

УДК 581.524.1

## КЛЕТОЧНО-АВТОМАТНАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ КУСТАРНИЧКОВ

© 2015 г. **А. С. Комаров**, Е. В. Зубкова, П. В. Фролов

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН*

*142290, Московская область, Пушкино, ул. Институтская, 2*

E-mail: as\_komarov@rambler.ru, elenazubkova2011@yandex.ru, ximikadze@gmail.com

Поступила в редакцию 01.03.2015 г.

Представлена вероятностная клеточно-автоматная модель развития и длительного существования популяций и сообществ кустарничков, разработанная на основе концепции дискретного описания онтогенеза растений и объединения модельных подходов в терминах вероятностных клеточных автоматов и L-систем Линденмейера. Краткое представление базовой модели позволяет оценить подход и программную реализацию. Основными переменными модели являются либо число парциальных кустов в клонах, либо площадь проективного покрытия. Модель позволяет исследовать условия самоподдержания и устойчивости ценопопуляций при разных условиях среды (недоступности части территории для заселения, мозаичности условий влажности и богатства почв). Модель дает прогноз суммарной динамики биомассы кустарничков и их фракций (побегов, листьев, корневищ, тонких корней, плодов) на основе данных, полученных при дискретном описании онтогенеза, и дополнительной информации по продуктивности фракций растений. Включение совместной динамики биомассы кустарничков и почвы в систему моделей EFIMOD круговорота углерода и азота позволяет оценить роль кустарничков в этих круговоротах, в особенности при сильных воздействиях, таких как лесные пожары и сплошные рубки, позволит дать прогноз динамики популяций и экосистемных функций кустарничков (регулирование биогеохимических циклов, поддержание биоразнообразия, участие в создании недревесной продукции) при изменении климатических условий и сильных разрушающих воздействиях (рубки, пожары), а также применить разработанные модели для исследования устойчивости и продуктивности кустарничков и их участия в круговороте углерода и азота в разных климатических и эдафических условиях.

**Ключевые слова:** имитационная модель, популяции растений, клеточные автоматы, L-системы, динамика биосистем, кустарнички.

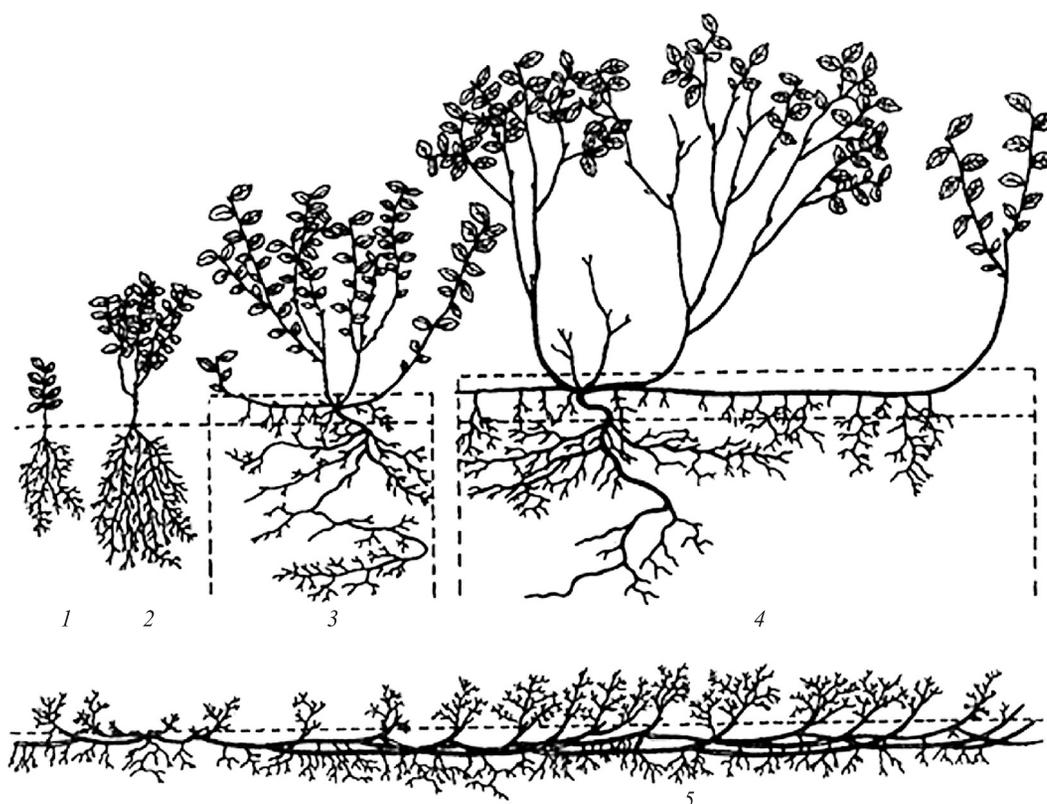
DOI: 10.15372/SJFS20150306

### ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия в лесной науке усилился интерес к анализу и прогнозированию экосистемных функций лесов. Важную роль в выполнении экосистемных функций играет недревесная продукция, которая активно участвует в биогеохимических циклах элементов. Так, например, в северной тайге в одном из самых распространенных типов леса ельнике чернично-зеленомошном ежегодный прирост фитомассы древостоя составляет 3.76 т/га, а прирост напочвенного покрова – 3.49 т/га, данные по опадам – 3.76 и 3.49 т/га соответственно (Бобкова, 1987), т. е. круговорот элементов в таком типе леса происходит в

древостоях и напочвенном покрове примерно в равных долях. Как правило, это в модельных представлениях не учитывается. Учет вклада травяно-кустарничкового и мохового ярусов необходим при построении прогноза развития лесных сообществ под воздействием антропогенных (рубки, техногенные загрязнения и др.) и климатических изменений среды.

Значительную часть недревесной продукции составляют широко распространенные в бореальных лесах и тундре кустарнички рода *Vaccinium* L., в том числе черника, брусника и др. Кроме продукции ягод эти растения участвуют в биогеохимическом круговороте элементов, обеспечивая восстановление после сильных внешних воздействий на лес. Накоп-



**Рис. 1.** Развитие клона черники обыкновенной *Vaccinium myrtillus* L. (Серебряков, Чернышева, 1955): 1–4 – ранние стадии развития, 5 – общий вид растения (пунктиром показан уровень почвы).

