

УДК 630*182.21+519.217.2:581.524+502.4(47):581.524

© 1998 г. В. Л. ПОМАЗ, О. И. ЕВСТИГНЕЕВ, Д. О. ЛОГОФЕТ

ПРИМЕНЕНИЕ МАРКОВСКИХ МОДЕЛЕЙ ДЛЯ АНАЛИЗА СУКЦЕССИОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ*

В настоящей работе рассматривается модель сукцессии для некоторых типов широколиственного леса заповедника "Брянский Лес". Оценки переходных вероятностей получены по материалам пятисот геоботанических описаний, собранных в заповеднике в 1992–1995 гг. В тех местообитаниях, для которых найдены оценки статистически достоверны, указаны климаксовые и субклимаксовые (эргодические) состояния и отвечающие им предельные распределения площадей, найдены средние времена до поглощения (наступления климакса и субклимакса) в годах.

Сукцессия, тип древостоя, конечная цепь Маркова, матрица переходных вероятностей, ориентированный граф, времена достижения, климаксовые и субклимаксовые состояния.

Все современные леса коренным образом преобразованы многовековой хозяйственной деятельностью. В связи с этим основная задача лесной экологии заключается в выработке прогнозов развития сообществ. При изучении лесных сукцессий используются различные методы, выбор которых определяется целями исследования. Так, с появлением быстродействующего парка ЭВМ стало возможным работать с имитационными моделями, используя для максимально адекватного описания функционирования экосистемы все возрастающее число процессов. В то же время существование некоего принципа неопределенности (когда, учитывая новые факторы и параметры, модели накапливают неточности как в их измерении и оценках, так и из-за вычислительной погрешности) требует поиска иных путей. Это заставляет исследователя обратить внимание на модели марковского типа, поскольку, не требуя глубокого понимания внутренних механизмов динамических изменений, они помогают выявить те области, где такое понимание имело бы важное значение.

Цель работы – проанализировать направления сукцессионных преобразований лесных сообществ с использованием моделей Маркова. При этом были поставлены следующие задачи:

- 1) оценить вероятность перехода одного лесного сообщества в другое с учетом типа местообитаний;
- 2) определить время достижения климаксовых и субклимаксовых состояний лесными сообществами с учетом среднеквадратичного отклонения;
- 3) выявить долю площадей лесных сообществ, которую будут занимать климаксовые и субклимаксовые ценозы.

* Работа В.Л. Помаза и Д.О. Логофета была частично поддержана Международным научным фондом (N2P000, N2P300).

Непрерывный во времени реальный процесс смены одного типа древостоя другим можно представить дискретным, регистрируя смены, которые произошли за выбранный шаг по времени Δt .

Будем считать, что сукцессия обладает свойством марковости, т.е. распределение вероятностей замещения наблюдаемого сообщества тем или иным ценозом за один шаг по времени Δt определяется тем, какова текущая стадия сукцессии, и не зависит от того, какой траекторией пришло сообщество к этой стадии [6]. Такой стохастический процесс называется еще процессом *первого порядка* [20, 25].

Таким образом, мы будем рассматривать конечную однородную цепь Маркова, т.е. дискретный во времени и с дискретным пространством состояний случайный процесс, переходные вероятности которого сами от времени не зависят.

Модели этого типа стали уже традиционными средствами формализованного описания сукцессий растительности, в том числе лесных сообществ [2, 7, 21, 22], несмотря на то, что основной постулат марковского описания (зависимость переходных вероятностей только от текущей стадии сукцессии) иногда воспринимается как противоречащий традиционным представлениям о сукцессиях. На самом же деле главная трудность в построении моделей типа марковских цепей заключается в способах оценки переходных вероятностей, матрица которых (в дальнейшем *переходная матрица*) определяет все дальнейшие свойства и результаты модели. Главное из этих свойств – сходимость к некоторому равновесному распределению вероятностей состояний, что интерпретируется как моно- или поликлимакс, иллюстрируя основное положение сукцессионной теории. Однако возможность использования таких моделей в качестве инструмента реалистичного прогноза определяется тем, насколько надежен использованный метод количественной оценки переходной матрицы.

