

Изучение временных процессов в растительном покрове: перспективы использования графовых моделей. I

А.В. Беликович

Сокращенный вариант главы монографии "Ландшафтная флористическая неоднородность растительного покрова". Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2001. С. 214-228.

Чувствительность флористической неоднородности РП к воздействиям внешней среды

Растительный покров (РП) хронологически неоднороден, то есть обладает такими свойствами и характеристиками, которые в разных точках пространства неодинаковы. Эта неодинаковость свойств предполагает соответственно разную реакцию разных компонентов объекта на возмущения и воздействия среды. В качестве таких компонентов можно взять конкретные участки РП или виды растений, а можно - ассоциации, классы фитоценозов и т.п. В качестве индикаторов узлов, в которых возможен коллапс РП при сильных воздействиях среды, можно использовать и другие компоненты РП.

В процессе своей жизни РП ландшафтного района подвергается малым и большим воздействиям, таким как катастрофические природные процессы, антропогенные нагрузки, флуктуации среды, эволюционные процессы в таксономической структуре РП и т.п. Все эти возмущения вызывают изменения в структуре элементов и их отношений в РП, другими словами, **реакцию** РП. Эта реакция зависит как от вида и величины возмущения – внешних факторов, так и от структуры и набора элементов самого РП. Растительный покров реагирует на внешние воздействия **изменением набора элементов** (при больших воздействиях) и **изменением связей** – отношений между элементами РП (при малых воздействиях). Состав и величина изменений зависит не только от внешних воздействий, но и от набора (сочетания) пространственных, типологических, таксономических и других элементов РП, от законов регулирования РП, динамических характеристик РП и др.

Для того, чтобы понять, в каком направлении изменится РП, дать прогноз и найти методы возвращения РП в состояние равновесия, важно знать чувствительность параметров его функционирования, уметь определять значимость реакций с точки зрения управления. Кроме того, необходимо выделять группы элементов и параметров РП, реакции которых на возмущения похожи, согласованы, то есть **когерентны**.

РП ландшафтного района как всякий природный объект неоднороден и неравномерен. С точки зрения изменения на внешние воздействия он может считаться неравнопрочным, так как некоторые элементы его сильнее реагируют на возмущения, другие же остаются стабильными при большом размахе воздействий. Элементы РП, которые в большей степени изменяются при случайных изменениях среды, можно назвать **сенсорными** по аналогии с энергетическими системами.

Конечно, на пределе устойчивости может возникнуть повышенная чувствительность к возмущениям почти всех параметров среды со стороны почти всех элементов.

Проблема чувствительности РП исторически возникла в связи с анализом реакции РП на различного рода антропогенные нагрузки и поначалу касалась лишь изменений во флоре (Бурда, 1991; Злотин, Ясный, 1992; Ишбирдин, Ишбирдина, 1992 и др.). С точки зрения моделирования флористической неоднородности РП в пространстве и времени эта проблема впервые была поставлена А.В. Галаниным при изучении РП, нарушенного при строительстве нефтепровода (Галанин, 1983). В этой работе было предложено использовать для выявления общих нарушений флористическую структуру РП ландшафта, однако для этого сравнивались модели РП не одного района, взятые за разные промежутки времени, а модели РП нарушенного и «контрольного» соседнего района. В определенной мере к тематике нашей работы близки также исследования А.А. Крауклиса (1983), рассматривающие реакцию на экстремальные возмущения экологических систем в целом, включая и РП. Однако в работах этого географа реакции ландшафтов не связывались с пространственной неоднородностью РП. Вообще, целью большинства авторов, занимающихся антропогенными изменениями РП, является лишь экспертная оценка состояния РП на основных категориях нарушенных земель и предварительные предположения о необходимом количестве лет, необходимом для восстановления прежних экосистем. Другими словами, геоботаники слабо используют логический и статистический

аппарат, и предпочитают основываться на экспертных оценках ситуации.

Возможно, этот подход и дает определенные преимущества, однако стоило бы попробовать подойти к этой проблеме и с более обоснованными доказательствами. Предлагаемая нами методология с использованием графов может дать в исследовании динамических процессов в РП качественный скачок. Во-первых, многое может дать изучение *искажений во флористической структуре* РП данного района. Впервые внимание на искажения флористической структуры РП при антропогенных изменениях было обращено Л.В. Табакой и В.К. Баронина (1979). Нами (Беликович, Галанин, 1992а; Беликович, 2001) было показано, что при относительно небольших антропогенных нагрузках (район окрестностей Магадана) повышается флористический состав РП за счет появления сорных и заносных видов, при средних же нарушениях (Сусуманский район) увеличивается количество структурных элементов, и вместе с этим исчезают многие виды дикой флоры, замещаясь массово распространенными видами с широкой экологической амплитудой.

