

А.С. Комаров - некоторые результаты и
перспективы клеточно-автоматного
моделирования на основании
материалов исследований онтогенезов
растений

Е.В. Зубкова

Институт физико-химических и биологических
проблем почвоведения РАН

9 июля 2015, Пущино

Научные интересы А.С. Комарова: «Модели популяционной экологии растений в технике клеточных автоматов»

(с сайта лаборатории моделирования экосистем ИФХиБПП РАН)



История возникновения работ по моделированию онтогенезов растений в технике клеточных автоматов

В 80-х годах состоялось знакомство А.С. Комарова с сотрудниками Проблемной биологической лаборатории «Численность популяций растений и животных и воспроизводство полезных видов» и преподавателями кафедры ботаники МГПИ им. В.И. Ленина (ныне МПГУ).

В этот период времени в МГПИ:

- разрабатывается концепция дискретного описания онтогенеза растений по Т.А. Работнову и А.А. Уранову;
- сделаны описания онтогенезов около 100 видов растений (Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений: Метод. разработ. для студентов биол. спец. [Сборник. В. 2-х ч.] / Моск. гос. пед. ин-т им. В. И. Ленина ; [Редкол.: Т. И. Серебрякова (отв. ред.) и др.] М. МГПИ 1980-1981; курсовые, диссертационные и др. работы);
- собраны материалы длительных наблюдений за картированными растениями (В.Л.Бологова, И.М. Ермакова, Л.А. Жукова, Н.С. Сугоркина, А.Р. Матвеев и др.).

Основные положения концепции дискретного описания онтогенеза:

- В онтогенезе растения можно выделить несколько онтогенетических состояний, которые могут быть определены по морфологическому строению органов и соотношению процессов их образования, роста и отмирания (Уранов, 1975);
- длительность состояний различна у особей одного вида и зависит от разных факторов.
- Растения одного онтогенетического состояния имеют:
 - а) сходные биологические признаки;
 - б) сходную роль в сообществе (семенное размножение, вегетативное размножение, удержание территории и др.);
 - в) сходную устойчивость к воздействию среды.

Знания о соотношении онтогенетических групп в ценопопуляции позволяет дать прогноз её развития.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитопопуляций как функция времени энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7 – 34.

L. E. GATSUK *et al.*

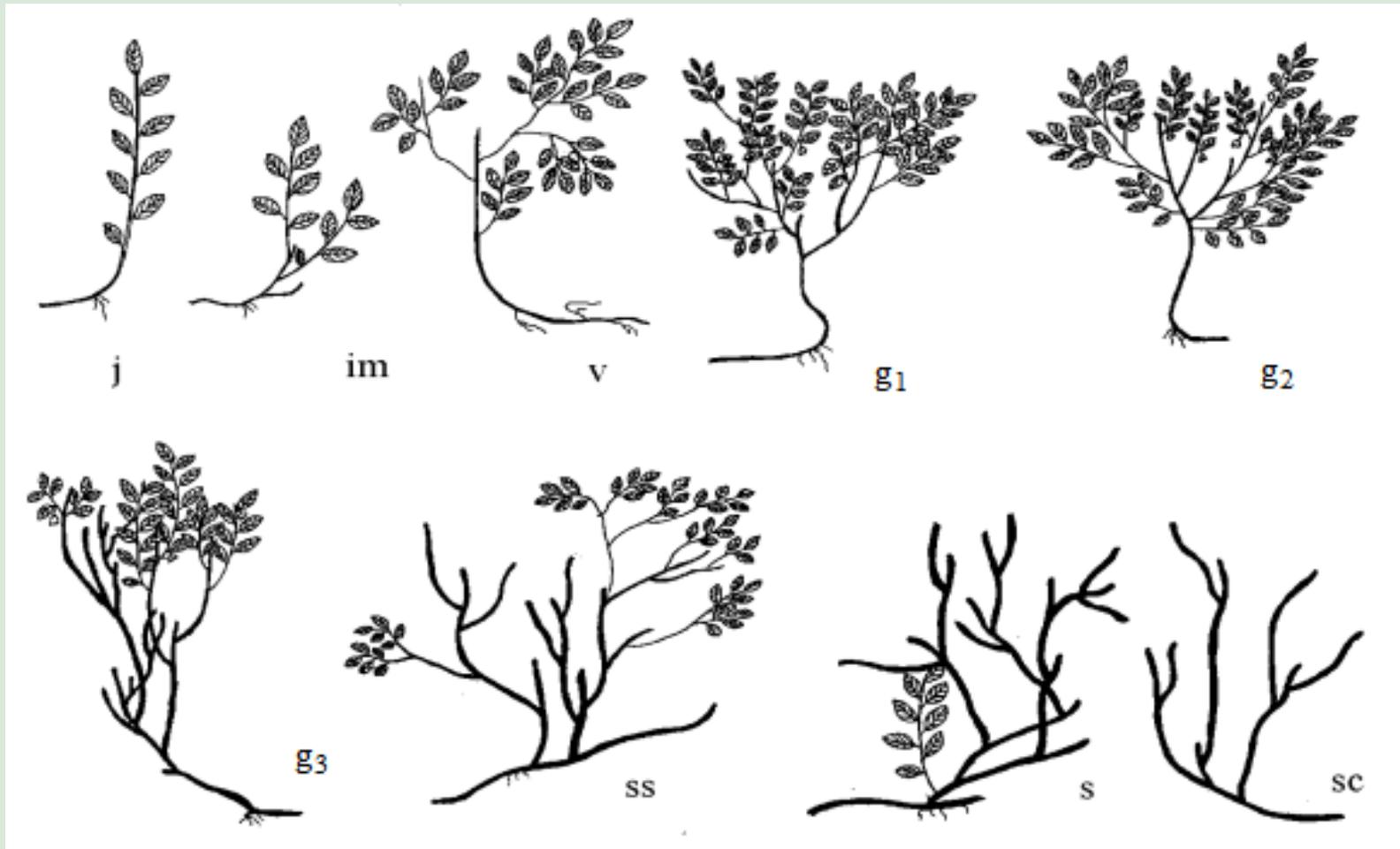
TABLE 1. Ontogenetic periods and age states of plants

