

УДК 574.34:512.643.8

МНОГОЛЕТНИЙ МОНИТОРИНГ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ: АЛЬПИЙСКИЕ МАЛОЛЕТНИКИ НА ГРАНИ СТАБИЛЬНОСТИ

© 2024 г. Д. О. Логофет^{1,*}, Л. Л. Голубятников¹, Е. С. Казанцева¹, И. Н. Белова¹,
Н. Г. Уланова^{2,**}, Т. В. Полошева^{1,2}, Д. К. Текеев³

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

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

³ФГБУ “Тебердинский национальный парк”
Бадукский пер., 1, Теберда, Карачаево-Черкесская Республика, 369210 Россия

*E-mail: danilal@postman.ru

**E-mail: nulanova@mail.ru

Поступила в редакцию 15.11.2023 г.

После доработки 01.12.2023 г.

Принята к печати 05.12.2023 г.

Стадийную структуру ценопопуляций проломника *Androsace alba* и незабудочника кавказского *Eritrichium caucasicum* наблюдали на постоянных площадках в альпийском поясе Северо-Западного Кавказа ежегодно в течение 14 лет (2009–2022 гг.), накапливая данные типа “идентифицированные особи” согласно известным шкалам онтогенеза. Данные позволяют калибровать соответствующие матричные модели динамики популяций, из которых можно получить различные количественные характеристики объекта мониторинга – в частности, оценить меру жизнеспособности. Известный подход к прогнозу жизнеспособности локальной популяции состоит в оценке ее стохастической скорости роста (λ_s) при определенном сценарии случайных смен состояний среды из тех, что наблюдались за период мониторинга. Однако в литературе предлагались лишь искусственные модели случайности, участвующие в расчетах λ_s . Наша более реалистичная модель случайности (РМС) связана с вариациями погодных и микроклиматических условий местообитания, и она восстанавливается по достаточно длинному (60 лет) временному ряду погодного показателя, который оказался видоспецифичным у модельных малолетников. Использование РМС в расчетах λ_s методом Монте-Карло обеспечивает более надежные и точные оценки стохастических скоростей роста популяций, чем оценки по известной методике с искусственной моделью случайности. Полученные оценки λ_s сравниваются между двумя видами, а также у каждого из них по данным мониторинга разной длительности. Сравнение позволяет сделать вывод, вынесенный в заголовок статьи.

DOI: 10.31857/S0044459624030022, EDN: vdkldt

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 14 лет мониторинга стадийной структуры ценопопуляции обеспечивают данные для калибровки 13 проекционных матриц популяции (ПМП) – главного инструмента дальнейшего анализа модели (Логофет, Уланова, 2021), причем каждая пара последовательных лет дает свою годовичную 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 случайность процесса реализуется случайным выбором матрицы из доступного набора годичных ПМП на каждом шаге этой последовательности (Логофет и др., 2019; подробнее см. в Разделе 2.4.2).

В настоящей работе стохастическая скорость роста ценопопуляций малолетних травянистых видов *Androsace albana* и *Eritrichium caucasicum* в альпийском местообитании оценивается по данным 14-летнего мониторинга их стадийной структуры согласно известным шкалам онтогенеза. После описания объекта исследования и характера данных в Разделе 1, мы предлагаем краткий экскурс в формализм матричных моделей (Раздел 2) и излагаем концепцию стохастической скорости роста на примере изучаемых видов с учетом видовых особенностей калибровки соответствующих годичных ПМП. В Разделе 3 представляем 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 там же и обсуждаются в Разделе 5.

1. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ХАРАКТЕР ДАННЫХ

1.1. Проломник *Androsace albana* Stev.

A. albana — травянистый двулетний розеточный стержнекорневой монокарпик (Шишкин, Бобров, 1952; Шхагапсоев, 1999). Вид включен в “Красную книгу Краснодарского края” (2007) и “Красную книгу Республики Адыгея” (2012). Этот светолюбивый вид произрастает на альпийских лугах, осыпях и каменистых местах, трещинах известняковых скал и валунов в субальпийском, альпийском и субнивальном поясах на высотах

1800–3600 м (Шишкин, Бобров, 1952; Гроссгейм, 1967; Shetekauri, 1998; Зернов, 2006, 2015).

1.2. Незабудочник кавказский *Eritrichium caucasicum* (Albov) Grossh.

E. caucasicum — травянистый дву- или малолетний 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).

1.3. Данные многолетнего мониторинга

Исследования проводятся в Карачаево-Черкесской Республике, на территории Тебердинского национального парка, на горе Малая Хатипара (высота над уровнем моря 2800 м). Сбор данных по картированию маркированных особей, или *мониторинг*, осуществляли ежегодно в течение 14 лет (2009–2022 гг.) в августе, отмечая обновленные онтогенетические стадии закартированных ранее особей и пополнение популяций молодыми растениями согласно известным шкалам онтогенеза (рис. 1, 2; Казанцева, 2016; Логофет и др., 2016, 2017).

Отмеченные стадии онтогенеза монокарпического *A. albana* и поликарпического *E. caucasicum* имеют определенные морфологические признаки как в надземной, так и подземной части, и 14 лет мониторинга структуры ценопопуляций соответствующим образом дополнили истории их изменений (табл. 1).

Всего за 14 лет наблюдений с 2009 по 2022 г. на постоянных площадках для *A. albana* было отмечено 1362 особи, а для *E. caucasicum* — 1378 особей.

В данных мониторинга прослеживается развитие каждого растения обоих видов по стадиям онтогенеза, однако у *E. caucasicum* 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), в результате чего возникает понятие “репродуктивная неопределенность” (Логофет и др., 2016, с. 111), формализация которого представлена в следующем разделе.

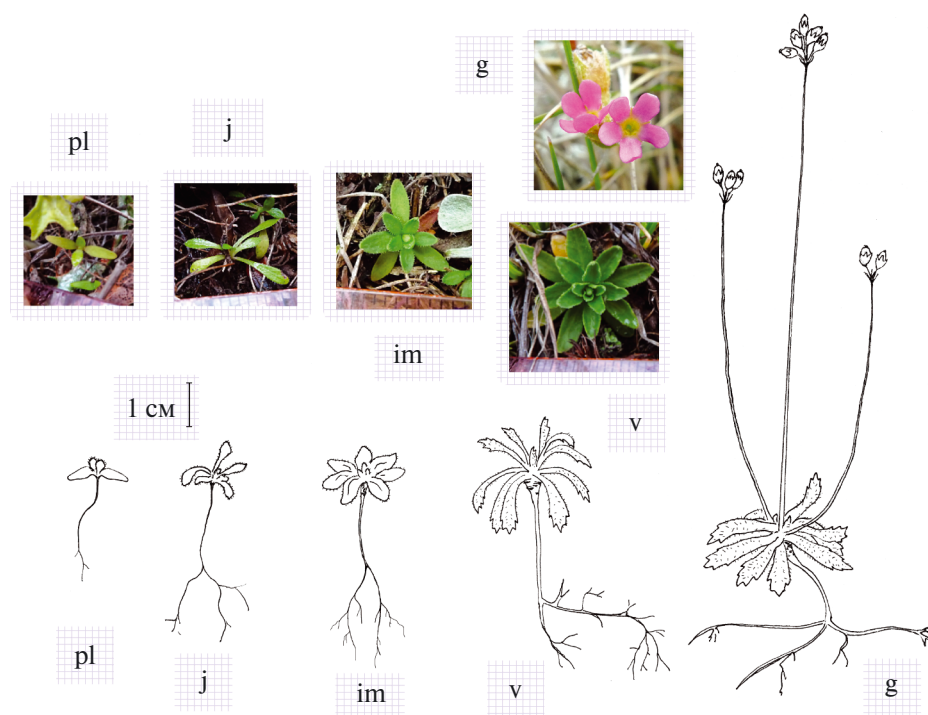


Рис. 1. Шкала онтогенеза альпийского малолетника *Androsace albana*: **pl** – проростки, **j** – ювенильные растения, **im** – имматурные, **v** – взрослые вегетативные, **g** – генеративные (Logofet et al., 2023).

