

УДК 574.34:512.643.8

## ТРИНАДЦАТЬ ЛЕТ МОНИТОРИНГА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *ERITRICHIMUM CAUCASICUM*: СТОХАСТИЧЕСКАЯ СКОРОСТЬ РОСТА В УСЛОВИЯХ РЕПРОДУКТИВНОЙ НЕОПРЕДЕЛЕННОСТИ

© 2023 г. Д. О. Логофет<sup>1, \*</sup>, Л. Л. Голубятников<sup>1</sup>, Е. С. Казанцева<sup>1</sup>, Н. Г. Уланова<sup>2, \*\*</sup>,  
М. И. Хомутовский<sup>1, 2</sup>, Д. К. Текеев<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН, лаборатория математической экологии  
Пыжевский пер., 3, Москва, 119017 Россия

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,  
кафедра экологии и географии растений  
Ленинские горы, 1, Москва, 119234 Россия

<sup>3</sup>ФГБУ “Тебердинский национальный парк”  
Бадукский пер., 1, Теберда, КЧР, 369210 Россия

\*E-mail: danilal@postman.ru

\*\*E-mail: nulanova@mail.ru

Поступила в редакцию 30.09.2022 г.

После доработки 05.11.2022 г.

Принята к публикации 23.03.2023 г.

Стадийную структуру ценопопуляции незабудочника кавказского *Eritrichium caucasicum* наблюдали на постоянных площадках в альпийском поясе Северо-Западного Кавказа ежегодно в течение 13 лет (2009–2021 гг.), накапливая данные типа “идентифицированные особи от неизвестных родителей”. Последнее обстоятельство предопределило то, что называется репродуктивной неопределенностью в терминологии матричных моделей динамики популяций с дискретной структурой – невозможность однозначно калибровать коэффициенты годичного пополнения, присущие группам генеративных растений и генеративных последнего цветения. В результате вместо годичных значений асимптотической скорости роста модель дает лишь определенные, изменяющиеся год от года диапазоны их значений, отвечающие данным, и это привносит не только технические сложности, но и делает неопределенным прогноз жизнеспособности на основе асимптотической скорости роста. Известный альтернативный подход состоит в оценке стохастической скорости роста  $\lambda_S$ , однако в литературе предлагались лишь искусственные модели случайности, участвующие в расчетах  $\lambda_S$ . Наша реалистичная модель случайности связана с вариациями погодных и микроклиматических условий местообитания и восстановлена по достаточно длинному (60 лет) временному ряду погодного показателя. Ее использование в расчетах  $\lambda_S$  методом Монте-Карло обеспечивает более надежную и точную оценку стохастической скорости роста.

DOI: 10.31857/S0044459623020045, EDN: RAJPLI

Когда рассматривается вопрос об оценке жизнеспособности ценопопуляции растений по данным многолетнего мониторинга ее структуры, традиционный для отечественной школы ботаники подход через определение различных морфологических индексов (критику и ссылки см. в работе Логофет и др., 2019) уступает место новой парадигме популяционного исследования – построению и анализу матричных моделей динамики популяций с дискретной структурой (Логофет, Уланова, 2021). В этой парадигме 13 лет мониторинга стадийной структуры ценопопуляции обеспечивают данные для калибровки 12 проекционных матриц популяции (ПМП) – главного инструмента дальнейшего анализа модели (Логофет,

Уланова, 2021), причем каждая пара последовательных лет дает свою годовую ПМП.

Среди многих, связанных с матричными моделями концепций, понятие *стохастической скорости роста* популяции (Cohen, 1979; Tuljapurkar, 1986, 1990; Caswell, 2001; Sanz, 2019) отличается и привлекательным термином, и элегантностью формализма. Суть понятия состоит в том, что “популяция развивается в случайно изменяющейся среде и каждая годичная ПМП считается опосредованным выражением того комплекса условий среды, под действием которого определен набор демографических параметров – элементов этой матрицы – сформировался к моменту очередного наблюдения” (Логофет, Уланова,

2021, с. 251). Тогда “случайная среда”, изменяющаяся в долгой череде лет, эквивалентна смене матриц в столь же длинной последовательности, а случайно меняющаяся среда эквивалентна случайному выбору матрицы из доступного набора годичных ПМП на каждом шаге этой последовательности (Логофет и др., 2019).

Этот случайный выбор, точнее заключенная в нем модель случайности, составляет главную проблему в деле практического применения концепции стохастической скорости роста с целью оценить жизнеспособность популяции и дать долгосрочный прогноз ее динамики. Понятно, что такая модель должна быть связана с вариациями условий конкретного местообитания, и возможный способ такой связи был предложен нами для мониторинга ценопопуляций альпийских малолетников *Androsace alba* (Logofet et al., 2020b) и *Eritrichium caucasicum* (Logofet et al., 2021) на более коротких отрезках времени, причем дал обнадеживающие результаты в обоих случаях.

*Репродуктивная неопределенность (reproductive uncertainty)* — это термин, введенный (Логофет, 2010) для обозначения объективной особенности жизненного цикла особей и соответствующих ему данных по структуре популяции, которые не позволяют однозначно определить статус-специфические коэффициенты пополнения популяции. У незабудочника *E. caucasicum* такая особенность есть (Логофет и др., 2016б) и “в данных объективно присутствует неопределенность, не позволяющая вычислить статусноспецифические коэффициенты репродукции столь же просто и непосредственно, как прочие демографические параметры” (Логофет, 2010, с. 31).

В настоящей работе стохастическая скорость роста ценопопуляции *E. caucasicum* в альпийском местообитании оценивается по данным более длинного, 13-летнего мониторинга ее стадийной структуры. После описания объекта исследования и характера данных в Разделе 1, в Разделе 2 мы предлагаем краткий экскурс в формализм матричных моделей и излагаем концепцию стохастической скорости роста на данном примере *E. caucasicum*. В Разделе 3 представлен наш оригинальный метод построения модели случайности, которая “связана с вариациями условий конкретного местообитания” (альпийской пустоши) и используется нами в оценке стохастической скорости роста. Раздел 4 посвящен изложению полученных результатов, которые комментируются и обсуждаются в Разделе 5.

## 1. ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ И ХАРАКТЕР ДАННЫХ

Незабудочник кавказский *Eritrichium caucasicum* (Albov) Grossh. — травянистый дву- или мало-

летний полурозеточный поликарпик (Попов, 1953; Зернов, 2006, 2015; Ахметжанова и др., 2009). Этот светолюбивый вид произрастает на лугах и скалах в субальпийском, альпийском и субнивальном поясах на высоте 2000–3000 м (Попов, 1953; Гроссгейм, 1967; Цепкова, 1987; Зернов, 2006). Очень медленно восстанавливается после нарушений, так как его семенная продукция невысока, а вегетативное размножение отсутствует (Батчаева, 2005).