Ontogenetic period	Age state	Symbol
I. Latent	(1) Seed	se
II. Pre-reproductive*	(2) Seedling	pl
	(3) Juvenile	j
	(4) Immature	im
	(5) Virginile	v
	III. Reproductive	(6) Young
	(7) Mature	g₂
	(8) Old	g₃
IV. Post-reproductive	(9) Subsenile	ss
	(10) Senile	s

*** A more exact translation of the Russian terms would be pre-generative, generative and post-generative**

L.E. Gatzuk, O.V. Smirnova, L.I. Vorontzova, L.B. Zaugolnova, L.A. Zukova Age states of plants of various growth forms a review. J. Ecol. 1980. Vol. 68, № 2. P. 675-696.

Пример онтогенетических состояний раметы черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus* L.)



Полянская Т.А. Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Онтогенез черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus* L.) Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2000. Т. II. С. 51-59.

Об индивидуально-ориентированном подходе в моделировании экологических систем:

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 подход 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 редуционистский подход позволяет описывать изучаемые объекты более детально, а также рассматривать изменяющиеся во времени взаимодействия между особями в неоднородной среде (Grimm, Uchmansky, 1994).

Комаров А.С. Клеточно-автоматные модели сообществ вегетативно-подвижных растений, учитывающие поливариантность онтогенеза: Матер. X Междунар. конф. // Математика, компьютер, образование. Регулярная и хаотическая динамика. Ижевск: 2003. Вып. 10. Ч. 3. С. 112–124.

О биологической специфике растений как объектов моделирования:

«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».

Комаров А.С. Клеточно-автоматные модели сообществ вегетативно-подвижных растений, учитывающие поливариантность онтогенеза: Матер. X Междунар. конф. // Математика, компьютер, образование. Регулярная и хаотическая динамика. Ижевск: 2003. Вып. 10. Ч. 3. С. 112–124.

Возможности компьютерного моделирования

Исследования природных популяций показали, что на формирование возрастной и пространственной структуры оказывают влияние как особенности онтогенеза элементов популяции, так и специфика экологической и ценотической обстановки (Ценопопуляции..., 1976; Смирнова, 1987; Жукова, 1995). Применение техники имитационного моделирования (Комаров, 1982, 1988) позволяет поставить “чистый” эксперимент, т.е. проследить развитие популяции модельных растений, не искаженное влиянием вышеперечисленных внешних факторов, выявить особенности и ведущие зависимости популяционного уровня от характеристик онтогенеза. В таких компьютерных экспериментах исследователь может проверять свои гипотезы, оценивать их адекватность, т.е. может видеть, как изменения параметров онтогенеза элементов популяции (их биологических свойств) влияют на формирование популяционной структуры растений.

