

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ
И ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 581.524.1

КЛЕТОЧНО-АВТОМАТНАЯ МОДЕЛЬ СООБЩЕСТВА ДВУХ ВИДОВ
РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

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

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
142290 Московская обл., Пушкино, ул. Институтская, 2

E-mail: as_komarov@rambler.ru

Поступила в редакцию 26.02.2014 г.

Рассмотрена клеточно-автоматная компьютерная модель взаимодействия двух видов растений разных жизненных форм: дерновинного злака щучки дернистой *Deschampsia caespitosa* (L.) P. Beauv. и наземно-ползучего многолетника вербейника монетчатого *Lysimachia nummularia* L. Проведены компьютерные эксперименты по исследованию самоподдержания популяции каждого вида при постепенном увеличении доли случайного уничтожения особей, совместного существования популяций двух видов, влияния фитогенного поля. Показано, что все исследованные факторы степенью своего воздействия определяют численность особей и самоподдержание моделируемых популяций. Для факторов выявлены пределы воздействия, в которых особенности размножения и расселения растений обеспечивают устойчивое сосуществование моделируемых популяций. Установлено, что разработанная модель позволяет исследовать многолетнюю динамику развития травянистых растений выбранных жизненных форм.

DOI: 10.7868/S0002332915040049

Исследования растительных сообществ как систем взаимодействующих популяций, начатые в середине XX в., получили развитие после выхода в свет работ Работнова (1950) и Уранова (1975) в виде концепций структурного и динамического строения биоценозов (Ценопопуляции..., 1976, 1977, 1988; Gatsuk *et al.*, 1980; Жукова, 1995; Восточноевропейские..., 2004). Положения, сформулированные в этих концепциях, позволили решить ряд экологических проблем, в том числе обеспечить охрану и восстановление популяций некоторых редких видов растений; рационально использовать ценопопуляции лекарственных растений, что неоднократно отмечалось в многотомном описании онтогенезов растений (Онтогенетический..., 2004, 2007, 2011), а также составить прогнозы развития природных систем под воздействием разнообразных факторов (Chertov *et al.*, 2006). Однако несоотнесенность времен существования природных систем со временем наблюдения за ними, как правило, не позволяет исследователям получить необходимые количественные характеристики для анализа многих из отмеченных проблем. В связи с этим в экологии для решения таких задач все большее значение приобретают методы математического моделирования.

В 1980-е гг. в математическом моделировании в экологии утвердился и активно используется сейчас подход, в рамках которого в качестве основного объекта модели выступает индивид — individual-based models (Комаров, 1982, 1986; Hus-

ton *et al.*, 1988; Hogeveg, Hesper, 1990; DeAngelis, Gross, 1992; DeAngelis *et al.*, 1994; Грабовский, 1995; Baltzer *et al.*, 1998; Komarov *et al.*, 2003; Berger *et al.*, 2008; Herben, Widova, 2012 и др.). С помощью данного подхода возможен анализ совместной динамики множества дискретных объектов, имеющих пространственные координаты. Каждый из таких объектов меняет во времени свое состояние и характеристики по тем или иным правилам, в том числе в зависимости от состояния и/или размеров соседних объектов. Такие множества дискретных объектов называются клеточными автоматами (von Neuman, 1966). Если пространство задано решеткой с целочисленными координатами, то такие модели, в том числе и в нашей работе, называются решетчатыми. Шаг по времени в модели также является целочисленной переменной. Обзоры применений клеточных автоматов были опубликованы ранее (Грабовский, 1995; Baltzer *et al.*, 1998). Обзор по моделям структуры и динамики популяций клональных растений был опубликован в 2012 г. (Oborny *et al.*).

Мы рассматриваем применение решетчатых моделей для качественной и количественной оценки особенностей самоподдержания изолированных популяций растений двух разных жизненных форм с учетом параметров семенного и вегетативного размножения, а также при некоторых дополнительных предположениях о возможных межвидовых взаимодействиях.

Периодизация онтогенеза растений (Работнов, 1950; Уранов, 1975)

Период	Возрастное состояние	Индекс
Латентный	Сформировавшееся семя	se
Прегенеративный	Проросток	p
	Ювенильное	j
	Имматурное	im
	Виргинильное	v
Генеративный	Молодое (раннее) генеративное	g ₁
	Средневозрастное (зрелое) генеративное	g ₂
	Старое (позднее) генеративное	g ₃
Постгенеративный	Субсенильное	ss
	Сенильное	s

Цель работы — показать с помощью компьютерной модели, что возникающая в результате взаимодействий между видами пространственная структура может приводить к повышению устойчивости сообщества к внешним воздействиям, в первую очередь к интенсивному случайному уничтожению (вытаптыванию, выеданию и т.п.). Для более простых жизненных форм растений это было показано ранее (Комаров, 1982, 1986, 2003; Комаров *et al.*, 2003).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве прототипов модельных растений были выбраны наземно-ползучий многолетник вербейник монетчатый (*Lysimachia nummularia* L.) и многолетний дерновинный злак щучка дернистая (*Deschampsia caespitosa* (L.) P. Beauv.) (Маевский, 2006). Качественные признаки онтогенетических состояний (таблица) семенных растений достаточно универсальны (Ценопопуляции растений, 1976; Gatzuk *et al.*, 1980; Комаров *et al.*, 2003). Онтогенезы этих растений (Жукова, 1976; Паленова, 1997) можно представить в виде последовательных смен состояний конечных автоматов (Комаров, 1982).