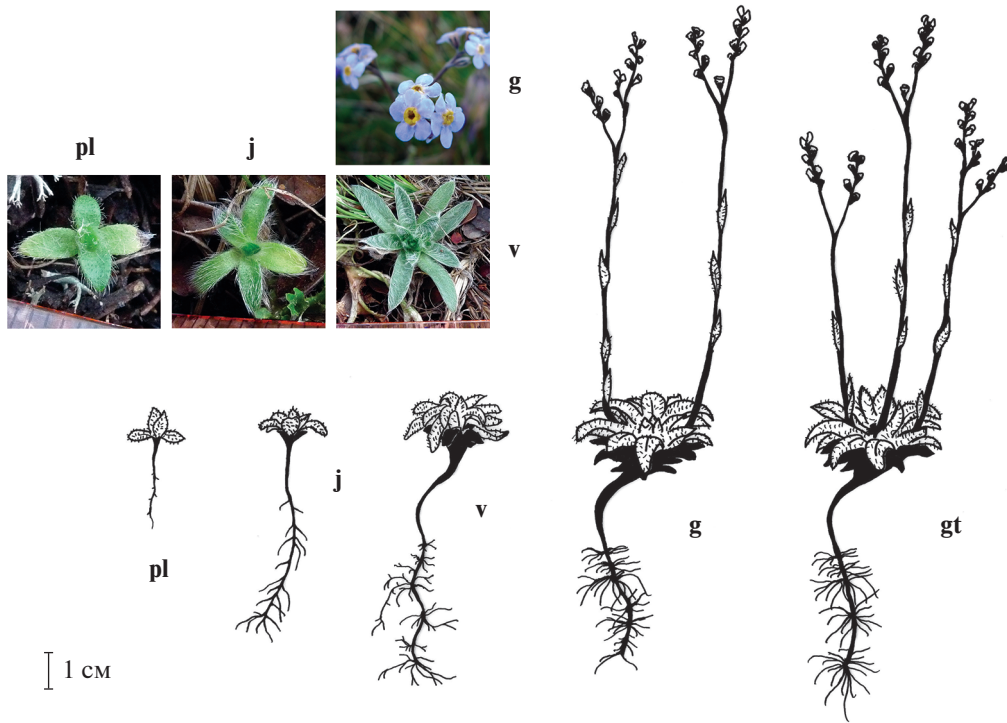
Исследование ценопопуляции *E. caucasicum* проводили в Карачаево-Черкесской Республике на территории Тебердинского национального парка на горе Малая Хатипара, высота над уровнем моря 2800 м. Наблюдения проводили по общепринятой методике изучения ценопопуляций в естественной среде обитания на постоянных площадях (Работнов, 1950а, б; Полевая геоботаника, 1960; Программа и методика..., 1986; Современные подходы..., 2008). В 2009 г. в пределах одного фитоценоза (альпийская лишайниковая пустошь) были заложены постоянные площадки размером  $0.25 \times 0.25$  м, общей площадью  $0.625$  м<sup>2</sup>. Признавая мозаичность пространственного распределения альпийского фитоценоза (Onipchenko, 2002; Казанцева, 2016) фактором сохранения изучаемых популяций, в полевой сезон 2020 г. дополнительно были заложены еще постоянные площадки в пределах того же фитоценоза — две трансекты размером  $1.5 \times 0.25$  м.

Сбор данных по картированию маркированных особей, или *мониторинг*, проводили ежегодно в августе, отмечая обновленные онтогенетические стадии закартированных ранее особей и пополнение популяции молодыми растениями согласно известной шкале онтогенеза (Казанцева, 2016; Логофет и др., 2016б) (рис. 1).

Все стадии онтогенеза имеют определенные морфологические признаки как в надземной, так и в подземной части, и 13 лет мониторинга структуры ценопопуляции соответствующим образом дополнили историю ее изменений (табл. 1).

Всего за 13 лет наблюдений с 2009 по 2021 г. для *E. caucasicum* было маркировано 1313 особей, из которых 76 особей были впервые закартированы на новых площадках 2020 г. В 2021 г. на новых площадках были впервые прослежены онтогенетические переходы и отмечено пополнение из 19 ювенильных особей.

В данных мониторинга прослеживается развитие каждого растения данного вида по стадиям онтогенеза, однако определению не поддается то, в какой стадии (**g** или **gt**) находилось родительское растение каждой особи пополнения. Это обстоятельство уточняет характер данных мониторинга как “идентифицированные особи с неопределенными родителями” (Логофет, 2010, с. 30), после чего и возникает понятие “репродуктивная



**Рис. 1.** Шкала онтогенеза альпийского малолетника *Eritrichium caucasicum*: **pl** – проростки, **j** – молодые особи, **v** – взрослые вегетативные растения, **g** – генеративные, **gt** – генеративные на стадии последнего цветения.

неопределенность” (Логофет и др., 2016б, с. 111), формализация которого представлена в следующем разделе.

**2. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ФОРМАЛИЗМА МАТРИЧНОЙ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИИ**

*2.1. Граф жизненного цикла E. caucasicum*

Граф жизненного цикла (ГЖЦ) особей определенного вида – это краткое графическое представление наших знаний о том, как особи развиваются от рождения до смерти и когда производят потомство. ГЖЦ согласован со шкалой онтогенеза и строго соответствует структуре рассматриваемой популяции: его *вершины* (или *узлы*) соответствуют компонентам вектора структуры, а направленные *ребра* (или *дуги*) показыва-

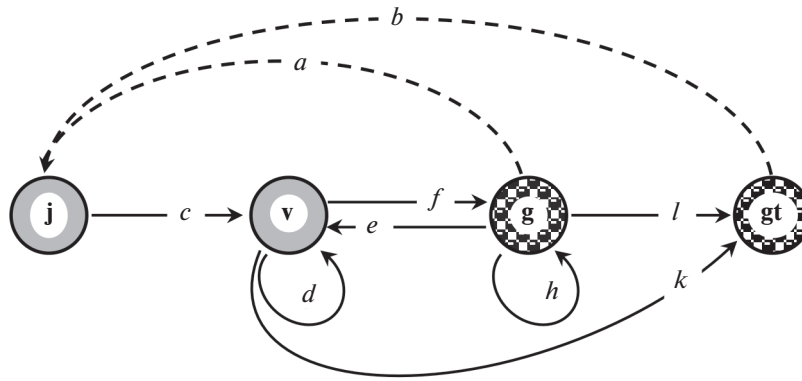
ют переходы, которые особи совершают (или могли бы совершить) между структурными группами за фиксированный промежуток времени  $\Delta t$ , называемый *временным шагом*.

На рис. 2 показан ГЖЦ *E. caucasicum*, который согласован со стадийной структурой ценопопуляции, ежегодно наблюдаемой в поле.

Поскольку стадию проростка и ювенильную растение проходит за один сезон, их объединили в одну стадию **j**. Направленные в нее дуги ГЖЦ следует понимать как *виртуальное* пополнение. Параметры семенного размножения весьма неопределенны в полевых условиях, и потому стадия семени сознательно исключена из модельного жизненного цикла. Возможность и корректность такого исключения при калибровке модели по данным типа “идентифицированные особи” бы-

**Таблица 1.** Структура ценопопуляции *E. caucasicum* по годам согласно данным учетов (продолжение табл. 1 из Логофет и др., 2018)

| Стадия    | Численность стадийных групп в год наблюдения |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|-----------|--|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|           | 2009   | 2010 | 2011 | 2012 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2017 | 2018 | 2019 | 2020 | 2021 |
| <b>j</b>  | 149  | 31   | 150  | 211  | 119  | 99   | 49   | 73   | 13   | 49   | 72   | 7    | 19   |
| <b>v</b>  | 80   | 136  | 129  | 181  | 296  | 166  | 128  | 103  | 75   | 66   | 42   | 45   | 28   |
| <b>g</b>  | 10   | 9    | 10   | 9    | 6    | 11   | 17   | 1    | 5    | 3    | 1    | 13   | 15   |
| <b>gt</b> | 4  | 1    | 3    | 7    | 1    | 4    | 8    | 1    | 1    | 1    | 1    | 2    | 3    |



**Рис. 2.** Граф жизненного цикла по стадиям онтогенеза *Eritrichium caucasicum*. Обозначения стадий как на рис. 1; штриховые стрелки – виртуальное пополнение популяции из генеративных стадий (Логофет и др., 2016б).