Смирнова О.В.,
Паленова М.М.,
Комаров А.С.
Онтогенез растений
разных жизненных форм
и особенности
возрастной и
пространственной
структуры // Онтогенез,
2002. Т. 33. № 1. С. 5–15.

История применения клеточно-автоматного подхода к моделированию популяций растений

В 80-х годах были сделаны первые применения клеточно-автоматного подхода к моделированию популяций растений (Комаров, 1982, 1988; Czaran, 1999; Inghe, 1989). Обзор первых клеточно-автоматных моделей в биологии приведен в работе (Ermentrout, Edelstein-Keshet, 1993).

В 90-е годы опубликована серия работ Дж. Сильвертауна с коллегами (Silvertown et al., 1992, 1993, 1994). Краткие обзоры по применению клеточных автоматов в экологии приведен в работах (Грабовский, 1995; Balzter et al., 1998; Oborny et al., 2012).

Основные публикации А.С. Комарова по теме:

1982

Комаров А.С. Простые структуры растительного покрова, устойчивые к внешним воздействиям. В кн.: Взаимодействующие Марковские процессы и их применение к математическому моделированию биологических систем (Ред. Р.Л. Добрушин). Пущино, 1982. С. 136—143.

1987

О возможности математического моделирования динамики ценопопуляций травянистых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев: Наук. думка, 1987. С. 58—69.

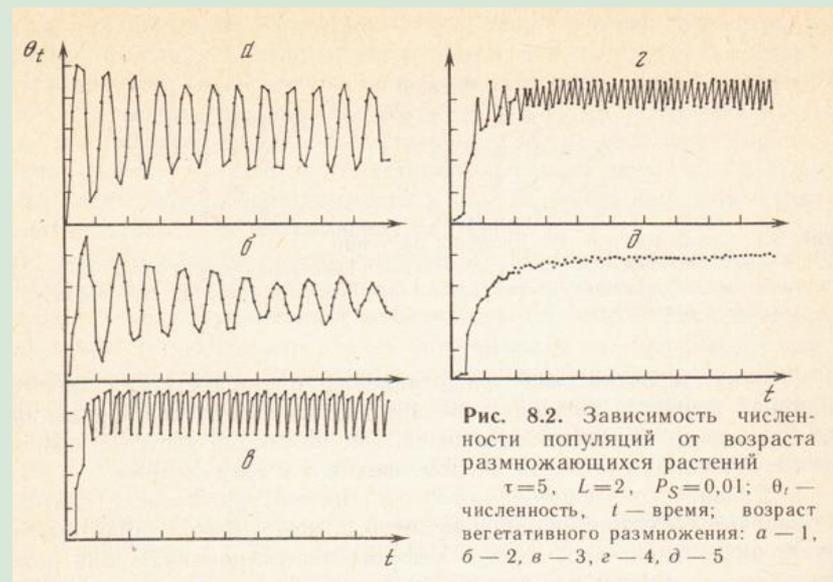
1988

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.

