

УДК: 581.524.1

## Работы А. С. Комарова по клеточно-автоматному моделированию популяционно-онтогенетических процессов у растений

Е. В. Зубкова<sup>1,а</sup>, Л. А. Жукова<sup>2</sup>, П. В. Фролов<sup>1</sup>, В. Н. Шанин<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,  
Россия, 142290, Московская область, г. Пущино, ул. Институтская, д. 2

<sup>2</sup> Марийский государственный университет,  
Россия, 424001, Республика Марий Эл, г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, д. 1

E-mail: <sup>а</sup>elenazubkova2011@yandex.ru

Получено 29 января 2016 г.,  
после доработки 28 марта 2016 г.

Рассмотрены возможности моделирования в технике клеточных автоматов применительно к травянистым растениям и кустарничкам. Приводятся основные положения дискретного описания онтогенезов растений, на которых основывается математическое моделирование. В обзоре обсуждаются основные результаты, полученные с использованием моделей и раскрывающие закономерности функционирования ценопопуляций и сообществ. Описана модель CAMPUS и результаты компьютерного эксперимента по разрастанию двух клонов брусники с разной геометрией побегов. Публикация посвящена работам профессора А. С. Комарова, основоположника направления; дан список его основных публикаций по этой тематике.

Ключевые слова: компьютерные модели, индивидуально-ориентированный подход

### A.S. Komarov's publications about cellular automata modelling of the population-ontogenetic development in plants: a review

E. V. Zubkova<sup>1</sup>, L. A. Zhukova<sup>2</sup>, P. V. Frolov<sup>1</sup>, V. N. Shanin<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science of Russian Academy of Sciences,

<sup>2</sup> Institutskaya st., Pushchino, Moscow region, 142290, Russia

<sup>2</sup> Mari State University, 1 Lenin sq., Yoshkar-Ola, Republic of Mari El, 424001, Russia

**Abstract.** — The possibilities of cellular automata simulation applied to herbs and dwarf shrubs are described. Basic principles of discrete description of the ontogenesis of plants on which the mathematical modeling based are presents. The review discusses the main research results obtained with the use of models that revealing the patterns of functioning of populations and communities. The CAMPUS model and the results of computer experiment to study the growth of two clones of lingonberry with different geometry of the shoots are described. The paper is dedicated to the works of the founder of the direction of prof. A. S. Komarov. A list of his major publications on this subject is given.

Keywords: computer models, individual-based approach

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2015, vol. 8, no. 2, pp. 285–295 (Russian).

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ, проекты №№ 15-04-08712 и 16-34-00670.

© 2016 Елена Владимировна Зубкова, Людмила Алексеевна Жукова, Павел Владимирович Фролов, Владимир Николаевич Шанин

## Введение

Моделирование в технике клеточных автоматов — одно из перспективных направлений математики, позволяющее исследователю, изменяя отдельные параметры, анализировать поведение системы, состоящей из множества дискретных объектов, каждый из которых обладает определенными свойствами и с течением времени меняет свое состояние. Применение клеточно-автоматного моделирования к описанию популяций растений было начато в 80–90-х годах [Комаров, 1982, 1988; Czárán, 1984; Hogeweg, 1988; Inghe, 1989, 1990; Silvertown et al., 1992, 1993, 1994; Colasanti, Grime, 1993]. В настоящее время такие работы продолжают [Magyar et al., 2004, 2007; Koubek, Herben, 2008; Mony et al., 2011; Oborny et al., 2012]. Обзоры по применению клеточных автоматов в биологии даны в работах [Грабовский, 1995; Balzter et al., 1998; Oborny et al., 2012].

Одним из основоположников применения клеточно-автоматного подхода в моделировании популяционной динамики растений является А. С. Комаров. Им были получены уникальные результаты, раскрывающие биологические принципы организации и функционирования растительных сообществ в стационарных условиях и при внешних воздействиях. Обзору закономерностей, полученных при моделировании популяций растений в технике клеточных автоматов, посвящена эта статья.

Ценность таких моделей для исследователей заключается в возможности изменения отдельных параметров, определяющих развитие популяций. Это невозможно зарегистрировать в природных условиях в силу одновременного действия комплекса внешних факторов, генетического разнообразия и большой длительности жизни растений. Предложенные А. С. Комаровым модели позволяют «изучить качественную сторону» взаимосвязи биологических свойств растений и их пространственного размещения; развитие ценопопуляций при стационарных условиях и их реакцию на различные антропогенные воздействия [Комаров, 1987; Смирнова, Паленова, Комаров, 2002].