ла доказана математически (Логофет и др., 2016б, Приложение А; Logofet et al., 2020а), а для данных типа “идентифицированные особи от неизвестных родителей” детально обсуждается в Разделе 5.

По общей направленности развития особи ГЖЦ воспроизводит шкалу онтогенеза, однако наличие в жизненном цикле нетривиальных задержек  $\circlearrowleft$  на стадиях *v* и *g*, возврата  $v \leftarrow g$ , а также ускоренного перехода  $v \rightarrow gt$  есть проявление *поливариантности* онтогенеза (Жукова, 1983, 1986; Жукова, Комаров, 1990) *E. caucasicum* в условиях альпийского пояса Северо-Западного Кавказа (Логофет и др., 2016б). Смысл параметров *a, b, ..., k, l*, приписанных дугам ГЖЦ, разъясняется в следующем разделе.

2.2. Основное модельное уравнение

Заданный ГЖЦ (рис. 2) и соответствующую ему ПМП (*L*) связывает фундаментальное соотношение, давно установленное между ориентированным графом и ассоциированной с ним матрицей (Nagay et al., 1965; Логофет, Уланова, 2018), в результате чего *L* имеет следующее строение (*pattern*):

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & b \\ c & d & e & 0 \\ 0 & f & h & 0 \\ 0 & k & l & 0 \end{bmatrix}; \quad a, b, \dots, k, l \geq 0. \quad (1)$$

Неотрицательные элементы матрицы *L* называются *демографическими параметрами*, или *vital rates* (Caswell, 2001). Их количественные значения априори не известны, однако данные наблюдений двух последовательных лет позволяют однозначно вычислить (*калибровать*) все из них, кроме *a* и *b* – параметров пополнения, – как частоты соответствующих событий перехода, зафиксированных в наблюдениях (Logofet et al., 2021, Table 2). Если *g(t)* и *gt(t)* суть численности генеративных и

терминально генеративных, а *j(t + 1)* – ювенильных растений, наблюдаемых в последовательные годы *t* и *t + 1*, то значения *a* и *b* связаны очевидным соотношением, вытекающим из строения ГЖЦ:

$$j(t + 1) = ag(t) + bgt(t), \quad (2)$$

которое можно назвать *уравнением пополнения*. Оно выражает формальный смысл репродуктивной неопределенности: неопределенные параметры пополнения определены с точностью до определенного линейного соотношения (2).

В уравнении (2) неизвестными выступают параметры *a* и *b*, а коэффициенты при них и левая часть уравнения суть целые числа, известные из наблюдений. Поэтому оно имеет конечное число решений, равное числу способов, какими известное количество особей пополнения можно составить из вкладов двух родительских групп. Если один из вкладов может быть нулевым, то это число равно *j(t + 1) + 1*.

Если через  $x(t) = [j(t), v(t), g(t), gt(t)]^T$  обозначить вектор (-столбец) стадийной структуры, наблюдаемой в год *t*, то из ГЖЦ аналогичным образом следует основное модельное уравнение в векторно-матричной форме:

$$x(t + 1) = L(t)x(t), \quad (3)$$

где *годовая (annual) ПМП L(t)* имеет строение (1) (примеры в табл. 3 из Логофет и др., 2016б). В силу репродуктивной неопределенности, уравнение (3) выполняется не для одной, а для целого (конечного) набора  $\{L(t)\}$  годовых матриц.

2.3. Асимптотическая скорость роста,  $\lambda_1$

Очевидным решением уравнения (3), когда матрица *L* остается постоянной во времени, выступает *траектория*

$$x(t) = L^t x(0), \quad t = 1, 2, \dots, \quad (4)$$

которая и описывает модельную динамику популяции. Важное следствие из классической теоремы Перрона–Фробениуса для неотрицательных матриц (Гантмахер, 1967, с. 355), давно и многократно установленное в разных источниках, касается *асимптотического* поведения траекторий (4). Точнее, справедливо предельное соотношение:

$$\mathbf{x}(t)_{t \rightarrow \infty} \rightarrow (\lambda_1)^t \mathbf{x}^*, \quad (5)$$

где  $\mathbf{x}^* > 0$  есть собственный вектор, отвечающий доминантному собственному числу  $\lambda_1(\mathbf{L}) > 0$ , с нормой, зависящей от начального вектора  $\mathbf{x}(0)$  (Логофет, Уланова, 2018, с. 124). Отсюда следует, что

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{x}(t) = \begin{cases} \infty, & \text{если } \lambda_1 > 1, \\ \mathbf{x}^*, & \text{если } \lambda_1 = 1, \\ 0, & \text{если } \lambda_1 < 1, \end{cases} \quad (6)$$

и потому  $\lambda_1$  называется *асимптотической скоростью роста* популяции (*asymptotic growth rate*; Caswell, 2001).

Если матрица  $\mathbf{L}$  задана в численном виде, то ее доминантное собственное число и соответствующий собственный вектор вычисляются рутинным образом в любой современной системе математического обеспечения, такой как MatLab® (MathWorks, 2022), но в случае репродуктивной неопределенности, выраженной условием (2), результатом может быть лишь определенный интервал (*диапазон*) значений  $\lambda_1$ , задающий количественные “границы приспособленности” вида в местных условиях (На земле..., 2015). Судить о жизнеспособности ценопопуляции в будущем на основании (6) можно, только если диапазон значений  $\lambda_1$  целиком находился бы по одну сторону от 1 для каждого набора  $\{\mathbf{L}(t)\}$  годовых ПМП, но в действительности это не так: расположение диапазона  $\lambda_1$  меняется от года к году, и наблюдался даже случай, когда значение  $\lambda_1 = 1$  оказалось внутри диапазона (Логофет и др., 2016б, табл. 3). Известный подход к оценке жизнеспособности в подобных ситуациях представлен в следующем разделе.

#### 2.4. Стохастическая скорость роста, $\lambda_S$

Концепция *стохастической скорости роста* ( $\lambda_S$ ) (Caswell, 2001) полагает, что популяция развивается в условиях, которые меняются от года к году каким-то случайным образом, и тогда каждая годовая ПМП, – а в нашем случае весь диапазон  $\{\mathbf{L}(t)\}$ , – считается опосредованным выражением того комплекса условий среды, под действием которого определенный набор демографических параметров сформировался к моменту очередного наблюдения (Pollard, 1966; Tuljapurkar, 1986, 1990). Совокупность всех годовых наборов  $\{\mathbf{L}(t)\}$ , полученная в результате длительного мо-

нитринга структуры популяции, отражает тогда весь диапазон случайных вариаций среды, реализованный за годы мониторинга. Судьба популяции в долговременной перспективе – это результат применения к начальному вектору структуры  $\mathbf{x}(0)$  бесконечной последовательности ПМП, выбранных случайным образом из доступных наборов годовых ПМП на каждом шаге последовательности. Математически установлено, что у такой последовательности существует конечный предел (Furstenberg, Kesten, 1960; Оселедец, 1968; Cohen, 1976), и он позволяет определить величину  $\lambda_S$  как

$$\log \lambda_S = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \log N(\tau) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \log \|\mathbf{L}_{\tau-1} \dots \mathbf{L}_0 \mathbf{x}(0)\|_1, \quad (7)$$

где  $\|\dots\|_1$  обозначает норму вектора по сумме модулей компонент (Caswell, 2001).

Известно, что предел последовательности можно аппроксимировать ее конечным членом, причем тем точнее, чем дальше отстоит этот член от начала (Мир математики, 2022). Далекий конечный член можно вычислить методом Монте-Карло, если задано правило случайного выбора годовых ПМП из их доступной совокупности на каждом шаге последовательности. Правда, в этом случае в качестве оценки получаем не число, а определенный диапазон чисел: от минимального до максимального значения среди результатов случайных реализаций конечной последовательности; чем больше реализаций, тем закономерно шире диапазон оценок (Logofet et al., 2021, Tabl. 4).