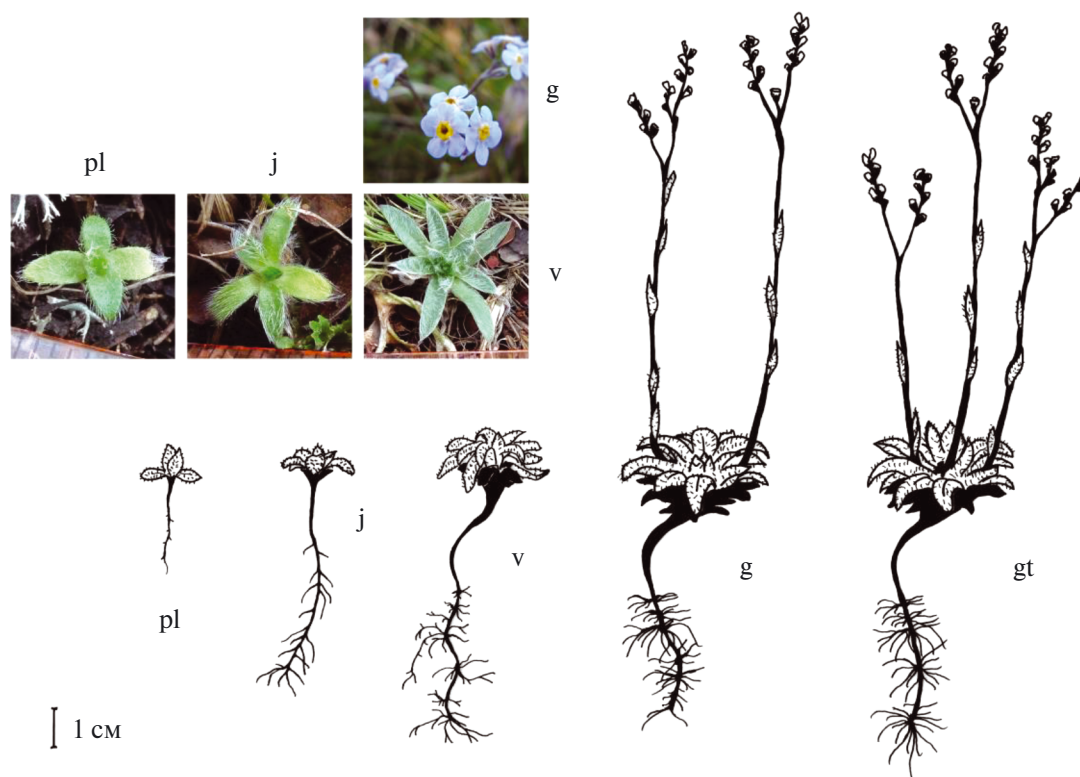


Рис. 2. Шкала онтогенеза альпийского малолетника *Eritrichium caucasicum*: **pl** – проростки, **j** – молодые особи, **v** – взрослые вегетативные растения, **g** – генеративные, **gt** – генеративные на стадии последнего цветения (Логофет и др., 2023).

Таблица 1. Структура ценопопуляций по годам согласно данным учетов 2009–2022 гг. (продолжение табл. 1 из Логофет и др., 2023; Logofet et al., 2023)

Стадия	Численность стадийных групп <i>A. albana</i> в год наблюдения													
	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
pl	37	320	19	49	19	16	4	10	3	12	13	3	8	29
j	110	48	45	86	137	98	19	29	8	23	38	3	10	45
im	99	55	43	87	95	34	10	13	12	13	2	4	6	5
v	35	26	57	58	73	50	20	22	28	23	23	19	15	19
g	13	1	1	4	6	3	4	2	1	2	1	2	5	1
Стадия	Численность стадийных групп <i>E. caucasicum</i> в год наблюдения													
j	149	31	150	211	119	99	49	73	13	49	72	7	19	65
va	80	136	129	181	296	166	128	103	75	66	42	45	28	59
g	10	9	10	9	6	11	17	1	5	3	1	13	15	3
gt	4	1	3	7	1	4	8	1	1	1	1	2	3	1

2. МАТРИЧНЫЕ МОДЕЛИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

2.1. Граф жизненного цикла *A. albana*

Граф жизненного цикла (ГЖЦ) особей вида как основа матричной модели определяется шкалой онтогенеза (рис. 1) и способом ежегодного мониторинга ценопопуляции (рис. 3; Логофет, Уланова, 2021). ГЖЦ – это сжатое графическое представление наших знаний о том, как особи развиваются от рождения до смерти и когда производят потомство; он согласован со шкалой онтогенеза и строго соответствует структуре рассматриваемой популяции: его вершины (или узлы) соответствуют компонентам вектора структуры, а направленные ребра (или дуги) показывают переходы, которые особи совершают (или могли бы совершить) между структурными

группами за фиксированный промежуток времени Δt , называемый *временным шагом*.

2.2. Граф жизненного цикла *E. caucasicum*

На рис. 4 показан ГЖЦ *E. caucasicum*, который согласован со стадийной структурой ценопопуляции, ежегодно наблюдаемой в поле.

Стадию проростка и ювенильную растение проходит за один сезон, и потому 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” ранее постулировалась (Логофет и др., 2016, Приложение А), а позднее была доказана математически (Logofet et al., 2020b) на основе результатов

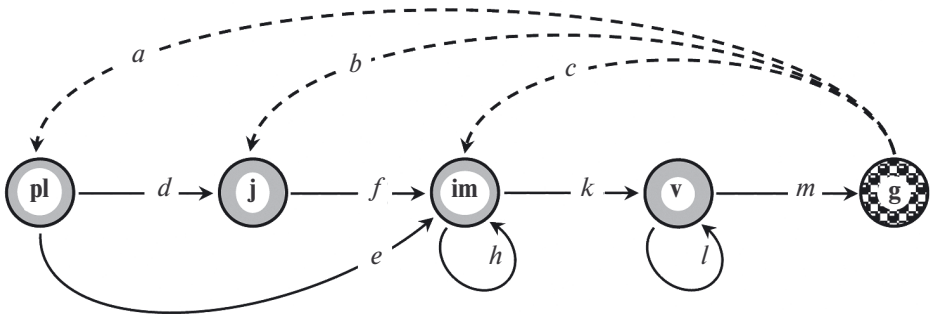


Рис. 3. Граф жизненного цикла проломника *A. albana*: обозначения стадий, как на рис. 1; штриховые стрелки – пополнение популяции, обнаруженное в соответствующих стадиях (Logofet et al., 2023).

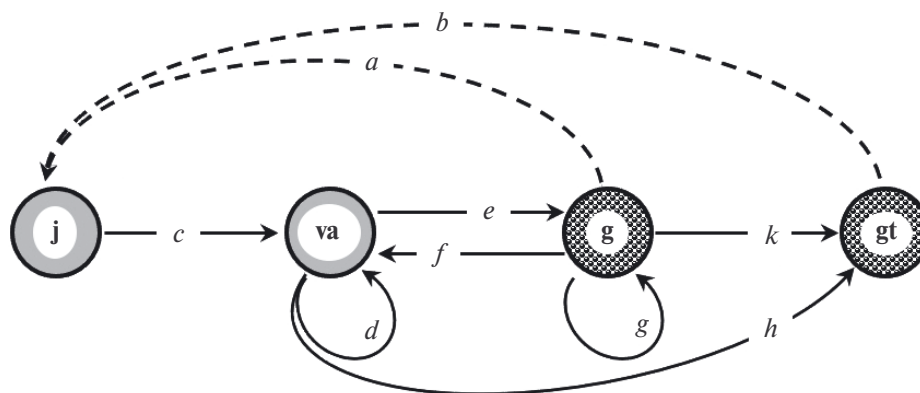


Рис. 4. Граф жизненного цикла проломника *E. caucasicum*: **j** — молодые особи (проростки и ювенильные растения); **va** — виргинильные и взрослые растения в вегетативном состоянии; **g** — генеративные; **gt** — терминально-генеративные; штриховые стрелки — ежегодное пополнение популяции (Логофет и др., 2023).

решения новых математических задач, замотивированных в практике модельных исследований (подробнее обсуждается в Разделе 5).

