

КАРТЫ ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ ЕСТЕСТВЕННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КАК АЛЬТЕРНАТИВА КОМПЬЮТЕРНЫМ НЕЙТРАЛЬНЫМ ЛАНДШАФТНЫМ МОДЕЛЯМ

В последние два десятилетия при возрастающем влиянии проблем глобального изменения климата экологическое исследование прогрессивно двигалось от экосистемного направления к ландшафтному (O'Neill et al., 1988).

В результате в экологических исследованиях ландшафтного уровня потребовалось открыть и количественно оценить особенности пространственной неоднородности экосистемной мозаики, которая могла быть связана с широкомасштабными экологическими процессами (Turner, 1990). Ландшафтная экология признает существование сильных связей между ландшафтной неоднородностью и экологической функцией (для обзора см., например, Forman, Godron, 1986; Forman, 1995 и содержащиеся в них ссылки).

Осознание влияния пространственной неоднородности на экологические процессы ландшафтной мозаики требует определенных способов количественной оценки ландшафтного разнообразия в пространстве и времени посредством набора показателей, которые охватывают значимые экологические аспекты структуры ландшафта (Turner, 1990; Milne, 1992; Gustafson, 1998). В этих рамках стали все более распространяться данные дистанционных методов исследования и географические информационные системы (GIS). В результате сейчас имеются сотни показателей для количественной оценки различных аспектов структуры ландшафта на основе grid-based categorical maps (O'Neill et al., 1988; McGarigal, Marks, 1995; Riitters et al., 1995).

Когда структуры ландшафта количественно оценены, их воздействие на экологические функции может быть объяснено, только если ожидаемая структура известна, при отсутствии специфических процессов (Gardner et al., 1987; Gardner, O'Neill, 1991; Milne, 1992; O'Neill et al., 1992). Этот тип ожидаемой структуры был назван нейтральной ландшафтной моделью (NLM) в традициях нейтральных, или нулевых, моделей в экологии (Caswell, 1976; Harvey et al., 1983; Gotelli, Graves, 1996; With, King, 1997). В данной статье мы даем краткий обзор NLM, традиционно принятых в ландшафтно-экологической литературе. Затем мы представим другое семейство нейтральных моделей, основанных на концепции потенциальной естественной растительности (PNV), которая получила развитие главным образом в центральной Европе для целей картирования растительности в культурных ландшафтах. В заключение мы делаем предположение, что карты PNV имеют ряд свойств, которые могут сделать их пригодными в качестве нейтральных моделей для сравнения со структурой актуальной реальной растительности (ARV).

Компьютерные нейтральные ландшафтные модели. Подход, который представляет нейтральное ландшафтное моделирование, имеет первостепенное значение для строгого анализа влияния ландшафтной мозаики на экологические процессы. Однако, поскольку при экологическом исследовании на ландшафтном уровне копирование, очевидно, не может рассматриваться, ландшафтные экологи должны полагаться на симуляции нейтральных ландшафтных моделей (CGNLMs), созданных компьютером, чтобы опробовать гипотезы об ожидаемых взаимоотношениях между данными экологическими процессами и пространственной неоднородностью ландшафта. CGNLMs представляют "статистическую отметку уровня для сравнений с реальными ландшафтами, сравнение облегчается grid-based структурой, общей как CGNLMs, так и основанных на растрах наборах данных GIS" (With, King, 1997).

Первые CGNLMs были созданы Gardner et al. (1987) на основании теории фильтрации (Stauffer, Aharony, 1991; Sahimi, 1994) для того, чтобы описать поведение единичных видов или форму нарушения. Эти первые модели были простыми: из двух состояний беспорядочно распределенных местообитаний на решетке слоя GIS. Произведенные распределения местообитаний являются нейтральными по отношению к воздействию топографии, естественных нарушений и влиянию человека, которые обычно формируют реальные ландшафты, представляя эталон для оценки влияния ландшафтной неоднородности на экологические процессы и наоборот (With, King, 1997).

