

**КЛЕТОЧНО-АВТОМАТНЫЕ МОДЕЛИ СООБЩЕСТВ
ВЕГЕТАТИВНО-ПОДВИЖНЫХ РАСТЕНИЙ,
УЧИТЫВАЮЩИЕ ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ
ОНТОГЕНЕЗА**

Комаров А.С.

(Пушино)

Рассмотрен клеточно-автоматный подход к построению моделей динамики популяций и сообществ растений на основе концепции дискретного описания онтогенеза. Приводятся примеры моделей, демонстрирующие роль случайных уничтожающих воздействий и поливариантности онтогенеза в устойчивости ценопопуляций травянистых растений, роли фитогенного поля в межвидовых взаимоотношениях, эффектов влияния различной геометрии вегетативного разрастания травянистых растений на динамику возрастной и пространственной структур ценопопуляций при разных внешних условиях.

**CELLULAR AUTOMATA MODELS OF COMMUNITIES OF
CREEPING PLANTS WITH MULTIPLICITY OF
ONTOGENIC WAYS**

Komarov A.S.

(Moscow)

The paper deals with the cellular automata modeling approach of modeling of the dynamics of plant populations and communities on the base of the concept of discrete descriptions of plant ontogenesis. The models are discussed, which demonstrate the role of random extinction of plants and multiplicity of ontogenic ways for stability of populations of plants. Effects of phytogenic field and different geometry of propagation in dynamics of age and spatial population structures at different external impacts are also discussed.

Центральным вопросом в популяционной экологии растений является объяснение того, каким образом растения разных или одинаковых жизненных форм сосуществуют в одном и том же местообитании. Во многих сообществах растений доминантами являются растения с вегетативным способом размножения. После первоначально семенного заселения динамика этих видов зачастую зависит больше от особенностей вегетативного размножения, нежели от поступления новых семян. Стратегии роста и развития, а также локальные взаимодействия между соседними растениями определяют взаимное сосуществование растений разных видов при пространственно гетерогенных условиях и при различных внешних воздействиях, в том числе и приводящих к уничтожению отдельных растений.

Математическое моделирование позволяет разделить влияние различных эффектов и биологических адаптаций на динамику популяций растений. Рассмотрим основные особенности построения математических моделей популяций и сообществ растений, диктуемые биологической спецификой изучаемого объекта:

- важную роль играет двумерность модели, так как вся совокупность изучаемых объектов неподвижно расположена на плоскости;
- моделируемое поведение популяций растений носит вероятностный характер, так как случайность присутствует даже в момент заселения территории; существующее генетическое разнообразие и микромозаичность условий также приводят к случайному описанию событий;
- динамика моделируемого вида во многом определяется структурой взаимного размещения особей на территории, реализованные возможности вегетативного возобновления также определяются структурой занятия ближайшего соседства.

Эти особенности определяют применение того или иного подхода. Мы рассмотрим индивидуально-ориентированный подход в моделировании экологических систем, который возник в последние десятилетия как новая интересная техника моделирования (Комаров, 1982, 1988; Курдюмов и др., 1989; Грабовский, 1997; Huston et al., 1988; Hogeveg, Hesper, 1990; DeAngelis, Gross, 1992; DeAngelis et al., 1994; Balzter et al., 1998). Этот под-

ход противоположен методам традиционного математического моделирования в том смысле, что модель не представляет собой "черный ящик", а представляет собой множество дискретных объектов, меняющих во времени свое состояние. Такой в большой степени редуccionистский подход позволяет описывать изучаемые объекты более детально, а также рассматривать изменяющиеся во времени взаимодействия между особями в неоднородной среде (Grimm, Uchmansky, 1994).

Динамика отдельных объектов и их взаимодействие со средой могут быть заданы набором правил или аксиом, которые определяют как и когда объекты меняют свое локальное состояние вследствие внутренних или внешних событий. Внутренние события могут создаваться самим объектом, в то время как внешние события могут вызываться либо другими объектами, либо средой.