лены значительные экспериментальные данные по структуре популяций, влиянию внешних условий (богатства почвы, освещенности, водного режима) на продуктивность, описаны морфологические особенности и т. п. Однако моделей, описывающих динамику популяций кустарничков и обеспечивающих прогноз их продуктивности в зависимости от условий, в мировой науке не существует.

Рассмотрим основные подходы к моделированию таких объектов, как клоны корневищных растений. Если рассматривать дерево как стержнекорневую жизненную форму, то описать древостой можно в терминах индивидуально-ориентированных моделей (Комаров, 2010). В этом случае предполагается, что деревья размещены в пространстве, имеют точные координаты и дендрологические описания (высоту, диаметр, биомассу и т. д.), а рост и продуктивность каждого дерева зависят от конкурентных отношений (затенения, корневой конкуренции) с соседними деревьями. Процессы возобновления и отмирания, меняющие пространственную структуру древостоя, определяются также с учетом соседства.

В этом случае древостой может быть представлен как реализация случайного точечного марковского процесса с локальными взаимодействиями на плоскости или на целочисленной решетке (Комаров, 1979). То, что дерево можно описать вектором характеристик, прикрепленным к конкретной точке, сильно облегчает структуру модели и ее параметризацию.

Однако перенести такой подход при моделировании кустарничков напрямую оказывается невозможным. При развитии растений этой жизненной формы происходит образование клонов сложной пространственной структуры (рис. 1). Это затрудняет как моделирование этой структуры, так и ее параметризацию по экспериментальным данным. В этой работе мы ограничимся моделированием пространственной структуры клонов кустарничков, изучением ее зависимости от пространственной неоднородности территории и описанием развития клонов (генет) в терминах онтогенетических состояний парциальных кустов (рамет).

Модель относится к классу вероятностных клеточных автоматов с элементами сложной ге-

ометрии ветвления корневищ и аналогична известным во фрактальных и структурно-функциональных моделях растений L-системам (Lindenmayer, 1968). Впервые клеточно-автоматный подход к моделированию популяций растений применен в 80-х гг. (Комаров, 1982, 1986; Inghe, 1989; Czàràn, 1999). Обзор первых клеточно-автоматных моделей в биологии приведен в работе (Ermentrout, Edelstein-Keshet, 1993). Краткие обзоры по применению клеточных автоматов в экологии приведены в работах (Грабовский, 1995; Balzter et al., 1998; Oborny et al., 2012).

Для построения клеточно-автоматной модели мы используем представление популяции растений в виде множества особей, различающихся онтогенетическим (возрастным) состоянием, впервые предложенное Т. А. Работновым (1950). Популяция растений может быть охарактеризована онтогенетическим (возрастным) спектром, т. е. числом растений, принадлежащих к тому или иному онтогенетическому состоянию. Идеи Т. А. Работнова получили широкое развитие, поскольку описание роста и развития растений в терминах дискретных объектов и событий было подготовлено работами морфологов школы И. Г. Серебрякова (1962) и окончательно сложилось в результате популяционно-онтогенетических исследований школы А. А. Уранова (Ценопопуляции растений..., 1976, 1977, 1988). Такое представление онтогенетического развития и большой объем собранной информации о развитии растений разных жизненных форм в разных условиях среды стали основой для создания дискретного описания развития отдельных растений и построения клеточно-автоматных моделей, позволяющих исследовать условия самоподдержания и устойчивости ценопопуляций при разных условиях среды, а также при внешних воздействиях.

В начале 80-х гг. XX в. созданы первые модели с использованием вероятностных клеточных автоматов для анализа динамики популяций короткокорневищных растений при наличии или отсутствии внешнего случайного уничтожения (Комаров, 1982), в дальнейшем эти работы получили развитие (Komarov et al., 2003). Были обнаружены явления, аналогичные фазовым переходам в статистической физике, причем случайное уничтожение растений играло роль температуры в физических

системах. В работе (Комаров, Паленова, 2001) впервые в модельных исследованиях введено и проанализировано понятие фитогенного поля по А. А. Уранову. Показано, что для сообществ короткокорневищных растений учет фитогенного поля как окрестности растения, в которой изменяется вероятность заселения другими растениями, приводит к ярко выраженной кластерной пространственной структуре сообщества. Далее в работах О. С. Кислюка с коллегами (Кислюк, Паленова, 1994; Kisliuk et al., 1996) рассмотрены модели наземно-ползучих трав с применением L-систем (Lindenmayer, 1968). Это позволило проанализировать геометрию вегетативного разрастания разных наземно-ползучих трав и определить, что разные углы ветвления их побегов приводят к максимальному занятию территории. В те же годы под руководством Р. Г. Хлебоброса разработана одна из первых фрактальных моделей кроны дерева (Berezovskaya et al., 1997).

В начале 2000-х гг. изучены индивидуально-ориентированные пространственные имитационные модели, позволяющие оценить параметры восстановления и самоподдержания растительных популяций длиннокорневищных растений при различных нарушениях (Михайлова и др., 2006, 2008). Эти модели, будучи вначале классическими клеточно-автоматными, в дальнейшем оказались более сложными. И хотя формально можно определить соответствующий клеточный автомат, это не приводит к упрощениям или демонстрации общих свойств. Такие модели названы решетчатыми по аналогии с хорошо известными моделями в статистической физике (Ландау, Лившиц, 1964), так как пространство, на котором происходит развитие модельных растений, задано целочисленной решеткой, что позволяет упростить некоторые вычислительные алгоритмы. В работах с такими моделями обнаружено, что скорость захвата территории длиннокорневищными растениями чувствительна к длительности онтогенетических состояний, параметрам вегетативного разрастания и интенсивности семенного размножения. Вычислительные эксперименты показывают, что, например, в отсутствие конкуренции за свободную территорию ценопопуляция звездчатки ланцетолистной *Steilaria holostea* L. осуществляет самоподдержание в основном

вегетативным образом, копытня европейско-го *Asarum europaeum* L. – семенным, а сныти обыкновенной *Aegopodium podagraria* L. – смешанным. Выявлено существование пороговых значений доли непригодных для заселения участков, выше которых самоподдержание популяций прекращается. Позже такие работы были повторены для других видов венгерскими исследователями (Oborny et al., 2012).