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

2.3. Основные модельные уравнения

Заданные ГЖЦ (рис. 3, 4) и соответствующие им проекционные матрицы популяции (L_A и L_E) связывает известное фундаментальное соотношение между ориентированным графом и ассоциированной с ним матрицей (Nagay et al., 1965; Логофет, Уланова, 2018), в результате чего матрицы имеют следующее строение (*pattern*):

$$L_A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & a \\ d & 0 & 0 & 0 & b \\ e & f & h & 0 & c \\ 0 & 0 & k & l & 0 \\ 0 & 0 & 0 & m & 0 \end{bmatrix}; \quad (1)$$

$$a, b, \dots, k, l, m \geq 0;$$

$$L_E = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & b \\ c & d & e & 0 \\ 0 & f & h & 0 \\ 0 & k & l & 0 \end{bmatrix}; \quad a, b, \dots, k, l \geq 0. \quad (2)$$

Количественные значения *демографических параметров* $a, b, \dots, k, l, m$ априори не известны, однако данные наблюдений двух последовательных лет позволяют однозначно вычислить (*калибровать*) все из них, кроме a и b — параметров пополнения популяции *E. caucasicum*, — как частоты соответствующих событий перехода, которые неявно содержатся в ежегодных картах площадок (Logofet et al., 2021, 2023). Если $g(t)$ и $gt(t)$ суть численности генеративных и терминально-генеративных, а $j(t+1)$ — ювенильных растений, которые зафиксированы в последовательные годы t и $t+1$, то значения a и b связаны очевидным соотношением, вытекающим из строения ГЖЦ:

$$j(t+1) = ag(t) + bgt(t), \quad (3)$$

которое можно назвать *уравнением пополнения*. Оно выражает формальный смысл репродуктивной неопределенности: неопределенные параметры пополнения определены с точностью до известного линейного соотношения (3).

Уравнение (3) выполняется для каждой пары последовательных лет наблюдений, причем неизвестными выступают параметры a и b , а коэффициенты при них и левая часть уравнения суть целые числа, известные из наблюдений. Поэтому уравнение (3) имеет конечное число решений,

равное числу способов, какими известное количество особей пополнения можно составить из вкладов двух родительских групп. Если любой из вкладов может быть нулевым, то это число равно $j(t+1) + 1$.

Обозначая

$$\mathbf{x}_E(t) = [j(t), v(t), g(t), gt(t)]^T \quad (4)$$

вектор (столбец благодаря символу T , означающему транспонирование) стадийной структуры *E. caucasicum*, наблюдаемой в год t , получаем из ГЖЦ основное модельное уравнение в векторно-матричной форме:

$$\mathbf{x}_E(t+1) = \mathbf{L}_E(t)\mathbf{x}_E(t), \quad t = 2009, 2010, \dots, 2021, \quad (5)$$

где *годовая (annual) ПМП* $\mathbf{L}_E(t)$ имеет строение (2). В силу репродуктивной неопределенности уравнение (5) выполняется не для одной, а для целого набора $\{\mathbf{L}_E(t)\}$ годовых матриц (Логофет и др., 2023).

Попытка избавиться от репродуктивной неопределенности путем агрегации двух генеративных стадий в одну приводит к качественному искажению главного показателя агрегированной модели по сравнению с исходной (Logofet, 2017).

Ситуация с *A. albana* проще: векторы структуры

$$\mathbf{x}_A(t) = [pl(t), j(t), im(t), v(t), g(t)]^T \quad (6)$$

удовлетворяют аналогичному уравнению

$$\mathbf{x}_A(t+1) = \mathbf{L}_A(t)\mathbf{x}_A(t), \quad t = 2009, 2010, \dots, 2021, \quad (7)$$

с годичной ПМП строения (1), калибруемой однозначно по данным каждой пары последовательных лет наблюдений (Logofet et al., 2023).

2.4. Показатели стабильности популяции

В теоретической популяционной экологии и генетике в качестве показателей приспособленности популяции традиционно выступают меры, связанные так или иначе со скоростью роста популяции (Свирижев, Логофет, 1978; Свирижев, Пасеков, 1982). Их конкретная форма определяется математическим формализмом используемых моделей, а в матричных моделях популяций роль показателей приспособленности выполняют *асимптотическая скорость роста* (λ_1) и вычисляемая на ее основе *стохастическая скорость роста* (λ_S). Эти показатели представлены в двух следующих подразделах.

2.4.1. Асимптотическая скорость роста, λ_1

Очевидным решением уравнения (5) или (7), когда матрица $\mathbf{L}$ остается постоянной во времени, выступает траектория

$$\mathbf{x}(t) = \mathbf{L}^t \mathbf{x}(0), \quad t = 1, 2, \dots, \quad (8)$$

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:

$$\mathbf{x}(t)_t \rightarrow \infty \rightarrow (\lambda_1)^t \mathbf{x}^*, \quad (9)$$

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

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{x}(t) = \begin{cases} \infty, & \text{если } \lambda_1 > 1, \\ \mathbf{x}^*, & \text{если } \lambda_1 = 1, \\ \mathbf{0}, & \text{если } \lambda_1 < 1, \end{cases} \quad (10)$$

и потому λ_1 называется *асимптотической скоростью роста* популяции (*asymptotic growth rate*; Caswell, 2001).

Когда матрица $\mathbf{L}$ задана в численном виде, ее доминантное собственное число и соответствующий собственный вектор вычисляются рутинным образом в любой современной системе математического обеспечения, такой как MatLab (<https://www.mathworks.com/help/matlab/ref/eig.html>); в случае репродуктивной неопределенности, выраженной условием (3), результатом служит определенный интервал (*диапазон*) значений λ_1 , задающий количественные “границы приспособленности” вида в местных условиях (На земле..., 2015). При этом годовые ПМП часто дают результаты, противоположные по условиям (10) (Логофет и др., 2023; Logofet et al., 2023), и потому асимптотическая скорость роста дает лишь локальную во времени меру приспособленности. Ее отличие от 1 можно трактовать как локальную меру стабильности популяции:

$$\lambda_1 - 1 \begin{cases} > 0 & \text{стабильный рост} \\ < 0 & \text{стабильная убыль} \end{cases} \quad (11)$$

Известный подход к оценке жизнеспособности локальной популяции по данным многолетнего мониторинга ее структуры представлен в следующем подразделе.

2.4.2. Стохастическая скорость роста, λ_S

Согласно концепции стохастической скорости роста (λ_S ; Caswell, 2001), популяция развивается в условиях, которые меняются от года к году каким-то случайным образом, и тогда каждая годовая ПМП, — а в случае репродуктивной неопределенности 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 $\{L(t)\}$, полученная в результате длительного мониторинга 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 $x(0)$ 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, 1979), и он позволяет определить величину λ_s как

$$\log \lambda_s = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} N(\tau) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \log \|L_{\tau-1} \dots L_0 x(0)\|_1, \quad (12)$$

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

Среди различных методов оценки λ_s (обзор Sanz, 2019) наиболее надежным следует признать аппроксимацию бесконечной последовательности (12) ее конечным членом, причем тем точнее, чем дальше будет отстоять этот член от начала (Мир Математики, 2023). Далекий конечный член можно вычислить методом Монте-Карло, если задано правило случайного выбора годовых ПМП из их доступной совокупности на каждом шаге последовательности. 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), а ее искусственный характер ставит под сомнение надежность получаемых оценок (Логофет, Уланова, 2021).

3. РЕАЛИСТИЧНАЯ МОДЕЛЬ СЛУЧАЙНОСТИ В ОЦЕНКЕ λ_s

В настоящей работе мы используем оригинальную методику построения *реалистичной модели случайности* (РМС; Logofet et al., 2023) в виде марковской цепи переходов между 13

состояниями среды, которые отождествляются с 13 заданными годовыми ПМП и соответствующими значениями их λ_1 . За переходные вероятности цепи принимаем частоты соответствующих переходов, имевших место в длинном (порядка 60 точек) временном ряду ключевого метеофактора, повлиявшего на рост и развитие растений за период наблюдений. РМС уже улучшила оценки λ_s по сравнению с *iid* у обоих видов по 10 и 11 годовым ПМП соответственно (Logofet et al., 2020a, 2021).

Ключевые метеофакторы определяли путем вычисления корреляций ряда из 13 (медианных в годовом наборе) значений $\lambda_1(t)$, $t = 2009, 2010, \dots, 2021$, с аналогичными рядами 29 погодных и микроклиматических показателей, а затем среди найденных “зависимых переменных” выбирали те же или имеющие высокую значимую корреляцию с ними, для которых имеются более длинные (порядка 60 лет) продолжающиеся ряды наблюдений на ближайшей к альпийскому местообитанию метеостанции (Тегерда). Проведена статистическая обработка данных с построением регрессионных моделей (Pinheiro et al., 2021) с помощью RStudio (<https://www.R-project.org/>).

За 14 лет мониторинга (13 годовых ПМП) ключевым метеофактором для *A. albana* оказалась сумма осадков за август–сентябрь предыдущего года, а для *E. caucasicum* — средняя температура сентября и октября предыдущего года. По сравнению с предыдущим периодом для *A. albana* (Logofet et al., 2020a, 2023) не произошла смена фактора, а для *E. caucasicum* (Logofet et al., 2021; Логофет и др., 2023) — произошла со средней минимальной температуры мая и июня (2020, 2021 гг.) на среднюю температуру сентября и октября предыдущего года.