## История развития направления

Одной из первых работ Александра Сергеевича Комарова по этой тематике стала публикация в книге «Взаимодействующие марковские процессы и их применение к математическому моделированию биологических систем» [Комаров, 1982], написанная после его знакомства с теорией сукцессионной смены растительности С. М. Разумовского [Разумовский, 1981] и их совместных обсуждений и поездок по окрестностям г. Пущино. Модель допускала всевозможные сценарии занятия территории растениями с разными типами размножения — семенным и вегетативным — и давала динамику их взаимодействия при случайном частичном уничтожении. Было показано, что при отсутствии нарушений растение с вегетативным размножением всегда вытесняет растение с семенным тем быстрее, чем длиннее побег, дающий дочерние особи. Это явление наблюдается и в природных сообществах при отсутствии нарушений. При уничтожении части растений на каждом шаге моделирования возможны разные варианты соотношения растений в зависимости от интенсивности уничтожения, в том числе возникают варианты устойчивого сосуществования ценопопуляций с разным типом размножения. В модели исследовались скорости их восстановления и взаимодействие при однократных и многократных нарушениях разной интенсивности. Было показано, что «абсолютно заповедные системы» обладают меньшей восстановительной способностью, чем системы с нарушениями [Комаров, 1982].

Дальнейшее развитие работ по моделированию популяций растений стимулировало знакомство А. С. Комарова в 80-х годах с сотрудниками Проблемной биологической лаборатории и преподавателями кафедры ботаники МГПИ им. В. И. Ленина (ныне — МПГУ) — Л. А. Жуковой, Л. Б. Заугольной, И. М. Ермаковой, О. В. Смирновой, разрабатывавшими концепцию дискретного описания онтогенеза растений. Ее основоположниками были выдающиеся фитоценологи — создатели приоритетного для российской науки популяционно-

онтогенетического направления: А. А. Уранов [Уранов, 1975] и Т. А. Работнов [Работнов, 1950]. В рамках этой концепции к 80-м годам были сделаны описания онтогенезов более 100 видов растений [Диагнозы и ключи..., 1980, 1983]; В. Л. Бологова, И. М. Ермакова, Л. А. Жукова, Н. С. Сугоркина, А. Р. Матвеев (МГПИ) и В. Г. Онипченко (МГУ им. М. В. Ломоносова) и др. собрали материалы длительных наблюдений за картографированными растениями [там же]. Все это создало фундаментальную теоретическую и экспериментальную базу для моделирования.

Периодизация онтогенеза основана на выделении в процессе развития растения определенного числа онтогенетических состояний, различающихся по соотношению процессов формирования и отмирания побегов и корневых систем. В первой половине онтогенеза до цветения (*прегенеративный* период) процессы образования новых органов преобладают над процессами отмирания; у некоторых растений начинается вегетативное размножение. Так, например, у кустарничков черники (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в подземной части образуется мощно развитая система побегов, обеспечивающая вегетативное расселение растений [Онтогенетический атлас..., 2000]. С началом цветения (*генеративный* период) у многолетних растений выделяется три состояния: раннее, зрелое и позднее генеративное, отличающиеся по степени интенсивности и степени развития цветonoсных побегов, а также по соотношению живых и отмерших частей. Начиная с генеративного зрелого состояния, доля отмерших частей корневой системы и засохших надземных побегов увеличивается и ко времени достижения генеративного позднего состояния может составлять до одной трети от общей массы растения. После прекращения цветения (*постгенеративный* период) выделяют *субсенильное* состояние (нецветущие растения с еще достаточно большим числом живых побегов) и *сенильное* (растения с единичными живыми побегами и листьями). В редких случаях удается найти отмирающие растения [Уранов, 1975; Онтогенетический атлас..., 2000]. К настоящему времени опубликованы описания онтогенезов более 4000 видов растений в журнальных статьях, материалах конференций, продолжающихся изданиях: Онтогенетические атласы растений, Биологическая флора Московской области и др.

