.4	9.1	13.0
Лес	3	79.4	76.5	74.0

заповедника и охранной зоны: картированы и описаны все участки, преобразованные бобрами. Общая длина обследованных водотоков более 100 км. На основе этих данных проведена типизация сообществ пойменных экосистем. В 2008 г. стадии развития сообществ были определены по космическим снимкам со спутника Alos (разрешение 2.5 м, СканЭкс, 2012). Полевые материалы обработаны в ArcGIS 9.1 (ESRI, 2012). В 2002 г. на долю прудов приходилось 16.2, на долю стадии травяных болот – 4.4, а на долю стадии лесов – 79.4%. К 2004 г. бобры преобразовали часть лесов, составляющую 2.9% от общей территории, в пруды. При этом часть прудов, составляющая 4.7% от общей территории, была покинута, и в результате сукцессии они преобразовались в травяные болота. К 2008 г. бобры перевели часть лесов, составляющую 2.5% от общей площади, в пруды. За тот же период бобры покинули часть прудов, составляющую 3.9% от общей территории, и на их месте сформировались сообщества травяных болот.

В терминах модели распределение долей в год t выражается вектором-столбцом

$$\mathbf{x}(t) = [x_1(t), x_2(t), x_3(t)]^T,$$

где символ T обозначает транспонирование, а компонента $x_j(t)$ вектора есть вероятность состояния j в момент времени t и интерпретируется как относительная площадь (или процент) территории, занятой в год t растительностью j -той стадии ($j = 1, 2, 3$). Шаг модели по времени Δt удобно выбрать равным двум годам, и тогда, согласно методике марковских моделей сукцессии (Логофет, 1999; Логофет, 2010), временная динамика вектора $\mathbf{x}(t)$ описывается уравнением

$$\mathbf{x}(t + \Delta t) = \mathbf{P}(t) \mathbf{x}(t), \quad (1)$$

где структура переходной матрицы $\mathbf{P}(t)$ соответствует концептуальной схеме сукцессии. Вообще говоря, запись $\mathbf{P}(t) = [p_{ij}(t)]$ означает, что ненулевые элементы p_{ij} матрицы \mathbf{P} – имеющие смысл вероятности перехода из состояния j в состояние i за

время Δt ($i, j = 1, 2, 3$) и показывающие скорость сукцессионных процессов – зависят от момента времени t , однако гипотеза *однородности* (во времени) отрицает такую зависимость.

Если гипотеза справедлива, то уравнение (1) с учетом схемы рисунка принимает вид

$$\mathbf{x}(t + \Delta t) = \begin{bmatrix} p_{11} & p_{12} & p_{13} \\ p_{21} & p_{22} & 0 \\ 0 & p_{32} & p_{33} \end{bmatrix} \mathbf{x}(t), \quad (2)$$

где числа p_{ij} не меняются во времени и в сумме каждого столбца должны давать единицу согласно их вероятностному смыслу. Количественные значения p_{ij} определяются в результате *калибровки* переходной матрицы по данным наблюдений (см. ниже). Калиброванная переходная матрица позволяет вычислить такие характеристики модельного процесса, как *стационарное распределение* $\mathbf{x}^* = [x_1^*, x_2^*, x_3^*]^T$ вероятностей для состояний цепи, т.е. положительное и нормированное (условием $x_1^* + x_2^* + x_3^* = 1$ либо 100%) решение уравнения

$$\mathbf{x}^* = \mathbf{P}\mathbf{x}^*, \quad (3)$$

и средние времена (t_{ij}) *первого достижения* (*first passage times*) состояния i исходя из состояния j .

Известно (Кемени, Снелл, 1970), что (при необременительных технических условиях, выполненных для матрицы (2))

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{P}^t = \mathbf{X}^*, \quad (4)$$

где \mathbf{X}^* – матрица, составленная из одинаковых столбцов \mathbf{x}^* , а числа t_{ij} суть элементы матрицы

$$\mathbf{T} = \mathbf{D}(\mathbf{I} - \mathbf{Z} + \mathbf{Z}_{\text{dg}}\mathbf{E})^{-1}, \quad (5)$$

где $\mathbf{D} = \text{diag}\{d_{jj}\}$ – диагональная матрица с элементами $d_{jj} = 1/x_j^*$ ($j = 1, 2, 3$) на диагонали, $\mathbf{I} = \text{diag}\{1, \dots, 1\}$ – *матрица-единица*, \mathbf{E} – матрица, все элементы которой равны 1, $\mathbf{Z} = (\mathbf{I} - \mathbf{P} + \mathbf{X}^*)^{-1}$ – *фундаментальная матрица* цепи, \mathbf{Z}_{dg} – ее главная диагональ (Кемени, Снелл, 1970, с. 101, 106).