В основу работы положены материалы 500 геоботанических описаний, собранных в заповеднике “Брянский Лес” в 1992–1995 гг.

Объекты

Модельными объектами исследования служили лесные сообщества государственного природного заповедника “Брянский Лес”. Заповедник расположен в Неруссо-Деснянском физико-географическом районе. Географические координаты района: $52^{\circ}15' - 52^{\circ}50'$ с.ш. и $33^{\circ}25' - 34^{\circ}35'$ в.д. Район находится в юго-восточной части Брянской области и расположен в бассейне среднего течения р. Десны (левый приток Днепра). Он охватывает территорию между р. Десна и ее левыми притоками – р. Нерусса и р. Навля, а также простирается к югу от р. Нерусса до границы с Украиной. На востоке он ограничен отрогами Среднерусской возвышенности. В ботанико-географическом плане район относится к зоне широколиственных лесов Полесской подпровинции [14].

При анализе лесных сукцессий в растительном покрове Неруссо-Деснянского Полесья использовались следующие теоретические положения, разработанные в отечественной геоботанике и лесоведении.

1. Представления о климаксовом, субклимаксовом и сукцессионном состояниях лесных сообществ [3, 9, 13, 23, 24].

Климаксовые сообщества характеризуются видовой и возрастной полнотенностью древесной синузии. Так, в широколиственных и хвойно-широколиственных ценозах климаксового типа одновременно присутствуют древесные растения всех типов фитоценоотически значимого поведения: конкурентные (дуб черешчатый, ясень обыкновенный), толерантные (липа сердцелистная, клены остролистный и полевой, ель европейская) и реактивные (березы пушистая и повислая, осина, сосна обыкновенная). Ведущая роль в организации этих ценозов принадлежала конкурентным деревьям, у которых поддерживался нормальный оборот поколений [3, 8, 16, 17]. Исследования показали, что на большей части Неруссо-Деснянского Полесья климак-

совые ценозы водоразделов были представлены полидоминантными хвойно-широколиственными лесами [5, 24].

Субклимаксовые сообщества отличаются видовой неполночленностью и возрастной полночленностью древесной синузии [3, 17]. В субклимаксовых сообществах доминируют толерантные виды, а конкурентные полностью отсутствуют. Все субклимаксовые леса – это крайний вариант антропогенной деградации полидоминантных широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, в которых ведущая роль в организации сообществ перешла от конкурентных видов к толерантным и реактивным – липе и клену остролистному. Для сукцессионных сообществ свойственна видовая и онтогенетическая неполночленность древесной синузии. В сукцессионных сообществах обычно доминируют реактивные и толерантные виды, а конкурентные занимают подчиненное положение или полностью отсутствуют.

В лесных сообществах заповедника выделяются четыре группы сукцессионных сообществ: 1) послерубочные сообщества с еще не сформированным верхним ярусом; 2) послерубочные мелколиственные леса, состоящие из березняков и осинников; 3) светлохвойные леса, представленные одновозрастными культурами сосны, сформированными человеком на месте неоднократных рубок и пожаров; 4) послерубочные широколиственные леса с дубом, липой и кленом.

2. Известно, что особенности развития сукцессионных процессов в лесных сообществах зависят от характера экотопа – трофности и водного режима поверхностных отложений [10, 12, 13, 15]. Для выявления влияния экотопа на сукцессионные процессы в качестве классификационной схемы местообитаний выбраны эдафическая сетка Е.А. Алексеева и П.С. Погребняка [4]. Особое внимание уделено наиболее часто встречающимся в заповеднике эдафотопам – A_2 (свежий бор), A_3 (влажный бор), B_2 (свежая суборь), B_3 (влажная суборь), C_2 (свежий сугруд), C_3 (влажный сугруд), D_2 (свежий груд), D_3 (влажный груд).

3. Направление развития сообщества сукцессионного типа зависит от видового состава нижних ярусов и от заноса семян древесных растений, а также от их приживания под пологом верхнего яруса. Так, количественное участие видов в первом ярусе сукцессионных лесов определяет современную структуру ценозов и отражает влияние хозяйственной деятельности на сообщества в прошлом. Второй и отчасти третий ярусы характеризуют направленность перестройки современного первого яруса в ближайшем будущем вследствие замещения отмирающих старых деревьев более молодыми [3, 17, 18].