Длительность каждого из состояний у многолетних растений может составлять от нескольких дней до нескольких лет. Наблюдения Л. А. Жуковой [Жукова, 1995] за картографированными растениями в посадках и природных сообществах показали, что и длительность, и последовательность переходов в последующие онтогенетические состояния различаются в ценопопуляциях (ЦП) у растений одного вида. При обработке этих материалов в ходе моделирования А. С. Комаров построил таблицу «запретов и разрешений» таких переходов, включая периоды вторичного покоя, для 15 видов растений разных жизненных форм [Жукова, Комаров, 1990].

Преимущество использования в моделировании дискретного описания онтогенезов состоит в том, что растения одного онтогенетического состояния имеют сходные биологические признаки и сходную роль в сообществе (семенное размножение, вегетативное размножение, удержание территории и др.). В результате по соотношению онтогенетических групп в ценопопуляции можно оценить перспективы ее развития. Дискретность описания онтогенеза хорошо согласуется с методом моделирования, при котором происходят пошаговые изменения характеристик растений [Комаров, 2003].

В рамках этого подхода А. С. Комаров [Комаров, 1988] сформулировал следующие основные правила построения модели: 1) развитие растений моделируется как ряд последовательных онтогенетических состояний, каждое из которых имеет свою длительность; 2) состояние растения с некоторой вероятностью может измениться в каждый момент времени; 3) в определенных онтогенетических состояниях растение может заселять соседние клетки дочерними растениями в заданном онтогенетическом состоянии; 4) моделируемые растения расположены в узлах квадратной решетки, в каждом узле не более одного растения; 5) свободные узлы решетки с некоторой вероятностью могут быть заняты проростками при семенном возобновлении.

Моделирование с применением описанного подхода выявило ряд закономерностей в развитии сообществ растений. Было показано, что обнаруженные ранее в экспериментах колебания численности ЦП могут быть обусловлены не только метеоусловиями, как это считалось

ранее, но и геометрией вегетативного расселения [Комаров, 1987]. Вегетативное размножение в первой половине онтогенеза приводит к более выраженным колебаниям численности, при размножении во второй половине онтогенеза эти колебания сглаживаются. В модельных экспериментах было показано образование устойчивых онтогенетических волн в популяционных спектрах [Комаров, 1988], ранее выявленных в полевых исследованиях [Уранов, 1975]. Механизм их возникновения описан в статье А. С. Комарова [Комаров, 1987].

В ряде работ [Комаров, 1988; Комаров, Паленова, 2002; Смирнова, Паленова, Комаров, 2002] рассмотрено влияние *омоложения* (более юный возраст появившихся вегетативно дочерних особей) на численность и онтогенетические спектры растений разных жизненных форм. В моделируемых популяциях моноцентрических растений, не способных к вегетативному размножению, образуется левосторонний спектр с максимумом численности растений в молодом состоянии за счет семенного размножения. Похожий спектр имеют *неявно полицентрические* растения с омоложением рамет и близким к материнскому расположением дочерних растений. Для этой жизненной формы, но без омоложения, наблюдался двухвершинный спектр с максимумами на молодой и старой части модельной популяции. Для растений *явно полицентрических* с распространением вегетативного потомства на удаленные расстояния от материнских был получен спектр с максимумом на молодых и средневозрастных генеративных растениях. Численность модельных популяций, в которых нет омоложения вегетативно возникших потомков, более низкая, чем в случаях с их омоложением [Комаров, 1988]. Онтогенетические спектры, полученные при моделировании, соответствовали спектрам ЦП реальных растений с таким же типом онтогенеза [Комаров, Паленова, 2002; Смирнова, Паленова, Комаров, 2002].

Компьютерное моделирование приживания вегетативного потомства в соседстве с другими растениями, проведенное совместно с М. М. Паленовой по данным изучения ЦП вегетативно подвижных растений, показало, что его успешность зависит от того, на каком этапе онтогенеза происходит образование дочерних рамет и на какое расстояние от материнского растения они удаляются [Комаров, Паленова, 2002; Смирнова и др., 2002].

Моделирование одновременно вегетативного и семенного размножения показало, что вегетативное размножение во второй половине онтогенеза приводит к образованию модельной популяции, состоящей исключительно из вегетативных потомков вследствие более быстрого захвата ими территории, освобождающейся при гибели старых особей. Если семенное и вегетативное размножение происходят в первой половине онтогенеза, то при увеличении интенсивности семенного возобновления численность растений возрастает. В этом случае колебания численности сохраняются, хотя и происходит уменьшение их амплитуды. В онтогенетических спектрах также сохраняются популяционные волны, причем рост интенсивности семенного возобновления приводит к их более четкой выраженности [Комаров, 1988].