Для изучения взаимодействия между растениями Урановым (1965) было предложено выделять две зоны: внутреннюю, или “ядро”, и внешнюю зону фитогенного поля (ФП). “Ядро” ФП — область, где находится зона прикрепления растения к земле и расположена основная масса корней и побегов. Во внешней зоне расположены отдельные живые побеги и корни, а также отмершие части, оказывающие через химические выделения влияние на другие растения (Жукова, 2012). Выбранные виды различаются по проявлениям ФП: вербейник монетчатый — растение с нейтральным проявлением ФП, щучка дернистая — злак с хорошо выраженным ФП, проявляющимся как “кольцо” вокруг живых побегов, в котором не

происходит поселения большинства видов трав, в том числе и вербейника монетчатого. Данные о размерах ФП у щучки дернистой в разных фитоценозах приведены в работе Жуковой и Ермаковой (1967). Межвидовое взаимодействие в модели задается как детерминированный или вероятностный запрет поселения проростков одного вида в части пространства соседней особи другого вида. Такая задача рассматривалась ранее, но для более простых модельных популяций (Комаров, Паленова, 2001).

Клеточно-автоматная модель. Рассмотрим кратко общие правила, по которым в модели строится популяционная жизнь формальных растений, включая правила межпопуляционного взаимодействия. Описание и правила развития отдельных растений общие для каждого вида (виды различаются набором значений параметров).

Пространство, доступное для популяционной жизни, представлено квадратной решеткой $Z(i, j)$ ($i = 1, \dots, N$; $j = 1, \dots, M$) с узлами (i, j) , N и M — максимальные размеры решетки. Расстояние между узлами в этой работе принято равным 20 см. Для предотвращения граничных эффектов решетка свернута в тор. Элементом популяции в модели выбрано модельное растение, занимающее одно или несколько узлов решетки. Модельное растение может быть как семенного происхождения (генета), так и вегетативного (рамета).

В каждом узле решетки (i, j) может жить от рождения (семенным или вегетативным путем) до смерти только один элемент популяции.

Множество соседей $Q(i, j)$ определяется для каждого узла (i, j) как содержащее все узлы решетки, расстояние (число ребер решетки) до которых меньше или равно целому числу K .

Время в модели задано условной единицей — шагом, который равен одному году; шаги предполагаются равновеликими; длительность онтогенетических состояний видоспецифична.

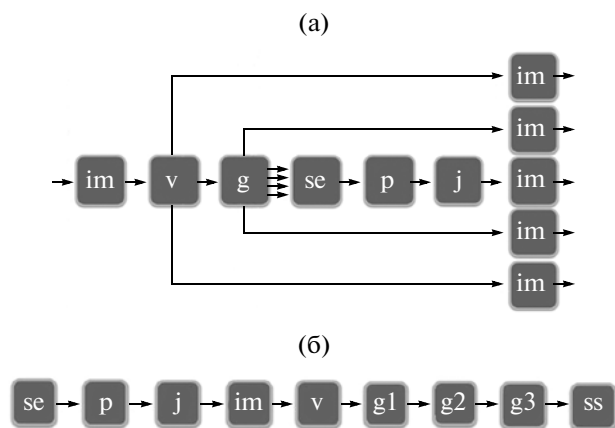


Рис. 1. Схемы смены возрастных состояний растений при моделировании онтогенезов вербейника монетчатого (а), шучки дернистой (б).

Модельное растение последовательно по прохождении целочисленной длительности возрастного состояния переходит из одного онтогенетического состояния (τ_i) в следующее (τ_{i+1}) (рис. 1).

Существует состояние τ_{veg} , в котором растение может распространять в множество свободных соседних узлов $Q(i, j)$ дочерние растения. Геометрия расселения дочерних особей (угол направления и дальность “отбега”) видоспецифична (рис. 2). При этом вегетативное размножение может происходить с омоложением рамет до имматурного ($\tau_{im} < \tau_{veg}$) состояния дочерней особи.

Семенное возобновление в популяции определяется параметром P_s — вероятностью случайного появления растения в начальном онтогенетическом состоянии в незанятом узле (i, j).