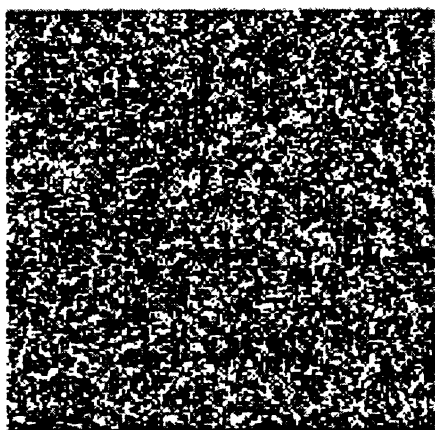
Полезная генерализация простых двухпозиционных случайных моделей фильтрации, названная полихроматическим многокомпонентным фильтрованием (Deutscher et al., 1983; Family, Vicsek, 1992), состоит в рассмотрении n-позиционной модели, представляющей двумерное пространственное распределение местообитаний со специфическим пространственным влиянием для каждой пары местообитаний (Gardner, O'Neill, 1991; With, Crist, 1995; With et al., 1997).

Следуя развитию фрактальных методов в ландшафтном экологическом исследовании (Maundelbrot, 1983; Milne, 1992; Scheuring, Riedi, 1994), CGNLMs нового поколения были фрактальными ландшафтами, созданными или посредством иерархического случайного свертывания, или посредством определенного алгоритма (O'Neill et al., 1992; Palmer, 1992; Lavorel et al., 1993; Keitt, Johnson, 1995; Moloney, Levin, 1996; With et al., 1997). Другие CGNLMs строятся в виде регулярных точечных структур (Adler, Nuernberger, 1994), шахматных синусоидальных распределений местообитаний (Milne, 1992) и градиентных фильтровальных картах (Keitt, Johnson, 1996; Milne et al., 1996) (рис. 1). Кроме того, With and King (1997) предложили применить спектральные методы, основанные на Фурьеровских, или волновых, превращениях, чтобы развить генерализованную концепцию для CGNLMs.

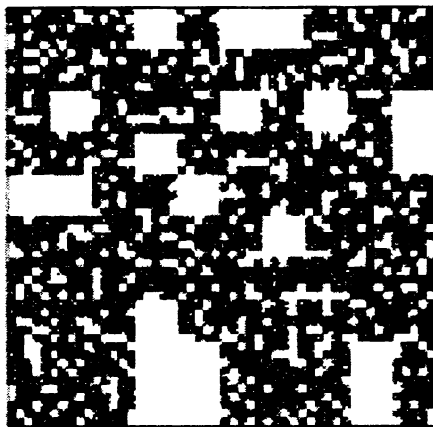
Однако, несмотря на большое число предложенных CGNLMs, большинство из них обычно были теоретическими, тогда как их практическое применение должно быть еще убедительно показано (Schumaker, 1996). Кроме того, CGNLMs представляют значимую "статистическую отметку уровней для сравнения с реальными ландшафтами", например, чтобы опровергнуть нулевую гипотезу, что реальные ландшафты не являются случайными собраниями различных местообитаний. Однако ценность таких моделей как отправной точки для различения ландшафтной неоднородности, которая может быть закартирована и измерена, и неоднородности, которая критически оценивает экологические процессы, может быть апробирована посредством искусственно «созданных» процедур.

В ландшафтной экологической литературе мало внимания было уделено возможному использованию потенциальной естественной растительности как экологически значимой точки отсчета для оценки влияния структуры ландшафта на экологические процессы.

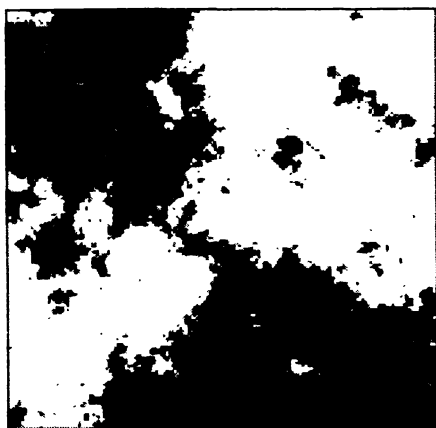
Потенциальная естественная растительность и связанные с ней концепции. Р. Тюксен (Tüxen, 1956) предложил концепцию потенциальной естественной растительности для отражения биотического потенциала региона в отношении ко всем факторам местообитания, влияющим на развитие растительности. По Westhoff и Van der Maarel (1973), PNV – это "растительность, которая в конечном итоге развилась бы на данном местообитании, если бы все влияние человека на местообитание и его непосредственное окружение было бы прекращено сразу и если бы была достигнута заключительная стадия".