Исследование динамики модельных популяций в зависимости от интенсивности случайного уничтожения и интенсивности семенного и вегетативного размножения позволило выявить парадоксальную на первый взгляд закономерность: в популяции с вегетативным размножением в первой половине онтогенеза и сильным омоложением дочерних особей при уничтожении 10–30 % растений на каждом шаге наблюдалось увеличение численности растений. Причина такого явления — в относительно более быстром освобождении территории от старых растений, заселении ее более молодыми, способными к вегетативному размножению [Комаров, 1987]. Одновременно при частичном уничтожении особей возникает случайное размещение освобождающейся территории, что приводит к ее большей доступности для заселения вегетативными дочерними растениями и к увеличению интенсивности вегетативного размножения [Комаров, 1987, 1988].

В компьютерных экспериментах было обнаружено наличие «критической интенсивности уничтожения» при вегетативном размножении во второй половине онтогенеза, зависящей от скорости вегетативного расселения и возраста дочерних растений [Комаров, 1987]. Модель показала, что существует пороговое значение интенсивности отмирания, после которого восстановления популяции не происходит, так как растения не успевают дожить до возраста образования дочерних растений. В природных условиях этот эффект проявляется в образовании чет-

ких краев у тропинок — так называемый «эффект тропинки А. С. Комарова» [Комаров, 1988], или «footpath effect» [Komarov, Palenova, Smirnova, 2003].

Многие работы А. С. Комарова были направлены на выяснение разных сторон популяционной жизни растений, а полученные результаты были использованы в последующих моделях.

Совместная работа по анализу данных, собранных Л. А. Жуковой в пятилетних наблюдениях за маркированными растениями в посадках подорожника большого (*Plantago major* L.), позволила сформировать представления о динамической (временной) поливариантности онтогенеза, найти корреляции между длительностями онтогенетических состояний при разной плотности посадки растений [Жукова, Комаров, 1990, 1991]. Было показано, что темп развития растений в онтогенезе постоянно изменяется: он может ускоряться или замедляться; в некоторые годы, чаще при неблагоприятных условиях, растения могут не образовывать надземных органов и оставаться в состоянии «вторичного покоя», но через некоторое время вновь переходят к вегетации и начинают развиваться.

Способность к изменению темпов развития увеличивает устойчивость ЦП к воздействиям внешней среды. Исключение возможности задержки и ускорения развития растений в модельных экспериментах приводило к возникновению разрывов в популяционных волнах, что свидетельствовало о нестабильности ЦП [Жукова, Комаров, 1990]. В результате классификацию поливариантности, предложенную ранее Л. А. Жуковой [1986], детализировали для разных жизненных форм [Жукова, Комаров, 1990, 1991], определив типы поливариантности: 1) размерная поливариантность, выражающаяся в изменении мощности, размера и жизненного состояния особей в пределах одного этапа онтогенеза; 2) структурная (морфологическая) поливариантность, отражающая разнообразие морфологических структур, возникающих на одном и том же этапе онтогенеза; 3) поливариантность размножения и воспроизведения, проявляющаяся в дополнительных способах размножения и распространенная у многих цветковых растений; 4) ритмологическая поливариантность, проявляющаяся в сдвигах фенологических состояний у особей одной ЦП; 5) поливариантность темпов развития, учитывающая изменение темпов развития особей в онтогенезе.

14-летние наблюдения за картографированными вегетативно неподвижными поликарпиками (*Anemone speciosa* Adam ex G. Prits, *Campanula tridentata* Schreb., *Carum caucasicum* (Bieb.) Boiss.), проведенные В. Г. Онопченко на высокогорных лугах Кавказа, позволили в совместных работах с А. С. Комаровым составить матрицы вероятностей переходов между онтогенетическими состояниями, в частности, определить вероятность изменения растением онтогенетического состояния; учесть сроки перерывов в цветении и отмирания растений. На основании полученных матриц была предпринята попытка оценить среднюю длительность онтогенеза исследованных растений [Онопченко, Комаров, 1997].

Критические размеры непригодных для заселения участков, препятствующие инвазии модельных видов растений на неоднородную территорию, были установлены с помощью решетчатой модели роста вегетативно подвижных растений [Михайлова и др., 2008].