Самое простое (и популярное в литературе) правило состоит в независимом (от предыдущего шага) выборе с неизменной (от шага к шагу) вероятностью каждой из данных матриц. Такая модель случайной среды была названа *iid (independent, identically distributed)* матрицами (Cohen, 1979; Caswell, 2001; Buckley et al., 2010). С учетом вышесказанного, в серии имитаций методом Монте-Карло наилучшей оценкой  $\lambda_S$  будет диапазон, полученный при максимальном числе случайных реализаций последовательности ПМП максимальной длины.

Однако правило *iid* слишком просто и вряд ли приемлемо в деле оценки жизнеспособности реальных популяций. Усложнение правила *iid* – это признание зависимости текущего шага от результата предыдущего, т.е. случайный выбор как реализация некоторой марковской цепи переходов между заданными ПМП (Caswell, 2001). Известные примеры марковских цепей как моделей случайной среды разнообразны – от простых, как, например, переключение между “плохой” и “хорошей” средой (Sanz, 2019), до весьма продвинутых (Morris et al., 2006; Rees, Ellner, 2009; Ozgul et al., 2010; Williams et al., 2015), но по-прежнему искусственных конструкций, изобретенных авто-

рами, а не природой. То, каким образом случайный выбор матриц в последовательности (7) можно сделать реалистичным, связанным с вариациями условий среды, излагается в следующем разделе.

### 3. РЕАЛИСТИЧНАЯ МОДЕЛЬ СЛУЧАЙНОСТИ В ОЦЕНКЕ $\lambda_s$

Тринадцать лет мониторинга ценопопуляции *E. caucasicum* и соответствующие им 12 наборов годовых ПМП  $\{L(t)\}$ ,  $t = 2009, 2010, \dots, 2020$  определяют (неявно) спектр вариаций условий среды, повлиявших на динамику ценопопуляции, и дают временной ряд соответствующих значений асимптотической скорости роста  $\lambda_1(t)$ . Очевидно, этот ряд представляет собой реализацию некоторого случайного процесса смены условий, и если найти параметры этого процесса и использовать их при случайном выборе ПМП в ходе построения длинной последовательности (7), то именно такой выбор и будет соответствовать гораздо более реалистичной модели случайности, нежели выбор *iid* матриц.

Поиск параметров случайного процесса осуществляли (для 12 лет мониторинга; Logofet et al., 2021) по следующей схеме: сначала искали корреляции ряда из 11 (медианных в своем наборе) значений  $\lambda_1(t)$ ,  $t = 2009, 2010, \dots, 2019$ , с аналогичными рядами 29 погодных и микроклиматических показателей, а затем среди найденных “зависимых переменных” выбирали те, для которых имеются более длинные (порядка 60 лет) продолжающиеся ряды наблюдений на ближайшей к альпийскому местообитанию метеостанции (Теберда). Для 12 лет мониторинга наилучшим показателем оказался температурный индекс  $\theta(t)$  – минимальная за май–июнь температура воздуха (Logofet et al., 2021), – а добавление данных за 2021 г., т.е. еще одного значения  $\lambda_1(2020)$ , оставило этот выбор прежним.

Далее, ряд из 12 справочных значений  $\theta(t)$ ,  $t = 2010, \dots, 2021$  рассматриваем как короткую реализацию дискретной цепи Маркова из 12 состояний и каждому из более длинного ряда значений  $\theta$  присваиваем ближайшее справочное. Таким образом получаем длинную реализацию марковской цепи блужданий по 12 состояниям, и она оказалась достаточно длинной, чтобы восстановить по ней переходную матрицу этой цепи, что и обеспечило реалистичную модель случайного выбора из 12 наборов  $\{L(t)\}$  в машинных экспериментах Монте-Карло для оценки стохастической скорости роста.

Как только выбор годового набора сделан, возникает вопрос о выборе одной ПМП из этого набора, т.е. одного из допустимых значений параметра  $a$ . Два простых решения – это выбор со-

гласно дискретному аналогу нормального распределения на соответствующем отрезке значений и равновероятный выбор из заданного набора. Интуиция подсказывает, что в первом случае диапазоны оценок  $\lambda_s$  должны быть уже, чем во втором.

### 4. РЕЗУЛЬТАТЫ

Двенадцать наборов  $\{L(t)\}$  годовых ПМП, калиброванных по данным 13-летнего мониторинга стадийной структуры ценопопуляции *E. caucasicum*, представлены в табл. 2. Количество пар значений репродуктивных параметров  $a$  и  $b$  в каждом годовом наборе ограничено условием (2), причем значение  $b$  (элемент (1, 4) матрицы  $L(a; t)$ ) выражено через параметр  $a$ , все допустимые значения которого  $\{a\}$  показаны в явном виде. Среди них всегда существует такое  $a^\circ$ , которое дает “медианное” значение  $\lambda_1(a^\circ)$ , наиболее близкое к среднему (см. сноску к табл. 2). По расположению диапазонов  $\lambda_1(L(t))$  относительно  $\lambda_1 = 1$  можно судить, был ли прошедший год благоприятным для ценопопуляции или нет (если только 1 не попадает внутрь диапазона, как в случае  $t = 2012$ ), но о долгосрочной перспективе можно лишь строить догадки, сравнивая количество благоприятных и неблагоприятных лет.

Наша реалистичная модель случайности в изменениях условий местообитания представляет собой дискретную (с шагом в один год) цепь Маркова с 12 состояниями, отождествленными с годами мониторинга с 2010-го по 2021-й. Восстановленная по длинному ряду погодного показателя, переходная матрица цепи размера  $12 \times 12$  показана в табл. 3. Несложно убедиться, что матрица является *стохастической* (все суммы по столбцам равны 1), *неразложимой* (*irreducible*; Horn, Johnson, 1990) и *примитивной* (Логофет, Уланова, 2018). Отсюда следует существование устойчивого предельного распределения  $ss^*$  и сходимости к нему из любого начального распределения (Kemeny, Snell, 1976). Оно также использовано в расчетах  $\lambda_s$  по модели *iid* сравнения ради.

Оценки стохастической скорости роста ценопопуляции *E. caucasicum* по реалистичной модели случайности (табл. 3) представлены в табл. 4. В целях сравнения использован прежний план экспериментов Монте-Карло (Logofet et al., 2021) по длине последовательности (7) и количеству повторностей, но вместо равновероятных *iid* матриц (несостоятельность которых в условиях полевого эксперимента больше не вызывает никаких сомнений) мы провели эксперимент с равновероятным выбором ПМП из годового набора, предписанного марковской моделью случайности.