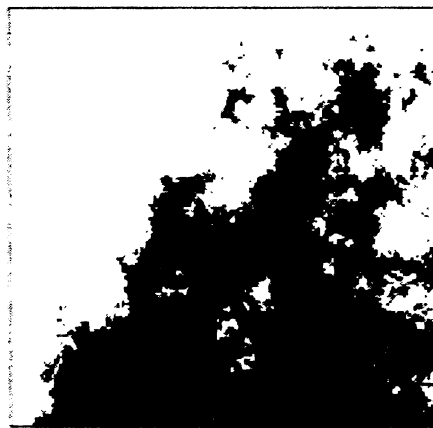
a



b



c



d

Рис. 1. Четыре различных бинарные компьютерные нейтральные ландшафтные модели, отражающие распределение: а) простое случайное; б) фрактальное иерархическое случайное, коагулированное на трех различных уровнях; с) фрактальное вокруг центральной точки; d) фрактальное вокруг центральной точки вдоль градиента.

Каждая модель содержит одну и ту же пропорцию ($P=0.48$) затененных пикселей. Пропорции затененных пикселей для трех уровней дробной иерархической случайной модели были: $P_1 = 0.8$, $P_2 = 0.75$, $P_3 = 0.8$ ($P_1 \times P_2 \times P_3 = 0.48$).

Поскольку знание PNV играет важную роль в ландшафтном планировании и управлении, особенно в Европе (Chytrý, 1998 и ссылки там же), определение Тьюксена было успешно усовершенствовано Kowarik (1987), который подчеркнул влияние необратимых антропогенных изменений (например, изменений ландшафта при добыче

полезных ископаемых или при введении и натурализации экзотических видов) на оценку PNV.

Чтобы избежать влияния долговременных климатических изменений и изменений среды на протяжении растительной сукцессии, Тюксен представил себе заключительную потенциальную стадию как достигнутую "сразу" (Zerbe, 1998). Однако остается неясным, как исключить фактор времени из определения PNV. Например, в то время как некоторые авторы (Kowarik, 1987; Härdtle, 1995) опираются на оригинальное определение с исключенным сукцессионным временем, Leuschner (1997) предложил концепцию потенциальной, приспособленной к местообитанию растительности. PSV – это растительность, которая бы в конце концов развилась, принимая во внимание все связанные с сукцессией изменения в почве и в запасе питательных веществ, и в этом смысле отличается от PNV. При объяснении сукцессионных процессов PSV представляет расширение оригинальной концепции PNV на те местообитания, где регенерация почвы является важным процессом при ландшафтном планировании и лесоустройстве. Stumpel и Kalkhoven (1978), основываясь на климатических изменениях, предложили связать достижение финальной стадии с периодом развития в 50-150 лет, поскольку, вероятно, в этот период не произойдет климатических изменений. Из приведенных определений следует, что любая PNV является гипотетической, и ее характеристика и пространственное распределение поэтому часто затруднено и противоречиво (Brzeziecki et al., 1993).

Картирование PNV традиционно основано на выявлении разрозненных остатков ARV естественного и полустественного характера, встречающихся в современных ландшафтах, как ориентира для PNV. Затем потенциальное распределение этих остатков экстраполируется на участки со сходным местообитанием, где естественная (первичная) растительность больше не существует. Однако, поскольку в окультуренных ландшафтах то, что мы считаем натуральными или полунатуральными ARV, бывает обычно сильно нарушено человеком, то гипотетический характер PNV возрастает с усилением влияния человека на местообитание и растительность (Moravec, 1998; Zerbe, 1998).