Далее, ряд из 13 *справочных* значений $\theta(t)$, $t = 2010, \dots, 2022$ рассматриваем как короткую реализацию дискретной цепи Маркова из 13 состояний и каждому из более длинного ряда значений θ назначаем ближайшее справочное. Таким образом получаем длинную реализацию марковской цепи блужданий по 13 состояниям, и она оказалась достаточно длинной, чтобы восстановить по ней переходную матрицу этой цепи, что и обеспечило РМС в выборе из 13 годовых ПМП *A. albana* и 13 наборов $\{L(t)\}$ *E. caucasicum* в ходе машинных экспериментов Монте-Карло для оценки λ_s (эти матрицы представлены в Разделе 4. Результаты).

В случае репродуктивной неопределенности после выбора годичного набора возникает вопрос о выборе одной ПМП из этого набора, т.е. одного из допустимых значений параметра a . Два простых решения – это выбор согласно дискретному аналогу нормального распределения на соответствующем отрезке значений и равновероятный выбор из заданного набора. Интуиция подсказывает, что в первом случае диапазоны оценок λ_5 должны быть уже, чем во втором.

4. РЕЗУЛЬТАТЫ

Тринадцать годичных ПМП, калиброванных по данным 14-летнего мониторинга стадийной структуры ценопопуляции *A. albana*, и 13 наборов $\{L(t)\}$ годичных ПМП, калиброванных по аналогичным данным для *E. caucasicum*, представлены в табл. 2 и 3 соответственно. Поскольку значения репродуктивных параметров a и b в каждом годичном наборе ограничено уравнением пополнения (3), значение b (элемент (1, 4) матрицы $L(a; t)$) выражено через параметр a , допустимые значения которого $\{a\}$ показаны в явном виде. Среди них всегда существует такое a° , которое дает “медианное” значение $\lambda_1(a^\circ)$, наиболее близкое к среднему (см. сноску к табл. 3). По расположению значений $\lambda_1(L(t))$

у *A. albana* и диапазонов $\lambda_1(L(t))$ у *E. caucasicum* 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 $t = 2012$). Однако о долгосрочной перспективе можно лишь строить догадки, сравнивая количество благоприятных и неблагоприятных лет. Четырнадцатый год (2021–2022) мониторинга, в отличие от предыдущего, оказался благоприятным для обоих видов малолетников, причем значение $\lambda_1(2021) = 1.1143$ у *A. albana* (табл. 2) оказалось внутри диапазона возможных значений $\{\lambda_1(2021; a)\}$ (табл. 3).

Наши РМС в изменениях условий местообитания представляют собой дискретные (с шагом в 1 год) цепи Маркова с 13 состояниями, которые отождествляются с годами мониторинга с 2009 по 2022 г. и маркируются вторым годом из пары лет. Восстановленные по длинным рядам погодного показателя (своего для каждого вида), переходные матрицы цепи размера 13×13 показаны в табл. 4 (пустые клетки содержат нулевые значения). Их общим характерным свойством является отсутствие нулевых значений на первой поддиагонали, что обеспечено способом построения цепи: какими бы ни были случайные переходы в длинной реализации процесса, ее финальный участок – это всегда путь $2010 \rightarrow 2011 \rightarrow \dots \rightarrow 2022$,

Таблица 2. Годичные ПМП для *A. albana* по данным 2009–2022 гг. (продолжение ряда в табл. 3 из Логофет и др., 2019)

Год переписи, t	Матрица $L(t): t \rightarrow t + 1$	$\lambda_1(L(t))$	Вектор x^* , %
2009 $j = 0$	$L_0 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 30/13 \\ 8/37 & 0 & 0 & 0 & 40/13 \\ 2/37 & 22/110 & 28/99 & 0 & 3/13 \\ 0 & 0 & 7/99 & 19/35 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/35 & 0 \end{bmatrix}$	0.5661	$\begin{bmatrix} 10.61 \\ 18.20 \\ 16.99 \\ 51.59 \\ 2.60 \end{bmatrix}$
2010 $j = 1$	$L_1 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 19/1 \\ 14/30 & 0 & 0 & 0 & 31/1 \\ 4/30 & 22/48 & 17/55 & 0 & 0/1 \\ 0 & 0 & 34/55 & 23/26 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/26 & 0 \end{bmatrix}$	1.2283	$\begin{bmatrix} 15.90 \\ 31.99 \\ 18.25 \\ 32.83 \\ 1.03 \end{bmatrix}$

Таблица 2. Продолжение

Год переписи, t	Матрица $L(t): t \rightarrow t + 1$	$\lambda_1(L(t))$	Вектор x^* , %
2011 $j = 2$	$L_2 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 49/1 \\ 1/19 & 0 & 0 & 0 & 85/1 \\ 6/19 & 35/45 & 21/43 & 0 & 25/1 \\ 0 & 0 & 10/43 & 48/57 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 4/57 & 0 \end{bmatrix}$	1.5779	$\begin{bmatrix} 17.20 \\ 30.40 \\ 39.39 \\ 12.45 \\ 0.55 \end{bmatrix}$
2012 $j = 3$	$L_3 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 19/4 \\ 1/49 & 0 & 0 & 0 & 136/4 \\ 10/49 & 45/86 & 39/87 & 0 & 1/4 \\ 0 & 0 & 28/87 & 45/58 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 6/58 & 0 \end{bmatrix}$	1.2641	$\begin{bmatrix} 6.01 \\ 43.15 \\ 29.67 \\ 19.56 \\ 1.60 \end{bmatrix}$
2014 $j = 5$	$L_5 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 4/3 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 19/3 \\ 2/16 & 2/98 & 6/34 & 0 & 0/3 \\ 0 & 0 & 4/34 & 16/50 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 4/50 & 0 \end{bmatrix}$	0.3988	$\begin{bmatrix} 17.20 \\ 30.40 \\ 39.39 \\ 12.45 \\ 0.55 \end{bmatrix}$
2015 $j = 6$	$L_6 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 10/4 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 29/4 \\ 0 & 10/19 & 3/10 & 0 & 0/4 \\ 0 & 0 & 5/10 & 17/20 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2/20 & 0 \end{bmatrix}$	1.0679	$\begin{bmatrix} 9.19 \\ 26.66 \\ 18.28 \\ 41.94 \\ 3.93 \end{bmatrix}$
2016 $j = 7$	$L_7 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 3/2 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 8/2 \\ 2/10 & 5/29 & 5/13 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 8/13 & 20/22 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/22 & 0 \end{bmatrix}$	0.9611	$\begin{bmatrix} 5.26 \\ 14.04 \\ 6.02 \\ 71.30 \\ 3.37 \end{bmatrix}$

Таблица 2. Окончание

Год переписи, t	Матрица $L(t): t \rightarrow t + 1$	$\lambda_1(L(t))$	Вектор x^* , %
2017 $j = 8$	$L_8 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 12/1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 23/1 \\ 3/3 & 2/8 & 8/12 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2/12 & 21/28 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2/28 & 0 \end{bmatrix}$	1.1206	$\begin{bmatrix} 12.93 \\ 24.78 \\ 42.13 \\ 18.95 \\ 1.21 \end{bmatrix}$
2018 $j = 9$	$L_9 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 13/2 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 38/2 \\ 1/12 & 1/23 & 0/13 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/13 & 22/23 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/23 & 0 \end{bmatrix}$	0.9617	$\begin{bmatrix} 13.23 \\ 38.65 \\ 2.89 \\ 43.27 \\ 1.96 \end{bmatrix}$
2019 $j = 10$	$L_{10} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 3/1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 3/1 \\ 1/13 & 1/19 & 2/4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2/4 & 18/23 & 0 \\ 0 & 0 & 0/4 & 2/23 & 0 \end{bmatrix}$	0.8496	$\begin{bmatrix} 18.45 \\ 18.45 \\ 6.84 \\ 51.04 \\ 5.22 \end{bmatrix}$
2020 $j = 11$	$L_{11} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 8/2 \\ 1/3 & 0 & 0 & 0 & 9/2 \\ 2/3 & 2/3 & 2/4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2/4 & 13/19 & 0 \\ 0 & 0 & 0/4 & 5/19 & 0 \end{bmatrix}$	1.3008	$\begin{bmatrix} 15.88 \\ 21.94 \\ 31.49 \\ 25.53 \\ 5.16 \end{bmatrix}$
2021 $j = 12$	$L_{12} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 29/5 \\ 1/8 & 0 & 0 & 0 & 44/5 \\ 1/8 & 2/5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 5/6 & 14/15 & 0 \\ 0 & 0 & 0/6 & 1/15 & 0 \end{bmatrix}$	1.1143	$\begin{bmatrix} 14.86 \\ 24.21 \\ 10.36 \\ 47.72 \\ 2.85 \end{bmatrix}$