Рассмотрим применение этого подхода для построения математических моделей ценопопуляций растений, то есть совокупности особей данного вида в пределах ценоза (Ценопопуляции растений, 1976). Вначале приведем правила для построения модели чистой ценопопуляции, когда ценоз состоит только из особей одного вида (в дальнейшем для краткости мы будем часто использовать слово популяция, имея в виду ценопопуляцию растений), затем построим правила межпопуляционного взаимодействия. Нас будут интересовать динамика численности популяции во времени, изменения ее возрастной и пространственной структур, реакция ценопопуляций на внешние факторы.

Пусть пространство, на котором задана модельная популяция растений, представляет собой квадратную решетку. В каждом узле решетки задан автомат с конечным числом состояний, то есть некоторая целочисленная переменная, которая может принимать конечное число значений. Переходы автомата из состояния в состояние могут зависеть от предыдущих состояний, от времени пребывания в данном состоянии или от внешнего воздействия. Если переходы зависят от состояний, в которых находятся соседние автоматы, то такой автомат называется клеточным (von Neumann, 1963).

Ниже приведены основные правила, ориентированные на использование клеточных автоматов как элементов модельной

популяции, по которым строится популяционная жизнь формальных растений.

Пространство, доступное для популяционной жизни, представлено квадратной решеткой $Z(i,j)$, ($i = 1, \dots, N$; $j = 1, \dots, M$) с узлами (i,j) , с расстоянием между узлами, равным минимальному расстоянию между отдельными взрослыми особями в природных популяциях; для избежания граничных эффектов решетка свернута в тор.

- Элементом популяции в модели выбрано растение; это может быть как растение семенного происхождения, так и растение вегетативного происхождения – 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 те узлы решетки, расстояние (число ребер решетки) до которых меньше или равно K_m .
- Переход растения из одного возрастного состояния в другое определяется набором вероятностей перехода P_{trans} . Вероятность перехода из последнего состояния является вероятностью отмирания растения. Время в модели задано условной единицей – шагом, который равен отрезку онтогенеза (онтохрону – см. Жукова, 1995).
- Гибель растения может также наступить в результате случайной элиминации (однократной катастрофической или фоновой, происходящей на каждом шаге) с видоспецифичной вероятностью P_{el} .
- Существует одно или несколько возрастных состояний τ_{veg} , в которых растение может распространять в свое множество соседей $Q(i,j)$ дочерние растения, находящиеся в некотором возрастном состоянии τ_{juv} ; при этом вегетативное размножение может происходить с увеличением возраста рамет ($\tau_{juv} > \tau_{veg}$), с омоложением рамет ($\tau_{juv} < \tau_{veg}$) или без изменения возрастного состояния дочернего поколения ($\tau_{juv} = \tau_{veg}$).
- Семенное возобновление определяется параметром P_s - вероятностью случайного появления растения в начальном возрастном состоянии в незанятом узле (i,j) .

Определим правила межвидового взаимодействия. Будем

считать, что межвидовые взаимоотношения являются 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, определяющие условия приживания новой особи.

Первое правило определяет конкурентное превосходство вида. Если при имитации семенного или вегетативного размножения растения двух видов могут одновременно занять один узел решетки, то выбор между ними определяется параметром, указывающим преимущество того или иного вида P_{comp} . При $P_{comp} = 1$ узел будет всегда занят растением первого вида, при $P_{comp} = 0$ - второго, при $P_{comp} = 0.5$ выбор между ними равновероятен. Здесь 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 оставшиеся свободные узлы решетки занимают с вероятностью P_w растениями семенного происхождения в начальном возрастном состоянии.