Исторически клоны растений привлекали внимание как крайне интересный объект для моделирования. Одна из причин этого – исключительная регулярность ростовых форм клона, который может быть представлен на двумерной поверхности (Bell, Tomlinson, 1980), другая (возможно, более важная) – возникший интерес экспериментаторов к процессам распространения рамет в условиях неоднородной среды (Hutchings, De Kroon, 1994; Oborny, Cain, 1997; De Kroon et al., 2005). Существует много работ, посвященных изучению разрастания клонов на уровне возникновения группы рамет из одной раметы. Однако проанализировать потенциальный рост клона и его возможные ограничения оказывается возможным только с помощью математических моделей (Oborny et al., 2012).

Цель данной работы – построение имитационной модели динамики клонов кустарничков в терминах динамики парциальных кустов и/или проективного покрытия, позволяющей исследовать условия самоподдержания и устойчивости ценопопуляций при инвазии на свободное пространство, анализ возможности совместного сосуществования клонов разных видов, а также их распространения при различной неоднородности среды.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Построение алгоритмов модели основано на представлении об онтогенетических состояниях, для каждого из которых при сборе экспериментальных данных берутся биометрические характеристики.

Признаки онтогенетических состояний одинаковы для разных видов (Ценопопуляции..., 1976, 1977, 1988). Онтогенез в целом можно представить как соотношение процессов нарастания и отмирания «тела растения» (Уранов, 1975). Процессы роста преобладают в первой половине онтогенеза (от проростков

до зрелого генеративного состояния), процессы отмирания – во второй (от старого генеративного до сенильного). Краткое описание возрастных состояний парциальных кустов и характеристик, используемых в модели, приводится на примере черники обыкновенной (см. таблицу и рис. 2). Начальные параметры в модели: размер клетки  $5 \times 10^{-4}$  м<sup>2</sup>, шаг по времени – 1 мес, продолжительность вегетации в течение года – 6 мес, что приблизительно соответствует периоду вегетации растений в зоне южной тайги (период с температурой выше 5 °С) (Научно-прикладной...).

*Описание основных алгоритмов модели CAMPUS.* Для моделирования динамики клональных кустарничков разработан базовый программный продукт CAMPUS, предназначенный для моделирования геометрии разрастания и расселения растений с различными типами онтогенеза при индивидуальном росте и развитии. Программа включает основные модули: конструктор онтогенетических состояний, модуль настройки вероятностей перехода между возрастными состояниями, модуль матриц переходов между онтогенетическими состояниями и модуль, реализующий собственно моделирование. Ниже приведен алгоритм работы основных модулей.

*Модуль конструктора онтогенетических состояний.* Назначение модуля – закодировать последовательность схематических отображений этапов жизни растения (онтогенетических состояний) с учетом размеров растения на каждом шаге моделирования, длительности пребывания в определенной размерной стадии, морфологических структур, характерных для каждой возрастной стадии (надземные побеги и корневая система, подземные побеги). Так как основная цель создания модели – получение прогноза скорости распространения растения по площади и характера (компактное, диффузное) занятия ценопопуляцией территории, то особое внимание уделено точкам вегетативного размножения, расположенным в надземной (укореняющиеся побеги) и в подземной части (корневища, дающие надземные побеги с омоложением). В модели задается размер минимального элемента растения (масштаба клетки), из которого далее отрисовывается вегетативное разрастание с соответствующим онтогенетическим развитием. При моделировании в одном «поле» развития двух

## Онтогенез черники

№	Индекс	Стадия онтогенеза (возрастное состояние), описание (Полянская и др., 2000; Шутов, 2001)	Моделирование	
			Число клеток	Длительность стадии, мес
1	se	Семена – состояние покоящегося зародыша. У черники прорастают в мае	1	1
2	p (pl)	Проросток появляется из семени (генета). Растение имеет смешанное питание – из семени и фотосинтеза, имеет семядольные листья	1	8
3	j	Ювенильное – нет семядольных листьев, побег не разветвлен	1	5
4	im	Имматурное – имеет боковые побеги II–III порядка	2	6
5	v	Виргинильное – куст с побегами III–VI порядков, образуются подземные побеги (ризомы)	11 (8 кл. – куст, 3 кл. – корневище)	11
6	g1	Молодое (раннее) генеративное – цветут и плодоносят 1–2 побега, куст с побегами IV порядка, побег I порядка одревесневают. Образуются от 2 до 4 ризом до 0.5 м длиной	17 (8 – куст, 9 – корневище)	12
7	g2	Средневозрастное (зрелое) генеративное – ветвление V и больших порядков; главный побег засох и образует пенек. Куст обильно цветет и плодоносит	37 (15 – куст, 18 – корневище)	18
8	g3	Старое (позднее) генеративное – плодоносящие кусты с засохшей главной и боковыми осями. Одревесневают побеги II и более порядков. Ризомы, выходя на поверхность, образуют новые парциальные кусты (раметы)	40 (14 – куст, 26 – корневище)	12
9	ss	Субсенильное – нет плодоношения, куст засох более чем на 2/3	32 (5 – куст, 28 – корневище)	12
10	s	Сенильное – парциальные кусты, усохшие на 90 %	26 (1 – куст, 25 – корневище)	6
11	sc	Отмерший – куст полностью усох	Не включено в модель	

и более видов размер минимального элемента должен быть одинаков для всех растений. При кодировании параметров возрастных состояний сначала кодируется развитие растения из семени (генета), при наличии вегетативного размножения ставится отметка об образовании дочерних растений (рамет) и далее кодируется развитие раметы. Развитие раметы может быть описано иначе или повторено, как у генеты.