Для некоторых характеристик РП можно предложить введение термина «*параметр режима*». Эти параметры удобно использовать при определении оптимальности функционирования РП на данной территории. Например, проводя мониторинг РП с помощью графовой модели, можно определить максимальную нагрузку на РП, при которой он еще сохраняет свою структуру и продолжает работать как единый блок. Для этого мониторинговые исследования необходимо проводить на одной и той же закрепленной на местности системе реперов (модельных выделов РП). Эта система пробных площадей регулярно переопределяется, и флористические списки сравниваются попарно, строится модель флористической структуры. Получаемые за разные года графовые модели можно сравнивать, используя метод расчета сходства с использованием критерия Пирсона.

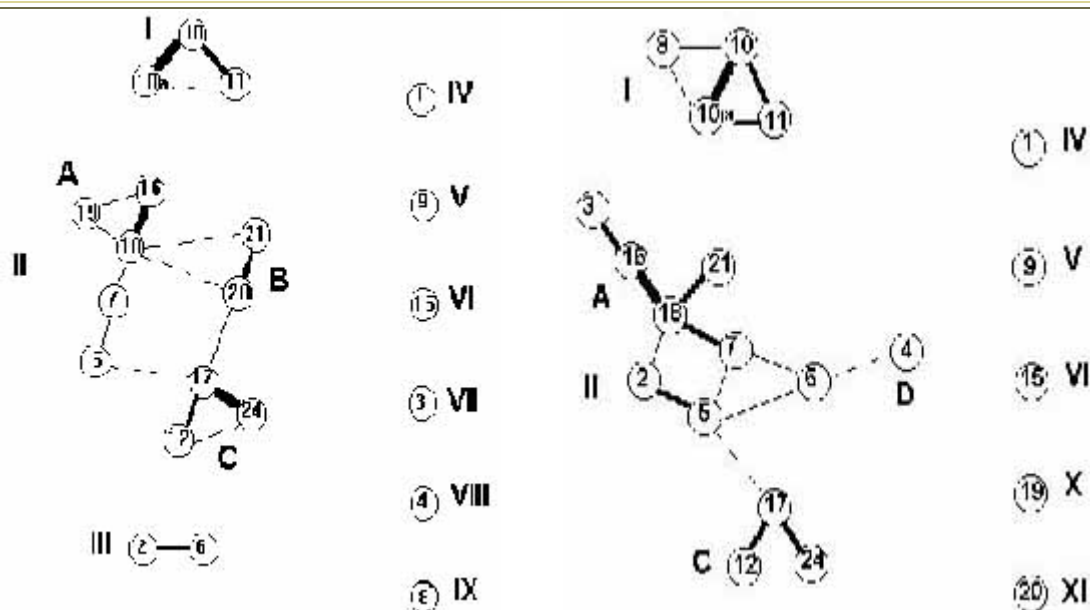
После получения сравнимой информации за несколько временных периодов можно поставить вопрос о том, возможны ли какие-либо искусственные мероприятия для увеличения хронологического разнообразия РП и поддержания его функции.

Вообще можно выделить три стороны анализа чувствительности РП: (1) определить условия возникновения повышенной чувствительности РП к внешним воздействиям; (2) выявить локализацию наиболее чувствительных элементов в структуре РП; (3) с помощью экспериментов попытаться определить, как можно сдвигать РП в ту или иную сторону



Центр Сохондинского биосферного заповедника - массив гольца Сохондо (2500 м над ур. моря). Гольц входит в систему Хэнтей-Чикойского нагорья и расположен на крайнем юге Читинской области

Рассмотрим для примера проявление флористической неоднородности РП и разной его чувствительности в процессе многолетней динамики растительности в таежно-гольцовом ландшафте **Сохондинского биосферного заповедника**. Здесь в 1984 г. был получен первый временной срез (Галанин, Беликович, 1988; Беликович, Галанин, 2000): изучен флористический состав 21 мезофитохоры на постоянных пробных площадях (размерами 50 x 50 м) в верхнем лесном и гольцовом поясах. Полученная графовая модель структуры РП этого ландшафта изображена на рисунке слева. Через 16 лет было проведено переопределение этой системы площадей теми же авторами и по той же методике. Графовая модель флористической неоднородности РП того же ландшафта в 2000 г. в чем-то схожа с начальной, но во многом и отличается (справа на рисунке), видовой же состав площадей в среднем сменился на 30-35%.



Графовые модели флористической структуры таежно-гольцового ландшафта Сохондинского биосферного заповедника (сходство постоянных пробных площадей, слева - в 1984 году, справа - в 2000 году).

Примечание. Номера мезофитохор соответствуют номерам постоянных геоботанических пробных площадей, маркированных на местности.