Второе правило определяется посредством понятия фитогенного поля растения, под которым понимается «часть пространства, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения» (Уранов, 1965, с. 251). Рассмотрим некоторую окрестность $Q_I(i,j)$ растения, находящегося в узле (i,j) такую, что расстояние от узла (i,j) до любой точки окрестности $Q_I(i,j)$ будет меньше или равно заданному числу шагов решетки R . Мы можем определить условия приживаемости растения другого вида в окрестности $Q_I(i,j)$ как некоторую вероятность $P_f(R)$ того, что растение первого вида создает различные условия для приживаемости второго. Так, например, если условия в окрестности $Q_I(i,j)$ таковы, что растение второго вида не может прижиться внутри всей окрестности, то $P_f(R) = 0$ для любого R . Если $P_f(R) = 1$, то растение второго вида приживается в окрестности первого, не ощущая его влияния.

Каждый вычислительный эксперимент начинается с инициализации модели: происходит случайное (с вероятностью P_s) заселение узлов решетки (i,j) проростками - элементами популя-

ции самого младшего возрастного состояния. Далее происходят последовательные операции, которые повторяются на каждом шаге по времени.

1 операция. С использованием переходных вероятностей происходит смена возрастных состояний. При этом возраст каждого растения увеличивается на единицу (погибшие растения освобождают узлы решетки).

2 операция. Осуществляется (или не осуществляется) случайная элиминация растений независимо в каждом узле (i, j) с видоспецифичной вероятностью P_{et} .

3 операция. Если в узле (i, j) растение достигает возраста вегетативного размножения τ_{veg} , то оно образует вегетативное потомство, заселяя свою окрестность $Q_1(i, j)$ дочерними раметами в возрасте τ_{juv} . Если узел окрестности занят другим растением, то дочернее растение "не приживается". При этом проверяются условия фитогенного поля, также регулирующие "приживание".

4 операция. Имитируется семенное возобновление. Свободные узлы решетки с видоспецифичными вероятностями P_s "заселяются" новыми проростками обоих видов. При этом также учитывается наличие или отсутствие фитогенного поля.

На этом шаг по времени завершается. Для каждого шага для популяций каждого вида выходными параметрами являются значения численности популяций; их возрастная и пространственная структура в виде возрастного спектра и визуализации пространственного размещения элементов популяции каждого вида.

Были проведены серии компьютерных экспериментов, в которых была имитирована динамика популяций растений с параметрами, подобранными в соответствии с онтогенезами реальных видов растений.

Рассмотрим роль влияния межвидовых взаимоотношений на совместную динамику двух взаимодействующих популяций разных видов. Они определяются фитогенным полем, то есть вероятностями приживания дочерних особей одного вида в окрестностях особи другого вида. Были рассмотрены два варианта: 1. взаимовлияние видов отсутствует и особи приживаются в любых свободных узлах независимо от соседей; 2. особь одного вида не может занять свободный узел, если в трех и менее ша-

гах решетки от этого узла находится особь другого вида.

Параметрами модели можно определить различный тип онтогенеза моделируемых видов. Пусть отличие онтогенеза связано с возрастным состоянием перехода к вегетативному размножению: для первого вида характерно вегетативное размножение в первой половине онтогенеза (у виргинильных особей), для второго – во второй половине (в зрелом генеративном состоянии). Другие онтогенетические параметры одинаковы: продолжительность онтогенеза, омоложение рамет до имматурного состояния. Популяционные параметры модели (интенсивность семенного размножения, тип и интенсивность случайного изреживания и пр.) для обеих популяций также одинаковы. Будем считать, что смена возрастных состояний на каждом шаге по времени происходит для всех растений с вероятностью $P_{trans.} = 1$.

Прежде чем анализировать совместную динамику двух видов, рассмотрим динамику этих видов в отдельности (Рис.1) при отсутствии и наличии случайного уничтожения. Отметим, что семенное размножение в этих примерах отсутствует. Ранее (Комаров, 1982) было показано, что при разном типе онтогенеза пространственная структура взаимного размещения особей разных возрастных состояний и реализация потенциального числа дочерних особей оказывается различной. Смещение вегетативного размножения во вторую половину онтогенеза резко меняет динамику популяции (Рис.1а,б), а случайное уничтожение меняет поведение вида с вегетативным размножением в первой половине онтогенеза (Рис.1в). Для второго вида при этом значительных изменений не происходит (Рис.1г). Причина и подробный анализ таких смен проведен ранее (Комаров, 1988).