Число шагов τ_{lim} , составляющее предельную длительность онтогенеза растения, видоспецифично. Если число шагов становится равным τ_{lim} , то растение отмирает, освобождая соответствующий узел решетки. Гибель растения может наступить в результате случайной элиминации, происходящей на каждом шаге с видоспецифичной вероятностью P_{el} в зависимости от онтогенетического состояния.

Поскольку в модели можно рассматривать “сообщество” из популяций двух видов, необходимо определить правила межвидового взаимодействия. Будем считать межвидовые взаимоотношения определяющими для выживания особи того или иного вида только в момент “приживания” новой особи (семенного или вегетативного происхождения). В этом случае в модели достаточно ввести два правила, определяющих условия “приживания” новой особи.

1. Если при имитации семенного или вегетативного размножения новые растения двух видов могут одновременно занять один узел решетки, то выбор между ними равновероятен ($P_{comp} = 0.5$). Необходимо отметить, что в модели вегетативное возобновление всегда имеет приоритет перед семенным. Это выражается в том, что в модели сначала определяется размещение дочерних растений вегетативного происхождения, и лишь после этого свободные узлы решетки занимают с вероятностью P_s растениями семенного происхождения с начальным онтогенетическим состоянием.

2. Межвидовые взаимоотношения также определяются ФП растения, которое вводится следующим образом: рассмотрим множество соседних узлов $Q(i, j)$ растения, находящегося в узле (i, j). Можно определить условия приживания растения другого вида в множестве $Q(i, j)$ как вероят-

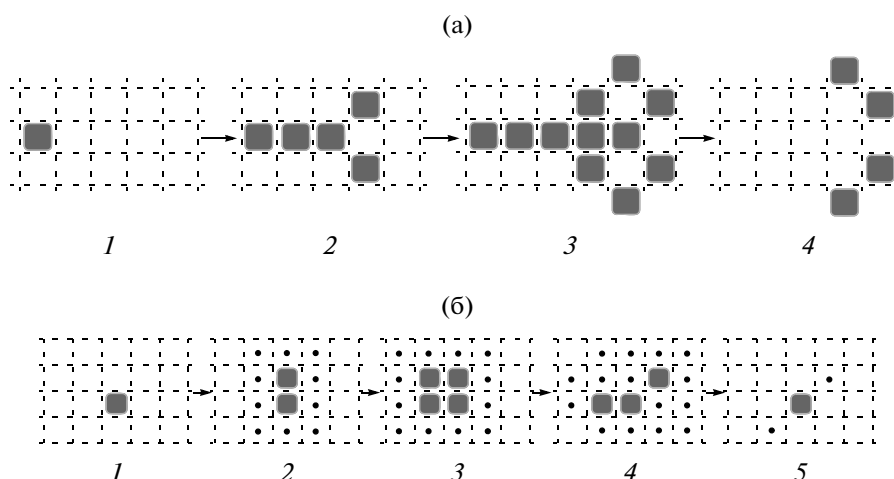


Рис. 2. Схемы занятия узлов решетки при моделировании онтогенезов вербейника монетчатого (а) (1 — 1-й год жизни растения (p, j, im); 2 — 2-й год (v); 3 — 3-й год (g); 4 — 4-й год (im)) и шучки дернистой (б) (1 — с 1-го по 6-й год жизни растения (p, j, im); 2 — с 7-го по 12-й год (v); 3 — с 13-го по 17-й год (g1, g2); 4 — с 18-го по 24-й год (g3); 5 — с 25-го по 30-й год (ss)). Узлы с запретом на поселение, занятые фитогенным полем шучки дернистой, обозначены точками.

ность $P_f(R_k)$ того, что растение первого вида R , будучи в k -м онтогенетическом состоянии, создает различные условия в зависимости от k для приживаемости растения второго вида P , находящегося в f -состоянии. Например, если условия в окрестности соседей $Q(i, j)$ таковы, что растение второго вида не может прижиться внутри всего множества соседей, то $P_f(R_k) = 0$ для любого k . Если $P_f(R_k) = 1$, то растение второго вида приживается в окрестности первого, не ощущая его влияния. Таким образом, изменяя $P_f(R_k)$, можно получить как простое задание ФП, так и все типы сопряженности между видами растений (Уранов, 1975), которые мы в этой работе не рассматриваем.

Каждый вычислительный эксперимент начинается с инициализации модели: происходит случайное (с вероятностью P_s) заселение узлов решетки (i, j) проростками одного или двух видов — элементами популяции самого младшего онтогенетического состояния. Расчет проводится на 100 шагов (лет). Ядро ФП вербейника монетчатого и щучки дернистой при моделировании принято равным размеру ячейки, занятой особью (рис. 2). Внешняя зона ФП щучки дернистой моделируется дополнительно как окрестность особи, в которой невозможно поселение новых особей (рис. 2б).