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

t $j = t - 2008$	Матрица $L(a; t) = L_j(a)$	Уравнение пополнения (2); {значения a } $a^\circ, \lambda_1(a^\circ)^{1)}$	Диапазон $\lambda_1(L(t))$	
			$\lambda_{1\min}$	$\lambda_{1\max}$
2009 1	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (31-10a)/4 \\ 68/149 & 63/80 & 5/10 & 0 \\ 0 & 6/80 & 3/10 & 0 \\ 0 & 0/80 & 1/10 & 0 \end{bmatrix}$	$\begin{aligned} 10a + 4b &= 31; \\ \{0, \frac{1}{10}, \frac{2}{10}, \dots, \frac{31}{10}\} \\ \frac{14}{10}, 0.948257 \end{aligned}$	0.903487	0.994929
2010 2	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (150-9a)/1 \\ 17/31 & 106/136 & 6/9 & 0 \\ 0 & 9/136 & 1/9 & 0 \\ 0 & 2/136 & 1/9 & 0 \end{bmatrix}$	$\begin{aligned} 9a + b &= 150; \\ \{0, \frac{1}{9}, \frac{2}{9}, \dots, \frac{150}{9}\} \\ \frac{87}{9}, 1.383299 \end{aligned}$	1.246008	1.520056
2011 3	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (211-10a)/3 \\ 76/150 & 101/129 & 4/10 & 0 \\ 0 & 7/129 & 2/10 & 0 \\ 0 & 4/129 & 3/10 & 0 \end{bmatrix}$	$\begin{aligned} 10a + 3b &= 211; \\ \{0, \frac{1}{10}, \frac{2}{10}, \dots, \frac{211}{10}\} \\ \frac{121}{10}, 1.371439 \end{aligned}$	1.247556	1.494775
2012 4	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (119-9a)/7 \\ 137/211 & 153/181 & 6/9 & 0 \\ 0 & 6/181 & 0/9 & 0 \\ 0 & 0 & 1/9 & 0 \end{bmatrix}$	$\begin{aligned} 9a + 7b &= 119; \\ \{0, \frac{1}{9}, \frac{2}{9}, \dots, \frac{119}{9}\} \\ \frac{52}{9}, 1.010985 \end{aligned}$	0.921284	1.100408
2013 5	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (99-6a)/1 \\ 23/119 & 139/296 & 4/6 & 0 \\ 0 & 9/296 & 2/6 & 0 \\ 0 & 4/296 & 0/6 & 0 \end{bmatrix}$	$\begin{aligned} 6a + b &= 99; \\ \{0, \frac{1}{6}, \frac{2}{6}, \dots, \frac{99}{6}\} \\ \frac{49}{6}, 0.822941 \end{aligned}$	0.786419	0.858779
2014 6	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (49-11a)/4 \\ 22/99 & 103/166 & 3/11 & 0 \\ 0 & 14/166 & 3/11 & 0 \\ 0 & 3/166 & 5/11 & 0 \end{bmatrix}$	$\begin{aligned} 11a + 4b &= 49; \\ \{0, \frac{1}{11}, \frac{2}{11}, \dots, \frac{49}{11}\} \\ \frac{28}{11}, 0.874279 \end{aligned}$	0.837632	0.911936

Таблица 3. Продолжение

t $j = t - 2008$	Матрица $L(a; t) = L_j(a)$	Уравнение пополнения (2); {значения a } $a^\circ, \lambda_1(a^\circ)$	Диапазон $\lambda_1(L(t))$	
			$\lambda_{1\min}$	$\lambda_{1\max}$
2015 7	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (73-17a)/8 \\ 9/49 & 86/128 & 8/17 & 0 \\ 0 & 0/128 & 1/17 & 0 \\ 0 & 1/128 & 0/17 & 0 \end{bmatrix}$	$17a + 8b = 73;$ $\{0, \frac{1}{17}, \frac{2}{17}, ..., \frac{73}{17}\}$ $\frac{38}{17}, 0.685245$	0.671875	0.698697
2016 8	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (13-a)/1 \\ 15/73 & 60/103 & 0/1 & 0 \\ 0 & 5/103 & 0/1 & 0 \\ 0 & 1/103 & 0/1 & 0 \end{bmatrix}$	$a + b = 13;$ $\{0, 1, 2, ..., 13\}$ $5, 0.712283$	0.644885	0.790195
2017 9	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (49-5a)/1 \\ 5/13 & 58/75 & 3/5 & 0 \\ 0 & 2/75 & 1/5 & 0 \\ 0 & 0/75 & 1/5 & 0 \end{bmatrix}$	$5a + b = 49;$ $\{0, \frac{1}{5}, \frac{2}{5}, ..., \frac{49}{5}\}$ $\frac{26}{5}, 0.942585$	0.939603	0.945573
2018 10	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (72-3a)/1 \\ 2/49 & 40/66 & 0 & 0 \\ 0 & 1/66 & 0 & 0 \\ 0 & 1/66 & 0 & 0 \end{bmatrix}$	$3a + b = 72;$ $\{0, \frac{1}{3}, \frac{2}{3}, ..., \frac{72}{3}\}$ $\frac{39}{3}, 0.669523$	0.642064	0.697567
2019 11	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (7-a)/1 \\ 31/72 & 14/42 & 0/1 & 0 \\ 0 & 12/42 & 1/1 & 0 \\ 0 & 2/42 & 0/1 & 0 \end{bmatrix}$	$a + b = 7;$ $\{0, 1, 2, ..., 7\}$ $2, 1.237478$	1.000000	1.495474
2020 12	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (19-13a)/2 \\ 1/7 & 26/45 & 1/13 & 0 \\ 0 & 9/45 & 6/13 & 0 \\ 0 & 0 & 3/13 & 0 \end{bmatrix}$	$13a + 2b = 19;$ $\{0, \frac{1}{13}, \frac{2}{13}, ..., \frac{19}{13}\}$ $\frac{11}{13}, 0.816248$	0.787582	0.845745

Таблица 3. Окончание

t $j = t - 2008$	Матрица $L(a; t) = L_j(a)$	Уравнение пополнения (2); {значения a } $a^\circ, \lambda_1(a^\circ)$	Диапазон $\lambda_1(L(t))$	
			$\lambda_{1\min}$	$\lambda_{1\max}$
2021 13	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (65-15a)/3 \\ 27/28 & 14/15 & 0 & 0 \\ 1/28 & 2/15 & 0 & 0 \\ 0 & 1/15 & 0 & 0 \end{bmatrix}$	$15a + 3b = 65;$ $\{0, \frac{1}{15}, \frac{2}{15}, \dots, \}$ $\frac{31}{15}, 1.088927$	1.049216	1.128370

Примечание. ¹⁾ Ближайшее к среднему значению λ_1 : $\lambda_1(a^\circ) = \min_a \{|\lambda_1(a) - (\lambda_{1\min} + \lambda_{1\max})/2|\}$.