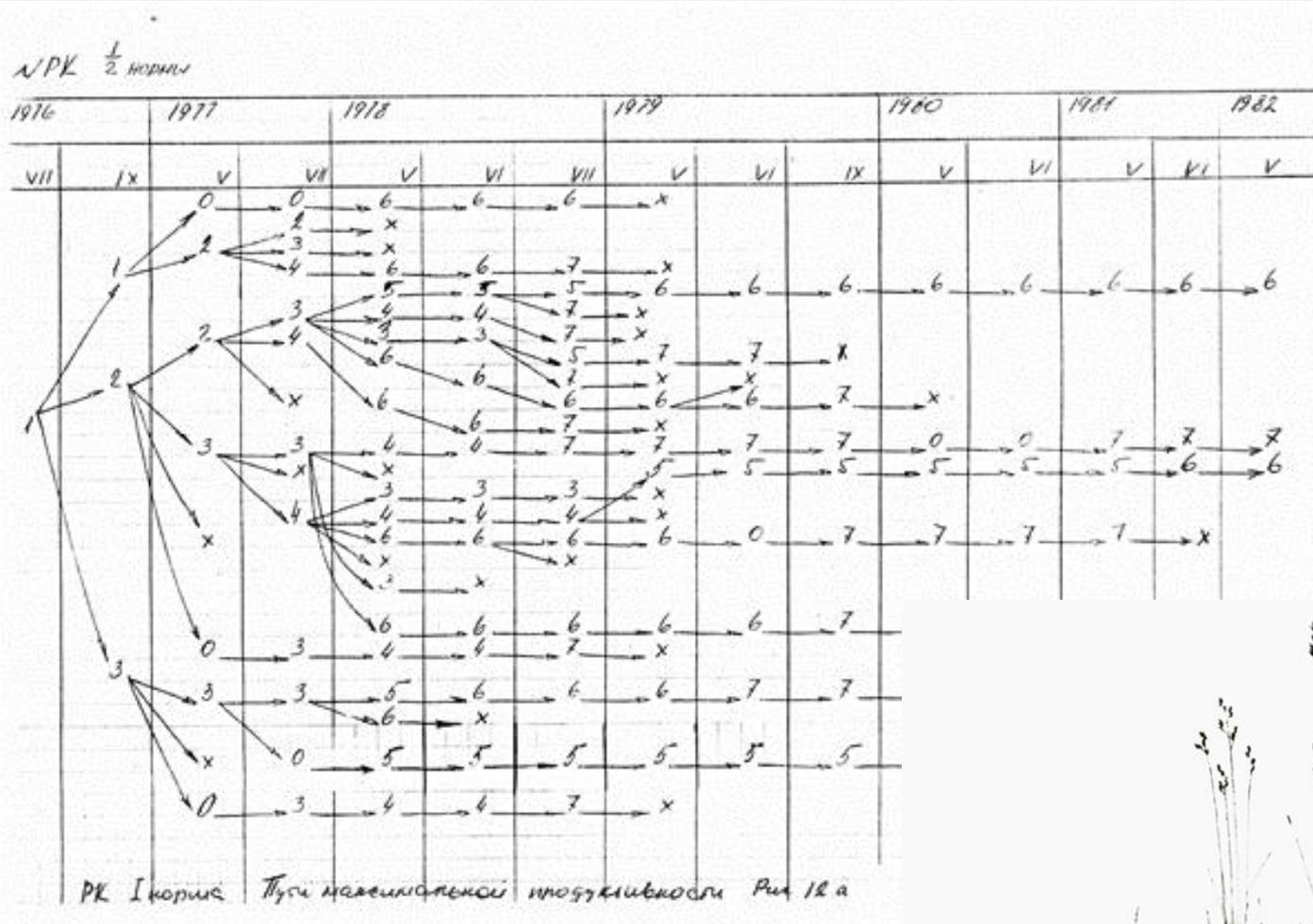
Приводятся описание разных подходов к моделированию биологических объектов.

Показана зависимость численности популяции от возраста размножения растений.

Диплом Зубкова Е.В. «Жизненное состояние особей и ценопопуляций некоторых злаков»



Пример данных о путях онтогенезов (онтогенетические состояния по месяцам наблюдений) картированных растений ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.)

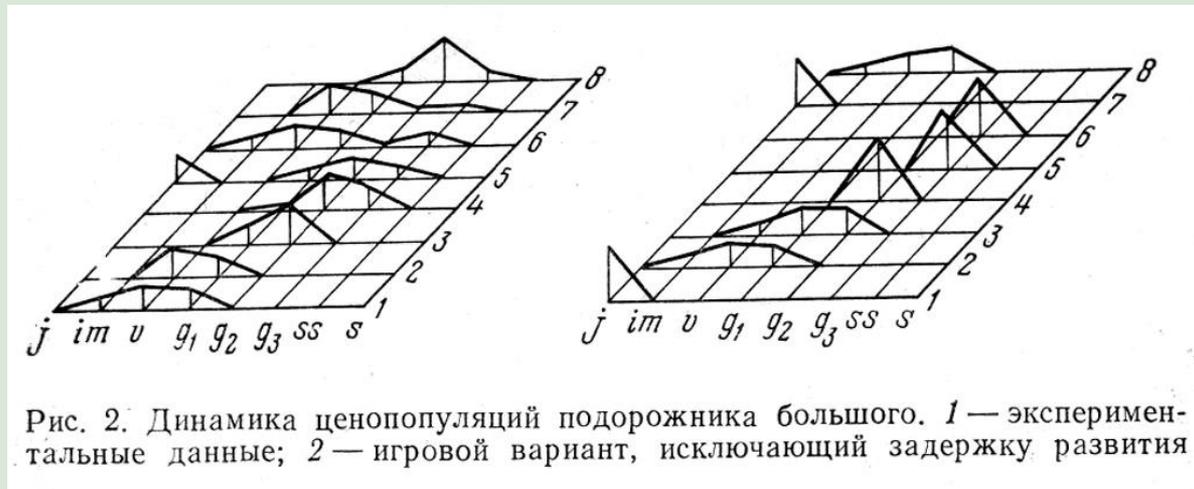


Основные публикации А.С. Комарова по теме:

1990

Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журнал общей биологии, Т.51, № 4, 1990. С. 450—461.