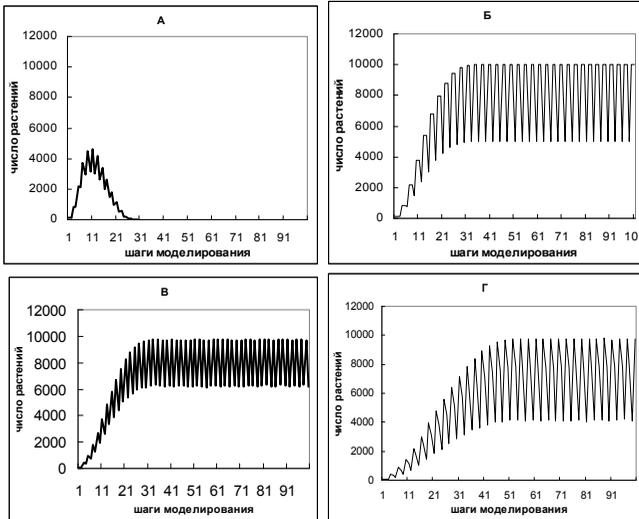


Рис. 1. Динамика численности отдельной популяции разных видов. Первый вид – вегетативное размножение в виргинильном состоянии; второй вид – вегетативное размножение во втором генеративном состоянии. А – первый вид без случайного уничтожения; Б – второй вид без случайного уничтожения; В – первый вид со случайным уничтожением с интенсивностью 0.2 на каждом шаге; Г – второй вид со случайным уничтожением с интенсивностью 0.2 на каждом шаге.

Рассмотрим совместную динамику двух видов при отсутствии случайных уничтожений (Рис.2а,б) при отсутствии и наличии фитогенного поля. Крайне интересным фактом оказывается то, что появление фитогенного поля коренным образом меняет соотношение между видами. При отсутствии фитогенного поля преимущество получает второй вид (Рис.2а), как и должно было следовать из независимой динамики популяций видов, развивающихся по отдельности. Отметим, правда, что при совместной динамике первый вид в отличие от независимого развития выживает, сохраняя в дальнейшем постоянный уровень. Вводя в модель фитогенное поле, то есть запрещая растениям приближаться друг к другу на некоторое расстояние, мы получаем смену обилия двух видов. Теперь преимущество получает первый вид (Рис.2б). Второй вид стабилизирует свою численность на более низком уровне. Выживание первого вида понятно, так как

любые помехи в расселении деформируют правильные структуры, получающиеся при вегетативном расселении в первой половине онтогенеза (Комаров, 1988). Преимущество этого вида при наличии деформации правильных структур заключается в более быстром по сравнению со вторым видом воспроизводстве. Причем разница в возобновлении всего на один шаг моделирования оказывается значимой.

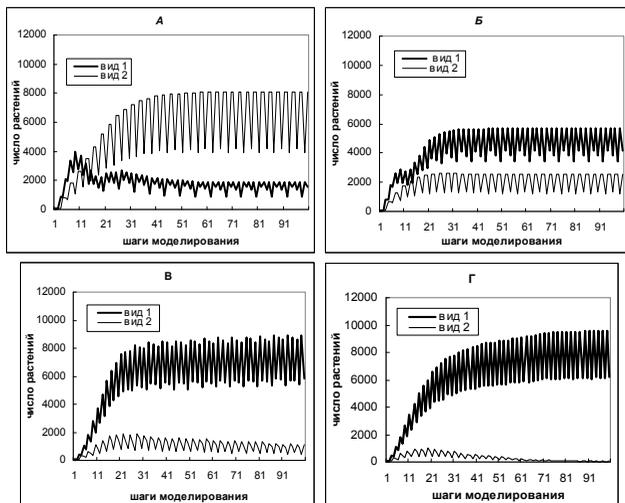


Рис. 2. Динамика сообщества из двух видов при разных условиях. А – при отсутствии случайных уничтожений и при отсутствии фитогенного поля; Б – при отсутствии случайных уничтожений и наличии фитогенного поля; В – при случайном уничтожении с интенсивностью 0.2 на каждом шаге и при отсутствии фитогенного поля; Г – то же, что и в рисунке В при наличии фитогенного поля.