Известно также фундаментальное соотношение между математическим ожиданием (M_j) случайного числа шагов, после которого происходит смена состояния j , и соответствующим диагональным элементом p_{jj} переходной матрицы, т.е. вероятностью остаться в состоянии j за один шаг:

$$p_{jj} = 1 - 1/M_j, j = 1, \dots, n. \quad (6)$$

Поэтому формальная калибровка переходной матрицы позволяет (с учетом фактической длины временного шага Δt) сравнить полученные значения M_j ($j = 1, 2, 3$) с экспертными оценками

диапазона длительности каждой стадии (рисунок; Logofet, Lesnaya, 2000; Logofet, Korotkov, 2002). Иными словами, данная методика дает возможность выяснить, насколько в рамках принятой концептуальной схемы при гипотезе однородности обобщенное экспертное знание соответствует эмпирическим данным.

Метод калибровки. Общая задача калибровки модели состоит в подборе таких значений ее параметров, что отклонения модельных результатов от эмпирических данных минимальны. В нашем частном случае задача сводится к отысканию таких значений для семи ненулевых элементов матрицы \mathbf{P} , чтобы модель (2) воспроизводила данные наблюдений (табл. 1) с минимальной погрешностью. Математические подробности задачи калибровки и способ ее решения представлены в Приложении А.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Формальная калибровка матрицы переходных вероятностей цепи придает ей количественную определенность (с точностью до 10^{-6} и округлено до 10^{-2}):

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} 0.623436 & 0.072668 & 0.050133 \\ 0.376564 & 0.681742 & 0 \\ 0 & 0.245590 & 0.949867 \end{bmatrix} \approx \begin{bmatrix} 0.62 & 0.07 & 0.05 \\ 0.38 & 0.68 & 0 \\ 0 & 0.25 & 0.95 \end{bmatrix}, \quad (7)$$

что качественно соответствует концептуальной схеме сукцессии (рисунок).

Собственный вектор \mathbf{x}^* матрицы (7), отвечающий ее доминантному собственному значению 1 (т.е. соответствующее решение уравнения (3)), представлен в табл. 2. Видно, что наблюдавшаяся в 2002–2008 гг. тенденция к снижению доли леса за счет заболачивания территории (табл. 1) близка к своему завершению.

Таблица 2 содержит не только пространственные, но и временные характеристики модельной сукцессии (матрица \mathbf{T} , вычисленная по формуле (5)), отражающие различные скорости и цикличность соответствующих процессов. Там, где схема предлагает лишь один вариант перехода из текущего состояния ($1 \rightarrow 2$ и $3 \rightarrow 1$ на рисунке), соответствующие элементы t_{ij} (t_{21} и t_{13} в табл. 2) закономерно совпадают – по смыслу и результату расчетов – с соответствующими средними длительностями стадий. Если экспертные оценки

Таблица 2. Расчетные характеристики однородной марковской цепи для калиброванной переходной матрицы (7)

Стадии	x^* , %	Средние времена t_{ij} первого достижения, (шаги) годы округленно				Средняя длительность M_i стадии i , (шаги) годы округленно
		i	j			
			1	2	3	
Пруд	12.53	1	(7.98) 16	(18.53) 37	(19.95) 40	(2.66) 5
Травяное болото	14.83	2	(2.66) 5	(6.74) 13	(22.60) 45	(3.14) 6
Лес	72.64	3	(7.51) 15	(4.86) 10	(1.38) 3	(19.95) 40

продолжительности циклов дают весьма широкие диапазоны (см. стр. 97), то вектор $[M_1, M_2, M_3]^T$ и матрица T предлагают определенные средние показатели: так, если пруд, превратившись в болото, возвращается к состоянию пруда без облесения (путь $1 \rightarrow 2 \rightarrow 1$), то в среднем на это уходит $(t_{21} \equiv M_1) + M_2 = 5 + 6 = 11$ лет; нарушенный бобрами лес восстановится в среднем (т.е. путь $3 \rightarrow 1 \rightarrow 2 \rightarrow 3$ с учетом вероятности “задержек” $2 \rightarrow 1 \rightarrow 2$) за $t_{13} + t_{21} + t_{32} = 40 + 5 + 10 = 55$ лет.