Моделирование онтогенеза вербейника монетчатого. Исходно модельная популяция во всех компьютерных экспериментах в данной работе представлена 10 проростками, случайным образом размещенными на решетке. Геометрия расселения дочерних особей программно задается в модели так, как показано на рис. 2а. В модельном эксперименте образование проростков из появившихся от генеративных растений семян происходит на третьем году жизни (рис. 2а); вегетативное размножение происходит на четвертом году жизни растения (рис. 2а). В природе это связано с гибелью зимой главного побега генеративной особи с образованием большого числа вегетативных рамет (в модели это особи, находящиеся в имматурном состоянии).

Моделирование онтогенеза щучки дернистой. На начальном шаге моделирования также случайным образом “высеваются” 10 растений. В модельном эксперименте длительность жизни растения (генеты) щучки 30 лет. Длительность прегенеративного периода (до начала цветения и плодоношения) 11 лет. Начиная с седьмого года жизни происходит увеличение размера дерновины и возникает внешнее ФП (рис. 2б). Далее для удобства изложения будем называть его “фитогенным полем”, а о ФП ядра упоминать не будем, так как им обладают в равной мере и щучка, и вербейник. На 13-м году жизни растение начинает цвести и образуются семена, которые “высеваются” в свободные узлы решетки с вероятностью P_s . После этого начинается развитие проростков вто-

рого поколения из семян первого поколения растений. Генеративное состояние каждого растения может длиться до 24 лет. Размер дерновины продолжает увеличиваться и достигает максимального размера на 13–17-м году жизни. После этого начинается постепенное отмирание дерновины. От нее остаются разобщенные части (партикулы). Происходит занятие освободившейся территории семенными растениями этого или другого вида. В возрасте 25–30 лет (в субсенильном состоянии) образования семян не происходит, мощность ФП ослабевает (рис. 2б).

Моделирование сообщества двух видов. На начальном шаге моделирования после случайного высева по 10 проростков каждого вида развитие обеих популяций на каждом шаге происходит в соответствии с правилами, описанными выше. Поскольку особи вербейника монетчатого и щучки дернистой в разных возрастах занимают разное число узлов решетки, под площадью, занятой растениями одного вида, будем понимать число узлов, занятое популяцией. Для каждого шага моделирования для популяции каждого вида могут быть получены следующие параметры: численность элементов популяций (узлов, занятых особями одного вида); их возрастная и пространственная структура в виде возрастного спектра и схем пространственного размещения элементов популяции каждого вида; число “соседей” одного или разных видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование свойств моделируемых по отдельности популяций. Изучалось самоподдержание популяции каждого вида по отдельности при постепенном увеличении доли случайного уничтожения особей с вероятностями P_{el} на каждом шаге моделирования для последовательных прогонов модели, каждый из которых начинается с одинаковыми начальными условиями.

Численность вербейника монетчатого, начиная с первых 10 особей, в отсутствие уничтожения быстро увеличивается и, достигая пика на седьмом шаге (году) моделирования, в дальнейшем с некоторыми колебаниями удерживается на плато. Колебания связаны со случайностью заселения и конечностью размеров модельной решетки.

При следующих прогонах модели при увеличении доли гибнущих на каждом шаге элементов популяции (ЭП) рост численности становится более замедленным и плавным (рис. 3). При условии гибели на каждом шаге 75% полностью популяция погибает ко второму году.

Для щучки были рассмотрены два варианта: с ФП и без ФП. Также была рассмотрена динамика популяции при различной интенсивности случайного уничтожения. Во всех случаях была отме-

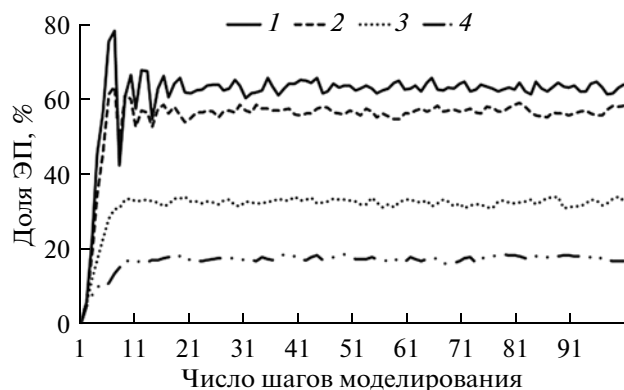


Рис. 3. Отклик вербейника монетчатого на уничтожение разной доли элементов популяции (ЭП) на каждом шаге моделирования. 1–4 – гибель 0, 15, 50, 70% соответственно.

чена волнообразная динамика численности с несколькими пиками, сглаживающаяся при увеличении интенсивности уничтожения (рис. 4).