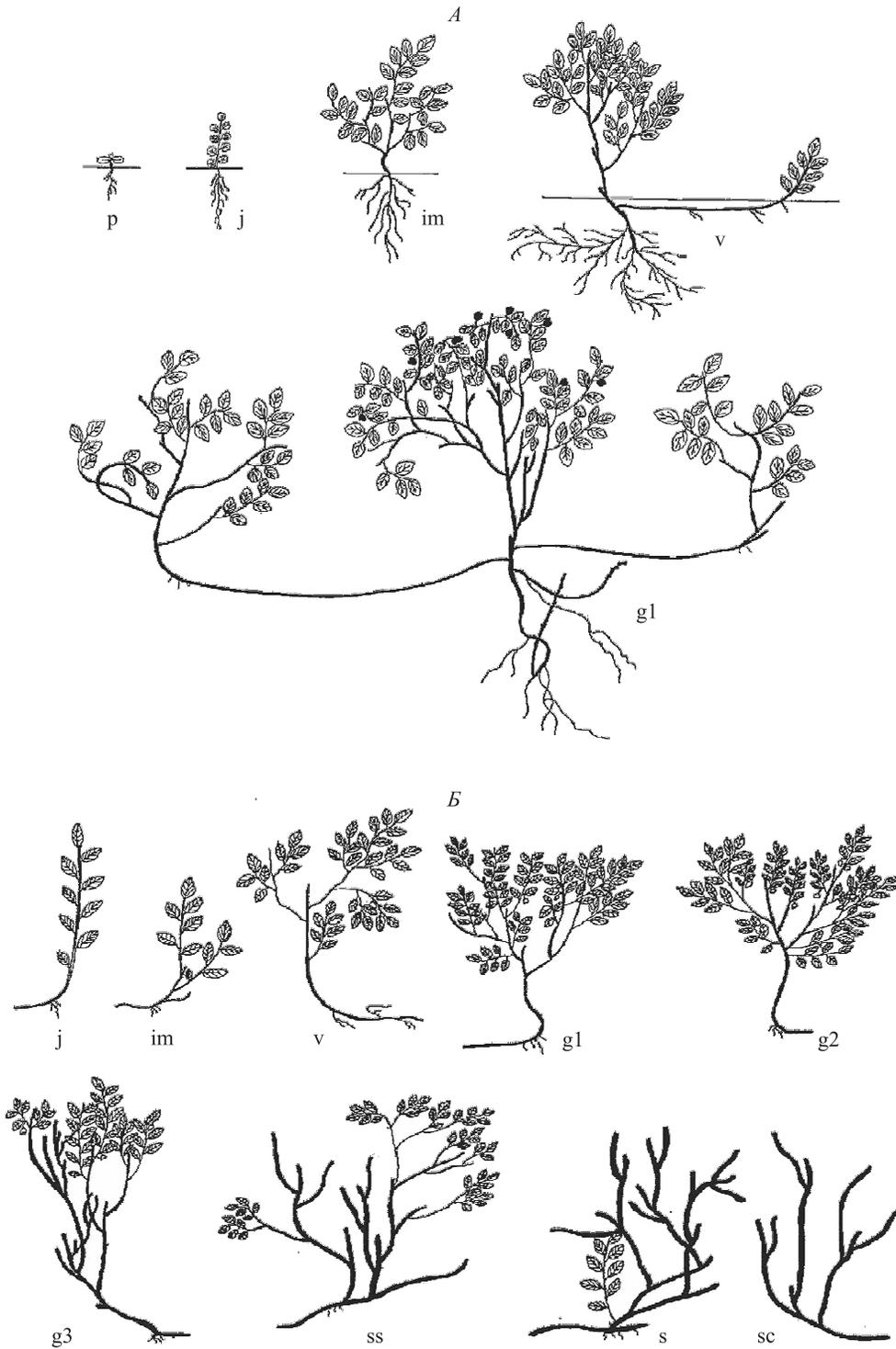
Для каждого из онтогенетических состояний пользователь последовательно задает: схематичное отображение формы (вертикальная проекция) и размера растения (исходя из назначенного минимального элемента растения); длительность (мес); размер внешнего фитогенного поля (если есть); вероятность гибели особи на каждой стадии (если это необходимо). Программа предоставляет возможность пользователю отдельно задавать параметры подземных побегов (корневищ); вегетативное размножение (узлы материнского растения, становящиеся самостоятельными дочерними растениями в следующем онтоге-

нетическом состоянии); части растения, отмирающие в следующем онтогенетическом состоянии. За счет реализации алгоритма Брезенхэма (Роджерс, 1989) для отрезка прямой имеется возможность задать ветвление особи под любым углом (рис. 3).

**Модуль матриц переходов между онтогенетическими состояниями.** Этот модуль позволяет учесть поливариантность онтогенеза (Жукова, Комаров, 1990). Вероятность перехода из одного онтогенетического состояния в другое при последовательном прохождении всех стадий показана на рис. 4.

Так как успешность развития зависит от условий внешней среды, то цветение и образование семян у многолетних растений происходят не всегда. Известны случаи старения и гибели части популяции без периода цветения и плодоношения. Модуль матрицы переходов позволяет моделировать это явление.

**Модуль ввода общих параметров и характеристик среды.** В модели возможен анализ совместного существования на одной территории двух и более видов. Для каждого вида



**Рис. 2.** Возрастные состояния черники обыкновенной: А – развитие генеты из семени, Б – развитие раметы из зоны роста корневища (Полянская и др., 2000). Объяснение обозначений возрастных состояний дано в таблице.

по результатам ввода данных о длительности возрастных состояний рассчитывается максимально возможная продолжительность жизни в месяцах. Пользователь вводит число растений, развитие которых будет рассчитано, отмечает вероятность образования семян, задает

приоритеты при занятии территории, если видов несколько. Отдельно указывается способ распределения недоступной для заселения растениями территории. Возможны четыре варианта: неоднородность отсутствует; неоднородность распределена случайно – задается