Таблица 4. Переходные матрицы марковской цепи по 13 состояниям, соответствующим годам переходов

Куда переход	Исходящие состояния для <i>A. albana</i>															
2010	1	1/8	1/5	1/5	1/2	1/5	1/8	1/7	1/3	1	1	1/6	2/8			
2011			1/8									1/5		1/8	1/6	1/8
2012			2/8													
2013			1/8													
2014			1/5													
2015			1/8													
2016			1/8													
2017			1/8													
2018			1/5													
2019			1/3													
2020			1													
2021			1/5													
2022			1/8													
Куда переход	Исходящие состояния для <i>E. caucasicum</i>															
2010	1/2	1	6/19	1/2	1/2	1/7	1/2	1/10	4/10	1/3	1	1/2	1/3			
2011						1/7		4/10								
2012						1/7		4/10								
2013						2/19		4/10								
2014						1/19		2/10								
2015						2/19		1/7						2/10		
2016						5/19		1/7						2/10		
2017						1/19		3/7						1/10		
2018						2/19		1/7						1/10		
2019						1/3		2/10								
2020						1/3		2/10								
2021						1/10		1								
2022						1/2		1/2						1/2	1/3	

Таблица 5. Оценки стохастической скорости роста ценопопуляции *A. albana* методом Монте-Карло

Длина последовательности	Число реализаций	Диапазон вариаций в оценке λ_s и ширина диапазона в сравнении моделей случайности	
		PMC	<i>iid</i> согласно <i>ss</i> *
1×10^5	13	[1.073269, 1.076514] 0.003245	[1.099776, 1.106508] 0.006733
	33	[1.072334, 1.078425] 0.006092	[1.099776, 1.106867] 0.007091
	100	[1.070872, 1.078425] 0.007553	[1.099776, 1.107393] 0.007618
2×10^5	13	[1.073273, 1.076199] 0.002926	[1.102438, 1.104949] 0.002512
	33	[1.072216, 1.076498] 0.004282	[1.101727, 1.105207] 0.003481
	100	[1.071682, 1.077245] 0.005563	[1.100828, 1.106454] 0.005626
3×10^5	13	[1.073363, 1.075947] 0.002584	[1.102548, 1.105443] 0.002895
	33	[1.072737, 1.076137] 0.003400	[1.102534, 1.105443] 0.002909
	100	[1.071593, 1.076499] 0.004906	[1.101879, 1.105443] 0.003563
5×10^5	13	[1.073553, 1.075148] 0.001595	[1.102793, 1.104717] 0.001923
	33	[1.072952, 1.075148] 0.002196	[1.102611, 1.105105] 0.002494
	100	[1.072101, 1.075493] 0.003392	[1.101949, 1.105105] 0.003156
1×10^6	13	[1.073660, 1.074676] 0.001015	[1.103148, 1.104037] 0.000889
	33	[1.073660, 1.074819] 0.001158	[1.102739, 1.104114] 0.001375
	100	[1.073558, 1.074819] 0.001261	[1.102643, 1.104221] 0.001578
	1000	[1.073164, 1.074819] 0.001655	[1.102308, 1.104544] 0.002236
Масштабирующие множители		coef_zero = 0.99988 coef_infin = 1.07415	coef_zero = 0.99988 coef_infin = 1.10389

Примечание. Использован генератор MT19937-64 псевдослучайных чисел, равномерно распределенных в (0, 1). Машинный “ноль” задан как 0.000021; машинная “бесконечность” как 2.1×10^{10} .

который отвечает реальной последовательности лет мониторинга.

Несложно убедиться, что обе матрицы являются стохастическими (все суммы по столбцам равны 1), неразложимыми (*irreducible*; Horn, Johnson, 1990) и примитивными (Логофет, Уланова, 2018). Неразложимость гарантирует присутствие всех годовичных ПМП в достаточно длинной последовательности из определения λ_s (12), а примитивность исключает заикливание этой последовательности на каком-то подмножестве матриц

(Logofet, 1993, 2018; Логофет, Уланова, 2018). Из названных свойств переходных матриц следует также существование устойчивого предельного распределения *ss** состояний цепи у каждой из них и сходимость к *ss** из любого начального распределения (Kemeny, Snell, 1976). Эти распределения также использованы в расчетах λ_s по модели *iid* с целью сравнения результатов.

Оценки стохастической скорости роста ценопопуляции *A. albana* согласно PMC (табл. 4) представлены в табл. 5. В целях

сравнения использован прежний план экспериментов Монте-Карло (Logofet et al., 2021) по длине последовательности (12) и количеству повторений эксперимента, но вместо равновероятных *iid* матриц (несостоятельность которых больше не вызывает никаких сомнений) мы использовали распределение ss^* . Машинная реализация длинной последовательности (порядка 0.5–1 млн членов) сталкивается с принципиальными техническими трудностями: из-за конечности разрядной сетки и неизбежного округления далекие члены последовательности (12) превращаются в 0 либо уходят в бесконечность, теряя смысл теоретического предела. Оригинальный прием нормирования каждого очередного члена (Logofet et al., 2020a, 2021) устраняет это препятствие, а соответствующие технические параметры приведены в последней строке таблицы и в виде сноски.

Данные табл. 5 однозначно показывают незначительный рост популяции *A. albana*: $\lambda_s > 1$ в сотых долях, — и подтверждают интуитивные ожидания величины разброса оценок в зависимости от длины последовательности и количества повторений. Согласно общим представлениям (Раздел 2.4.2), наиболее надежным диапазоном оценок следует считать результат 1000 повторений эксперимента с последовательностью длиной в 1 млн членов. При этом и разброс оценок, и их диапазон у РМС определенно меньше, чем у модели *iid*, т.е. РМС дает более надежный и более точный результат. По сравнению с 11 годами мониторинга (2009–2019 гг., Logofet et al., 2020a), дававшими диапазон $\lambda_s \in [0.924874, 0.926079] < 1$, т.е. прогноз на убыль популяции, расширение базы прогноза на 3 года, неблагоприятный из которых только один (2019–2020, табл. 2), закономерно переводит оценки в область $\lambda_s > 1$, т.е. прогнозирует рост.

Оценки стохастической скорости роста ценопопуляции *E. caucasicum* на основе РМС (табл. 4) представлены в табл. 6. Картина в целом аналогична результатам для *A. albana* (табл. 5) как по количественным значениям λ_s (разница порядка -0.02), так и в части сравнения с моделью *iid*. Результаты при нормальном и равновероятном выборе ПМП из реализованного годовичного набора различаются незначительно (в 4–5-м знаке), а искусственная модель случайности завышает оценку λ_s по сравнению с реалистичной.

5. ОБСУЖДЕНИЕ

Четырнадцатилетняя история мониторинга ценопопуляций альпийских малолетников *A. albana* и *E. caucasicum* на постоянных площадках и разработки соответствующих матричных моделей динамики популяций со стадийной структурой отражает определенные этапы в развитии моделей и, как следствие, в пополнении наших знаний об объектах такими количественными оценками (обзор Логофет, Уланова, 2021), получить которые вне модели невозможно. Например, средний возраст первого цветения и средняя продолжительность жизни у *E. caucasicum* оказались равными 12 и 13 годам соответственно по данным всего лишь 6-летних наблюдений (Логофет и др., 2017). Практика исследований замотивировала ряд новых понятий и нетривиальных задач и в теории неотрицательных матриц, частным случаем которых выступают ПМП.

Уместный пример — оригинальная концепция *структурно-геометрического* среднего (Logofet, 2018), или *структурно-мультипликативного* среднего (Protasov et al., 2022) неотрицательных матриц. Согласно основному уравнению матричной модели (5), (7), вектор $x(2009)$ структуры популяции в начальный момент наблюдений преобразуется в вектор $x(2022)$ структуры в конечный момент путем умножения первого на каждую из 13 годовичных ПМП в хронологическом порядке:

$$x(2022) = L(2021) L(2020) \dots L(2009) x(2009). \quad (13)$$

То же самое должна делать и средняя матрица G за 13 умножений, откуда получаем

$$G^{13} = L(2021) L(2020) \dots L(2009) = \text{Prod} L \quad (14)$$

— *уравнение осреднения*. Матрица G при этом должна иметь *строение (pattern)*, отвечающее заданному ГЖЦ, и находиться в количественных границах калиброванных ПМП. Но рутинное извлечение корня 13-й степени из заданного произведения (*ProdL*) возвращает матрицу, которая нарушает даже свойство неотрицательности, не говоря уже о прочих ограничениях, а в современной теории матриц такое осреднение не рассматривалось. Поэтому поиск средней матрицы G сводили к некоторой трудно решаемой нелинейной задаче оптимизации ошибки приближения с известными ограничениями (Logofet, 2019; Protasov et al., 2022). Наилучшее решение удалось найти недавно (Logofet, 2023) средствами линейного программирования, и тем самым создан еще один эффективный инструмент для

Таблица 6. Оценки стохастической скорости роста ценопопуляции *E. caucasicum* методом Монте-Карло