Сравнивая расчетные значения средней длительности стадий (последний столбец табл. 2) с экспертными оценками диапазона длительности каждой стадии (рисунок), видим, что расчетная длительность стадии 2 (“травяное болото”) в диапазон не попадает. Подобное несовпадение можно расценивать как неудачу формальной калибровки предложенной модели, а какие выводы можно сделать из этой неудачи, обсуждается в следующем разделе.

ОБСУЖДЕНИЕ

Формализация экспертного знания с помощью простой однородной марковской цепи в качестве модели циклической СВЖБ сукцессии и калибровка этой модели по данным полевых исследований в заповеднике “Брянский лес” в 2002–2008 гг. выявили определенное несоответствие между эмпирическими данными и экспертным знанием (см. выше). Вообще говоря, ответственность за неудачу калибровки следует делить между тремя составляющими процесса моделирования: эмпирическими данными, обобщающим их экспертным знанием (т.е. концептуальной схемой сукцессии) и принятым способом формализации (т.е. принятыми постулатами математической модели). Поэтому можно назвать следующие потенциальные причины неудачной калибровки.

1. Неточность эмпирических данных. Достаточно изменить в пределах 1% заданное соот-

ношение площадей (табл. 1) в пользу леса или травяного болота в данных лишь одного из годов полевых исследований, и расчетные длительности всех стадий оказываются в заданных экспертных диапазонах. Результаты соответствующих численных экспериментов с моделью представлены в Приложении Б. Наблюдается неожиданно высокая чувствительность средней длительности стадии “лес” (удваивается!) при столь незначительной вариации исходных данных.

Проведены десятки подобных экспериментов, и далеко не все из них давали нужный результат как по наличию допустимого решения системы уравнений калибровки, так и по средней длительности стадий. Найденные точные решения демонстрировали неизменно высокую чувствительность результатов модели к вариациям исходных данных. Это значит, что предложенная “простая” модель не является *грубой* в математическом смысле, т.е. лишена качества, практически важного при наличии погрешностей в исходных данных. Математическая причина *негрубости* кроется, по-видимому, в поиске точного решения системы уравнений калибровки. Последнее вряд ли имеет смысл при неточных данных, и можно ограничиться приближенным решением.

2. Несовершенство концептуальной схемы сукцессии или/и субъективизм в экспертных оценках для диапазонов длительности стадий. Экспертные оценки всегда субъективны в той или иной мере, и мера эта растет, когда выделенные стадии сукцессии объединяют в себе (как в предложенной схеме, рисунок) по несколько конкретных состояний растительности, наблюдаемых в поле. Если при этом эксперт принимает постулат однородности, т.е. считает, что за годы наблюдений не произошло существенных изменений в ключевых факторах, определяющих скорость сукцессионных переходов, то именно однородная модель должна стать объективным инструментом оценки длительности стадий. Применение однородных марковских

моделей – перспективный путь для определения продолжительности лесных сукцессий в молодых заповедниках, история которых не охватывает целиком даже одной стадии лесной сукцессии, а также на охраняемых территориях, где отсутствуют долговременные наблюдения за сукцессиями.

Путь к снижению субъективности в оценках ведет к дезагрегации излишне, быть может, агрегированных состояний. Например, наша схема была агрегирована из более подробной схемы смен ценозов, представленной А.А. Алейниковым (2011, рис. 1): затопленные леса, заболоченные леса и пруды объединены в одно состояние, названное “пруд”; травяные болота и болота с кустарниками и подростом деревьев объединены в “травяное болото”; влажные (свежие) леса стали состоянием “лес”. Если данные полевых исследований достаточно диверсифицированы, то построение и калибровка однородной модели с переходной матрицей 6×6 – это лишь технически более сложная задача, решение которой дало бы более адекватную модель.