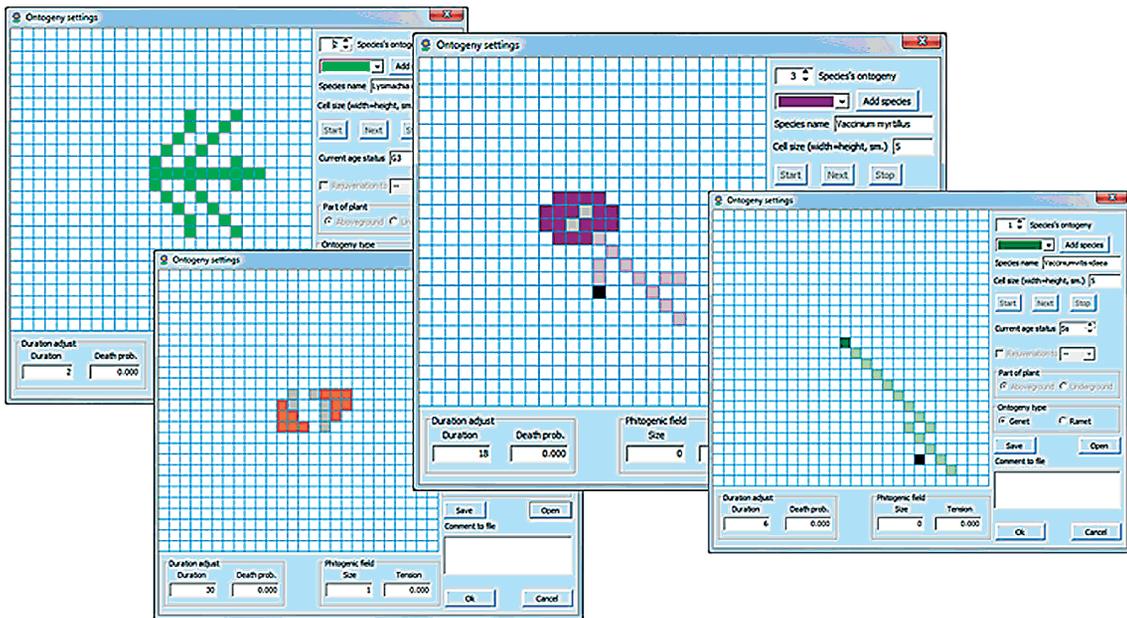


Рис. 3. Пример построения разной геометрии разрастания растений в программе CAMPUS.

Transition probabilities of species "Vaccinium myrtillus L"

	Se	P	J	Im	V	G1	G2	G3	Ss	S
Se	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
P	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
J	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Im	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
V	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000
G1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000
G2	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000
G3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000
Ss	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000
S	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000

Vaccinium myrtillus L Save Open Ok Cancel

Рис. 4. Матрица вероятности переходов между онтогенетическими состояниями. Приведен пример детерминированных переходов из одного состояния в следующее. Объяснение обозначений дано в таблице.

доля  $P_s$  недоступной территории, в которой вероятность «приживания» новой особи равна нулю; неоднородность распределена сплошным квадратом, в котором запрещено поселение новых особей – задаются координаты углов ( $min1$ ,  $min2$ ,  $max1$ ,  $max2$ ); неоднород-

ность распределена с имитацией размещения деревьев, свойственного сомкнутому пологу древостоя, по алгоритму П. Я. Грабарника (Bezrukova et al., 2012; Myllymäki et al., 2015).

После задания начальных значений переменных и записи названия файла, в который

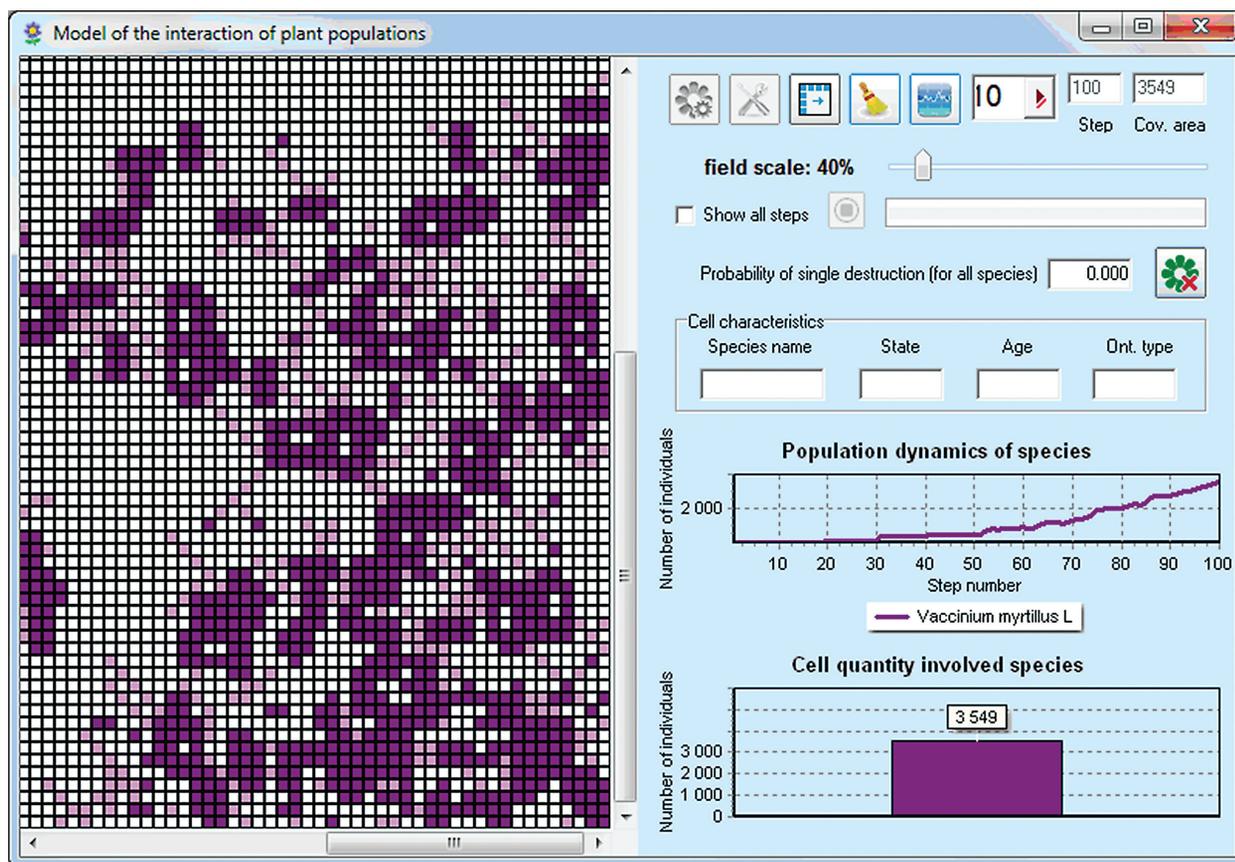


Рис. 5. Общий вид управляющей панели модели CAMPUS.