Классы мезофитохор (обозначены на графах римскими цифрами, подклассы - латинскими буквами):

I – пятнистых разнотравно-кустарничковых и мохово-лишайниковых осоково-кустарничковых тундр на нагорных террасах гольцов [*Salix berberifolia*, *Dryas oxydontha*, *Carex stenocarpa*]; II – лиственнично-кедровых лесов и редколесий [*Larix dahurica*+*Pinus si-birica*+*Pedicularis labradorica*] (подклассы: A – возобновлений кедрово-лиственничных лесов на моренных грядках [*Carex iljinii*, *Lycopodium annotinum*]; B – ерниковых мохово-лишайниковых лесов на плоских участках морен [*Antennaria dioica*]; C – приручьевых кустарников и кустарниковых лесов [*Hierochloa glabra*, *Callianthemum sa-janense*, *Swertia obtusa*]; D - кедровых редин на каменистых россыпях [*Ribes altissimum*, *Diplazium sibiricum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Cimicifuga foetida*]); III – лиственнично-кедровых лесов на крутых склонах [*Goodyera repens*, *Spiraea flexuosa*]; IV – зарастаний шахтных отвалов [*Urtica angustifolia*, *Neslia paniculata*, *Leonurus sibiricus*]; V – кедровостланиковых зарослей и субальпийских лужаек на уступах нагорных террас [*Juniperus pseudosabini*, *Ribes fragrans*]; VI – возобновления на месте гарей на каменистых россыпях подгольцового пояса [*Bergenia crassifolia*+*Campanula groenlandica* + *Phlojodicarpus villosus*]; VII – заболоченных сфагновых лиственничных лесов в нижних частях склонов [*Carex diandra*, *C. globularis*, *Sedum aizoon*]; VIII – кедровых редин на каменистых россыпях [*Sambucus sibirica*, *Cotone-aster melanocarpus*, *Rheum compactum*]; IX – возобновления на месте гари на подгольцовой террасе [*Partinia rupestris*, *Rhododendron parvi-folium*]; X – прибрежно-водной растительности и моховых болот по берегу моренного озера [*Salix myrtilloides*, *S. nazarovii*, *Carex rhyn-chophysa*]; XI – елово-кедрово-лиственничных заболоченных лесов по ложбинам стока на моренах [*Picea obovata*, *Ribes procumbens*]

Названия изученных мезофитохор таежно-гольцового ландшафта Сохондинского заповедника и их видовое разнообразие (количество видов)

Номер площади и краткое описание	В 1984 г.	В 2000 г.
1. Зарастания на шахтных отвалах рудника	35	40
2. Кедрово-лиственничный лес на склоне	21	21
3. Лиственничный моховый лес на склоне	9	10
4. Редина с кустарниками на каменистой россыпи	44	29
5. Приручьевой кедрово-лиственничный лес	36	35

6. Кедрово-лиственничный лес в ложине	32	36
7. Возобновления на вырубках в подгольцовье	38	42
8. Гарь на подгольцовой террасе>	34	39
9. Заросли кедрового стланика на уступе террасы	67	76
10. Нивальная пятнистая тундра под уступом нагорной террасы	43	42
10а. Осоково-разнотравная тундра на седловине	33	34
11. Куртинная кустарничковая тундра на вершинной нагорной террасе	23	19
12. Субальпийский приручьевого кедровый с пихтой лес с лужайками	65	62
15. Гарь на каменистой россыпи в подгольцовье	11	16
16. Возобновление по гаре в лиственнично-кедровом лесу на моренной гряде	18	19
17. Приручьевого кедрово-лиственничное редколесье	61	51
18. Лиственнично-кедровая редина на морене	21	21
19. Прибрежная растительность моренного озера	26	30
20. Елово-лиственничный лес в ложбине стока	29	32
21. Ерниковый лиственнично-кедровый лес	27	15
24. Пойменные кустарники с лугами 35	64	45

Визуализация сенсорных элементов в РП

Один из полезных шагов при исследовании динамических аспектов флористической структуры РП - введение сенсоров и слабых элементов РП ландшафтного района. Термин «сенсор» в изучении природных компонентов среды применяется нами впервые. Сенсорность (чувствительность) есть степень реакции разных элементов РП на возмущение среды. Так как возмущение среды в количественных параметрах оценить очень трудно, то сенсорность может учитываться только в качественных терминах в виде градаций (баллов) изменения какого-то элемента по данному признаку от исходного состояния до анализируемого состояния. Если флористический состав данного элемента не изменился или изменился на то количество видов, которое можно считать случайным для данной выборки описаний, то сенсорность данного элемента считается равной нулю. Какое количество изменений можно считать случайным, зависит от специфики флоры ландшафта и продолжительности периода, который прошел между переписаниями. В нашем примере период равнялся 16 годам, и общие изменения в составе видов на каждой площади в среднем составили 32%. Много это или мало, сказать трудно, так как у нас не имеется аналогичных данных, полученных за сколь либо продолжительный период времени. Тем не менее, в данном случае можно по крайней мере сравнить разные фитоценозы по степени изменения парциальной флоры.