По данным полевых исследований составлены матрицы переходов возрастных состояний для растений разных жизненных форм, показано, что у близких жизненных форм матрицы близки. Для проверки этой гипотезы проведён вычислительный эксперимент. Показано, что отсутствие поливариантности темпов развития приводит к преобладанию «разорванных» возрастных спектров, так как волны возобновления перекрываются в меньшей степени, или не перекрываются совсем, что ведёт к более частому попаданию популяции в критическое состояние с отсутствием плодоносящих растений.



Основные публикации А.С. Комарова по теме:

1991

Жукова Л.А., Комаров А.С. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадки // Биологические науки, 8, 1991. С. 51—67.

Представлена модель, учитывающая поливариантность темпов развития для стержнекорневой жизненной формы на примере подорожника большого (*Plantago major* L.), использованы материалы эксперимента по посадке подорожника с разной плотностью.

Показано, что присутствие растений с разной длительностью онтогенетических состояний проводит к большей устойчивости популяции.

1995

Глотов Н.В., Жукова Л.А., Комаров А.С., Губанов В.С. Имитационная демографо-генетическая модель природной популяции подорожника большого (*Plantago major* L.) // В сб. Экология популяций, структура и динамика. 1995. С. 224—231.

Основные публикации А.С. Комарова по теме:

**Совместные работы с В.Г. Онипченко (биофак МГУ им. В.М. Ломоносова)
по данным долговременных наблюдений за картированными растениями.
Проведен анализ скоростей развития растений в онтогенезе, составлены матрицы переходов.**

1997

Онипченко В.Г., Комаров А.С. Динамика популяций и особенности жизненного цикла трех видов альпийских растений Северо-Западного Кавказа // Журнал общей биологии, 1997. Т. 58. Вып. 6. С. 64—75.

1999

И.Е.Сизов, А.С.Комаров, В.Г.Онипченко. Оценка длительности онтогенетических стадий трех альпийских травянистых поликарпиков (*Anemona speciosa*, *Carum caucasicum*, *Campanula tridentata*). В кн.: Высокогорные экосистемы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации, Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника, вып. 15, Москва, 1999. стр.118—129.

2000

И.Е.Сизов, В.Г.Онипченко, Комаров А.С. Оценка длительности онтогенетических стадий трех альпийских травянистых поликарпиков (*Anemona speciosa*, *Carum caucasicum*, *Campanula tridentata*) // Экосистемы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации, Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника, вып. 15, Москва, 2000. С.113—129.

2001

И.Е. Сизов под руководством А.С.Комарова защищена кандидатская диссертация: "**Оценка популяционных характеристик альпийских вегетативно-неподвижных травянистых поликарпиков с использованием методов математической демографии**".

Основные публикации А.С. Комарова по теме:

2001

Комаров А.С., Паленова М.М. Моделирование взаимодействия популяций вегетативно-подвижных трав. Бюл. МОИП. Сер. биол. , 2002. Т. 106. Вып. 5. С. 34—41.