3. Гипотеза однородности. Математически гипотеза однородности означает инвариантность переходной матрицы во времени, а по существу – неизменность ключевых факторов среды, которые определяют темпы сукцессионных переходов. Зоогенный характер рассматриваемой сукцессии предполагает как минимум, что популяция бобров достигла уровня емкости среды для бобра и не отклоняется от него в дальнейшем. Понятно, что на обозримых интервалах времени эксперт вправе утверждать неизменность факторов или принимать ее на веру, однако если стоит задача более далекого прогноза развития территории, то модель придется увязывать с соответствующим сценарием изменения климата или/и прочих факторов, способных оказать влияние на ход сукцессии. Технически это значит, что вероятности перехода не могут оставаться постоянными, а должны зависеть от ключевых факторов среды, ускоряющих или замедляющих ход сукцессии. Если значения/состояния этих факторов меняются со временем, то изменяется и переходная матрица, порождая тем самым *неоднородную* марковскую цепь (Князьков и др., 1992; Логофет и др., 1997; Логофет, Денисенко, 1999; Логофет и др., 2005). Элегантные алгебраические формулы однородной цепи уступают место имитационным экспериментам с определенными сценариями факторов как основному средству анализа неоднородной модели и получения модельного прогноза.

4. Марковское свойство. Исторически *марковские цепи* возникли в теории вероятностей в

результате перехода от канонической схемы независимых случайных испытаний Бернулли к последовательности *зависимых* “испытаний связанных в цепь” (Марков, 1910, с. 1). У А.А. Маркова исход очередного испытания зависел от результата испытания тому предшествовавшего. На современном языке марковских цепей это значит, что текущее состояние определяет все возможные переходы из него на следующем шаге и их вероятности. Принимая концептуальную схему сукцессии со стадиями и всеми возможными переходами, подобную рисунку, без каких-либо дополнительных условий, исследователь принимает в сущности постулат *марковости*. В результате все вероятности перехода и сохранения состояния организуются в переходную матрицу, которая предопределяет все дальнейшие свойства цепи как случайного процесса.

“Дополнительные условия” могут нарушить марковское свойство цепи. Например, существуют данные, которые показывают влияние “степени освоенности бобрами долины реки” на ход циклической сукцессии (Алейников, 2011, с. 85–91). В терминах модели “степень освоенности” выражается суммой двух первых компонент вектора $x(t)$: $x_1(t) + x_2(t)$, а ее влияние на ход сукцессии означает зависимость переходной матрицы от $x(t)$ – текущего распределения вероятностей всех состояний: $P = P[x(t)]$. Такая зависимость нарушает свойство марковости, превращая переходную матрицу P в нелинейный матричный оператор $P[x(t)]$, что предполагает нестандартные методы математического анализа модели. Нестандартные методы могут приводить и к нестандартным результатам, т.е. модельным эффектам, не воспроизводимым с помощью марковской модели. Таков, например, эффект недостижимости лесной экосистемой состояния климакса в современных условиях, воспроизведенный в немарковской цепи с поглощающим состоянием (Korotkov et al., 2001). Исследования немарковских эффектов в моделях циклических сукцессий авторам неизвестны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Первая попытка формализации экспертного знания о СВЖБ (т.е. сукцессиях, вызванных жизнедеятельностью бобра *Castor fiber*) в терминах марковских цепей привела к однородной цепи из трех агрегированных состояний “пруд – болото – лес” с определенной схемой переходов между ними (рисунок), отражающей циклический характер процессов. Для калибровки переходной

матрицы цепи оказалось достаточно данных исследований, проведенных в заповеднике “Брянский лес” в 2004–2008 гг. По формулам теории конечных однородных цепей Маркова получены основные результаты калиброванной модели: стационарное распределение вероятностей состояний цепи, матрица (T) средних времен первого достижения и средние длительности (M_j) стадий сукцессии. Первое показывает распределение относительных площадей под стадиями сукцессии при длительном сохранении существующих тенденций и темпов сукцессионных переходов – оно оказалось близким к наблюдаемому. Вторая обеспечивает количественные характеристики циклического процесса, уточняя диапазоны для длительности стадий, предложенные экспертами в концептуальной схеме сукцессии. И наконец, расчетные величины M_j выявляют потенциальные несоответствия между эмпирическими данными, обобщающим их экспертным знанием и принятыми постулатами математической модели.