Те элементы, чувствительность которых заметно выше, чем остальных, называются сенсорами. Если элементы анализируются не по одному признаку (например, не только по флористическому составу, но и составу синузид, составу экоморф и т.п.), то тот признак, по которому элементы проявляют наибольшую чувствительность, называется сенсорным признаком.

В нашем случае мы рассматриваем только один признак (свойство) РП – флористический состав. Естественно, что выявление сенсоров возможно, если у нас имеется не один, а два и более временных среза через РП какого-то конкретного ландшафта. Проставим на графе рядом с каждой вершиной значение ее сенсорности (измеренное как процент видового состава, подвергнувшегося изменению). В разбираемом примере с таежно-гольцовым ландшафтом сенсорами являются площади №№ 1,5,8,11,21,24, флористические изменения на которых приближаются к 50%.

Какие мезофитоценозы оказались сенсорами? Во-первых, это подвергшийся почти полному нарушению участок, постепенно зарастающий кустарниками и древесными (1). Естественно, процесс возобновления на нем идет быстро, и может считаться модельным для данного типа нарушений

(горные разработки). Во-вторых, это участки с изменившимся гидрологическим режимом: 5 – приручевой участок, большая часть которого в связи с понижением базиса эрозии вышла из-под непосредственного влияния водотока; 20 – участок на морене, где понизился уровень грунтовых вод благодаря усилившейся протайке мерзлоты; 24 – участок поймы, оказавшийся в связи с понижением уровня грунтовых вод в режиме иссушения, характер растительности сменился на надпойменный.

В-третьих, крупные изменения произошли на подгольцовой террасе (8), на которой 40 лет назад сторело кедрово-лиственничное редколесье: из сообщества смешанного тундро-лесного характера с возобновлением лиственницы хора постепенно трансформируется в тундру, теряя усыхающее возобновление лиственницы и приобретая ряд видов, характерных для щебнистых тундр (*Carex stenocarpa*, *Kobresia myosuroides*, *Schultzia crinita*, *Aster serpentimontanus*). Таким образом, здесь мы имеем смену классов мезофитохор (из самостоятельного IX класса в тундровый I класс). И, наконец, четвертый тип сенсоров – это участок на самой вершине гольца Бол. Сохондо (11), расположенный в экстремальном с точки зрения экологических условий местообитании. Малейшие сдвиги в климате приводят к мощным изменениям в видовом составе этой фитохоры. Так, за 16 лет исчезли *Huperzia selago*, *Salix berberifolia*, *Vaccinium uliginosum*, *Tephrosia frigidus*, *Ranunculus sulphureus*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Potentilla elegans*, но появились *Carex stenocarpa*, *Poa alpigena*, *Salix reticulata*.

Понятие слабых мест в структуре РП

Слабые места – это узлы, связи, группы вершин, которые в наибольшей степени определяют изменения в структуре графа. Проблема слабых мест в основном обсуждалась лишь в работах по изучению технических систем (Войтов и др., 1998), и во всех из них анализ слабых мест связывается с близостью к пределу статической или динамической устойчивости этих систем. В общих чертах проблему слабых мест можно свести к поиску узлов (элементов системы или набору этих элементов), связи которых быстрее всего рвутся при возмущениях внешней среды (увеличении нагрузки). При исследовании РП проблему слабых мест можно сформулировать как поиск классов фитохор или скоплений вершин на графах, для которых при временных перемещениях (или со временем) наиболее вероятен разрыв флористических связей с соседними, наиболее близкими элементами. Вероятно, определение слабого места можно осуществить и путем сравнения структур, выявленных при разной степени антропогенной нагрузки, однако при этом очень сложно найти два полностью аналогичных района.

По-видимому, возможен расчет таких слабых мест и аналитическим путем. Однако постановка такой задачи – дело будущего, когда будет отработан аппарат моделирования ситуаций и состояний РП при разного рода возмущениях среды. Для того, чтобы подойти к этой проблеме, понадобится анализ и систематизация графовых моделей РП с очень многих районов и типов ландшафта, взятых в разных временных интервалах.

Мы же на начальном этапе предлагаем способ нахождения критических (слабых) по статической устойчивости элементов на основе упрощенного метода. В нашем случае слабые места – это те группы вершин на графах, которые со временем поменяли свою позицию. Фактически это узловое ядро флористической структуры, изменение внутри которых можно расценивать как качественные перестройки РП. Причем эти узловые ядра следует отличать от сенсорных элементов – точек наибольшей чувствительности флористического состояния элементарных фитохор.