Для анализа сукцессионных изменений описания лесных сообществ проводили отдельно по ярусам. В работе принято следующее деление на ярусы: А – ярус генеративных деревьев, В – ярус кустарников и подроста деревьев, С – ярус трав, кустарничков, а также ярус подроста деревьев и кустарников, которые по высоте не вышли еще за пределы травяного покрова, D – ярус напочвенных мхов и лишайников.

Для изучения направлений развития сообществ было выполнено 500 геоботанических описаний на площади 225 м² каждое по методике Браун-Бланке [1]: 48 – в местообитании A_2 , 33 – в A_3 , 38 – в B_2 , 76 – в B_3 , 72 – в C_2 , 64 – в C_3 , 24 – в D_2 , 16 – в D_3 .

Для выявления направленности изменения сообществ в каждом ярусе выделяются преобладающие группы древесных растений:

AA – послерубочные сообщества с присутствием яруса А; BP – послерубочные мелколиственные леса, представленные березняками (из *Betula pendula* Roth., *Betula pubescens* Ehrh.) и осинниками (*Populus tremula* L.); PS – одновозрастные культуры сосны (*Pinus sylvestris* L.), заложенные на месте неоднократных рубок и пожаров, с доминированием сосны обыкновенной; QR – послерубочные широколиственные леса с доминированием дуба (*Quercus robur* L.); CX – полидоминантные хвойно-широколиственные сообщества климаксового типа; SX – олигодоминантный кленово-липовый (*Acer platanoides* L., *A. campestre* L., *Tilia cordata* Mill.) субклимакс.

Пусть $pc(L)$ указывает на величину проективного покрытия (Projective cover, %) верхнего яруса древостоя ($L = A$), яруса подроста ($L = B$) и яруса кустарников ($L = D$),

$D(L)$ – на соответствующие доминанты древостоя и подроста в этих ярусах. Тогда при соблюдении условия заповедности предлагаются следующие критерии смены доминант:

сукцессионные переходы $D(A) \rightarrow D(B)$ и $D(B) \rightarrow D(C)$ осуществимы, если $pc(B) \neq 0$ и $pc(C) \neq 0$; переход $D(A) \rightarrow D(B) : pc(B) = 0$ и $pc(C) = 0$ переход $D(A) \rightarrow D(C) : pc(B) = 0$ и $pc(C) \neq 0$.

Оценки переходных вероятностей

В моделях марковского типа все параметры динамических изменений в сообществе определяются через переходную матрицу $P = [p_{ij}]$ вероятностей перехода из i -го состояния в j -е за время Δt ($i, j = 1, 2, \dots, m$; m – число состояний). Процедура построения этой матрицы (в предлагаемом решении используется матрица учета $N = [n_{ij}]$), оказывается главной и наиболее трудной задачей при создании моделей подобного типа.

Матрице учета на каждом местообитании поставим в соответствие ориентированный граф следующим образом: соединим вершину i с вершиной j стрелкой $i \rightarrow j$ лишь в том случае, если соответствующий переход зарегистрирован, т.е. $n_{ij} \neq 0$. На рис. 1 для каждого типа леса A_2-D_3 оставлены только те переходы, для которых $|\hat{p}_{ij} - p_{ij}| \leq 1/4$ с вероятностью (достоверностью) $\alpha = 0.9$. Необходимые условия: $n_i(0) \geq 11$ и $n_j(1) \geq 11$ – число учтенных переходов как из состояния i , так и в состояние j не меньше 11 – означают, что сумма элементов как в i -й строке, так и в j -м столбце матрицы учета не меньше 11. Чтобы получить $\hat{p}_{ij}$ с одним верным знаком после запятой (с вероятностью $\alpha = 0.9$), потребуется выполнение условия $n_i(0) \geq 64$ и $n_j(1) \geq 64$, т.е. такого объема фактических данных, который в принципе достигим при современном уровне технологии их сбора.