Численные результаты подтверждают априорные ожидания: при любой фиксированной длине последовательности диапазон оценок расширя-

**Таблица 2.** Однопараметрические наборы годичных ПМП  $L(t; a)$ , калиброванных по данным *E. caucasicum* в годы  $t$ ,  $t + 1$ , и соответствующие границы значений  $\lambda_1(L(t; a))$  (модификация и расширение табл. 3 из Logofet et al., 2021)

| $t$<br>$j = t - 2008$ | Матрица $L(a; t) = L_j(a)$   | Уравнение пополнения<br>{значения $a$ }<br>$a^\circ, \lambda_1(a^\circ)^{1)}$  | Диапазон $\lambda_1(L(t))$ |                    |
|-----------------------|--|--|----------------------------|--------------------|
|                       |  |  | $\lambda_{1\min}$          | $\lambda_1^{\max}$ |
| 2009<br>1             | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (31-10a)/4 \\ 68/149 & 63/80 & 5/10 & 0 \\ 0 & 6/80 & 3/10 & 0 \\ 0 & 0/80 & 1/10 & 0 \end{bmatrix}$      | $10a + 4b = 31;$<br>$\left\{0, \frac{1}{10}, \frac{2}{10}, \dots, \frac{31}{10}\right\}$<br>$\frac{14}{10}, 0.948257$    | 0.903487                   | 0.994929           |
| 2010<br>2             | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (150-9a)/1 \\ 17/31 & 106/136 & 6/10 & 0 \\ 0 & 9/136 & 1/9 & 0 \\ 0 & 2/136 & 1/9 & 0 \end{bmatrix}$     | $9a + b = 150;$<br>$\left\{0, \frac{1}{9}, \frac{2}{9}, \dots, \frac{150}{9}\right\}$<br>$\frac{87}{9}, 1.383299$        | 1.246008                   | 1.520056           |
| 2011<br>3             | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (211-10a)/3 \\ 76/150 & 101/129 & 4/10 & 0 \\ 0 & 7/129 & 2/10 & 0 \\ 0 & 4/129 & 3/10 & 0 \end{bmatrix}$ | $10a + 3b = 211;$<br>$\left\{0, \frac{1}{10}, \frac{2}{10}, \dots, \frac{211}{10}\right\}$<br>$\frac{121}{10}, 1.371439$ | 1.247556                   | 1.494775           |
| 2012<br>4             | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (119-9a)/7 \\ 137/211 & 153/181 & 6/9 & 0 \\ 0 & 6/181 & 0/9 & 0 \\ 0 & 0 & 1/9 & 0 \end{bmatrix}$        | $9a + 7b = 119;$<br>$\left\{0, \frac{1}{9}, \frac{2}{9}, \dots, \frac{119}{9}\right\}$<br>$\frac{52}{9}, 1.010985$       | 0.921284                   | 1.100408           |
| 2013<br>5             | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (99-6a)/7 \\ 23/119 & 129/296 & 4/6 & 0 \\ 0 & 9/296 & 2/6 & 0 \\ 0 & 4/296 & 0/6 & 0 \end{bmatrix}$      | $6a + b = 99;$<br>$\left\{0, \frac{1}{6}, \frac{2}{6}, \dots, \frac{99}{6}\right\}$<br>$\frac{49}{6}, 0.822941$          | 0.786419                   | 0.858779           |
| 2014<br>6             | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (49-11a)/4 \\ 22/99 & 103/166 & 3/11 & 0 \\ 0 & 14/166 & 3/11 & 0 \\ 0 & 3/166 & 5/11 & 0 \end{bmatrix}$  | $11a + 4b = 49;$<br>$\left\{0, \frac{1}{11}, \frac{2}{11}, \dots, \frac{49}{11}\right\}$<br>$\frac{28}{9}, 0.874279$     | 0.837632                   | 0.911936           |
| 2015<br>7             | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (73-17a)/8 \\ 9/49 & 86/128 & 8/17 & 0 \\ 0 & 0/128 & 1/17 & 0 \\ 0 & 1/128 & 0/17 & 0 \end{bmatrix}$     | $17a + 8b = 73;$<br>$\left\{0, \frac{1}{17}, \frac{2}{17}, \dots, \frac{73}{17}\right\}$<br>$\frac{38}{9}, 0.685245$     | 0.671875                   | 0.698697           |

Таблица 2. Окончание

| $t$<br>$j = t - 2008$ | Матрица $L(a; t) = L_j(a)$   | Уравнение пополнения<br>{значения $a$ }<br>$a^\circ, \lambda_1(a^\circ)^1$                                | Диапазон $\lambda_1(L(t))$ |                    |
|-----------------------|--|---|----------------------------|--------------------|
|                       |  |   | $\lambda_{1\min}$          | $\lambda_1^{\max}$ |
| 2016<br>8             | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (13-a)/1 \\ 15/73 & 60/103 & 0/1 & 0 \\ 0 & 5/103 & 0/1 & 0 \\ 0 & 1/103 & 0/1 & 0 \end{bmatrix}$ | $a + b = 13;$<br>{0, 1, 2, ..., 13}<br>5, 0.712283  | 0.644885                   | 0.790195           |
| 2017<br>9             | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (49-5a)/1 \\ 5/13 & 58/75 & 3/5 & 0 \\ 0 & 2/75 & 1/5 & 0 \\ 0 & 0/75 & 1/5 & 0 \end{bmatrix}$    | $5a + b = 49;$<br>{0, $\frac{1}{5}, \frac{2}{5}, \dots, \frac{494}{5}$ }<br>$\frac{26}{5}, 0.942585$      | 0.939603                   | 0.945573           |
| 2018<br>10            | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (72-3a)/1 \\ 2/49 & 40/66 & 0 & 0 \\ 0 & 1/66 & 0 & 0 \\ 0 & 1/66 & 0 & 0 \end{bmatrix}$          | $3a + b = 72;$<br>{0, $\frac{1}{3}, \frac{2}{3}, \dots, \frac{72}{3}$ }<br>$\frac{39}{3}, 0.669523$       | 0.642064                   | 0.697567           |
| 2019<br>11            | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (7-a)/1 \\ 31/72 & 14/42 & 0/1 & 0 \\ 0 & 12/42 & 1/1 & 0 \\ 0 & 2/42 & 0/1 & 0 \end{bmatrix}$    | $a + b = 7;$<br>{0, 1, 2, ..., 7}<br>2, 1.237478  | 1.000000                   | 1.495474           |
| 2020<br>12            | $\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (19-13a)/2 \\ 1/7 & 26/45 & 1/13 & 0 \\ 0 & 9/45 & 6/13 & 0 \\ 0 & 0 & 3/13 & 0 \end{bmatrix}$    | $13a + 2b = 19;$<br>{0, $\frac{1}{13}, \frac{2}{13}, \dots, \frac{19}{13}$ }<br>$\frac{11}{13}, 0.816248$ | 0.787582                   | 0.845745           |

Примечание. <sup>1)</sup> Ближайшее к среднему значению  $\lambda_1$ :  $\lambda_1(a^\circ) = \min_a \{|\lambda_1(a) - (\lambda_{1\min} + \lambda_1^{\max})/2|\}$ .

ется с ростом числа реализаций и длины последовательности, а наиболее надежная оценка достигается при максимальной длине. Результаты при нормальном и равновероятном выборе ПМП из реализованного годовичного набора различаются незначительно (в 4–5-м знаке), а искусственная модель случайности завышает оценку  $\lambda_s$  по сравнению с реалистичной.