Так, в разбираемом нами примере слабыми местами являются площади №№ 3, 4, 6, 8, 19 и 20, резко поменявшие свою позицию на графе. Заметим, что сенсором (в принимаемом здесь смысле этого слова) из них является лишь площадь № 8. На ней не только сильно поменялся видовой состав, но она и перешла в другой класс за счет идущего на месте гари процесса «отундровения» РП. Таким образом, площадь №8, находящаяся на верхней границе леса, может служить репером для мониторинга за колебаниями этой границы.

Разберем, какие еще фитомезохоры оказались «слабыми местами» флористической структуры РП ландшафта. Площади №3 и 20 поменяли свои позиции из-за смены гидрологического режима. Площадь №3 превратилась из лиственничного леса заболоченного сфагнового в сухой мохово-лишайниковый. На площади №20 (ложбина мерзлоты и ледяных линз под мореной резко усилился поверхностный сток, в связи с чем режим полустойного избыточного увлажнения сменился

проточным режимом, вызвав исчезновение *Eriophorum vaginatum* и появление множества приречных травянистых мезофилов (*Seseli condensatum*, *Epilobium davuricum*, *Equisetum arvense*, *Luzula parviflora*) и вида-поселенца песчаных наносов *Alopecurus aequalis*.

Площадь №4, благодаря выпадению из ее РП многих кустарников и специфических видов россыпей, таких как *Ribes altissimum*, *R. nigrum*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Bergenia crassifolia* (по-видимому, в связи с долговременной засухой), потеряла статус самостоятельного класса и подсоединилась к классу кедрово-лиственничных лесов и редколесий. Площадь №19, представляющая фитомезохору моренного озера, выделилась в самостоятельный класс, так как на суглинистых пятнах песчаного берега поселились некоторые виды, нехарактерные для кедрово-лиственничных лесов верхнего лесного пояса. На площади № 6 прошел слабый низовой пожар, затронувший центральную часть исследуемого участка (по ложине), благодаря чему выгорели многие кустарники и кустарнички (*Ribes nigrum*, *Spiraea media*) и стали поселяться новые виды, характерные уже для более сухой и каменистой лощины (*Berberis sibirica*, *Rhododendron dahuricum*, *Carex vanheurckii* и др.), а также виды, свойственные производным лесам (*Betula platyphylla*, *Salix caprea*).

Таким образом, 6 вершин из 21 в графе поменяли свою кластерную принадлежность, что свидетельствует о действительно крупных изменениях в структуре флористической неоднородности РП данного ландшафта. Причинами этих изменений, вероятно, следует считать усиливающуюся аридизацию климата Центральной Азии, которая приводит к ксерофитизации РП даже высоко в горах. Этот вывод находится в полной противоположности с результатами Б.И. Дулеповой (Дулепова, 2000; Дулепова, Уманская, 2000), доказывающей большую стабильность растительных сообществ Восточного Забайкалья, особенно их флористического состава. Количественный же состав, по данным этих авторов, меняется значительно, особенно в годы метеорологических аномалий. Разница в наших выводах может быть связана с двумя факторами. Во-первых, Б.И. Дулепова исследовала динамику сообществ до 1988 года, то есть, вероятно, до периода наступления интенсивных подвижек в климате, во-вторых, отдельные заложенные ею площадки не образовывали систему реперов, охватывающих весь ландшафт, а были привязаны к степным и лесостепным участкам. Возможно, что фитохоры степного характера как раз и являются самыми стабильными центрами в организации РП забайкальских ландшафтов.

Анализ различных состояний флористической структуры (нескольких временных срезов) помогает оценить устойчивость данной структуры к возмущениям среды и спрогнозировать возможные пути трансформации этой структуры. Благодаря индикаторной роли растений, модели ландшафтной флористической структуры РП одного и того же района, взятого в разные промежутки времени, можно использовать для мониторинга состояния биосферы в данном районе. Кроме сенсоров и слабых мест, анализ графовых моделей структуры РП может выявить и такие узлы в структуре РП, которые полностью инвариантны к возмущениям. Их расположение на графовой модели не зависит от типа и силы возмущений, несмотря на то, что видовой состав самих участков может меняться в ту или другую сторону. Такими инвариантными узлами в нашем примере являются классы I (3 площади на нагорных террасах), IV (шахтные отвалы), V (заросли кедрового стланика с лужайками на уступах нагорных террас), подкласс II C (приречные кустарниковые кедрово-лиственничные леса) и центральные звенья в классе II – связка из площадей 16,18 (мохово-лишайниковые ерниковые кедрово-лиственничные леса) и связка из площадей 5,7 (кустарничковые кедрово-лиственничные леса с подлеском из кустарников).