Оценки времен достижения климаксовых состояний

Все восемь орграфов, описывающих местообитания A_2-D_3 (рис. 1), соответствуют поглощающим цепям Маркова. Покинув множество невозвратных состояний (сукцессионных), которые на рис. 1 заключены в пунктирные рамки, процесс никогда в них не возвращается, и наоборот, при достижении эргодических или климаксовых (субклимаксовых) состояний на языке лесных сукцессий (на рисунке заштрихованы) уже никогда их не покидает. Если эргодическое множество состоит из одного состояния, оно называется *поглощающим* в терминах конечных цепей Маркова [6].

Пусть компоненты $s_j \geq 0$, $j = 1, \dots, k$ вектора *начального распределения* s (*Starting distribution*) указывают на долю площади, занимаемую j -м сукцессионным состоянием (при условии, что площадь всего местообитания, охваченного сукцессионными изменениями, равна 1). Обозначим через $c(s) = \sum_{j=1}^k s_j$ долю всех сукцессионных сообществ. Скажем, что процесс находится в стадии сукцессии, если выполнены неравенства $0 < c(s) \leq 1$. Равенство $c(s) = 1$ соответствует полному отсутствию климаксовых сообществ и, наоборот, достижению климакса отвечает равенство $c(s) = 0$.

Положим *время поглощения* t равным полному времени (включая начальное положение), которое процесс, стартующий с распределением площадей s , проводит в сукцессионных (невозвратных) состояниях, охваченных пунктирной рамкой на рис. 1, до окончательного выхода в соответствующее климаксовое (поглощающее) состояние – СХ (на A_3 или субклимаксовое (поглощающее) SX (на остальных местообитаниях). Пусть a (*absorption time*) – соответствующее среднее (математическое ожидание) времени поглощения ($a = M_s(t)$), а d – отвечающее ему *среднеквадратичное отклонение* (*mean square deviation*): $d^2 = M_s(t - a)^2$.

Сформулируем следующие задачи о практической применимости получаемых оценок времен поглощения и о максимальном и минимальном значениях a .

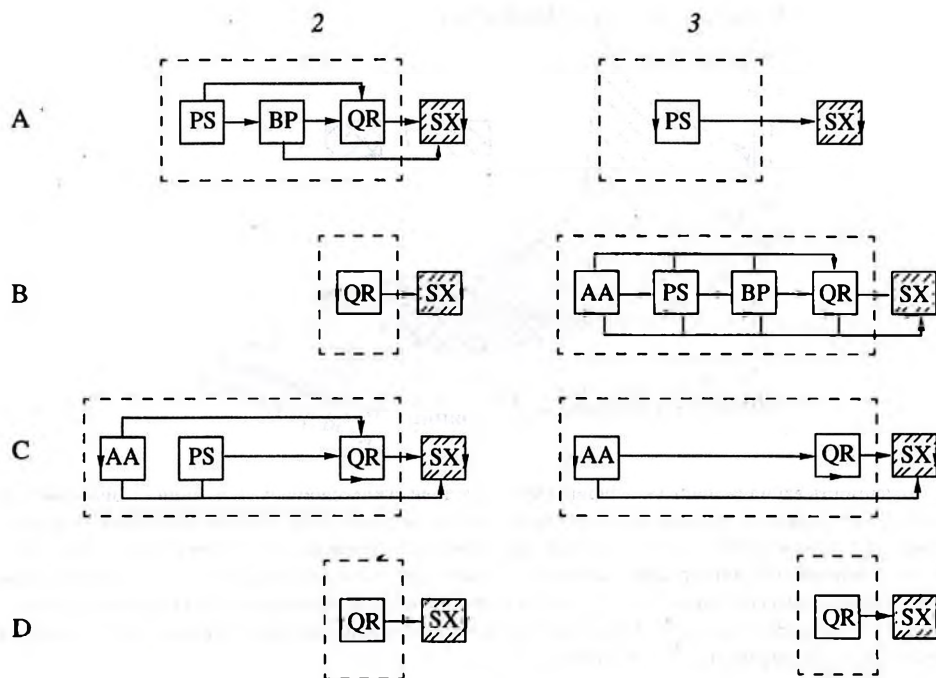


Рис. 1. Сукцессионные переходы лесной растительности в различных местообитаниях заповедника: А₂–D₃ – типы условий местопроизрастания; группы растительных сообществ: AA – послерубочные сообщества с отсутствием яруса А; BP – послерубочные мелколиственные леса, представленные березняками и осинниками; PS – одновозрастные культуры сосны, сформированные человеком на месте неоднократных рубок и пожаров, с доминированием сосны обыкновенной; QR – послерубочные широколиственные леса с доминированием дуба; SX – полидоминантные хвойно-широколиственные сообщества; SX – олигодоминантный кленово-липовый субклимакс. Ориентированные графы показывают направление развития сообществ: сукцессионные варианты обведены пунктирной линией, субклимаксовые и климаксовые состояния заштрихованы.