Расчетное значение M_2 оказалось вне экспертного диапазона, и это дало повод усомниться в справедливости соответствующей экспертной оценки, выбранном способе агрегации состояний цепи или/и в точности данных, т.е. извлечь определенные “уроки” из не вполне удачной калибровки. Отказ от постулата однородности во времени или марковского свойства цепи – также среди возможных направлений совершенствования модели.

Приложение А

Задача калибровки переходной матрицы

Согласно уравнению (1), имеющимся данным (табл. 1) и выбору $\Delta t = 2$, калибровка однородной модели сводится к решению следующей системы из двух векторно-матричных уравнений:

$$\begin{cases} \mathbf{x}(2004) = \mathbf{P}\mathbf{x}(2002), \\ \mathbf{x}(2008) = \mathbf{P}^2\mathbf{x}(2004), \end{cases} \quad (\text{A1})$$

где неизвестным выступает матрица \mathbf{P} , а векторы \mathbf{x} берутся из табл. 1. С учетом равенства (2)

система уравнений (A1) приобретает более конкретный вид:

$$\begin{cases} \mathbf{x}(2004) = \begin{bmatrix} p_{11} & p_{12} & p_{13} \\ p_{21} & p_{22} & 0 \\ 0 & p_{32} & p_{33} \end{bmatrix} \mathbf{x}(2002), \\ \mathbf{x}(2008) = \begin{bmatrix} p_{11} & p_{12} & p_{13} \\ p_{21} & p_{22} & 0 \\ 0 & p_{32} & p_{33} \end{bmatrix}^2 \mathbf{x}(2004). \end{cases} \quad (\text{A2})$$

Система (A2) содержит 7 неизвестных элементов p_{ij} и состоит из 6 покомпонентных уравнений, в которых коэффициентами при неизвестных и свободными членами служат соответствующие компоненты векторов \mathbf{x} . Поскольку неизвестные должны удовлетворять еще и трем условиям стохастичности матрицы \mathbf{P} по столбцам:

$$p_{1j} + p_{2j} + p_{3j} = 1 \quad (j = 1, 2, 3), \quad (\text{A3})$$

– из 7 неизвестных остаются только 4 независимых. По той же причине, из 6 уравнений в системе (A2) независимых тоже лишь 4, так что система может иметь *точное решение* (что нетипично для задач калибровки; Logofet, Korotkov, 2002; Логофет, 2012). Это решение будет результатом *формальной калибровки* переходной матрицы по данным наблюдений, если оно *допустимо*, т.е. найденные значения ненулевых p_{ij} принадлежат интервалу (0, 1) и для них выполнены условия нормировки (A3).

Приложение Б

Калибровка переходной матрицы по измененным данным

Эксперимент 1. Увеличим долю леса в 2004 г. на 1%, соответственно уменьшив долю травяного болота на 1%, остальные показатели оставим прежними. Тогда калибровка матрицы \mathbf{P} способом, описанным в Приложении А, дает диагональные элементы, представленные в табл. 3.

Таблица 3. Результаты вычислительного эксперимента 1

Стадии	i	Измененные данные, %			p_{ii}	$[M_i \cdot \Delta t]$, годы**
		2002	2004	2008		
Пруд	1	16.2	14.4	13.0	0.7368...	8
Травяное болото	2	4.4	-8.1*	13.0	0.8719...	16
Лес	3	79.4	+77.5*	74.0	0.9751...	81

* Знак перед числом указывает направление изменения.

** С округлением до целых чисел.

Таблица 4. Результаты вычислительного эксперимента 2

Стадии	<i>i</i>	Измененные данные, %			<i>P_{ii}</i>	[<i>M_i</i> · Δ <i>t</i>], годы**
		2002	2004	2008		
Пруд	1	16.2	14.4	-12.5*	0.7503...	8
Травяное болото	2	4.4	8.1	+13.5*	0.9218...	26
Лес	3	79.4	77.5	74	0.9752...	81

* Знак перед числом указывает направление изменения.