Длина последовательности	Число реализаций	Диапазон вариаций в оценке λ_s и ширина диапазона в сравнении моделей случайности			
		PMC		<i>iid</i> согласно <i>ss</i> *	
		<i>a</i> нормальное	<i>a</i> равномерное	<i>a</i> нормальное	<i>a</i> равномерное
1×10^5	13	[1.056993, 1.060556] 0.003562	[1.057583, 1.060576] 0.002992	[1.070008, 1.072635] 0.002627	[1.069978, 1.072634] 0.002656
	33	[1.056993, 1.061240] 0.004247	[1.056522, 1.060576] 0.004054	[1.069861, 1.072966] 0.003105	[1.069978, 1.072634] 0.002656
	100	[1.056993, 1.061315] 0.004321	[1.056282, 1.061393] 0.005111	[1.068695, 1.073569] 0.004874	[1.068682, 1.072763] 0.004081
2×10^5	13	[1.058075, 1.060066] 0.001991	[1.057851, 1.060255] 0.002403	[1.070604, 1.072193] 0.001589	[1.070146, 1.071937] 0.001791
	33	[1.057599, 1.060066] 0.002467	[1.057851, 1.060255] 0.002403	[1.070235, 1.072332] 0.002097	[1.070146, 1.072516] 0.002370
	100	[1.057599, 1.060731] 0.003131	[1.057372, 1.060905] 0.003533	[1.069562, 1.073007] 0.003445	[1.069447, 1.072709] 0.003261
3×10^5	13	[1.058121, 1.059922] 0.001801	[1.057918, 1.059890] 0.001972	[1.070716, 1.072187] 0.001471	[1.070208, 1.071694] 0.001486
	33	[1.058121, 1.059922] 0.001801	[1.057876, 1.060036] 0.002160	[1.070261, 1.072192] 0.001931	[1.069841, 1.072097] 0.002255
	100	[1.057391, 1.060479] 0.003088	[1.057405, 1.060111] 0.002705	[1.069465, 1.072340] 0.002876	[1.069781, 1.072414] 0.002632
5×10^5	13	[1.058646, 1.059595] 0.000948	[1.058233, 1.059584] 0.001351	[1.070363, 1.071685] 0.001322	[1.070740, 1.071735] 0.000996
	33	[1.058218, 1.059595] 0.001377	[1.057944, 1.059781] 0.001837	[1.070363, 1.071817] 0.001454	[1.070010, 1.071735] 0.001726
	100	[1.057466, 1.059842] 0.002376	[1.057944, 1.059900] 0.001956	[1.069973, 1.072182] 0.002209	[1.069473, 1.071995] 0.002522
1×10^6	13	[1.058687, 1.059219] 0.000531	[1.058150, 1.059144] 0.000994	[1.070897, 1.071432] 0.000535	[1.070255, 1.071199] 0.000944
	33	[1.058115, 1.059223] 0.001108	[1.058150, 1.059144] 0.000994	[1.070637, 1.071432] 0.000795	[1.070255, 1.071436] 0.001181
	100	[1.058115, 1.059264] 0.001149	[1.058150, 1.059221] 0.001071	[1.070071, 1.071652] 0.001580	[1.070255, 1.071499] 0.001244
	1000	[1.057738, 1.059308] 0.001570	[1.057939, 1.059331] 0.001393	[1.070071, 1.071687] 0.001615	[1.070131, 1.071670] 0.001539
Масштабирующие множители		coef_zero = 0.99843 coef_infin = 1.05865		coef_zero = 0.99843 coef_infin = 1.07101	

Примечание. Использован генератор MT19937-64 псевдослучайных чисел, равномерно распределенных в (0, 1). Машинный “ноль” задан как 0.000021; машинная “бесконечность” как 2.1×10^{10} .

количественной оценки состояния локальной популяции по данным многолетнего мониторинга ее структуры согласно стадиям онтогенеза. Онтогенез изучаемых видов, как известно (Казанцева, 2016; Казанцева и др., 2016), начинается со стадии семени, однако ни запасы семян в почве, ни параметры семенного размножения не поддаются надежным количественным

оценкам в поле. Поэтому стадия семени исключена из модельного жизненного цикла организмов *A. albana* и *E. caucasicum*, а реальное семенное размножение заменено на виртуальное пополнение популяций (рис. 3, 4). На ранних этапах наших исследований (Логофет и др., 2016, 2017) возможность такой замены постулировалась, а соответствующие параметры пополнения

эффективно калибровались по данным мониторинга. Однако некоторые авторы относили стадию покоящегося семени к разряду “загадочных (cryptic) стадий жизни” (Nguyen et al., 2019), пренебрежение которыми снижает качество модели. Дискуссия по этому поводу на страницах журнала “Ecological Modelling” (Kendall et al., 2019; Nguyen et al., 2019; Che-Castaldo et al., 2020) замотивировало скрупулезное исследование последствий в случае *A. albana* путем рассмотрения всех неопределенностей, присущих семенной модели, и сравнения результатов двух альтернативных моделей (Logofet et al., 2020b).

Расследование оказалось математически возможным и прагматически плодотворным благодаря оригинальной концепции *индикатора потенциального роста* (Логофет, Белова, 2007), т.е. такой числовой функции $R(L)$ от ПМП L , которая обладает индикаторным свойством (Логофет, 2012):

$$R(L) \begin{cases} < \\ = \\ > \end{cases} 1 \Leftrightarrow \lambda_1(L) \begin{cases} < \\ = \\ > \end{cases} 1 \quad (15)$$

(символ $\Leftrightarrow$ читается “если и только если”). Там же был предложен простой индикатор

$$R_1(L) = 1 - \det(I - L), \quad (16)$$

а его индикаторное свойство (15) было доказано (Protasov, Logofet, 2014) для класса ПМП $L = T + F$, у которых ранг матрицы плодовитости F равен 1, — в частности, когда у F есть только один ненулевой столбец или одна строка. В терминах ГЖЦ это означает единственную репродуктивную группу (столбец) или единственную стадию, где происходит пополнение популяции (строка), и ГЖЦ на рис. 3, очевидно, удовлетворяет такому ограничению на строение ПМП. Затем было показано, что в широких диапазонах значений неопределенных параметров семенного размножения невозможно качественное различие в поведении траекторий сравниваемых моделей (Logofet et al., 2020b). Тем самым корректность исключения стадии семян была доказана математически.

Представленные в настоящей статье РМС для прямого вычисления оценок стохастической скорости роста λ_S — это очередной пример того, как решение замотивированных математических задач улучшает демографические инструменты. Улучшенный (в смысле сужения диапазона оценок по сравнению с моделью *iid*) прогноз состояния локальных популяций после 14 лет мониторинга показывает слабый рост у обоих видов

(табл. 5, 6). Аналогичное улучшение после 11 лет показало диапазон $\lambda_S \in [0.924874, 0.926079]$, т.е. убыль популяции *A. albana* (Logofet et al., 2020a, Table 4), и $\lambda_S \in [0.921158, 0.922505]$, т.е. убыль популяции *E. caucasicum* после 12 лет мониторинга (Logofet et al., 2021, Table 4). После 13 лет $\lambda_S \in [1.068490, 1.069733]$ у *A. albana* (Logofet et al., 2023, Table 4) и $\lambda_S \in [0.891496, 0.892851]$ у *E. caucasicum* (Логофет и др., 2023, табл. 4). Очевидно, методика оценки λ_S по РМС закономерно чутко реагирует на добавление очередной годичной ПМП $L(t)$ изменением оценок в ту же сторону, куда изменилась ее асимптотическая скорость роста $\lambda_1(L(t))$ (табл. 2, 3). Это значит, что ценопопуляции обоих видов альпийских малолетников балансируют на грани стабильного существования в тех условиях среды, что имели место за весь период мониторинга. Эпизод качественного различия прогноза λ_S у видов после 13 лет мониторинга свидетельствует, что есть такой критический фактор (факторы) среды, на изменения которого растения *A. albana* и *E. caucasicum* реагирует по-разному.