Будем считать, что прогнозируемые оценки времени поглощения a имеют практическую ценность, если соответствующий коэффициент вариации (*coefficient of variation*) $v = d/a$ меньше 1. Поскольку вопрос практической применимости оценок важен для всех стадий сукцессионного процесса, решение этой задачи будем рассматривать при соответствующих условиях на $c(s)$: $0 < c(s) \leq 1$. Также условимся в дальнейшем в выражениях для величин a , d опускать множитель Δt , соответствующий шагу марковской цепи.

Назовем сукцессионный процесс ϵ -процессом, если он начинается с распределением площадей $c(s) = \epsilon$, $0 < \epsilon \leq 1$. В частности, 1-процесс отвечает полному отсутствию климаксовых и субклимаксовых состояний. Перепишем коэффициент вариации в виде $v_\epsilon = d_\epsilon = a_\epsilon$, где индексы у величин дисперсии и среднего отвечают ϵ -процессу. Тогда для решения первой задачи нужно найти все ϵ , при которых $v_\epsilon < 1$. Поверхность, представленная на рис. 2, характеризует поведение величины v_ϵ в зависимости от v_1 и ϵ : для 1-процесса при фиксированном $v_1 < 1$ практическая оценка сохраняется, пока процесс пребывает в криволинейном треугольнике и, наоборот, при выходе в просветленные области, отделенные сплошной белой кривой, оценки неприменимы на протяжении всего последующего процесса.

Если 1-процесс стартует из удаленного (*remote*) состояния r (т.е. состояния, для которого величина среднего времени достижения климакса $a(s_r)$ максимальна), всегда

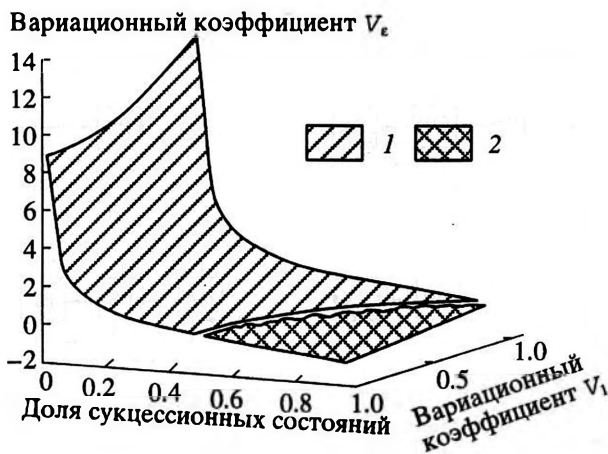


Рис. 2. Зависимость вариационного коэффициента v_ϵ от доли сукцессионных состояний ϵ и значения вариационного коэффициента v_1 . Величина $v_\epsilon = d_\epsilon/a_\epsilon$ – отношение соответствующего среднеекваратичного отклонения d к среднему (математическому ожиданию) времени поглощения a . При выходе в область (1), отделенные сплошной белой кривой, оценки v_ϵ теряют практическую применимость. Если 1-процесс стартует из удаленного состояния r (т.е. состояния, для которого величина среднего времени достижения климакса $a(s_r)$ максимальна) всегда существует распределение площадей, при котором $v_1 < 1$ – оценки оказываются применимыми до выхода из треугольника (2).

существует распределение площадей, при котором $v_1 < 1$ – оценки оказываются применимыми до выхода из черного треугольника. Таким образом, даже в этом благоприятном для прогнозирования случае оценки a утрачивают свой смысл, как только доля, занимаемая климаксовыми сообществами, превысит половину всей площади (рис. 2. [11]).