будут сохранены результаты, можно приступить непосредственно к моделированию. Для этого в окне «Модуль моделирования совместной динамики популяций нескольких видов растений» указывается число шагов и отмечается, с визуализацией или без нее будет идти модельный счет. Цифровые параметры счета сохраняются в файл. В процессе моделирования выводятся графики и диаграмма, демонстрирующие динамику и текущее проективное покрытие (рис. 5). В результирующем файле сохраняются данные о проективном покрытии каждого вида по шагам моделирования и о возрастной структуре популяций.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрим пример развития популяции черники (рис. 6) в терминах проективного покрытия выборочной модельной площадки. Легко увидеть, что модельное пространство постепенно заполняется и проективное покрытие стремится к насыщению. Верификация модели кустарничков оказывается трудной даже при дискретизации процессов роста

и развития по онтогенетическим состояниям. Время выхода динамики на стационарное состояние весьма велико, в данном примере около 50 лет. Мы считаем вегетационный период в этом примере равным 6 мес, предполагая, что в зимнее время развития растений не происходит.

Найти экспериментальные данные за такой период затруднительно, поэтому модель верифицирована другим способом. Рассмотрим

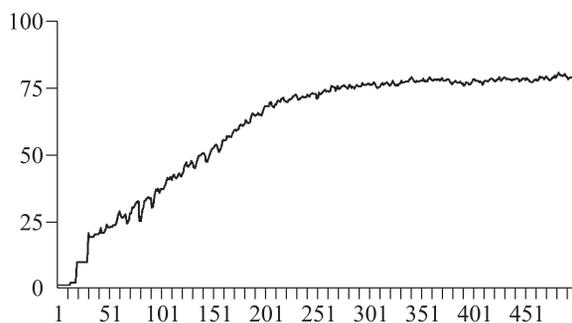
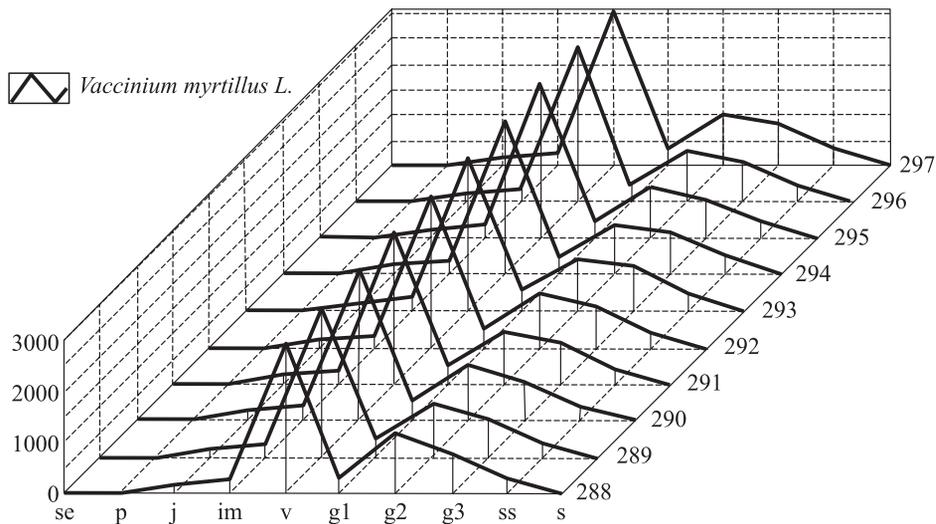


Рис. 6. Развитие модельной популяции черники в терминах проективного покрытия выборочной модельной площадки. По горизонтальной оси – число шагов во времени, мес, по вертикальной – доля заполненных клеток модельной решетки, %.



**Рис. 7.** Онтогенетический спектр стационарного состояния модельной популяции черники. По горизонтальной оси – возрастные состояния (объяснение обозначений дано в таблице), по вертикальной – число парциальных кустов, по оси Z – шаги моделирования с 288 по 297.

так называемый базовый спектр онтогенетических состояний (гистограмму абсолютных значений численности парциальных кустов для каждого состояния), который наиболее часто встречается у большинства популяций этого вида (Заугольнова, 1976). На рис. 7 приведен такой базовый спектр для нашей модельной популяции, приближающейся к стационарному состоянию.

Рисунок демонстрирует устойчивое соотношение особей, находящихся в разных онтогенетических состояниях, хотя на каждом шаге происходит как возобновление, так и гибель отдельных растений (максимально возможное число растений на этой территории равно 10 тыс.). Максимум растений находится в виргинильном состоянии со слабым вторичным максимумом для g2-состояния.

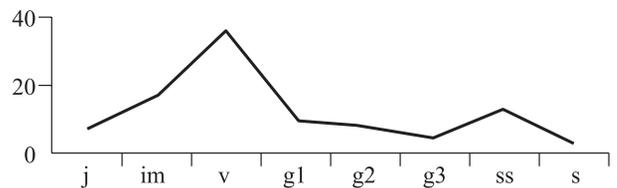
Пример базового спектра черники по экспериментальным данным для национального парка «Марий Чодра» (Республика Марий-Эл) приведен в работе (Полянская, 2013) (рис. 8).

Если сравнить онтогенетический спектр стационарного состояния модельной популяции черники (рис. 7) с графиком на рис. 8, то легко увидеть, что качественно графики похожи, форма графика и максимальная численность в спектре совпадают на одних и тех же состояниях. Строго говоря, это не статистическая верификация модели, но на данном этапе почти при полном отсутствии экспериментальных данных можно утверждать, что

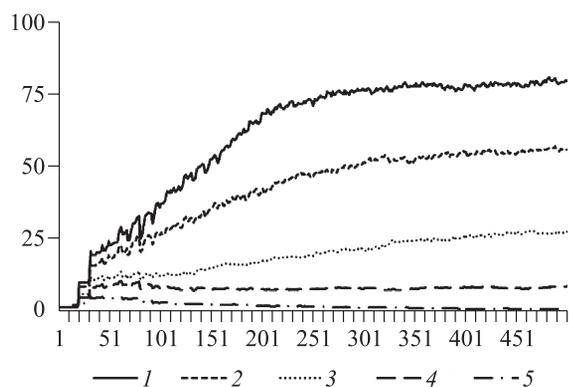
модель на качественном уровне хорошо соответствует эксперименту.