Распознавание когерентности флористических элементов

Когерентность в физике и математике – это степень близости реакций или их соотношений на одно и то же возмущение. Аналогично в геоботанике можно считать когерентными те элементы, которые проявляют сходные реакции в процессе развития РП. В силу флористической неоднородности РП ландшафтного района реакции на возмущение его элементов оказываются различными. Однако есть некоторые группы элементов, которые ведут себя более сходно по отношению друг к другу, чем к остальным элементам. При этом возникает возможность агрегирования элементов, то есть их некоторая классификация по отношению к предположительным сценариям возмущения РП. Вероятно, можно в качестве таких когерентных объектов выбирать на графовых моделях кластеры, более мелкие объединения вершин – узлы, или сами вершины.

Так как в качестве примера у нас рассматриваются графы с малым количеством вершин и ребер, то в данном случае, вероятно, удобнее всего выявлять когерентные вершины. Смысл когерентности будет зависеть от того, какие реакции РП мы будем считать сходными. Так как мы исследуем явление флористической неоднородности РП, то основной целью нашего анализа является вопрос о таксономическом аспекте биоразнообразия. Снижился ли уровень этого разнообразия на конкретных участках (альфа-разнообразие РП)? Проанализируем, в каких мезофитохорах снизилось видовое разнообразие, а где оно повысилось.

Для визуального сравнения рядом с каждой вершиной на графе можно проставить стрелки (вверх – повысилось, вниз – снизилось). Заметим, что на площадях 2,3,10,10а,16 и 18 уровень видового разнообразия практически не изменился, и ни одна из этих площадей не является сенсором. Возможно, что такое совпадение не случайно. На площадях 6,7,8,11,12,19,20 уровень видового разнообразия изменился слабо (на 2-4 вида), что может быть объяснено чисто случайными причинами. Зато все остальные площади можно разбить на две группы: где количество видов резко снизилось (4,17,21,24) и где количество видов резко повысилось (1,8,9). В этих двух группах фито мезохоры когерентно реагируют на изменение внешней среды.

В первой группе снижение таксономического разнообразия в фито хорах происходит в связи с иссушением местообитания и выпадением большого числа травянистых мезофилов. То есть когерентность изменений связана с проявлением одного и того же фактора. Во второй группе, напротив, повышение видового разнообразия вызывается на разных фито хорах разными причинами. Так, на площади 1 идет первая стадия процесса бурного зарастания сильно нарушенного участка – появились *Rubus sachalinensis*, *Ribes fragrans*, *Pentaphylloides fruticosa*, возобновление *Betula platyphylla*, *Populus suaveolens*, *Salix rorida*, *S. divaricata* и др. Причем и в 1984, и в 2000 г. мы имели здесь дело с несформированным РП, поэтому и в дальнейшем следует ожидать повышения видового разнообразия. О начале формирования сомкнутого РП с ценотическими отношениями будет говорить снижение и стабилизация видового разнообразия на площади. На площади 8 параллельно идут два процесса: происходит медленное в подгольцовые зарастание участка после старой гари (появились *Angelica decurrens*, *Aegopodium alpestre*, *Berberis sibirica*) и идет проникновение видов, типичных для тундр – *Empetrum nigrum*, *Carex obtusata*, *C. scirpoidea*, *C. stenocarpa*, *Kobresia myosuroides*, *Aster serpentimontanus*, *Schultzia crinita* и др. Опять же, здесь трудно говорить о сформировавшемся РП. Что же касается площади 9, то повышение видового разнообразия здесь удивительно, так как на площади идет массовое усыхание кедрового стланика. Анализируя происходящие перестройки в травянистом ярусе, замечаем, что здесь появился ряд видов, свойственных бореальной тайге (*Pedicularis labradorica*, *Carex globularis*, *Pyrola incarnata*, *Moehringia lateriflora*, *Rubus arcticus*). Однако, несмотря на значительное число новых видов (9), общий процент изменений не так и высок (27%).

Таким образом, анализируя когерентность реакций разных фито хор на изменения среды, следует понимать, что в основе такой когерентности могут быть разные причины. Тем не менее, выявление когерентных групп может многое дать для распознавания основных направлений динамики РП данного региона. Качественно сходные реакции разных фито хор говорят об однонаправленности возмущений, то есть об определенной векторности изменения окружающей среды.

Различная степень синфазности (когерентности) реакций разных элементов РП на воздействия среды – одно из важнейших проявлений флористической неоднородности РП. Поэтому идентификация групп в большей или меньшей степени когерентных элементов является одним из способов исследования неоднородности РП. Одна из перспектив изучения когерентности в РП – исследование сходства реакций не фито хор, а целых классов фито хор или узлов отношений между фито хорами. Подобные исследования можно делать только на массовом материале с построением многовершинного графа, то есть в ситуации, когда большую роль начинают играть стохастические процессы, и правомерно применение статистических методов. При этом вероятно получение оригинальных данных о различных стратегиях разных типов растительности и разных типов пространственной неоднородности РП при возмущениях среды.