Аналогичная преимущество первого вида должно возникать и при слабых случайных уничтожении в силу тех же возникающих деформаций структур. Проведенный численный эксперимент подтверждает это предположение даже в отсутствие фитогенного поля (Рис.2в). Заметим, что стабилизация видов в данном случае не наступает, происходит медленное вытеснение второго вида первым. Введение фитогенного поля, препятствующего обоим видам реализовать свое потенциальное воспроизводство, приводит к еще более быстрому вытеснению второго вида и занятию первым всей территории (Рис.2г). Таким обра-

зом, более быстрое наступление вегетативного размножения играет ключевую роль. При этом и наличие другого вида, и случайное уничтожение создают возможности деформации правильных структур взаимного размещения растений, препятствующих полной реализации потенциального воспроизводства рамет. Фитогенное поле ускоряет эти процессы.

Однако невозможно проанализировать динамику таких популяций без учета еще одного важного адаптационного механизма – поливариантности онтогенеза растений. Динамическая поливариантность онтогенеза заключается в неравномерности прохождения онтогенеза отдельными растениями. Растения могут ускорять или замедлять развитие, могут пропускать возрастные состояния или целые периоды в своем развитии, подробно это описано в работах (Жукова, Комаров, 1990; Жукова, 1995). Модель, учитывающая поливариантность темпов развития для стержнекорневой жизненной формы, была проанализирована в работе Л.А.Жуковой и А.С.Комарова (1991) на примере популяции подорожника большого и использовании конкретных параметров полученных из экспериментальных данных по посадкам подорожника с разной плотностью. В этой модели пространственная структура не учитывалась (кроме разной плотности), так как первоначальная структура посадки представляла собой правильную решетку с разным шагом.

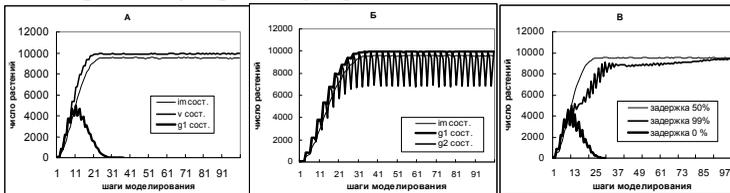


Рис. 3. Динамика популяции при задержках в разных возрастных состояниях: А – первый вид; Б – второй вид; В – динамика численности популяции первого вида при разном соотношении задержавшихся растений в виргинильном состоянии.

Рассмотрим в этой работе упрощенную модельную популяцию короткокорневищных растений с вегетативным расселением. Сохраним все параметры для обоих видов такими же, как в предыдущем эксперименте, добавив в модель неравномерность темпов развития. Рассмотрим динамику популяций отдельно.

Напомним, что виды отличаются друг от друга только вегетативным размножением в разных половинах онтогенеза и их динамика без учета поливариантности приведена на Рис. 1.

Будем замедлять прохождение растениями возрастных состояний, начиная с младшего. Пусть растения с вероятностью $P_{trans.} = 0.5$ переходят из младшего состояния в следующее, а с вероятностью 0.5 остаются в том же состоянии. Продедаем так по порядку для всех состояний, фиксируя $P_{trans.} = 1$ для всех остальных состояний. Таким образом мы сможем выделить роль поливариантности каждого из возрастных состояний. На Рис.3а приведены результаты моделирования для первого вида. Интересно, что задержка половины растений в младших возрастных состояниях приводит к резкому возрастанию численности популяции, причем максимальная численность достигается, когда растения задерживаются в виргинильном состоянии, в котором и происходит вегетативное размножение. (Для простоты мы во всех экспериментах предполагаем, что растение способно к вегетативному размножению только в одном возрастном состоянии). Задержки в возрастных состояниях, которые наступают позже вегетативного размножения, на динамику численности популяции не влияют. Та же роль поливариантности онтогенеза свойственна и для динамики второго вида. Так же максимальная численность достигается при задержке состояния с вегетативным размножением, а роль задержки в более поздних состояниях несущественна.