** С округлением до целых чисел.

Эксперимент 2. Увеличим долю травяного болота в 2008 г. на 0.5%, соответственно уменьшив долю пруда, остальные показатели оставим прежними. Тогда калибровка матрицы *P* дает диагональные элементы, представленные в табл. 4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алейников А.А., 2010. Состояние популяции и средо-преобразующая деятельность бобра европейского на территории заповедника “Брянский лес” и его охранной зоны. Автореф. дис...канд.биол.наук. Тольятти: Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. 22 с.
- Алейников А.А., 2011. Роль бобра в формировании ценотического разнообразия Неруссо-Деснянского полесья // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Материалы по ведению Красной книги Брянской области. Вып. 6. Брянск: Изд-во “Десяточка”. С. 82–92.
- Восточноевропейские широколиственные леса, 1994. М.: Наука. 364 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность, 2004. М.: Наука. Кн. 2. 575 с.
- Данилов П.И., Каньшиев В.Я., Федоров Ф.В., 2007. Речные бобры Европейского Севера России. М.: Наука. 197 с.
- Евстигнеев О.И., Беляков К.В., 1997. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника “Брянский лес”) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 102. Вып. 6. С. 34–41.
- Евстигнеев О.И., Воеводин П.В., 2013. Формирование лесной растительности на лугах (на примере Неруссо-Деснянского полесья) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 118. Вып. 4. С. 64–70.
- Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Беляков К.В., Бра-славская Т.Ю., Романовский А.М., Рубашко Г.Е., Сарычева Е.П., Федотов Ю.П., 1999. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск: Изд-во “Десяточка”. 176 с.
- Завьялов Н.А., 1999. Динамика численности и средо-преобразующая деятельность речного бобра в Дарвинском заповеднике. Автореф. канд. дис. М.: Ин-т лесоведения РАН. 25 с.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю., 2005. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука. 184 с.
- Кемени Д.Д., Снелл Д.Л., 1970. Конечные цепи Маркова. М.: Наука. 272 с.
- Князьков В.В., Логофет Д.О., Турсунов Р.Д., 1992. Неоднородная марковская модель сукцессии растительности заповедника Тигровая балка // Математическое моделирование популяций растений и фитоценозов / Под ред. Логофета Д.О. М.: Наука. С. 37–48.
- Кузнецов Б.А., 1950. Очерк зоогеографического районирования СССР. М.: Изд-во МОИП. 176 с.
- Линдеман В.Г., 2004. Зоогенные сукцессии в лесах // Успехи соврем. биологии. Т. 124. № 4. С. 307–316.
- Логофет Д.О., 1999. Сукцессионная динамика растительности: классические концепции и современные модели // Экология России на рубеже 21-го века / Под ред. Шилова И.А. М.: Научный мир. С. 70–98.
- Логофет Д.О., 2010. Марковские цепи как модели сукцессии: новые перспективы классической парадигмы // Лесоведение. № 2. С. 46–59.
- Логофет Д.О., 2012. Ещё раз о проекционных матрицах: индикатор потенциального роста и польза индикации // Фундаментальная и прикладная математика. Т. 17. № 6. С. 41–63.
- Логофет Д.О., Денисенко Е.А., 1999. Принципы моделирования динамики растительности с учетом изменений климата // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 5. С. 527–542.
- Логофет Д.О., Голубятников Л.Л., Денисенко Е.А., 1997. Неоднородные марковские модели сукцессии растительности: новые перспективы старой парадигмы // Изв. АН. Сер. биол. № 5. С. 613–622.
- Логофет Д.О., Денисенко Е.А., Голубятников Л.Л., 2005. Сукцессии в лесостепи в условиях изменения климата: модельный подход // Журн. общ. биологии. Т. 66. № 2. С. 136–145.
- Марков А.А., 1910. Исследование общего случая испытаний, связанных в цепь. СПб. 33 с. (Зап. Импер. Акад. наук по физ.-мат. отд. Сер. 8. Т. 25. № 3).
- Растительность европейской части СССР, 1980. Л.: Наука. 429 с.
- Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника), 2012. М.: Т-во науч. изд. КМК. 152 с.
- Рубашко Г.Е., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., 2010. Динамика растительных группировок муравейников *Formica rufa* // Зоол. журн. Т. 89. № 12. С. 1448–1455.