Оценка устойчивости структуры РП к возмущениям

Существует небольшое число публикаций о системно-структурном подходе к исследованию устойчивости экосистем (Крауклис, 1983), и все они сугубо теоретические, не имеют дела с конкретными ситуациями природных состояний среды. Можно сказать, что в наших работах

структурный подход применен к изучению неоднородности РП ландшафтного уровня. Основными моментами этого структурного подхода являются определение показателей коэффициента сходства-различия между элементами РП, идентификация на основе этих коэффициентов ординационных кластеров (объединений флористически сходных элементов), и построение графовой ординационной модели РП для последующего детального изучения ее динамических свойств.

Основными проявлениями динамической неоднородности РП следует считать сенсорность и когерентность. Большая или меньшая сенсорность фитоценоза определяется их положением в разных физико-географических элементах и степенью гомеостаза того типа растительности, который преобладает в фитоценозе. Количество и положение слабых мест в ландшафтной флористической структуре РП определяется не только флористическими связями фитоценозов между собой, но и их разными функциями в задании структуры РП и жизнедеятельности РП ландшафта. Наличие когерентных элементов в структуре РП означает развитие РП в определенном направлении и помогает определить вектор этого развития.

Таким образом, в задачу геоботанического мониторинга должно входить выявление сенсорных элементов, нахождение когерентных узлов и прослеживание направления флористических процессов в данном РП. Рассмотрим пример с мониторингом РП в Сохондинском заповеднике. Наличие большой когерентной группы фитоценозов показывает, что все изменения во флористической неоднородности РП здесь могут объясняться единой причиной. Главный фактор в данном случае – аридизация климата, иссушение местообитаний, большая протайка многолетнемерзлого слоя.

Исходя из предложенных нами определений, следует ожидать, что наибольшая реакция на возмущения внешней среды должна возникать в сенсорных элементах и в тех элементах, которые являются слабыми местами во флористической структуре РП. За этими элементами необходимо регулярное слежение и повышенное внимание со стороны специалистов по мониторингу. Возможно, после проведения предварительного периода общего мониторинга в заповеднике, который позволит выявить наиболее чувствительные к внешним воздействиям элементы (сенсоры) и определить их связи с другими элементами РП, следует перейти к более оптимальной системе мониторинга, когда слежением будет охвачена только сеть сенсоров и слабых мест. Это позволит проводить мониторинг с меньшими затратами и более углубленно.

Рассматривая пример с Сохондинским заповедником, мы видим, что локализация сенсоров на графовых моделях флористической структуры РП практически не зависит от положения «слабых мест». Однако, самую интересную информацию о динамике РП дает расчет сходства графовых моделей флористической структуры РП. Вопрос о том, насколько похожи полученные две структуры, не столь прост. В общем случае расчет сходства двух графов сделан нами ранее (Галанин и др., 1986). В обоих графах по 21 вершины, в первом графе 17 ребер, во втором 18. Девять ребер в обоих графах занимают одинаковое положение.

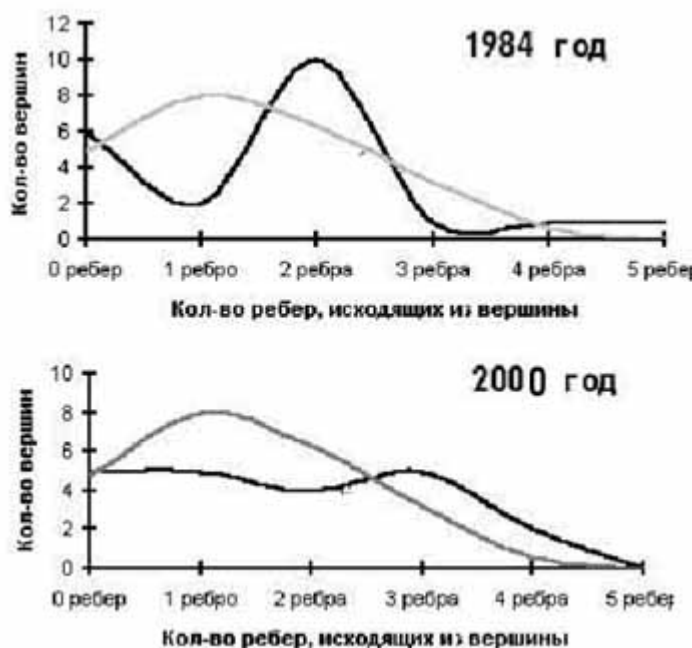
Максимальное (возможное) число ребер ($M_{\max}$) в 21-вершинном неориентированном графе, не имеющем кратных ребер, равно $n(n-1)/2$, то есть $420/2=210$. При случайном распределении ребер одинаковое положение должны занимать $P_1 \cdot P_2 \cdot M_{\max}$ ребер (где $P = n/M_{\max}$), то есть 1,5 ребра, что в 6 раз меньше наблюдаемого. Коэффициент сходства двух графов равен:

$$K = \frac{P_n - P_t}{P_n}, \text{ то есть в нашем случае } 0,83$$

Оценка этого сходства по критерию Пирсона показывает, что оно достоверно больше случайного. Действительно, графы весьма сходны, то есть структура флористической неоднородности РП осталась инвариантной, несмотря на то, что половина ребер изменила свое положение.