В заключение приведем результаты изменения численности популяции для первого вида при разной степени задержки, то есть при изменении вероятности $P_{trans.}$ (Рис.3в). Из предыдущего (Рис. 1а) известно, что при синхронности перехода растений из состояния в состояние популяция погибает. Из Рис. 3в видно, что задержка даже одного процента растений в прегенеративном периоде приводит к выживанию популяции. Несинхронность развития растений позволяет избежать формирования жесткой пространственной структуры, ограничивающей расселение дочерних растений.

Таким образом, даже первоначальный отдельный анализ различных факторов, определяющих динамику численности с помощью модельных экспериментов, показывает их сложное

сочетание. Тем не менее, сложная динамика популяций и сообществ растений складывается из простых механизмов, иерархия которых может быть установлена в результате модельного анализа, а тогда мы сможем предсказать и сложное, в том числе и интуитивно не прогнозируемое поведение конкретных видов в природных условиях.

Работа поддержана грантом РФФИ 02-04-48965.

Литература.

1. Грабовский В.И. Клеточные автоматы как простые модели сложных систем. Успехи современной биологии, 1997. Т.115, вып.4. С.412-419.
2. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. «Ланар», 1995. 224 с.
3. Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений. Журнал общей биологии, 1990. Т.51, № 4. С.450-461.
4. Жукова Л.А., Комаров А.С. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадки. Научные доклады высшей школы. Биологические науки, 1991. Т.8. С.51-67.
5. Комаров А.С. Простые структуры растительного покрова, устойчивые к внешним нарушениям. В: Взаимодействующие марковские процессы и их применение к математическому моделированию биологических систем. (Ред. Р.Л.Добрушин). Пущино, 1982. С.136-143.
6. Комаров А.С. Математические модели в популяционной биологии растений. В кн.: Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии), Ред. Т.И.Серебрякова. М., Наука, 1988. С. 137-155.
7. Курдюмов С.П., Малинецкий Г.Г., Потапов А.Б. Синергетика – новые направления. М.: Знание, 1989. 60 с.
8. Уранов А.А. Фитогенное поле. В сб.: Проблемы советской ботаники, т.2, М.-Л., Наука. 1965.
9. Ценопопуляции растений. Основные понятия и структура. М., Наука, 1976, 216 с.
10. Balzter H., Braun P.W., Kohler W. Cellular automata models for

- vegetation dynamics // *Ecol. Modelling*. 1998. N. 107. P.113-125.
11. DeAngelis D.L., Gross L.J. (Eds.), *Individual-Based Models and Approaches in Ecology. Populations, Communities and Ecosystems*, 1992, Chapman & Hall, New York, London, 525 p.
 12. DeAngelis D.L., Rose K.A., Huston M.A. Individual-oriented approaches to modeling ecological populations and communities. In: Levin S.A. (Ed.), *Frontiers in Mathematical Biology*. Springer, Berlin, 1994, 390-410.
 13. Grimm V., Ushmanski J. Ecological systems are not dynamic systems: some consequences of individual variability. In: Grasman J., van Straten G. (Eds.), *Predictability and Nonlinear modeling in Natural Sciences and Economics*. Kluwer, Dordrecht, 248-260.
 14. Hogeveg P., Hesper B. Individual-oriented modeling in ecology. *Math. Comput. Model.* 1990, 13, 105-116.
 15. Huston M., DeAngelis D., Post W. New computer models unify ecological theory. *BioScience*, 1988, 38, 682-691.
 16. Von Neumann J., The general and logical theory of automata. In: J. von Neumann. *Collected Works*, 1963, 5, 288.