Рассмотрим пример анализа влияния неоднородности территории на динамику численности популяции черники. Отметим, что такая постановка задачи возможна только с помощью дискретных вероятностных моделей такого типа, который описан в нашей работе. Предположим, что некоторые клетки (или части) решетки либо запрещены для заселения новыми растениями (камни, деревья и т. п.), либо вероятность их заселения меньше единицы. Рассмотрим динамику проективного покрытия популяции черники в зависимости от доли запрещенных для заселения сайтов (рис. 9).

Отметим, что в этом примере мы не задаем семенное размножение, растения размножаются только вегетативно. При полностью свободной территории в начале счета динамика стабилизируется при занятии всей террито-



**Рис. 8.** Базовый спектр ценопопуляций черники обыкновенной в фитоценозах национального парка «Марий Чодра». По горизонтальной оси – возрастные состояния, по вертикальной – доля парциальных кустов, %.



**Рис. 9.** Динамика проективного покрытия популяции черники в зависимости от доли запрещенных для заселения клеток: 1–5 – 0, 20, 40, 60, 80 % соответственно. По горизонтальной оси – шаги моделирования, по вертикальной – доля заполненных клеток модельной решетки, %.

рии. С ростом доли запрещенных для заселения клеток устойчивые состояния становятся все меньше, и, наконец, при недоступности 80 % территории популяция через некоторое число шагов погибает, не реализовав свою способность к восстановлению. Приведенный пример является демонстрацией возможности анализа динамики популяций кустарничков со сложной пространственной структурой и вегетативным размножением. Прodelанное построение структурной модели демонстрирует ее большие возможности для поиска и объяснения устойчивых состояний численности (проективного покрытия) популяций кустарничков и возможную роль неоднородности условий (влажности, освещенности, богатства почвы и др.).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показано структурное моделирование популяций и сообществ, в которых основными переменными являются либо число парциальных кустов в клонах, либо площадь проективного покрытия. Краткое представление базовой модели позволяет оценить подход и программную реализацию. В дальнейшем предполагается система, дающая прогноз суммарной динамики биомассы кустарничков и их фракций (побегов, листьев, корневищ, тонких корней, плодов) на основе данных, полученных при дискретном описании онтогенезов и дополнительной информации

по продуктивности фракций растений. Такая модель разрабатывается впервые в мире. Планируется ее объединение с существующей моделью динамики органического вещества в почве ROMUL (Chertov et al., 2001) и далее – включение совместной динамики биомассы кустарничков и почвы в систему моделей круговорота углерода и азота EFIMOD (Komarov et al., 2003) для оценки роли кустарничков в этих круговоротах, в особенности при сильных воздействиях, таких как лесные пожары, сплошные рубки и т. д.

Этот подход позволит дать прогноз динамики популяций и экосистемных функций кустарничков (регулирование биогеохимических циклов, поддержание биоразнообразия, участие в создании недревесной продукции) при изменении климатических условий и сильных разрушающих воздействиях (рубки, пожары), а также применить разработанные модели для исследования устойчивости и продуктивности кустарничков и их участия в круговороте углерода и азота в разных климатических и эдафических условиях.

Авторы благодарны Р. Г. Хлебопосу за своевременную поддержку первых клеточно-автоматных моделей более 30 лет назад на семинаре в Институте биофизики в Красноярске.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 15-04-08712).*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобкова К. С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 156 с.
- Грабовский В. И. Клеточные автоматы как простые модели сложных систем // Успехи совр. биологии. 1995. Т. 115. Вып. 4. С. 412–419.
- Жукова Л. А., Комаров А. С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 4. С. 450–461.
- Заугольнова Л. Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. С. 81–92.

- Кислюк О. С., Паленова М. М. Моделирование клональной структуры моноподиальных наземно-ползучих трав // Журн. общ. биол. 1994. Т. 55. С. 708–715.
- Комаров А. С. Марковские поля и растительные сообщества // Взаимодействующие марковские процессы и их применение в биологии / Под ред. Р. Л. Добрушина и В. И. Крюкова. Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1979. С. 6–24.
- Комаров А. С. Простые структуры растительного покрова, устойчивые к внешним нарушениям // Взаимодействующие марковские процессы и их применение к математическому моделированию биологических систем / Под ред. Р. Л. Добрушина и В. И. Крюкова. Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1982. С. 136–143.
- Комаров А. С. О некоторых марковских моделях в популяционной экологии растений // Взаимодействующие марковские процессы и их применение в биологии / Под ред. Р. Л. Добрушина и В. И. Крюкова. Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1986. С. 120–124.
- Комаров А. С. Пространственные индивидуально-ориентированные модели лесных экосистем // Лесоведение. 2010. № 2. С. 60–68.
- Комаров А. С., Паленова М. М. Моделирование взаимодействующих популяций вегетативно-подвижных трав // Бюл. МОИП. Сер. биол. 2001. Т. 106. Вып. 5. С. 34–41.
- Ландау Л. Д., Лившиц Е. М. Статистическая физика. М.: Наука, 1964. 567 с.
- Михайлова Н. В., Богданова Н. Е., Михайлов А. В. Скорость освоения территории неморальными видами трав (модельный подход) // Бюл. МОИП. Сер. биол. 2006. Т. 111. Вып. 1. С. 37–44.
- Михайлова Н. В., Михайлов А. В., Богданова Н. Е., Комаров А. С., Жукова Л. А. Имитационная модель инвазионной динамики популяций неморальных видов трав на неоднородной территории // Бюл. МОИП. Сер. биол. 2008. Т. 113. Вып. 5. С. 68–75.
- Научно-прикладной справочник «Климат России» [Электронный ресурс] URL: <http://meteo.ru/pogoda-i-klimat/197-nauchno-prikladnoj-spravochnik-klimat-rossii> (дата обращения 18.07.2014).
- Полянская Т. А., Жукова Л. А., Шестакова Э. В. Онтогенез черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2000. С. 51–59.
- Полянская Т. А. Структура ценопопуляций растений бореальной эколого-ценотической группы лесной зоны европейской части России: дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.01, 03.02.08. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2013. 405 с.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Роджерс Д. Алгоритмические основы машинной графики. М.: Мир, 1989. С. 54–63.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. школа, 1962. 378 с.
- Серебряков И. Г., Чернышева М. Б. О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных Ericaceae // Бюл. МОИП. Сер. биол. 1955. Т. LX (2). С. 66.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Ценопопуляции растений: основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 216 с.
- Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения / Отв. ред. Т. И. Серебрякова. М.: Наука, 1977. 183 с.
- Ценопопуляции растений. Очерки популяционной биологии. М.: Наука, 1988. 184 с.
- Шутов В. В. Структура, динамика и плодоношение популяций кустарничковых растений: дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. Кострома: КГТУ, 2001. 322 с.
- Balster H., Braun P. W., Kohler W. Cellular automata models for vegetation dynamics // Ecol. Model. 1998. N. 107. P. 113–125.
- Bell A. D., Tomlinson P. B. Adaptive architecture in rhizomatous plants // Bot. J. Linn. Soc. 1980. V. 80. P. 125–160.
- Berezovskaya F. S., Karev G. P., Kislyuk O. S., Khlebopros R. G., Tsel'niker Y. L. A fractal approach to computer-analytical modelling of tree crowns // Trees. Struct. Funct. 1997. V. 11 (6). P. 323–327.