Нахождение сенсоров и слабых мест - самое необходимое для того, чтобы научиться управлять или контролировать РП на данной территории. При долговременном мониторинге, имея значительную базу данных по изменению флористической неоднородности РП, становится возможен прогноз различных сценариев развития РП. Становится возможен ответ и на вопрос о том, снизилось или повысилось общее разнообразие фитоценозов в данном районе и неоднородность структуры. Для обоснованного ответа на этот вопрос проведем расчет критерия Пирсона для разницы между наблюдаемым и теоретически ожидаемым количеством вершин с установленным числом исходящих из них ребер. Для графа с 21 вершиной легко определить, каким он должен быть, если ребра распределились между вершинами случайно. Тогда в первом графе вершин, из которых не

исходит ни одно ребро, должно быть 4,8; из которых исходит 1 ребро - 8,0; 2 ребра - 6,3; 3 ребра - 3,2; 4 ребра - 0,6; 5 ребер - 0,03. Из наблюдаемого графа можно взять аналогичные наблюдаемые числа. Они довольно резко отличаются от теоретических, то есть наш граф сильно неоднороден. Это хорошо видно на рисунке ниже, где на графиках черными линиями обозначены наблюдаемые распределения вершин с разным количеством исходящих из них ребер, а серыми - теоретически ожидаемые при случайном «разбросе» ребер по вершинам. Величина критерия Пирсона при этом равняется 40,1. Та же процедура, примененная для второго графа, дает другую картину и другой критерий Пирсона, равный 6,3. Это значит, что уровень неоднородности за 16 лет сильно снизился. Граф структуры 2000 г. гораздо более равномерен.



Анализ неравномерности графовых моделей флористической структуры РП таежно-гольцового ландшафта Сохондинского заповедника: вверху – в 1984 г., внизу – в 2000 г.

По оси абсцисс - количество ребер, отходящих от вершины; по оси ординат - количество вершин с определенным числом исходящих из них ребер. Сплошная линия - наблюдаемое распределение ребер по вершинам в графе; пунктирная - теоретическое рассчитанное распределение при полной равномерности графа с тем же количеством вершин

Проведем аналогичную процедуру для другого уровня сходства в 10%, когда количество связей на графах увеличивается до 182 и 178 ребер соответственно. Хотя полученные структуры более неравномерны (критерий Пирсона для первого графа 86,2, а для второго 69,2), тенденция сохраняется: граф 2000 г. более равномерный. Аналогичные расчеты для других уровней сходства (здесь не приводятся) еще раз подтвердили подобный вывод. Заключение может показаться удивительным, но оно обосновано статистическими расчетами: за 16 лет мы видим снижение структурного биоразнообразия РП, то есть утрату неоднородности РП.

Этот вывод перекликается с выводами палеонтологов, установивших, что в периоды катастроф резко снижается таксономическое разнообразие РП (Красилов, 1977; Маркевич, 1995). По-видимому, в периоды катастрофических изменений климата происходит снижение и структурного разнообразия, о чем наглядно свидетельствует пример Сохондинского заповедника.

При сравнении двух пространственно совмещенных моделей РП возникают и вопросы более общего плана, связанные с явлением динамической неоднородности РП. Каким образом можно ее определить? Можно ли считать разброс в величине флористического изменения элементов РП (отдельных фитоценозов, их классов) и количество когерентных групп степенью динамической неоднородности? Здесь мы вступаем в мало разработанную область формализованного описания динамических процессов в РП. Для постановки таких задач необходимо накопление данных об изменении флористической структуры РП во времени, а для этого необходимо вести длительные мониторинговые исследования на одной и той же системе реперов (участков РП). К сожалению, подобные исследования трудно реализовать из-за быстрой сменяемости поколений исследователей и невозможности существования этой системы вне охраняемых территорий. Единственная возможная база для накопления подобной информации – заповедники. Регулярное переописание пробных площадей, замаркированных на местности, может дать уникальные данные для проведения сравнительного анализа динамических процессов в РП естественных ландшафтов.

© Беликович А.В., Галанин А.В.: содержание, идея, верстка, дизайн
Все права защищены. 2004 г.

UCOZ SERVICES



Читать дальше: главы "Понятие слабых мест в структуре РП", "Распознавание когерентности элементов РП" и "Оценка устойчивости структуры РП к возмущениям"

© Беликович А.В., Галанин А.В.: содержание, идея, верстка, дизайн
Все права защищены. 2004 г.

UCOZ SERVICES