### 5. ОБСУЖДЕНИЕ

Как показано в табл. 2, репродуктивная неопределенность в данных мониторинга заставля-

ет оперировать наборами ПМП вместо отдельных матриц, а соответствующие диапазоны значений асимптотической скорости роста вместо отдельных значений  $\lambda_1(t)$  привносят не только технические сложности в расчеты стохастической скорости роста  $\lambda_s$ , но и неопределенность прогноза (как в случае  $t = 2012$ ; табл. 2). Закономерно поэтому желание избавиться от репродуктивной неопределенности путем дополнительных (искусственных) допущений матричной модели (см. обзор Logofet, 2008) или более радикально, путем объединения (агрегации) нескольких (двух в случае *E. caucasicum*) репродуктивных групп в одну,



**Таблица 3.** Переходная матрица марковской цепи по 12 состояниям, соответствующим годам переходов

| Куда переход | Исходящие состояния |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      | Вектор $ss^*$ ,<br>% |
|--------------|---------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|----------------------|
|              | 2010                | 2011 | 2012 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2017 | 2018 | 2019 | 2020 | 2021 |                      |
| 2010         | 0                   | 1/5  | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 2/8  | 0    | 0    | 0    | 2/18 | 8.44                 |
| 2011         | 2/6                 | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 1/6  | 0    | 0    | 0    | 0    | 2/18 | 7.98                 |
| 2012         | 0                   | 1/5  | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 1.60                 |
| 2013         | 0                   | 0    | 1    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 2/4  | 0    | 0    | 0    | 4.71                 |
| 2014         | 0                   | 0    | 0    | 1/3  | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 1.57                 |
| 2015         | 1/6                 | 0    | 0    | 0    | 1    | 1/6  | 1/6  | 1/8  | 0    | 0    | 0    | 1/18 | 9.71                 |
| 2016         | 0                   | 1/5  | 0    | 0    | 0    | 1/6  | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 4/18 | 10.16                |
| 2017         | 0                   | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 3/6  | 0    | 1/4  | 1/2  | 0    | 3/18 | 13.47                |
| 2018         | 1/6                 | 0    | 0    | 2/3  | 0    | 0    | 0    | 1/8  | 0    | 0    | 0    | 0    | 6.23                 |
| 2019         | 0                   | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 1/8  | 1/4  | 0    | 0    | 0    | 3.24                 |
| 2020         | 0                   | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 1/2  | 0    | 0    | 1.62                 |
| 2021         | 2/6                 | 2/5  | 0    | 0    | 0    | 4/6  | 1/6  | 3/8  | 0    | 0    | 1    | 6/18 | 31.27                |

что снижает размерность модели и делает единственный коэффициент пополнения вполне определенным. Однако такое изменение модели – а в сущности, самого ГЖЦ – может, как оказалось (Logofet, 2017), принципиально изменить характер асимптотической динамики – с заметного экспоненциального убывания на определенный рост (Logofet, 2017, Tabl. 2, 3,  $t = 2013$ ), и потому неприемлемо в адекватном моделировании изучаемого объекта.

Можно было бы избавиться от неопределенности без искажения ГЖЦ как формального выражения биологических знаний об изучаемом объекте, если воспользоваться *принципом оптимальности*, т.е. принять гипотезу, что вклады репродуктивных групп в пополнение популяции обеспечивают максимально возможное значение скорости роста  $\lambda_1$  (Логофет, 2010). Сам поиск этого значения потребовал определенных математических усилий в доказательстве существования решения у соответствующей нелинейной задачи максимизации с нужными ограничениями, и оно было доказано в классической постановке оптимальных задач (Logofet, 2013), т.е. когда неизвестные  $a$  и  $b$  в условии (2) суть просто неотрицательные числа. Тот факт, что все данные мониторинга изначально представляют собой числа целые, никак не учитывался в традиционном формализме матричных моделей (Caswell, 2001), а оказалось, что *целочисленный* формализм, т.е. выражение векторов структуры в целых, а всех демографических параметров – в рациональных числах, таит в себе дополнительные возможности.

Например, если неизвестные  $a$  и  $b$  действительные неотрицательные, то невозможно отследить все их значения, ограниченные уравнением (2). А если  $a$  и  $b$  только целые, то лишь конечное чис-

ло всех допустимых значений и их последовательный перебор (порученный компьютеру) позволяют выяснить нужные свойства всего набора. На этом, в частности, основан метод сравнительного анализа моделей, включающих стадию семени и исключающих ее из ГЖЦ (Logofet et al., 2020a), который положил конец довольно бурной дискуссии о роли “скрытых” (cryptic) стадий жизненного цикла в построении адекватной модели (Kendall et al., 2019; Nguyen et al., 2019; Che-Castaldo et al., 2020). Используя математический факт линейности так называемого *индикатора потенциального роста*  $R_1(L)$  (Логофет, 2012) относительно неопределенных параметров пополнения (Protasov, Logofet, 2014), мы доказали (Logofet et al., 2020a), что в пределах известных ограничений на неопределенные параметры семенного размножения *Androsace alba* – другого альпийского малолетника – исключение стадии семени из модельного жизненного цикла не способно изменить качественно картину динамики популяции, т.е. с убыли на рост или наоборот. Тем самым доказана корректность ГЖЦ с “виртуальным” пополнением (рис. 2) вместо реального семенного.

Возвращаясь к гипотезе оптимальности, отметим, что она не получила подтверждения в прямых экспериментах с иным объектом – вейником *Calamagrostis epigeios* (Логофет и др., 2016a), что не дает оснований надеяться на ее справедливость и для *E. caucasicum*.

Все вышесказанное убеждает в том, что репродуктивная неопределенность объективно существует и нужно работать с диапазонами скорости роста *E. caucasicum*, а не с отдельными ее значениями, как, например, у *Androsace alba* (Логофет и др., 2019, 2020). И формализм матричной модели, как показывают полученные нами результа-

**Таблица 4.** Оценки стохастической скорости роста ценопопуляции *E. caucasicum* методом Монте-Карло. Способ выбора *a*: N – нормальный выбор из доступного набора значений; E – равновероятный выбор

| Длина последовательности | Число реализаций | Диапазон вариаций в оценке $\lambda_S$ и ширина диапазона в сравнении моделей случайности: |                                  |  |                                  |
|--------------------------|------------------|--|----------------------------------|--|----------------------------------|
|                          |                  | марковская цепь с выбором <i>a</i>   |                                  | <i>iid</i> согласно распределению $ss^*$ |                                  |
|                          |                  | N  | E                                | N  | E                                |
| $1 \times 10^5$          | 13               | [0.890852, 0.892989]<br>0.002138   | [0.890630, 0.893340]<br>0.002710 | [0.916810, 0.919247]<br>0.002437         | [0.916902, 0.920165]<br>0.003263 |
|                          | 33               | [0.890341, 0.893604]<br>0.003264   | [0.890630, 0.893340]<br>0.002710 | [0.916661, 0.919247]<br>0.002586         | [0.916541, 0.920165]<br>0.003624 |
|                          | 100              | [0.890180, 0.894242]<br>0.004061   | [0.889854, 0.893666]<br>0.003812 | [0.916035, 0.919658]<br>0.003623         | [0.916225, 0.920165]<br>0.003940 |
| $2 \times 10^5$          | 13               | [0.890911, 0.892261]<br>0.001350   | [0.891160, 0.892940]<br>0.001780 | [0.917045, 0.918649]<br>0.001604         | [0.916634, 0.918694]<br>0.002060 |
|                          | 33               | [0.890911, 0.893310]<br>0.002400   | [0.890970, 0.892940]<br>0.001970 | [0.917045, 0.919493]<br>0.002449         | [0.916634, 0.919043]<br>0.002409 |
|                          | 100              | [0.890737, 0.893310]<br>0.002574   | [0.890688, 0.893288]<br>0.002601 | [0.916994, 0.919493]<br>0.002500         | [0.916634, 0.919250]<br>0.002616 |
| $3 \times 10^5$          | 13               | [0.890883, 0.892783]<br>0.001901   | [0.891113, 0.893014]<br>0.001900 | [0.917039, 0.918669]<br>0.001630         | [0.917050, 0.918624]<br>0.001573 |
|                          | 33               | [0.890869, 0.892951]<br>0.002082   | [0.891036, 0.893014]<br>0.001978 | [0.916878, 0.919015]<br>0.002136         | [0.917050, 0.918762]<br>0.001712 |
|                          | 100              | [0.890869, 0.892952]<br>0.002084   | [0.890981, 0.893019]<br>0.002038 | [0.916878, 0.919026]<br>0.002148         | [0.916991, 0.919028]<br>0.002037 |
| $5 \times 10^5$          | 13               | [0.891396, 0.892481]<br>0.001085   | [0.891486, 0.892546]<br>0.001059 | [0.917502, 0.918566]<br>0.001063         | [0.917194, 0.918360]<br>0.001166 |
|                          | 33               | [0.891396, 0.892481]<br>0.001085   | [0.891249, 0.892571]<br>0.001322 | [0.917502, 0.918714]<br>0.001212         | [0.917194, 0.918394]<br>0.001200 |
|                          | 100              | [0.891396, 0.892839]<br>0.001443   | [0.891188, 0.892575]<br>0.001387 | [0.917502, 0.918840]<br>0.001338         | [0.917130, 0.918853]<br>0.001723 |
| $1 \times 10^6$          | 13               | [0.891592, 0.892428]<br>0.000837   | [0.891479, 0.892275]<br>0.000796 | [0.917744, 0.918451]<br>0.000707         | [0.917700, 0.918157]<br>0.000457 |
|                          | 33               | [0.891592, 0.892439]<br>0.000847   | [0.891479, 0.892375]<br>0.000896 | [0.917744, 0.918559]<br>0.000815         | [0.917481, 0.918390]<br>0.000909 |
|                          | 100              | [0.891592, 0.892655]<br>0.001063   | [0.891437, 0.892592]<br>0.001156 | [0.917686, 0.918602]<br>0.000916         | [0.917159, 0.918686]<br>0.001527 |
|                          | 1000             | [0.891496, 0.892851]<br>0.001355   | [0.891386, 0.892729]<br>0.001343 | [0.917548, 0.918952]<br>0.001405         | [0.917022, 0.918716]<br>0.001694 |