На рис. 3 величины столбиков и приводимые значения у сукцессионных состояний указывают на среднее время a достижения климакса и субклимакса (нижний столбик) для соответствующего 1-процесса и отклонение d от этого значения (верхний столбик). Для всех приводимых 24 траекторий сукцессий оценки оказываются применимыми, исключением является лишь случай 1-процесса для СХ на местообитании A_3 : время достижения здесь равно 310 годам, а ошибка составляет 360 лет.

Выводы. 1. Построенные марковские цепи представляют собой средство формализованного описания сукцессионных процессов, происходящих в заповеднике “Брянский Лес”. Направления сукцессионных смен указывают эргодические состояния марковской цепи для конкретного местообитания, а соответствующие им площади (после наступления климакса и субклимакса) поддаются достоверному численному прогнозу в рамках построенной модели.

Действительно, на местообитаниях A_2-D_2 , B_3-D_3 при условии заповедания сформируются олигодоминантные липово-кленовые леса субклимаксового типа. В свою очередь на местообитаниях A_3 способен сформироваться полидоминантный хвойно-широколиственный лес климаксового типа.

2. Следует отметить, что как исследования, выполненные в предположении марковости сукцессионных процессов [2], так и работы, использующие традиционный описательный эколого-генетический подход [19], приводя относительную динамику распределения площадей, оставляют открытыми вопросы достоверности как оценок переходной матрицы, так и надежности получаемых на их основе средних времен переходов, а приводимые прогнозы охватывают одно–два десятилетия. В нашем случае оказывается, что именно долгосрочное прогнозирование по ранним стадиям сукцессии, т.е. при почти полном отсутствии климаксовых состояний, всегда дает более надежные оценки (соответствующее квадратичное отклонение меньше среднего), чем

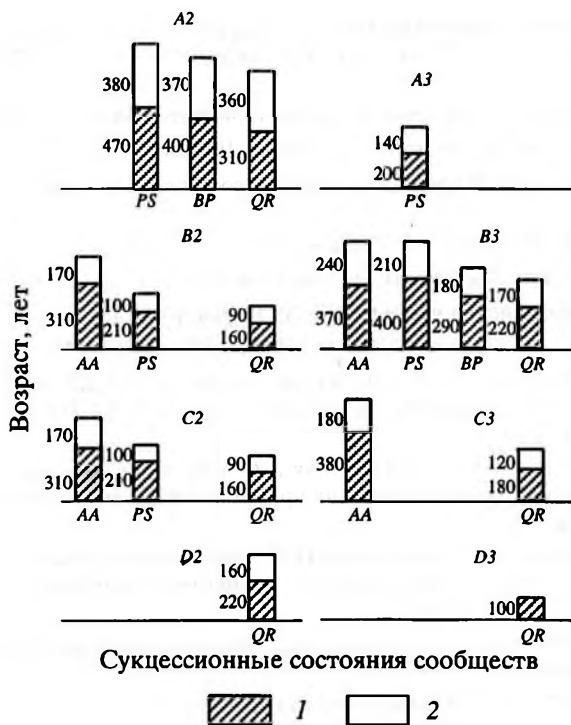


Рис. 3. Среднее время (1) достижения сукцессионными сообществами климакса и субклимакса и отклонение (2) от этого значения в различных типах условий местопроизрастания (A2–D3) для различных сукцессионных состояний сообществ AA, PS, BP, QR.

аналогичное прогнозирование на промежуточных этапах, при уже ощутимом вкладе климаксовых сообществ в распределение площадей (рис. 2, 3).

3. Наиболее надежными (с минимальным отношением отклонения к среднему) оказываются оценки, полученные для удаленных состояний (время поглощения из которых максимально) и, наоборот, малозначимыми – оценки для ближайших состояний (время поглощения из которых минимально).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александрова В.Д. Классификация растительности: обзор принципов классификации и классификационные системы в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
2. Виноградов Б.В., Шитов А.Г. Моделирование динамики экосистем южнотаежной подзоны с помощью цепей Маркова // Лесоведение. 1994. № 1. С. 13–21.
3. Восточно-европейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. 363 с.
4. Горшенин Н.М., Бутейко А.И. Определение типов условий местопроизрастания. Львов: Изд-во Львов. гос. ун-та, 1962. 232 с.
5. Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Беляев Т.В., Косенко С.М. Популяционная организация лесных биоценозов в разных ландшафтных подразделениях Неруссо-Деснянского полясья // Популяционная экология. М.: Наука, 1995. С. 17–34.
6. Кемени Д.Д., Снелл Д.Л. Конечные цепи Маркова. М.: Наука, 1970. 272 с.
7. Князьков В.В., Логофет Д.О., Турсунов Р.Д. Неоднородная марковская модель сукцессий растительности заповедника "Тигровая Балка" // Математическое моделирование популяций растений и фитоценозов. М.: Наука, 1992. С. 37–48.