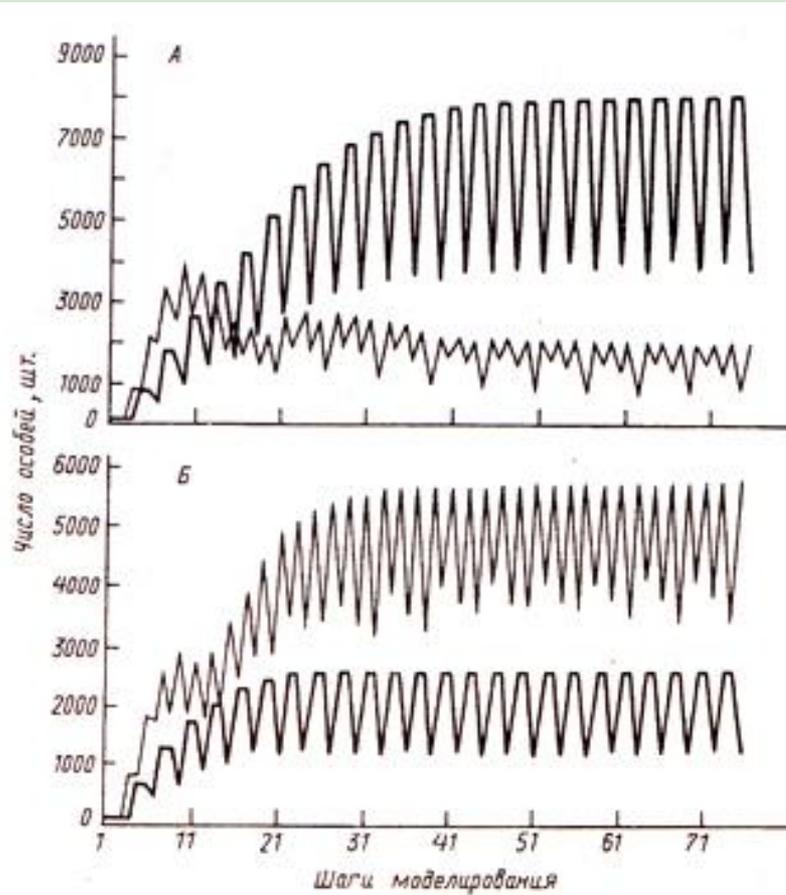


Рис. 2. Динамика численности популяций (компьютерный эксперимент).

А — с учетом параметров фитогенного поля; Б — без учета параметров фитогенного поля

Исследовалась разная глубина омоложения дочерних рамет.

Показано, что в каждом из вариантов популяций устанавливается свой тип онтогенетического спектра – левосторонний с омоложением и правосторонний – без омоложения. Возрастные спектры соответствовали возрастным спектрам реальных растений с таким типом онтогенеза.

Исследовалось вероятность приживания дочерних растений одного вида в окрестностях растений другого вида.

Показано, что успешность вегетативного размножения зависит от того, в каком возрастном состоянии происходит образование дочерних рамет.

Основные публикации А.С. Комарова по теме:

2002

Смирнова О.В., Паленова М.М., Комаров А.С. Онтогенез растений разных жизненных форм и особенности возрастной и пространственной структуры // Онтогенез, 2002. Т. 33. № 1. С. 5—15.

Исследовалось влияние на развитие популяций вегетативного размножения, степени удаления вегетативных дочерних растений от материнского – на 1 шаг без омоложения или с омоложением; на 5 шагов с омоложением.

Получены онтогенетические спектры аналогичные спектрам растений с похожим типом развития. Показано, что изменение одного параметра в онтогенезе ведёт к существенному изменению популяционных характеристик.

2003

Komarov, A.S., Palenova M.M., Smirnova O.V. The concept of discrete description of plant ontogenesis ana cellula automata models of plant populations // Ecological Modelling, 2003. V. 170. P. 427—439.

Приводится исследование зависимости численности популяции от интенсивности случайного уничтожения : «эффект тропинки А.С. Комарова».

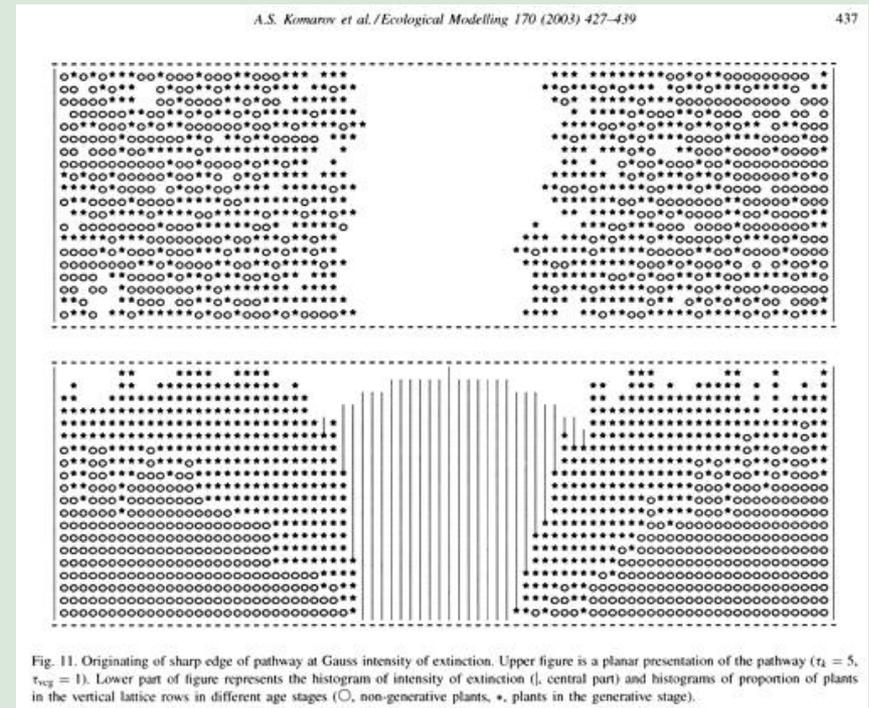


Fig. 11. Originating of sharp edge of pathway at Gauss intensity of extinction. Upper figure is a planar presentation of the pathway ($\tau_1 = 5$, $\tau_{veg} = 1$). Lower part of figure represents the histogram of intensity of extinction (I, central part) and histograms of proportion of plants in the vertical lattice rows in different age stages (O, non-generative plants, *, plants in the generative stage).