- Северцов А.С., 2012. Значение позвоночных в структуре и функционировании экосистем // Зоол. журн. Т. 91. № 9. С. 1085–1094.
- Синицин Н.Г., Русанов А.В., 1989. Воздействие речного бобра на фитоценозы и почвы долин малых рек Ветлужско-Унежского полесья // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. Вып. 5. С. 30–41.
- СканЭкс, 2012. <http://www.scanex.ru/ru/company/default.asp?submenu=about&id=index>
- Смирнова О.В., 1998. Популяционная организация биогеоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи соврем. биологии. Т. 118. Вып. 2. С. 148–165.
- ESRI, 2012. <http://www.esri.com/software/arcgis/arcgis-for-desktop>
- Horn H.S., 1975. Markovian properties of forest successions // Ecology and Evolution of Communities / Eds Cody M.L., Diamond J.M. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press. P. 196–211.
- Jeffers J.N.R., 1978. An Introduction to Systems Analysis: with ecological applications. L.: Edward Arnold. 198 p. (Русский перевод: Джефферс Дж. Введение в системный анализ: применение в экологии. М.: Мир, 1981. 252 с.)
- Korotkov V.N., Logofet D.O., Loreau M., 2001. Succession in mixed boreal forest of Russia: Markov models and non-Markov effects // Ecological Modelling. V. 142. № 1–2. P. 25–38.
- Logofet D.O., Korotkov V.N., 2002. ‘Hybrid’ optimisation: a heuristic solution to the Markov-chain calibration problem // Ecological Modelling. V. 151. № 1. P. 51–61.
- Logofet D.O., Lesnaya E.V., 2000. The mathematics of Markov models: what Markov chains can really predict in forest successions // Ecological Modelling. V. 126. P. 285–298.
- Morgan L.H., 1868. The American beaver and his work. Philadelphia: J.B. Lippincott & Co. 330 p.
- Popadyuk R.V., Smirnova O.V., Evstigneev O.I., Yanitskaya T.O., Chumatchenko S.I., Zaugolnova L.B., Korotkov V.N., Chistyakova A.A., Khanina L.G., Komarov A.S., 1995. Current state of broad-leaved forests in Russia, Belorussia, Ukraine: historical development, biodiversity, structure and dynamic. Pushchino: PRC RAS. 74 p.
- Vera F.W.M., 2000. Grazing ecology and forest history. Oxon, UK: CABI. 506 p.

Succession caused by beaver (*Castor fiber* L.) life activity:

I. What is learnt from the calibration of a simple Markov model

D. O. Logofet¹, O. I. Evstigneev², A. A. Aleinikov³, A. O. Morozova⁴

¹Laboratory of Mathematical Ecology, Institute of Atmospheric Physics, Russian Academy of Sciences
119017 Moscow, Pyzhevsky Lane, 3
e-mail: daniLaL@postman.ru

²“Bryanskii Les” State Nature Biosphere Reserve
242170 Bryanskaya Oblast, Nerussa Station
e-mail: quercus_eo@mail.ru

³Centre for Problems of Ecology and Productivity of Forests, Russian Academy of Sciences
117810 Moscow, Profsoyuznaya Street, 84/32
e-mail: aaacastor@gmail.com

⁴Dept. of Mechanics & Mathematics, M.V. Lomonosov Moscow State University
119991 Moscow, Lenin Hills, 1
e-mail: anaksia@mail.ru

A homogeneous Markov chain of three aggregated states “pond – swamp – wood” is proposed as a model of cyclic zoogenic successions caused by beaver (*Castor fiber* L.) life activity in a forest biogeocoenosis. To calibrate the chain transition matrix, the data have appeared sufficient that were gained from field studies undertaken in “Bryanskii Les” Reserve in the years of 2002–2008. Major outcomes of the calibrated model ensue from the formulae of finite homogeneous Markov chain theory: the stationary probability distribution of states, the matrix (T) of mean first passage times, and the mean durations (M_j) of succession stages. The former illustrates the distribution of relative areas under succession stages if the current trends and transition rates of succession are conserved in the long term – it has appeared close to the observed distribution. Matrix T provides for quantitative characteristics of the cyclic process, specifying the ranges the experts proposed for the duration of stages in the conceptual scheme of succession. The calculated values of M_j detect potential discrepancies between empirical data, the expert knowledge that summarizes the data, and the postulates accepted in the mathematical model. The calculated M_2 value falls outside the expert range, which gives a reason to doubt the validity of expert estimation proposed, the aggregation mode chosen for chain states, or/and the accuracy of data available, i.e., to draw certain “lessons” from partially successful calibration. Refusal to postulate the time homogeneity or the Markov property of the chain is also discussed among possible ways to improve the model.