6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Четырнадцатилетняя история мониторинга структуры ценопопуляций малолетних видов *Androsace albana* и *Eritrichium caucasicum* по стадиям онтогенеза на постоянных площадках в условиях альпийского пояса Северо-Западного Кавказа содержит уникальные материалы для построения и анализа матричных моделей динамики популяций с дискретной структурой. Наряду с получением новых количественных характеристик ценопопуляций, не доступных вне модели, история примечательна постановкой и решением новых математических задач, замотивированных практической модельных исследований: задачи структурно-мультипликативного осреднения неотрицательных матриц (частным случаем которых выступают годичные ПМП), вопрос корректности исключения стадии покоящихся семян из ГЖЦ, проблемы реалистичной модели случайности в деле прогноза жизнеспособности популяции как стохастической скорости роста (λ_S) при сценарии случайных смен состояний среды из числа наблюдавшихся за период мониторинга. При удлинении периода с 11 до 14 лет настроенные соответствующим образом РМС прогнозируют незначительные вариации λ_S вокруг критического значения $\lambda_S = 1$ у обоих видов. Иными словами, популяции *A. albana* и *E. caucasicum* балансируют на грани стабильности

в наблюдавшихся условиях среды, а вопрос их выживания при иных изменениях остается открытым.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии какого-либо конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания выполненных авторами исследований с участием людей или использованием 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. изда. КМК. 664 с.
- Зернов А.С., 2015. Определитель сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики. М.: Т-во науч. изда. 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.
- Казанцева Е.С., Онищенко В.Г., Богатырев В.А., Кипкеев А.М., Ровная Е.Н., 2016. Параметры семенного возобновления альпийских малолетников и их сравнение с многолетними растениями // Бюлл. МОИП. Сер. Биол. Т. 121. № 4. С. 43–51.
- Красная книга Краснодарского края (Растения и грибы), 2007. Изд. 2-е / Отв. ред. Литвинская С.А. Краснодар: ООО “Дизайн Бюро № 1”. 640 с.
- Красная книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира: в 2 ч., 2012. Изд. 2-е / Управление по охране окружающей среды, природным ресурсам и чрезвычайным ситуациям РА; отв. ред. Замотайлов А.С.; глав. ред. разд. “Растения” и “Грибы” Сиротюк Э.А. (Куваева); научн. ред. части 1: Сиротюк Э.А. (Куваева), Акатова Т.В., Липка О.Н. Майкоп: Качество. Ч. 1: Растения и грибы. 340 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. Ещё раз о проекционных матрицах: индикатор потенциального роста и польза индикации // Фунд. и прикл. математика. Т. 17. № 6. С. 41–63.
- Логофет Д.О., Белова И.Н., 2007. Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // Фунд. и прикл. математика. Т. 13. № 4. С. 145–164.
- Логофет Д.О., Белова И.Н., Казанцева Е.С., Онищенко В.Г., 2016. 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., 2017. Сколько лет живет альпийский малолетник? Модельный подход // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 5. С. 63–80.
- 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., 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. Т. 84. № 2. С. 114–126.
- 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>
- Мир Математики, 2023. <https://matworld.ru/posledovatelnosti/chislovye-posledovatelnosti.php>
- На земле и под землёй: 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/>
- Оселедец В.И., 1968. Мультипликативная эргодическая теорема. Характеристические показатели Ляпунова динамических систем // Тр. ММО (Изд. МГУ). Т. 19. С. 179–210.
- Попов М.Г., 1953. Сем. Boraginaceae // Флора СССР / Под ред. Шишкина Б.К. Т. 19. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 752 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О., 1978. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 352 с.
- Свирижев Ю.М., Пасеков В.П., 1982. Основы математической генетики. М.: Наука. 511 с.
- Цепкова Н.Л., 1987. К синтаксономии пастбищных сообществ высокогорных лугов Центрального Кавказа // Тр. Высокогорного геофизического ин-та. № 68. С. 82–96.
- Шишкин Б.К., Бобров Е.Г., 1952. Род *Androsace* // Флора СССР / Под ред. Шишкина Б.К., Боброва Е.Г. Т. 18. М.; Л.: АН СССР. С. 221–243.
- Шхагапсоев С.Х., 1999. Морфоструктура подземных органов растений первичнообнаженных склонов Кабардино-Балкарии. Нальчик: Кабардино-Балкарский гос. ун-т им. Х.М. Бербекова. 72 с.
- 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. Art. 108913. <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. Amer. Stat. Ass.* 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. Chap. 7.
- 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*. Berlin: Springer. 238 p. (на русском: Кемени Дж., Снелл Дж., 1970. Конечные цепи Маркова. М.: Наука. 271 с.)
- Kendall B.E., Fujiwara M., Diaz-Lopez J., Schneider S., Voigt J., Wiesner S., 2019. Persistent problems in the construction of matrix population models // *Ecol. Model.* V. 406. P. 33–43.
- Logofet D.O., 1993. *Matrices and Graphs: Stability Problems in Mathematical Ecology*. Boca Raton: CRC Press. 308 p. Stereotype reissue: CRC Press, 2018.
- Logofet D.O., 2017. Aggregation may or may not eliminate reproductive uncertainty // *Ecol. Model.* V. 363. P. 187–191.
- Logofet D.O., 2018. Averaging the population projection matrices: heuristics against uncertainty and nonexistence // *Ecol. Complex.* V. 33. № 1. P. 66–74.
- Logofet D.O., 2019. Does averaging overestimate or underestimate population growth? It depends // *Ecol. Model.* V. 411. Art. 108744. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108744>
- Logofet D.O., 2023. Pattern-multiplicative average of non-negative matrices revisited: Eigenvalue approximation is the best of versatile optimization tools // *Mathematics*. V. 11. Art. 3237. <https://doi.org/10.3390/math11143237>
- Logofet D.O., Golubyatnikov L.L., Kazantseva E.S., Belova I.N., Ulanova N.G., 2023. Thirteen years of monitoring an alpine short-lived perennial: Novel methods disprove the former assessment of population viability // *Ecol. Model.* V. 477. Art. 110208. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2022.110208>
- Logofet D.O., Golubyatnikov L.L., Kazantseva E.S., Ulanova N.G., 2020a. Realistic choice of annual matrices contracts the range of λ_s estimates // *Mathematics*. V. 8. № 12. Art. 2252. <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 λ_s estimates” under reproductive uncertainty too // *Mathematics*. V. 9. № 23. Art. 3007. <https://doi.org/10.3390/math9233007>
- Logofet D.O., Kazantseva E.S., Onipchenko V.G., 2020b. Seed bank as a persistent problem in matrix population models: From uncertainty to certain bounds // *Ecol. Model.* V. 438. Art. 109284. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109284>
- 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. Art. 108723. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108723>

- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., 2021. R Core Team. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R Package Version 3.1–128. <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- 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.
- Protasov V. Yu., Zaitseva T.I., Logofet D.O., 2022. Pattern-multiplicative average of nonnegative matrices: When a constrained minimization problem requires versatile optimization tools // *Mathematics*. V. 10. Art. 4417. <https://doi.org/10.3390/math10234417>
- Sanz L., 2019. Conditions for growth and extinction in matrix models with environmental stochasticity // *Ecol. Model.* V. 411. Art. 108797. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108797>
- Shetkauri Sh., 1998. Spatial distribution characteristics of glacial relief flora of the high mountains of the Caucasus // *Feddes Repert.* V. 109. P. 465–472.
- 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.

Long-term monitoring of population structure: Alpine short-lived perennials on the verge of stability

D. O. Logofet^{a, *}, L. L. Golubyatnikov^a, E. S. Kazantseva^a,
I. N. Belova^a, N. G. Ulanova^{b, **}, T. V. Poloshevets^{a, b}, D. K. Tekeev^c

^a*Institute of Atmospheric Physics, RAS, Laboratory of Mathematical Ecology
Pyzhevsky Lane, 3, Moscow, 119017 Russia*

^b*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Plant Ecology and Geography
Lenin Hills, Moscow, 119234 Russia*

^c*FGBU “Teberdinsky National Park”*

Baduisky per., 1, Teberda, Karachay-Cherkess Republic, 369210 Russia

^{*}*E-mail: danilal@postman.ru*

^{**}*E-mail: nulanova@mail.ru*

The local population stage structures of the primrose *Androsace albana* and the Caucasian forget-me-not *Eritrichium caucasicum* were observed at permanent sites in the alpine belt of the North-West Caucasus annually for 14 years (2009–2022), accumulating data of the “identified individuals” type according to known ontogenetic scales. The data allow us to calibrate the corresponding matrix models of population dynamics, from which we can obtain various quantitative characteristics of the monitoring object, in particular, estimate the measure of viability. A well-known approach to predicting the viability of a local population is to estimate its stochastic growth rate (λ_s) under a certain scenario of random changes in environmental conditions from those observed during the monitoring period. However, only artificial randomness models involved in λ_s calculations are proposed in the literature. Our more realistic randomness model (RRM) is associated with variations in the weather and microclimatic conditions of the habitat. It is reconstructed from a sufficiently long (60 years) time series of the weather indicator, which has turned out to be species-specific in the model perennials. The use of RRM in λ_s calculations by the Monte Carlo method provides the more reliable and accurate estimates of stochastic population growth rates than those using the well-known technique with an artificial randomness model. The obtained λ_s estimates are compared between the two species, as well as between those for each of the species obtained from the monitoring data of different durations. The comparison allows us to draw the conclusion given in the paper title.