Основные публикации А.С. Комарова по теме:

2003

Комаров А.С. Клеточно-автоматные модели сообществ вегетативно-подвижных растений, учитывающие поливариантность онтогенеза // Математика, компьютер, образование. Труды X Международной конференции, Пущино, 2003. С. 112—124.

2008

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.

Н.В. Михайловой под руководством А.С. Комарова защищена кандидатская диссертация по теме «Решетчатые имитационные модели динамики популяций травянистых растений разных жизненных форм».

Основные публикации А.С. Комарова по теме:

2014

П.В. Фроловым под руководством А.С. Комарова защищена магистерская работа: «Клеточно-автоматное моделирование динамики биологических популяций на примере взаимодействия популяций щучки дернистой (*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.) и вербейника монетчатого (*Lysimachia nummularia* L.)».

2015

Фролов П.В., Зубкова Е.В., Комаров А.С. Клеточно-автоматная модель сообщества двух видов растений разных жизненных форм // Известия академии наук, сер. биологическая, 2015. №4. С. 341 — 349.

P. V. Frolov, E.V. Zubkova, and A.S. Komarov A Cellular Automata Model for a Community Comprising Two Plant Species of Different Growth Forms // Biology Bulletin, 2015. Vol. 42. No. 4, pp. 279—286.

Продолжение работ по созданию модели - тема аспирантской работы П.В. Фролова.

Продолжение работ:

2015-2017

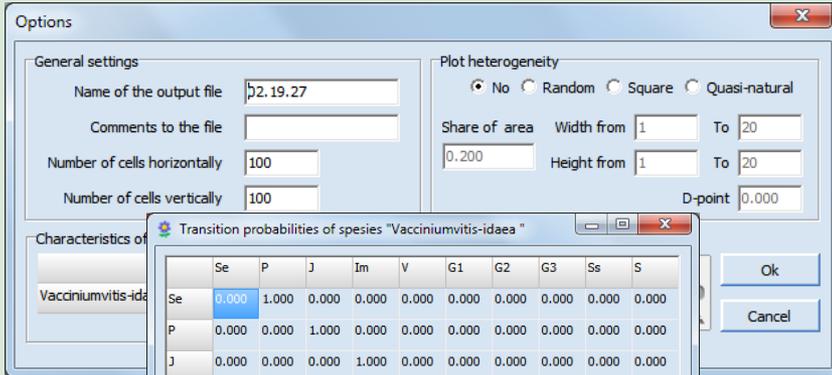
Проект РФФИ № 15-04-08712 «Моделирование и анализ динамики популяций и сообществ кустарничков при изменении условий произрастания».

Разрабатывается два класса имитационных моделей:

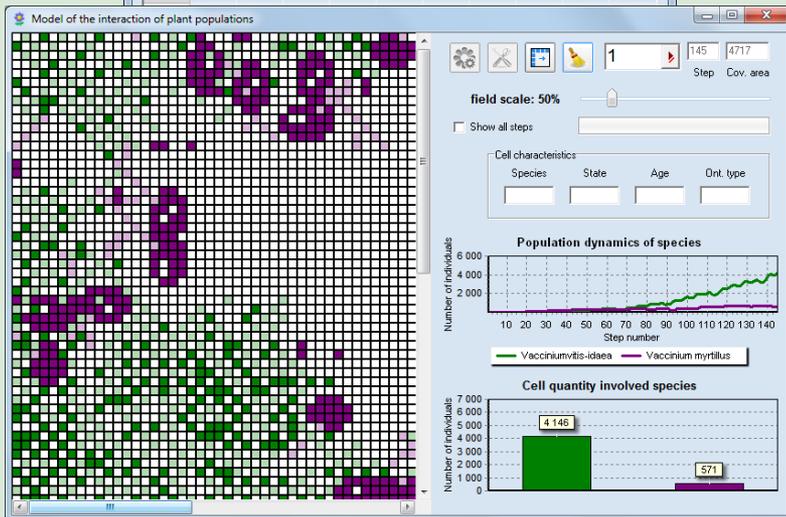
- 1) структурная модель — описание динамики популяций и сообществ кустарничков в терминах динамики парциальных кустов и/или проективного покрытия и
- 2) биомассная модель — описание суммарной динамики биомассы кустарничков и их фракций на основе данных, полученных при дискретном описании онтогенезов и привлеченных дополнительных данных по продуктивности и биомассе фракций растений.