8. Методические рекомендации по воспроизводству разновозрастных широколиственных лесов европейской части СССР (на основе популяционного анализа). М.: ВАСХНИЛ, 1989. 19 с.
9. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
10. Погребняк П.С. Общее лесоводство. М.: Колос, 1968. 440 с.
11. Помаз В.Л. Сукцессионные изменения в лесных сообществах: марковский подход. М.: Ин-т физики атмосферы, 1997. 21 с.
12. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
13. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 232 с.
14. Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 431 с.
15. Рысин Л.П. Лесная типология в СССР. М.: Наука, 1982. С. 54–67.
16. Смирнова О.В., Чистякова А.А. Анализ фитоценологических потенциалов некоторых древесных видов широколиственных лесов европейской части СССР // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 741. № 3. С. 350–362.
17. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пушкино, 1990. 92 с.
18. Смирнова О.В., Возняк В.Р., Евстигнеев О.И. и др. Популяционная диагностика и прогнозы развития заповедных лесных массивов (на примере Каневского заповедника) // Бот. журн. 1991. Т. 53. № 6. С. 68–79.
19. Юркевич И.Д., Гетьман В.С., Ловчий Н.С. Типы и ассоциации черноольховых лесов. Минск: Наука и техника, 1968. С. 270.
20. Facelli J.M., Pickett S.T.A. Markovian chains and the role of history in succession // Trends in ecology and evolution (TREE). 1990. V. 5. № 1. P. 27–30.
21. Horn R.A. Markovian properties of forest succession // Ecology and Evolution in Communities // Ed. Cody M.L., Diamond J.M. Cambridge. Mass.: Belknap Press of Harvard Univ., 1975. P. 196–211.
22. Jeffers J.N.R. An introduction to systems analysis: with ecological applications. L.: Edward Arnold, 1978. 198 p. Русский перевод: Джефферс Дж. Введение в системный анализ: применение в экологии. М.: Мир, 1981. 252 с.)
23. Popadyouk R.V., Smirnova O.V., Evstigneev O.I. et al. Current state of broad-leaved forests in Russia, Belorussia, Ukraine: historical development, biodiversity, structure and dynamic. Pushchino: Russian Acad. Sci. Pushchino Research Center. Preprint. 1995. 74 p.
24. Smirnova O.V., Popadyouk R.V., Evstigneev O.I. et al. Current state of coniferous-broad-leaved forests in Russia and Ukraine: historical development, biodiversity, dynamics. Pushchino: Russian Acad. Sci. Pushchino Research Center. Preprint. 1995. 77 p.
25. Usher M.B. Modelling successional processes in ecosystems // Colonization, succession and stability / Ed. Gray A.J., Crawley M.J., Edwards P.J. Oxford: Blackwell, 1987. P. 31–55.

Институт физики атмосферы РАН,
Москва

Поступила в редакцию
10.11.1996 г.

V. L. POMAZ, O. I. EVSTIGNEEV, D. O. LOGOFET

APPLICATION OF MARKOV MODELS FOR STUDYING SUCCESSIONAL CHANGES IN FOREST COMMUNITIES

A formalized description of successional changes is proposed for each site at the State Reserve "Bryansky Les" as a discrete-time, discrete-state-space (stand types) Markov chain. Criteria for successional transitions are formulated. Stochastic transition matrices are obtained from the tally ones through the maximum likelihood method, the associated directed graphs are constructed for eight forest types. The climax and subclimax states are pointed out and their mean attainment times are estimated (in years) with the domain of estimate applicability related to initial area distribution.