Было обнаружено, что и в варианте с “включенным” ФП каждый последующий пик по амплитуде меньше предыдущего до выхода на плато. При гибели части ЭП пики сглаживаются, причем чем больше их гибнет на каждом шаге моделирования, тем быстрее происходит сглаживание. Это можно объяснить тем, что ФП возникает не сразу, а начиная с семилетнего возраста растения. В этом случае уничтожение одного ЭП приводит к освобождению и узлов, занятых его ФП. Таким образом, гибель одного элемента ядра в максимуме может приводить к освобождению четырех узлов. Так как особь щучки живет 30 лет и на 18–24-м году жизни может занимать 20 узлов решетки (6 узлов – ядро ФП и 14 – внешнее ФП) (рис. 2), то чем больше в популяции растений этого возраста, тем больше территория, освобождаемая при их гибели одномоментно. Освободившиеся узлы заселяются молодыми растениями. Таким образом, при большой доле погибших ЭП происходит быстрое омоложение популяции, а при гибели 25% ЭП на каждом шаге существующие растения не успевают дожить до начала плодоношения и популяция погибает полностью (рис. 4). Кроме того, возрастная волна размывается вследствие случайного взаимного размещения особей, в различной степени реализующих свои возможности вегетативного расселения, которое определяется локальной занятостью ячеек решетки.

Исследование совместного существования популяций двух видов. При наличии ФП в отсутствие случайного уничтожения (рис. 5а) щучка дернистая получает преимущество в численности, начиная с перехода всех особей в генеративное состояние, и удерживает его со значительными колебаниями в течение всего срока моделирования

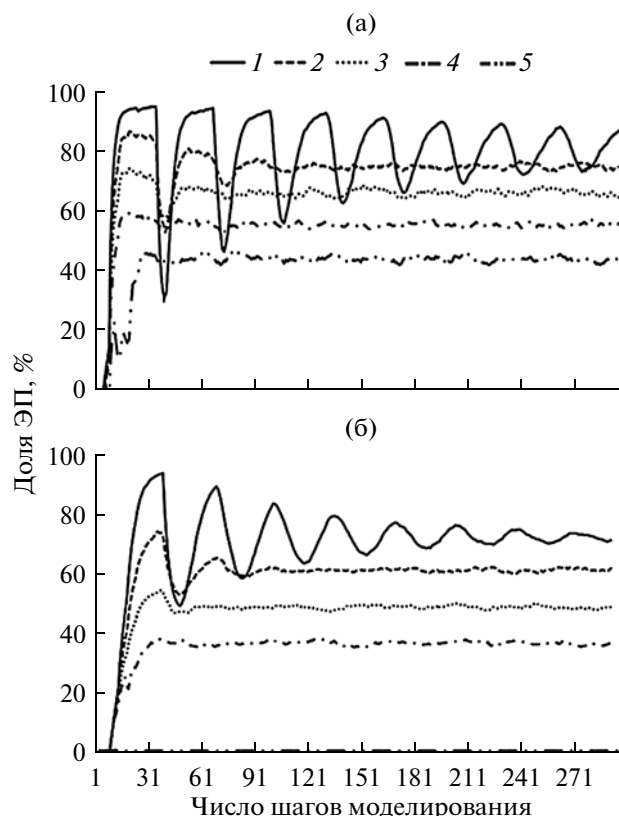


Рис. 4. Отклик щучки дернистой с фитогенным полем (ФП) (а) и без ФП (б) на разную долю уничтожения элементов популяции (ЭП) на каждом шаге моделирования. 1–5 – гибель 0, 5, 10, 15, 20% соответственно.

(100 лет). При случайном уничтожении 5% особей обеих популяций (рис. 5в) разница между максимальной численностью ЭП двух видов уменьшается, а при уничтожении 15% доли ЭП вербейника и щучки к сотому шагу почти сравниваются (рис. 5д). Уничтожение 25% каждой из популяций (рис. 5ж) приводит к гибели щучки до ее перехода в генеративное состояние. Вербейник продолжает жить в течение всего моделируемого периода, что, очевидно, связано со скоростью и характером его размножения, которое происходит вегетативно (на четвертом) и семенами (на втором году жизни особи). Таким образом, при повышении доли уничтожения ЭП на каждом шаге вербейник получает преимущество перед щучкой для занятия освобождающихся участков.