- Bezrukova M., Shanin V., Mikhailov A., Mikhailova N., Khoraskina Y., Grabarnik P., Komarov A.* DLES: a component-based framework for ecological modeling // Models of the ecological hierarchy: from molecules to the ecosphere / Eds. F. Jordan, and S. E. Jorgensen. Develop. Environ. Model. Ser. Elsevier Sci. 2012. V. 25. P. 331–354.
- Chertov O. G., Komarov A. S., Nadporozhskaya M. A., Bykhovets S. S., Zudin S. L.* ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modelling // Ecol. Model. 2001. V. 138. P. 289–308.
- Czárán T.* Spatiotemporal models of population and community dynamics. Chapman & Hall, 1999. 270 p.
- De Kroon H., Huber H., Stuefer J. F., van Groenendael J. M.* A modular concept of phenotypic plasticity in plants // New Phytol. 2005. V. 166. P. 73–82.
- Ermentrout G. B., Edelstein-Keshet L.* Cellular automata approaches to biological modeling // J. Theor. Biol. 1993. V. 160. P. 97–133.
- Hutchings M. J., De Kroon H.* Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition // Adv. Ecol. Res. 1994. V. 25. P. 159–238.
- Inghe O.* Genet and ramet survivorship under different mortality regimes—a cellular automata model // J. Theor. Biol. 1989. V. 138. P. 257–270.
- Kisljuk O. S., Kusnetzova T. V., Agafonova A. A.* On the modelling of clone geometry in *Asarum europaeum* // J. Theor. Biol. 1996. V. 178. Iss. 4. P. 399–404.
- Komarov A. S., Chertov O. G., Zudin S. L., Nadporozhskaya M. A., Mikhailov A. V., Bykhovets S. S., Zudina E. V., Zubkova E. V.* EFIMOD 2 – a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems // Ecol. Model. 2003. V. 170. P. 373–392.
- Komarov A. S., Palenova M. M., Smirnova O. V.* The concept of discrete description of plant ontogenesis and cellular automata models of plant populations // Ecol. Model. 2003. V. 170. P. 427–439.
- Lindenmayer A.* Mathematical models for cellular interaction in development // J. Theor. Biol. 1968. V. 18. P. 280–315.
- Myllymäki M., Grabarnik P., Seijo H., Stoyan D.* Deviation test construction and power comparison for marked spatial point patterns // Spat. Stat. 2015. V. 11. P. 19–34.
- Oborny B., Cain M. L.* Models of spatial spread and foraging in clonal plants // The evolution and ecology of clonal plants / Eds. H. de Kroon, and J. van Groenendael. Leiden: Backhuys Publ., 1997. P. 155–184.
- Oborny B., Mony C., Herben T.* From virtual plants to real communities: a review of modelling clonal growth // Ecol. Model. 2012. V. 234. P. 3–19.

## Cellular-Automata Model of the Dwarf Shrubs Populations and Communities Dynamics

**A. S. Komarov**, E. V. Zubkova, P. V. Frolov

*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science,  
Russian Academy of Sciences*

*Institutskaya str., 2, Pushchino, Moscow Oblast, 142290 Russian Federation*

E-mail: as\_komarov@rambler.ru, elenazubkova2011@yandex.ru, ximikadze@gmail.com

The probabilistic cellular-automata model of development and long-time dynamics of dwarf shrub populations and communities is developed. It is based on the concept of discrete description of the plant ontogenesis and joint model approaches in terms of probabilistic cellular automata and L-systems by Lindenmayer. Short representation of the basic model allows evaluation of the approach and software implementation. The main variables of the model are a number of partial bushes in clones or area projective cover. The model allows us to investigate the conditions of self-maintenance and sustainability population under different environmental conditions (inaccessibility of the territory for settlement, mosaic moisture conditions of soil and wealth). The model provides a forecast of the total biomass dynamics shrubs and their fractions (stems, leaves, roots, fine roots, fruits) on the basis of the data obtained in the discrete description of ontogenesis and further information on the productivity of the plant fractions. The inclusion of the joint dynamics of biomass of shrubs and soil in EFIMOD models cycle of carbon and nitrogen to evaluate the role of shrubs in these circulations, especially at high impact, such as forest fires and clear cutting, allow forecasting of the dynamics of populations and ecosystem functions of shrubs (regulation of biogeochemical cycles maintaining biodiversity, participation in the creation of non-wood products) with changing climatic conditions and strong damaging effects (logging, fires); and application of the models developed to investigate the stability and productivity of shrubs and their participation in the cycle of carbon and nitrogen in different climatic and edaphic conditions.

**Keywords:** *simulation model, plant populations, cellular automatons, L-systems, biosystem dynamics, dwarf shrubs.*

**How to cite:** *Komarov A. S., Zubkova E. V., Frolov P. V. Cellular-automata model of the dwarf shrubs populations and communities dynamics // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Siberian Journal of Forest Science). 2015. N. 3: 57–69 (in Russian with English abstract).*