**Примечание.** Использован генератор MT19937-64 псевдослучайных чисел, равномерно распределенных в (0, 1).

ты, такую возможность предоставляет – иллюстрируя в очередной раз методическую эффективность матричной модели, которая продемонстрирована и в сотнях иных приложений матричных моделей к видам растений (<https://compadre-db.org/Data/Compadre>) и животных (<https://compadre-db.org/Data/Comadre>).

## 6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Тринадцатый год (2020–2021) мониторинга ценопопуляции *E. caucasicum* оказался неблагоприятным расширением совокупности условий местообитания, наблюдавшихся в течение 12 лет, поскольку диапазон  $[\lambda_{1min}, \lambda_1^{max}]$  допустимых значений асимптотической скорости роста (табл. 2)

оказался заметно левее критического значения  $\lambda_1 = 1$ . Соответственно, и стохастическая скорость роста отреагировала на такое ухудшение условий смещением диапазона оценок влево от 12-летнего диапазона [0.921158, 0.922505] (Logofet et al., 2021, Tabl. 4). Полученный с помощью реалистичной модели случайности, этот диапазон оказывается уже, чем по искусственной модели *iid*, т.е. дает более точную оценку. Таким образом, стохастическая скорость роста ценопопуляции *E. caucasicum*, вычисленная по результатам 13-летнего мониторинга ее структуры с помощью реалистичной модели случайности, подтверждает прежний вывод о нестабильном состоянии ценопопуляции в данной точке локального местообитания. А целочисленный формализм матричной модели популяции доказал в очередной раз свою эффективность.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или животных в качестве объектов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахметжанова А.А., Онищенко В.Г., Семенова Е.В., Елумеева Т.Г., Герасимова М.А., 2009. Атлас сосудистых растений альпийского стационара Тебердинского заповедника. М.: б.и. 117 с.
- Батчаева О.М., 2005. Восстановительная динамика и горизонтальная структура альпийских фитоценозов Северо-Западного Кавказа (на примере Тебердинского заповедника). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь: Ставропольский гос. ун-т. 23 с.
- Гантмахер Ф.Р., 1967. Теория матриц. М.: Наука. 576 с.
- Гроссгейм А.А., 1967. Флора Кавказа. Т. VII. Л.: Наука. 894 с.
- Жукова Л.А., 1983. Онтогенезы и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биологии. Т. 44. № 3. С. 361–374.
- Жукова Л.А., 1986. Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Изд-во МГПИ. С. 104–114.
- Жукова Л.А., Комаров А.С., 1990. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии. Т. 51. № 4. С. 450–461.
- Зернов А.С., 2006. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Т-во науч. изд. КМК. 664 с.
- Зернов А.С., 2015. Определитель сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики. М.: Т-во науч. изд. КМК. 454 с.
- Казанцева Е.С., 2016. Популяционная динамика и сезонная продуктивность малолетних альпийских растений северо-западного Кавказа. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 165 с.
- Логофет Д.О., 2010. Свирежевский принцип замещения и матричные модели динамики популяций со сложной структурой // Журн. общ. биологии. Т. 71. № 1. С. 30–40.
- Логофет Д.О., 2012. Еще раз о проекционных матрицах: индикатор потенциального роста и польза индикации // Фунд. и прикл. математика. Т. 17. № 6. С. 41–63.
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., 2018. Матричные модели в популяционной биологии. Уч. пособие, 2-е изд. М.: МАКС Пресс. 128 с. <https://elibrary.ru/item.asp?id=32701104>
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., 2021. От мониторинга популяции к математической модели: Новая парадигма популяционного исследования // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 4. С. 243–269. <https://doi.org/10.31857/S0044459621040035>
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., Белова И.Н., 2016а. От неопределенности к числу: развитие метода оценки приспособленности клонального вида с поливариантным онтогенезом // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 5. С. 379–396.
- Логофет Д.О., Белова И.Н., Казанцева Е.С., Онищенко В.Г., 2016б. Ценопопуляция незабудочника кавказского (*Eritrichium caucasicum*) как объект математического моделирования. I. Граф жизненного цикла и неавтономная матричная модель // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 2. С. 106–121.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онищенко В.Г., 2018. Ценопопуляция незабудочника кавказского (*Eritrichium caucasicum*) как объект математического моделирования. III. Рост популяции в случайной среде // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 4. С. 249–261.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онищенко В.Г., 2019. Неутешительный прогноз выживания ценопопуляции *Androsace albana* в случайно меняющейся среде // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 3. С. 200–213.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онищенко В.Г., 2020. Обратный прогноз подтверждает вывод о жизнеспособности ценопопуляции растений // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 4. С. 257–271.
- Мир математики, 2022. <https://matworld.ru/posledovatelnosti/chislovye-posledovatelnosti.php>
- На земле и под землей: границы приспособленности для ценопопуляции клонального растения с поливариантным онтогенезом, 2015. Итоговый научный отчет по проекту РФФИ № 13-04-01836-а. <https://istina.msu.ru/projects/8473479/>
- Оседедец В.И., 1968. Мультипликативная эргодическая теорема. Характеристические показатели Ляпунова динамических систем // Тр. ММО. Т. 19. С. 179–210.

