



## Логофет Д.О.

Лаборатория математической экологии, Институт физики атмосферы РАН



### Матрицы в математической экологии: игры разума или инструмент познания реальности?

Адептам статистических методов: содержание доклада не имеет ничего общего с

*матрицами данных и кросс-корреляций, кроме ключевого слова.*

#### Главный мотив:

Математические модели вообще и матричный аппарат в частности позволяют получить такое *новое знание* о предмете исследования, которое невозможно добыть вне модели.

Исходное экологическое/биологическое знание: определенные отношения между структурными частями объекта и внутри них самих, выраженные в виде (ориентированного) графа.

Математический фундамент = отношение эквивалентности между ориентированным графом (*орграфом*) и строением (*pattern*) квадратной матрицы, между *знаковым орграфом* (ЗОГ) и знаковой структурой (*sign pattern*) матрицы.

Цель исследования: установить факт или условия *устойчивости/стабильности/живучести* объекта в математических, затем экологических терминах.

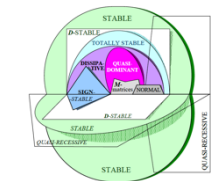
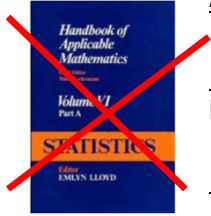
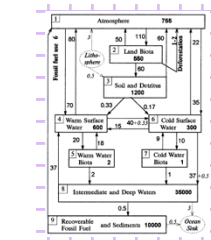
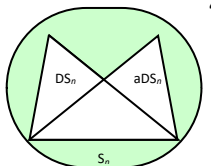
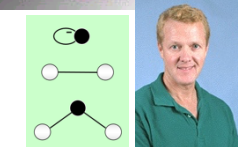
Примеры, упорядоченные по градиенту «математическая теория→экологическая практика»:

1) «Цветок Матриц» (*Matrix Flower*) = логическая 3D-диаграмма иерархии специальных математических понятий устойчивости матриц, замотивированных в теоретической экологии («игра разума»; Logofet, 2005, и ссылки там же). Приложение в теории биологической эволюции: концепция отбора на *уровне биосообщества* (Borelli et al., 2015) использует тип устойчивости как показатель приспособленности.

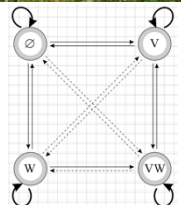
2) Формирование Цветка Матриц началось с математического опровержения догмата популяционной теории о том, что *критерием стабильности* биосообщества служит преобладание *внутривидового* регулирования над *межвидовыми* взаимодействиями (Логофет, 1988). Удалось найти *устойчивую* структуру сообщества, в котором доминируют межвидовые связи (*ibidem*).

3) *Качественная устойчивость:* существуют ли такие структуры биосообщества, устойчивость которых определяется только *знаками* взаимодействий и сохраняется при всех количественных вариациях их параметров? Вопрос формализован в терминах *знак-устойчивости* матрицы (May, 1974), а ее математический критерий удалось сформулировать как набор определенных свойств соответствующего ЗОГ, включая правило раскраски его вершин (*color test*; Jeffries, 1975; Логофет, Ульянов, 1982). В результате удалось описать полный класс *знак-устойчивых* структур в экологических терминах (Logofet, Ulianov, 1982), а соответствующий «лепесток» Цветка Матриц оказался самым узким.

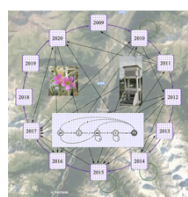
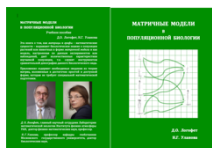
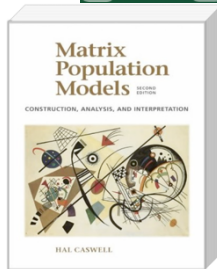
4) Принципиально новый «лепесток» в Цветке Матриц своим появлением обязан анализу специального типа устойчивости – *DaD-устойчивости* – в одном классе нелинейных *компарментальных* систем типа «запасы–потоки» (Logofet, 1997; Логофет, 1998). *DaD-устойчивые* матрицы Якоби таких систем обеспечивают устойчивость равновесия в максимально широком диапазоне величин запасов и потоков. Доказаны *достаточные условия DaD-устойчивости* этих матриц в терминах соответствующего графа и упомянутого в пункте 3) теста (*ibidem*). Приложение в моделях глобальных циклов биогенных элементов (Logofet, 1997) позволяет выбрать *DaD-устойчивый* вариант агрегации компарментов, т.е. получить динамическую модель, устойчивую в широком диапазоне оценок неопределенных параметров запасов и потоков.