В отсутствие ФП у щучки дернистой и случайного уничтожения (рис. 5б) к сотому шагу обе популяции поддерживают свое существование. Быстрый рост популяции вербейника монетчатого вначале объясняется активным вегетативным размножением на четвертом году и быстрым (на втором году) образованием генеративных особей, дающих семенное возобновление популяции. Площадь, занятая щучкой дернистой, увеличива-

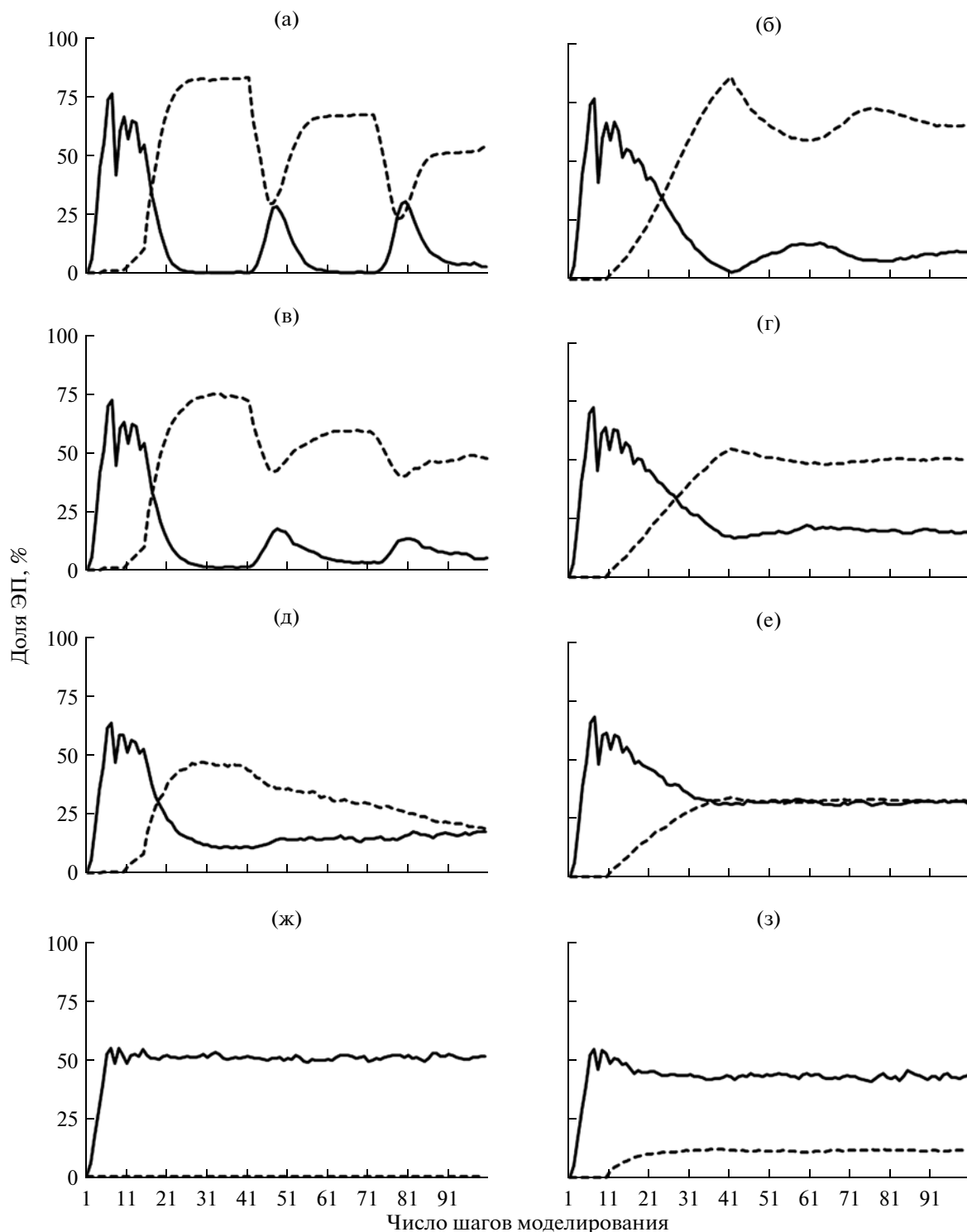


Рис. 5. Отклик вербейника монетчатого (сплошные кривые) и щучки дернистой (штриховые) при наличии (а, в, д, ж) фитогенного поля (ФП) и в отсутствие (б, г, е, з) ФП у щучки дернистой на разную долю уничтожения элементов популяции (ЭП) на каждом шаге моделирования. а, б — 0; в, г — 5; д, е — 15; ж, з — 25%.