- Полевая геоботаника, 1960 / Под ред. Лавренко Е.М., Корчагина А.А. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 2. 500 с.
- Попов М.Г., 1953. Сем. *Voraginaceae* // Флора СССР. Т. 19 / Под ред. Шишкина Б.К. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 752 с.
- Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР, 1986 / Под ред. Денисова Л.В., Никитина С.В., Заугольнова Л.Б. М.: ВАСХНИЛ. 45 с.
- Работнов Т.А., 1950а. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. С. 7–204.
- Работнов Т.А., 1950б. Вопросы изучения состава популяции для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. Вып. 1. С. 465–483.
- Современные подходы к описанию структуры растения, 2008 / Под ред. Савиных Н.П., Боброва Ю.А. Киров: Вятский гос. ун-т. 355 с.
- Ценкова Н.Л., 1987. К синтаксономии пастбищных сообществ высокогорных лугов Центрального Кавказа // Тр. Высокогорного геофиз. ин-та. Вып. 68. С. 82–96.
- Buckley Y.M., Ramula S., Blomberg S.P., Burns J.H., Crone E.E. et al., 2010. Causes and consequences of variation in plant population growth rate: A synthesis of matrix population models in a phylogenetic context // *Ecol. Lett.* V. 13. P. 1182–1197.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01506.x>
- Caswell H., 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. 2nd ed. Sunderland: Sinauer. 722 p.
- Che-Castaldo J., Jones O., Kendall B.E., Burns J.H., Childs D.Z. et al., 2020. Comments to “Persistent problems in the construction of matrix population models” // *Ecol. Model.* V. 416.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108913>
- Cohen J.E., 1976. Ergodicity of age structure in populations with Markovian vital rates, I: Countable states // *J. Am. Stat. Assoc.* V. 71. P. 335–339.
- Cohen J.E., 1979. Comparative statics and stochastic dynamics of age-structured populations // *Theor. Popul. Biol.* V. 16. № 2. P. 159–171.  
[https://doi.org/10.1016/0040-5809\(79\)90011-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(79)90011-X)
- Furstenberg H., Kesten H., 1960. Products of random matrices // *Ann. Math. Stat.* V. 31. P. 457–469.
- Harary F., Norman R.Z., Cartwright D., 1965. *Structural Models: An Introduction to the Theory of Directed Graphs*. N.-Y.: Wiley. 415 p.
- Horn R.A., Johnson C.R., 1990. *Matrix Analysis*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 561 p.
- Kemeny J.G., Snell J.L., 1976. *Finite Markov Chains*. N.-Y.: Springer. 238 p. (На русском языке: Кемени Дж., Снелл Дж., 1970. Конечные цепи Маркова. М.: Наука. 271 с.)
- Kendall B.E., Fujiwara M., Diaz-Lopez J., Schneider S., Vogigt J., Wiesner S., 2019. Persistent problems in the construction of matrix population models // *Ecol. Model.* V. 406. P. 33–43.
- Logofet D.O., 2008. Convexity in projection matrices: projection to a calibration problem // *Ecol. Model.* V. 216. № 2. P. 217–228.
- Logofet D.O., 2013. *Calamagrostis* model revisited: Matrix calibration as a constraint maximization problem // *Ecol. Model.* V. 254. P. 71–79.
- Logofet D.O., 2017. Aggregation may or may not eliminate reproductive uncertainty // *Ecol. Model.* V. 363. P. 187–191.
- Logofet D.O., Kazantseva E.S., Onipchenko V.G., 2020a. Seed bank as a persistent problem in matrix population models: From uncertainty to certain bounds // *Ecol. Model.* V. 438.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109284>
- Logofet D.O., Golubyatnikov L.L., Kazantseva E.S., Ulanova N.G., 2020b. Realistic choice of annual matrices contracts the range of  $\lambda_S$  estimates // *Mathematics*. V. 8. № 12.  
<https://doi.org/10.3390/math8122252>
- Logofet D.O., Golubyatnikov L.L., Kazantseva E.S., Ulanova N.G., 2021. “Realistic choice of annual matrices contracts the range of  $\lambda_S$  estimates” under reproductive uncertainty too // *Mathematics*. V. 9. № 23.  
<https://doi.org/10.3390/math9233007>
- MathWorks, 2022. <https://www.mathworks.com/help/matlab/ref/eig.html>
- Morris W.F., Tuljapurkar S., Haridas C.V., Menges E.S., Horvitz C.C., Pfister C.A., 2006. Sensitivity of the population growth rate to demographic variability within and between phases of the disturbance cycle // *Ecol. Lett.* V. 9. P. 1331–1341.
- Nguyen V., Buckley Y.M., Salguero-Gomez R., Wardle G.M., 2019. Consequences of neglecting cryptic life stages from demographic models // *Ecol. Model.* V. 408.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108723>
- Onipchenko V.G., 2002. *Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwest Caucasus*. Zürich: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidgenössische Technische Hochschule, Stiftung Rübel. 168 p.
- Ozgul A., Childs D.Z., Oli M.K., Armitage K.B., Blumstein D.T. et al., 2010. Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change // *Nature*. V. 466. P. 482–485.
- Pollard J.H., 1966. On the use of the direct matrix product in analysing certain stochastic population models // *Biometrika*. V. 53. P. 397–415.
- Protasov V.Yu., Logofet D.O., 2014. Rank-one corrections of nonnegative matrices, with an application to matrix population models // *SIAM J. Matrix Anal. Appl.* V. 35. № 2. P. 749–764.
- Rees M., Ellner S.P., 2009. Integral projection models for populations in temporally varying environments // *Ecol. Monogr.* V. 79. P. 575–594.
- Sanz L., 2019. Conditions for growth and extinction in matrix models with environmental stochasticity // *Ecol. Model.* V. 411.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108797>
- Tuljapurkar S.D., 1986. Demography in stochastic environments. II. Growth and convergence rates // *J. Math. Biol.* V. 24. P. 569–581.
- Tuljapurkar S.D., 1990. *Population Dynamics in Variable Environments*. N.-Y.: Springer. 154 p.
- Williams H.J., Jacquemyn H., Ochocki B.M., Brys R., Miller T.E.X., 2015. Life history evolution under climate change and its influence on the population dynamics of a long-lived plant // *J. Ecol.* V. 103. P. 798–808.

## Thirteen years of monitoring a coenopopulation of *Eritrichium caucasicum*: Stochastic growth rate under reproductive uncertainty

D. O. Logofet<sup>a, \*</sup>, L. L. Golubyatnikov<sup>a</sup>, E. S. Kazantseva<sup>a</sup>, N. G. Ulanova<sup>b, \*\*</sup>,  
M. I. Khomutovsky<sup>a, b</sup>, and D. K. Tekeev<sup>c</sup>

<sup>a</sup>Laboratory of Mathematical Ecology, Institute of Atmospheric Physics, RAS  
Pyzhevsky Lane, 3, Moscow, 119017 Russia

<sup>b</sup>Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Plant Ecology and Geography  
Lenin Hills, 1, Bldg. 12, Moscow, 119234 Russia

<sup>c</sup>Teberda State National Park  
Baduisky Lane, 1, Teberda, Republic of Karachai-Cherkess, 369210 Russia

\*e-mail: danilal@postman.ru

\*\*e-mail: nulanova@mail.ru

*Eritrichium caucasicum* is an alpine short-lived perennial species endemic for the Caucasus. The stage structure of a local population has been observed on permanent plots in the alpine belt of the Northwestern Caucasus annually for 13 years (2009–2021), accumulating data of the “identified individuals from unknown parents” type. The latter circumstance has predetermined what is called reproductive uncertainty in the terminology of matrix models for discrete-structured population dynamics and means that the annual recruitment rates inherent in the groups of generative plants and final flowering generative plants cannot be calibrated in a uniquely way. As a result, instead of the annual values of the asymptotic growth rate, the model gives only certain ranges of their values that vary from year to year, corresponding to the data. This introduces both technical difficulties and uncertainty in the viability forecast based on the asymptotic growth rates. A well-known alternative approach is to estimate the stochastic growth rate  $\lambda_S$ , but only artificial modes of randomness involved in the calculation of  $\lambda_S$  have been proposed in the literature. Our realistic model of randomness is related to variations in weather and microclimatic conditions of the habitat. It is reconstructed from a fairly long (60 years) time series of the weather indicator. Using this realistic model in Monte Carlo calculations of  $\lambda_S$ , we have obtained a more reliable and accurate estimate of the stochastic growth rate.