$$\begin{bmatrix} 1 & 7/6 & 1/2 \\ 3/4 & 1 & 3/2 \\ 3/2 & 1/2 & 1 \end{bmatrix}$$


5) *Однородные* (во времени) и *неоднородные* марковские и немарковские цепи как модели *сукцессии* растительности. Разнообразие *масштабов*: от ландшафта территории (Денисенко и др., 1996; Логофет и др., 1997; Korotkov et al., 2001; Logofet et al., 2002; Логофет и др., 2015) до кустарничкового яруса (Маслов, Логофет, 2016), – разнообразие *пусковых механизмов*: нарушения покрова (Денисенко и др., 1996), затопления поймы (Князьков и др. 1989), активность бобров (Логофет и др., 2015), лесные пожары (Маслов, Логофет, 2016), – и разнообразие *результатов*, порой *парадоксальных*, наряду со стандартными количественными индексами (Логофет, 2010) или модельным эффектом недостижимости климакса (Korotkov et al., 2001): например, заповедный режим как главный фактор *экологического риска* (Logofet et al., 2002) или совместимость *экономической* и *экологической* парадигм в лесном хозяйстве (Feldman et al., 2005). Новинка сезона: *ретроспективный анализ* хода послепожарной сукцессии в кустарничковом ярусе позволил выяснить, на какой именно стадии сукцессии были начаты полевые наблюдения (Маслов, Логофет, 2022; Logofet, Maslov, 2023).



6) На сегодняшний день тип матрицы, наиболее востребованный в экологической практике – это *проекционная матрица популяции* (ПМП), сердцевина матричной модели динамики (1-видовой) популяции с *дискретной* структурой (*возрастной* или *размерной*, *стадийной* и т.п.). Мировые базы таких моделей для животных (COMADRE, 2023) и растительных (COMPADRE, 2023) видов насчитывают около 3.5 тыс. и около 9 тыс. объектов соответственно. Популярность матричных моделей обязана прозрачности формализма (*граф жизненного цикла* организмов однозначно соответствует строению ПМП), а *элементы* ПМП (*демографические параметры*, *vital rates*), – имеют прозрачный биологический смысл. Более того, их количественные значения часто поддаются прямому вычислению по данным наблюдений (Caswell, 2001; Логофет, Уланова, 2021), что особенно характерно для данных по структуре популяции растений на постоянных пробных площадках (*ibidem*). *Калиброванная* ПМП позволяет рутинным образом получать такие объективные количественные характеристики популяции как *меру приспособленности*, *чувствительности* меры к вариациям любых элементов ПМП, *средний возраст первого цветения*, *среднюю продолжительность жизни* особи, и т.п. (Caswell, 2001; Логофет, Уланова, 2021). Современные направления развития матричного аппарата (Logofet, Salguero-Gómez, 2021) предполагают достаточно продвинутого пользователя, но есть и элементарное введение в предмет на русском языке (Логофет, Уланова, 2018).



Новинка последних сезонов: прогноз жизнеспособности популяции по длинному ряду наблюдений в изменчивой среде, опирающийся на вариации ключевого фактора (Logofet et al., 2023; Логофет и др., 2023).

#### Источники:

- Денисенко Е.А., Каргополова У.Д., Логофет Д.О., 1996. Первичная сукцессия растительности в техногенном ландшафте лесостепной зоны (марковская модель). *Изв. РАН. Сер. биол.* 1996, № 5: 542–551.
- Князьков В.В., Логофет Д.О., Турсунов Р.Д. 1989. Попытка марковского описания сукцессии растительности. *Изв. АН СССР. Сер. биол.*, 1989, № 2: 297–301.
- Логофет Д.О., 1988. Существуют ли диагонально устойчивые матрицы без доминирующей диагонали? *Докл. АН СССР*, 360(2): 167–171.
- Логофет Д.О., 1998. Свигобианы компартментальных моделей и *DaD*-устойчивость свигобианов. *Докл. АН СССР*, 301(3): 543–545.
- Логофет Д.О., 2010. Марковские цепи как модели сукцессии: новые перспективы классической парадигмы // *Лесоведение*, 2010, № 2, С. 46–59.
- Логофет Д.О., Голубятников Л.Л., Денисенко Е.А., 1997. Неоднородные марковские модели сукцессии растительности: новые перспективы старой парадигмы. *Известия АН. Серия биологическая*, 1997, № 5: 613–622.