ется постепенно за счет увеличения диаметра уже существующих особей, а с 13-го года моделирования особи щучки переходят к генеративному размножению. В результате площадь, занятая щуч-

кой, начинает превышать площадь, занятую вербейником. При случайном уничтожении 5% обеих популяций на каждом шаге моделирования происходит уменьшение разницы в занимаемой

видами площади, однако щучка продолжает доминировать (рис. 5г). При случайном уничтожении 15% покрытия обеих популяций размножение вербейника приводит к его преимуществу в занятии площади (рис. 5е), а при уничтожении 25% площади покрытия обеих популяций на каждом шаге обе популяции продолжают существовать (рис. 5з) в отличие от варианта моделирования с ФП щучки (рис. 5ж).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследование динамики каждой из моделируемых популяций по отдельности при различной вероятности случайного уничтожения особей показало, что для самоподдержания популяции вербейника монетчатого критично уничтожение на каждом шаге 75% ЭП, для луговика дернистого — уничтожение на каждом шаге 25% проективного покрытия (популяция гибнет ко второму шагу моделирования, не успевая дожить до генеративного периода). Более быструю по сравнению с вербейником гибель популяции щучки можно объяснить отсутствием у этого вида вегетативного размножения и относительно большей длительностью прегенеративного периода. По экспериментальным данным (Паленова, 1997) цветение и плодоношение особей вербейника монетчатого начинается на втором году жизни (втором шаге моделирования), а у особей щучки — на шестом году жизни (Жукова, 1995) (шестом шаге моделирования). Таким образом, критические для самоподдержания популяций значения уничтожения особей различны и зависят от онтогенеза вида.

Исследование роли ФП в совместной динамике ценопопуляций рассматриваемых видов показало, что, если случайного уничтожения особей не происходит, щучка дернистая (вид с ФП) получает преимущество перед вербейником. При уничтожении доли особей преимущество получает вербейник как вид, раньше приступающий к цветению и плодоношению.

Таким образом, на результат конкуренции двух видов существенное влияние оказывают наличие или отсутствие ФП, а также сроки начала плодоношения и способность особей к вегетативному размножению. Вклад этих факторов в развитие популяций на качественном и количественном уровнях невозможно оценить в природном эксперименте. В модельном эксперименте показано, что воздействия, приводящие к гибели 5–15% особей обоих видов ежегодно, способствуют формированию устойчивых пространственных структур популяций щучки дернистой и вербейника монетчатого. Это объясняется более быстрым омоложением популяций обоих видов и освобождением территории для развития растений из семян. Такое омоложение популяций приводит к возникновению устойчивого динамического равновесия чис-

ленности особей обоих видов. Воздействие внешних уничтожающих факторов в докритической области, а также особенности расселения и занятия пространства (для потребления ресурсов среды обитания) растениями разных жизненных форм обеспечивают в совокупности более устойчивое сосуществование ценопопуляций растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разработанная на основе концепции дискретного описания онтогенеза модель позволяет исследовать многолетнюю динамику развития травянистых растений двух жизненных форм: дерновинного злака и наземно-ползучего многолетника. Существующие экспериментальные данные по онтогенетическому развитию конкретных видов дают возможность откалибровать разработанную модель. Это позволило на качественном уровне оценить возможные типы динамики популяций видов разных жизненных форм как по отдельности, так и при совместном произрастании ценопопуляций луговика дернистого и вербейника монетчатого при разных условиях уничтожения. На основании простейших предпосылок, заложенных в модель, было показано, что влияние всех исследованных факторов определяется степенью их воздействия и численностью особей популяций разных жизненных форм. Особенности расселения и занятия пространства для потребления ресурсов среды обитания растениями разных жизненных форм, а также воздействие внешних уничтожающих факторов в докритической области могут приводить к устойчивому сосуществованию моделируемых ценопопуляций растений.

Практическая значимость полученных результатов определяется тем, что предложенный подход позволяет выявить показатели для оценки устойчивости популяций и определить скорости внедрения травянистых растений разных жизненных форм в нарушенные местообитания с учетом наличия или отсутствия у них ФП. При этом в зависимости от имеющихся экологических условий возможен учет семенного и вегетативного способов самоподдержания растений, а также случайного уничтожения растений на каждом шаге по времени. Это позволяет оценить в каждом случае время, необходимое для восстановления популяции травянистых растений, а также факторы, способные ограничивать успешное самоподдержание исследуемых видов. Введенный в модель учет онтогенетических состояний и особая форма задания параметров модели в виде диапазонов изменения или вероятностей позволяют также имитировать поведение популяций растений, которым свойственны динамическая и морфологическая поливариантности (Жукова, Комаров, 1990). Модельный эксперимент проводился на основе небольшого числа параметров, что от-