PNV-карты обычно составляются в масштабах мельче 1:25 000. В более крупных масштабах, из-за гипотетического характера PNV, возникают проблемы в проведении границ между единицами растительности (Dierschke, 1994; Chytrý, 1998). По этим причинам многочисленные авторы (например, Neuhäusl, 1984; Kowarik, 1987; Härdtle, 1995) предложили избегать картирования PNV в искусственно созданных человеком местообитаниях, где современные условия не соответствуют никакой естественной растительности. Однако обычно крайне нежелательно оставлять белые пятна на PNV-картах, особенно когда карты составлялись с целью ландшафтного планирования и в целях управления.

Чтобы преодолеть главные недостатки в картировании PNV искусственных местообитаний, были предложены различные концепции. Neuhäusl (1963) предложил концепцию реконструированной естественной растительности (RNV).¹ Картирование ее основано на экстраполяции картируемых единиц первичной растительности на оригинальные условия естественного местообитания (Moravec, 1998). Поэтому RNV и PNV почти идентичны на местах, где абиотические условия природных местообитаний остаются практически неизменными, в то время как большие различия встречаются там, где условия местообитания были необратимо изменены человеком (Moravec, 1998).

¹ Концепция реконструированной, или восстановленной, растительности впервые была предложена русскими геоботаниками-картографами (Кузнецов, 1928). [Прим. редакции]

Chytrý (1998) предложил также концепцию потенциальной замещенной растительности (PRV) как альтернативу PNV. Он считает, что потенциальная замещенная растительность является абстрактной и гипотетической растительностью, которая находится в равновесии с климатическими и почвенными факторами, постоянно влияющими на данное местообитание, с факторами среды, влияющими на местообитание извне, такими, как загрязнение воздуха, и с абстрактным антропогенным влиянием (использованием) данного типа, частоты и интенсивности. Для каждого местообитания существуют серии возможных PRV-типов, соответствующие различным антропогенным влияниям, например, выпас, сенокосение, вытаптывание или выращивание хлебных злаков. PRV-карты особенно полезны в масштабах больше 1 : 25 000, где замещенная растительность находится в центре внимания пользователей и землеустроителей, и могут поэтому рассматриваться как крупномасштабный суррогат карт потенциальной естественной растительности.

Являются ли карты потенциальной естественной растительности значимой альтернативой компьютерным нейтральным ландшафтными моделям? Мы считаем, что благодаря пространственно определенной природе потенциальной растительности, PNV-карты могут быть эффективно использованы как обоснованная альтернатива компьютерным нейтральным моделям (CGNLM). В то время как ни одна из вышеупомянутых моделей совершенно не принимает в расчет динамику растительности, любое из определений, связанных с PNV, явным или косвенным образом включает концепцию сукцессии растительности. Исходя из этого основного различия между CGNLM и PNV-картами, мы рекомендуем последние в качестве нулевых моделей для сравнения со структурой актуальной реальной растительности (ARV).

Однако использование PNV-карт вместо CGNLM следует рассматривать критически. Например, концепции PNV близки к Association-Unit модели Клемента (Clements, 1916) и суперорганизму Одума (Odum, 1969), которые были основаны на линейной детерминистской интерпретации сукцессии растительности. В противоположность этому в более современных работах сукцессионная динамика моделируется как дискретно-временная цепь Маркова, нарушенная белым шумом с ранней фазой линейного детерминизма и долговременным хаотическим поведением (Hastings et al., 1993; Orlóci et al., 1993; Stone, Ezrati, 1996; Anand, Orlóci, 1997). Интересно, что несмотря на то, что сукцессионный процесс возникает из модели как частично индивидуалистический и не способный к точному повторению, PNV-гипотеза поддерживается тем, что, начинаясь в различных точках, сукцессионные траектории сходятся на странном притяжении ограниченного измерения в фазовом пространстве (Anand, Orlóci, 1997).

Таким образом, мы полагаем, что замена компьютерных нейтральных моделей PNV-картами делает последние базовой основой для сравнения со структурой актуальной растительности. PNV-карты представляют интересное концептуальное усовершенствование, отражающее всю сложность ландшафтной структуры и позволяющее оценить влияние этой структуры и деятельности человека на экологические процессы.