- Логофет Д.О., Голубятников Л.Л., Казанцева, Е. С., Уланова, Н.Г., Хомутовский М.И., Текеев Д.К., 2023. Тринадцать лет мониторинга ценопопуляции *Eritrichium caucasicum*: стохастическая скорость роста в условиях репродуктивной неопределенности. *Журн. общ. биологии*, **84**(2) (в печати).
- Логофет Д.О., Евстигнеев О.И., Алейников А.А., Морозова А.О., 2015. Сукцессия, вызванная жизнедеятельностью бобра (*Castor fiber* L.): II. Уточненная марковская модель. *Журнал общей биологии*, **76** (2): 126–145.
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., 2018. *Матричные модели в популяционной биологии*. Учебное пособие. 2-е изд. М.: МАКС Пресс, 128 с.
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., 2021. От мониторинга популяции к математической модели: Новая парадигма популяционного исследования. *Журн. общ. биологии*, **82**(4): 243–269. DOI: [10.31857/S0044459621040035](https://doi.org/10.31857/S0044459621040035)
- Логофет Д.О., Ульянов Н.Б., 1982. Необходимые и достаточные условия знакоустойчивости матриц. *Докл. АН СССР*, **264**(3): 542–546.
- Маслов А.А., Логофет Д.О., 2016. Анализ мелкомасштабной динамики двух видов-доминантов в сосняке чернично-бруснично-долгомошном. I. Однородная марковская цепь и показатели цикличности. *Журн. общ. биологии*, **77**(6), 423–433.
- Маслов А.А., Логофет Д.О., 2022. Совместная динамика популяций брусники и черники в заповедных послепожарных сосняках: ретроспективный прогноз в рамках марковской модели // *Журнал общей биологии*, **83**, № 5, с. 346–3578.
- Borelli J.J. et al. (14 authors including Logofet D.O.), 2015. Selection on stability across ecological scales. *Trends in Ecology and Evolution*, **30**(7): 417–425. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2015.05.001>
- Caswell H., 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. 2nd ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates. 722 p.
- COMADRE, 2023. Animal matrix database, <https://comadre-db.org/Data/Compadre>. Accessed April 02, 2023.
- COMPADRE, 2023. Plant matrix database, <https://compadre-db.org/Data/Compadre>. Accessed April 02, 2023.
- Feldman, O., Korotkov, V.N., and Logofet, D.O., 2005. The monoculture vs. rotation strategies in forestry: formalization and prediction by means of Markov-chain modelling. *J. Environmental Management*, **77**: 111–121.
- Jeffries, C., 1975. Qualitative stability and digraphs in model ecosystems. *Ecology*, **55**: 1415–1419.
- Korotkov, V.N., Logofet, D.O., and Loreau, M., 2001. Succession in mixed boreal forest of Russia: Markov models and non-Markov effects. *Ecological Modelling*, **142**(1–2): 25–38.
- Logofet, D.O., 1997. Svicobians of the compartment models and *DaD*-stability of the Svicobians: aggregating “0-dimensional” models of global biogeochemical cycles. *Ecol. Modell.*, **104**: 29–47.
- Logofet, D.O., 2005. Stronger-than-Lyapunov notions of matrix stability, or how “flowers” help solve problems in mathematical ecology. *Linear Algebra and Its Applications*, **398**: 75–100.
- Logofet, D.O. and Korotkov, V.N., 2002. ‘Hybrid’ optimisation: a heuristic solution to the Markov-chain calibration problem. *Ecological Modelling*, **151** (1): 51–61.
- Logofet, D.O., Evstigneev, O.I., and Korotkov, V.N., 2002. Final Report to INCO COPERNICUS IC15-CT98-0104 «Forest Successions in the Central and Eastern Europe: Markov-chain models as a tool for long-term predictions and management». CONS. SCI. REPORT, pp. 11–12.
- Logofet, D.O., Golubyatnikov, L.L., Kazantseva, E. S., Belova, I. N., and Ulanova, N. G., 2023. Thirteen years of monitoring an alpine short-lived perennial: Novel methods disprove the former assessment of population viability. *Ecol. Modell.*, **477**, 110208. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2022.110208>
- Logofet, D.O. Ulianov, N.B., 1982. Sign stability in model ecosystems: a complete class of sign-stable patterns. *Ecol. Modell.*, **16**: 173–189.
- Logofet, D.O., Maslov, A.A., 2023. Markov chain retrospective analysis or How to detect a position of the monitoring period in the course of post-fire succession. *Ecol. Modell.* (to be submitted).
- Logofet, D.O., Salguero-Gómez, R., 2021. Novel challenges and opportunities in the theory and practice of matrix population modelling: An editorial for the special feature “Theory and Practice in Matrix Population Modelling”. *Ecological Modelling*, **443**, 109457. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109457>
- May, R.M., 1974. Qualitative stability in model ecosystems. *Ecology* **54**: 638–641.