крывает перспективу дальнейшего исследования вопросов, связанных с сохранением и восстановлением редких и исчезающих видов растений с учетом особенностей их местообитания.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 15-04-0871215).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Восточно-Европейские леса (история в голоцене и современность). Кн. 1 / Отв. ред. Смирнова О.В. М.: Наука, 2004. 439 с.
- Жукова Л.А. Луговик дернистый (щучка) // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. С. 62–75.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 1995. 224 с.
- Жукова Л.А. Концепция фитогенных полей и современные аспекты их изучения // Изв. Самарск. науч. центра РАН. 2012. Т. 14. № 1(6). С. 1462–1465.
- Жукова Л.А., Ермакова И.М. Изменение возрастного состава луговика дернистого на пойменных и материковых лугах Московской области // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 114–131.
- Комаров А.С. Простые структуры растительного покрова, устойчивые к внешним нарушениям // Взаимодействующие марковские процессы и их применение к математическому моделированию биологических систем. Пушкино: 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. Добрушина Р.Л., Крюкова В.И. Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1986. С. 120–124.
- Комаров А.С. Клеточно-автоматные модели сообществ вегетативно-подвижных растений, учитывающие поливариантность онтогенеза: Матер. X Междунар. конф. “Математика, компьютер, образование”. Москва; Ижевск: НИЦ “Регулярная и хаотическая динамика”. 2003. Вып. 10. Ч. 3. С. 112–124.
- Комаров А.С., Паленова М.М. Моделирование взаимодействующих популяций вегетативно-подвижных трав // Бюл. МОИП. Сер. биол. 2001. Т. 106. Вып. 5. С. 34–41.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: КМК, 2006. 600 с.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений / Под ред. Жуковой Л.А. Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. Т. 4. 240 с.; 2007. Т. 5. 372 с.; 2011. Т. 6. 336 с.
- Паленова М.М. Онтогенез лугового чая — вербейника монетчатого (*Lysimachia nummularia* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. Т. 1. С. 196–201.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы соврем. ботаники. 1965. Т. 1. С. 251–254.
- Уранов А.А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2(37). С. 7–34.
- Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 216 с.
- Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения / Отв. ред. Серебрякова Т.И. М.: Наука, 1977. 183 с.
- Ценопопуляции растений. Очерки популяционной биологии. М.: Наука, 1988. 184 с.
- Balzer H., Braun P.W., Kohler W. Cellular automata models for vegetation dynamics // Ecol. Mod. 1998. № 107. P. 113–125.
- Berger U., Piou C., Schiffers K., Grimm V. Competition among plants: Concepts, individual-based modelling approaches, and a proposal for a future research strategy // Perspectives Plant Ecol. Evol. System. 2008. V. 9. P. 121–135.
- Chertov O., Komarov A.S., Loukianov A., Mikhailov A., Nadporozhskaya M., Zubkova E. The use of forest ecosystem model EFIMOD for research and practical implementation at forest stand, local and regional levels // Ecol. Mod. 2006. V. 194. P. 227–232.
- DeAngelis D.L., Gross L.J. Individual-based models and approaches in ecology: populations, communities and ecosystems. New York; London: Chapman & Hall, 1992. 525 p.
- DeAngelis D.L., Rose K.A., Huston M.A. Individual-oriented approaches to modeling ecological populations and communities // Frontiers in Mathematical Biology. Berlin: Springer, 1994. P. 390–410.
- Gatsuk L.E., Smirnova O.V., Vorontsova L.I., Zaugolnova L.B., Zhukova L.A. Age states of plants of various growth forms: a review // J. Ecol. 1980. V. 68. № 4. P. 675–696.
- Herben T., Wildová R. Community-level effects of plant traits in a grassland community examined by multispecies model of clonal plant growth // Ecol. Mod. 2012. V. 234. P. 60–69.
- Hogeweg P., Hesper B. Individual-oriented modeling in ecology // Math. Comput. Model. 1990. V. 13. P. 105–116.
- Huston M., DeAngelis D., Post W. New computer models unify ecological theory // BioSci. 1988. V. 38. P. 682–691.
- 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. Mod. 2003. P. 427–439.
- Oborny B., Mony C., Herben T. From virtual plants to real communities: A review of modelling clonal growth // Ecol. Mod. 2012. V. 234. P. 3–19.
- Von Neumann J. Theory of self-reproducing automata. Urbana; London: Univ. Illinois Press, 1966. P. 89–250.

A Cellular Automata Model for a Community Comprising Two Plant Species of Different Growth Forms

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

Institute of Physiochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, ul. Institutskaya 2, Pushchino, Moscow oblast, 142290 Russia

e-mail: as_komarov@rambler.ru

A cellular automata computer model for the interactions between two plant species of different growth forms—the lime hairgrass *Deschampsia caespitosa* (L.) P. Beauv., a sod cereal, and the moneywort *Lysimachia nummularia* L., a ground creeping perennial herb—is considered. Computer experiments on the self-maintenance of the populations of each species against the background of a gradual increase in the share of randomly eliminated individuals, coexistence of the populations of two species, and the effect of the phytogenous field have been conducted. As has been shown, all the studied factors determine the number of individuals and self-sustainability of the simulated populations by the degree of their impact. The limits of action have been determined for individual factors; within these limits, the specific features in plant reproduction and dispersal provide sustainable coexistence of the simulated populations. It has been demonstrated that the constructed model allows for studying the long-term developmental dynamics of the plants belonging to the selected growth forms.