ЛИТЕРАТУРА

- Adler F. R., Nucrnberger B. 1994. Persistence in patchy irregular landscapes. *Theor. Popul. Biol.* 45: 41–75.
- Anand M., Orloci L. 1997. Chaotic dynamics in a multispecies community. *Environmental and Ecological Statistics* 4: 337–344.
- Brzeziecki B., Kienast F., Wildi O. 1993. A simulated map of the potential natural forest vegetation of Switzerland. *J. Veg. Sci.* 4: 499–508.
- Caswell H. 1976. Community structure: a neutral model analysis. *Ecol. Monogr.* 46: 327–354.
- Chytry M. 1998. Potential replacement vegetation: an approach to vegetation mapping of cultural landscapes. *Appl. Veg. Sci.* 1: 177–188.
- Clements F. E. 1916. *Plant Succession: an Analysis of the Development of Vegetation*. Publ. No. 242. Carneige Institution. Washington. DC.
- Deutscher G., Zallen R., Adler J. 1983. Percolation structures and processes. Bristol.
- Dierschke H. 1994. *Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden*. Stuttgart.
- Family F., Vicsek T. 1992. *Dynamics of fractal surfaces*. Singapore.
- Forman R. T. 1995. *Landscape mosaics*. Cambridge.
- Forman R. T. T., Godron M. 1986. *Landscape Ecology*. New York.
- Gardner R. H., Milne B. T., Turner M. G., O'Neill R. V. 1987. Neutral models for the analysis of broad-scale landscape patterns. *Landscape Ecol.* 1: 19–28.
- Gardner R. H., O'Neill R. V. 1991. Pattern, process and predictability: the use of neutral models for landscape analysis. Turner M. G. and R. H. Gardner (eds.). *Quantitative methods in landscape ecology*, pp. 289–307. New York.
- Gotelli N. J., Graves G. R. 1996. *Null models in ecology*. Washington.
- Gustafson E. J. 1998. Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems* 1: 143–156.
- Harvey P. H., Colwell R. K., Silvertown J. W., May R. M. 1983. Null models in ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14: 189–211.
- Hastings A., Hom C. L., Ellner S., Turchin P., Godfray H. C. J. 1993. Chaos in ecology: is mother nature a strange attractor? *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 1–33.
- Härdtle W. 1995. On the theoretical concept of the potential natural vegetation and proposals for an up-to date modification. *Folia Geobot. Phytotax.* 30: 263–276.
- Keitt T. H., Johnson A. R. 1995. Spatial heterogeneity and anomalous kinetics: emergent patterns in diffusion-limited predator–prey interactions. *J. Theor. Biol.* 172: 127–139.
- Kowarik I. 1987. Kritische Anmerkungen zum theoretischen Konzept der potentiellen natürlichen Vegetation mit Anregungen zu einer zeitgemässen Modifikation. *Tuexenia* 7: 53–67.
- Lavorel S., Gardner R. H., O'Neill R. V. 1993. Analysis of patterns in hierarchically structured landscapes. *Oikos* 67: 521–528.
- Leuschner C. 1997. Das Konzept der potentiellen natürlichen Vegetation (PNV): Schwachstellen und Entwicklungsperspektiven. *Flora* 192: 379–391.
- Mandelbrot B. B. 1983. *The Fractal Geometry of Nature*. San Francisco.
- Mc Garigal K., Marks B. J. 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station. General Technical Report PNW–GTR–351. Portland. OR.
- Milne B. T. 1992. Spatial aggregation and neutral models in fractal landscapes. *Am. Nat.* 139: 32–57.
- Milne B. T., Johnson A. R., Keitt T. H., Harfield C. A., David J., Hraber P. T. 1996. Detection of critical densities associated with pinon-juniper woodland ecotones. *Ecology* 77: 805–821.
- Moloney K. A., Levin S. A. 1996. The effects of disturbance architecture on landscape-level population dynamics. *Ecology* 77: 375–394.