Комаров А.С., Зубкова Е.В., Фролов В.П. Клеточно-автоматная модель динамики популяций и сообществ кустарничков // Сибирский лесной журнал. Вып. 3. С. 57— 69.

СAMPUS - клеточно-автоматная модель развития ценопопуляций трав и кустарничков (ЦТК)

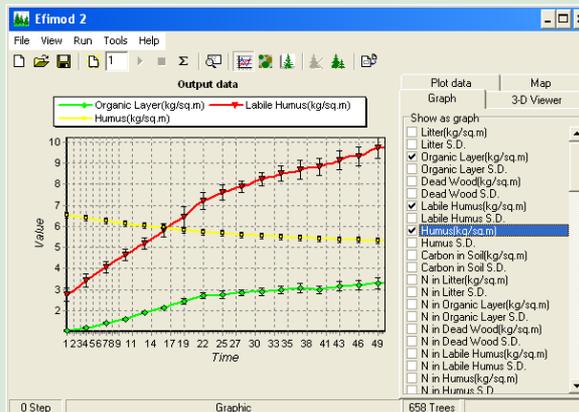
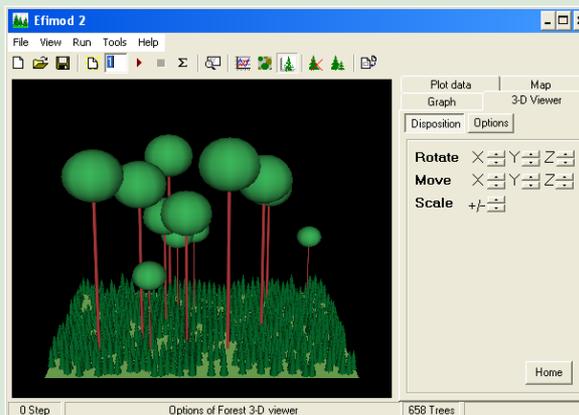
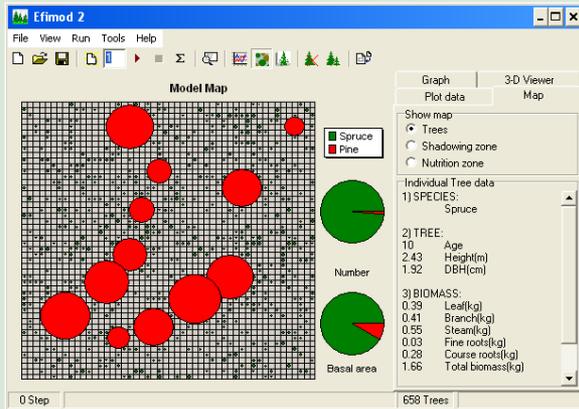


- Разработана на основе концепции дискретного описания онтогенеза
- Включает блок-конструктор жизненных форм растений, блок онтогенетического развития и блок популяционного развития
- Позволяет исследовать динамику пространственного расселения растений разных жизненных форм



В разработке блок динамики биомасс для передачи данных о ЦТК в EFIMOD

Система моделей EFIMOD



- EFIMOD – система моделей, в которой древостой представлен пространственно распределенным сообществом деревьев, (individual based model)
- Система моделей состоит из 3 основных частей: модель роста отдельного дерева, модели динамики органического вещества почвы ROMUL и статистического генератора климата SCLISS
- Рост дерева зависит от освещенности и доступных растениям соединений азота
- ROMUL – модель, описывающая процессы минерализации и гумификации
- SCLISS позволяет оценивать температуру и влажность почвы по стандартным метеорологическим длинным рядам наблюдений
- Позволяет получать прогноз роста древостоев из баланса азота и углерода в системе с учетом климатических условий

Благодарю за внимание

Елена Владимировна Зубкова

лаборатория моделирования экосистем
ФГБУН Институт физико-химических и биологических проблем
почвоведения Российской академии наук, Пущино,
elenazubkova2011@yandex.ru