- Moravec J. 1998. Reconstructed natural versus potential natural vegetation in vegetation mapping: a discussion of concepts. *Appl. Veg. Sci.* 1: 173–176.
- Neuhäusl R. 1963. Vegetationskarte von Böhmen und Mähren. *Ber. Geobot. Inst. ETH Stift. Rübel* 34: 107–121.
- Neuhäusl R. 1984. Umweltgemässe natürliche Vegetation, ihre Kartierung und Nutzung für den Umweltschutz. *Preslia* 56: 205–212.
- Odum E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164:262–270.
- O'Neill R. V., Krümmel J. R., Gardner R. H., Sugihaza G., Jackson B., De Angelis D. L., Milne B. T., Turner M. G., Zygmunt B., Christensen S. W., Dale V. H., Graham R. L. 1988. Indices of landscape pattern. *Landscape Ecol.* 1: 153–162.
- O'Neill R. V., Gardner R. H., Turner M. G. 1992. A hierarchical neutral model for landscape analysis. *Landscape Ecol.* 7: 55–61.
- Orlóci L., Anand M., He X. S. 1993. Markov chain: a realistic model for temporal coenosere? *Biometrie-Praximetrie* 33: 7–26.
- Palmer M. W. 1992. The coexistence of species in fractal landscapes. *Am. Nat.* 139:375–397.
- Ritters K. H., O'Neill R. V., Hunsaker C. T., Wickham J. D., Yankee D. H., Timmins S. P., Jones K. B., Jackson B. L. 1995. A factor analysis of landscape pattern and structure metrics. *Landscape Ecol.* 10: 23–39.
- Sahimi M. 1994. *Applications of Percolation Theory*. London.
- Scheuring I., Riedi R. R. 1994. Application of multifractals to the analysis of vegetation pattern. *J. Veg. Sci.* 5: 489–496.
- Schumaker N. H. 1996. Using landscape indices to predict habitat connectivity. *Ecology* 77: 1210–1225.
- Stauffer D., Aharony A. 1991. *Introduction to Percolation Theory*. London.
- Stone L., Ezrati S. 1996. Chaos, cycles and spatiotemporal dynamics in plant ecology. *J. Ecol.* 84: 279–291.
- Stumpel A. H. P., Kalkhoven J. T. R. 1978. A vegetation map of the Netherlands based on the relationship between ecotopes and types of potential natural vegetation. *Vegetatio* 37: 163–173.
- Turner M. G. 1990. Spatial and temporal analysis of landscape patterns. *Landscape Ecol.* 4: 21–30.
- Tüxen R. 1956. Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. *Angew. Pflanzensoziol.* 13: 5–42.
- Westhoff V., van der Maarel E. 1973. The Braun-Blanquet approach. In: Whittaker R. H. (ed.). *Ordination and Classification of Communities. Handbook of Vegetation Science Vol. 5*. pp. 617–726. The Hague. NL.
- With K. A., Crist T. O. 1995. Critical thresholds in species responses to landscape structure. *Ecology* 76: 2446–2459.
- With K. A., Gardner R. A., Turner M. G. 1997. Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments. *Oikos* 78: 151–169.
- With K. A., King A. W. 1997. The use and misuse of neutral landscape models in ecology. *Oikos* 79: 219–229.
- Zerbe S. 1998. Potential natural vegetation: validity and applicability in landscape planning and nature conservation. *Appl. Veg. Sci.* 1: 165–172.

SUMMARY

C. RICOTTA, M. L. CARRANZA

ARE POTENTIAL NATURAL VEGETATION MAPS A MEANINGFUL ALTERNATIVE
TO COMPUTER GENERATED NEUTRAL LANDSCAPE MODELS?

This paper provides a short critical overview of computer generated neutral landscape models traditionally adopted in landscape ecology literature. Then, another family of models based on Tüxen's concept of potential natural vegetation is presented. The suggestion is put forward that potential natural vegetation maps have a number of properties which may render them desirable as an ecological meaningful baseline for the evaluation of the effects of landscape structure on ecological processes.