## Современные разработки: решетчатая имитационная модель CAMPUS

В продолжение представленных ранее работ под руководством А. С. Комарова [Комаров и др., 2015б; Фролов, 2015] создана и продолжает развиваться модель CAMPUS — структурная решетчатая имитационная модель, реализующая описание динамики популяций и сообществ трав и кустарничков в терминах численности парциальных кустов и/или размера проективного покрытия [Комаров и др., 2015а]. Модель содержит конструктор жизненных форм растений, блок онтогенетического развития и блок популяционного развития, блок условий моделирования. Применение модели позволяет исследовать динамику пространственного расселения растений разных жизненных форм [Фролов и др., 2015]. В текущей версии модели CAMPUS разрабатываются алгоритмы учета неоднородности абиотических факторов: влажности, почвенного богатства; фитоценотического фактора — освещенности.

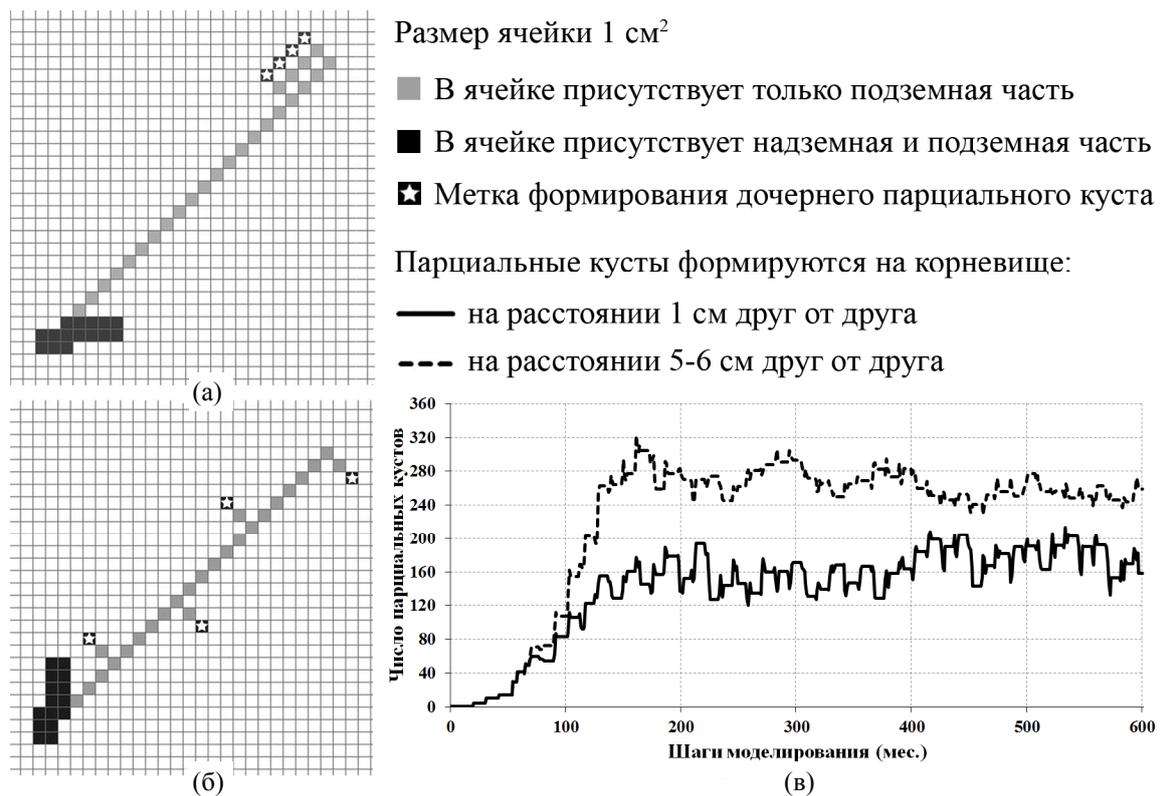


Рис. 1. Схемы строения (а, б) и динамика числа парциальных кустов брусники (в) при их разном расположении на подземном побеге

Средствами программы анализировали конкурентные преимущества многолетнего длиннокорневищного кустарничка брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) при разном расположении дочерних парциальных кустов (морфологическая поливариантность) на подземном побеге в отсутствие семенного размножения. Рассмотрено два варианта, встречающихся в природных ценопопуляциях: растения «а» со сближенным расположением дочерних парциальных кустов на расстоянии 1 см. (рис. 1, а) и растения «б» с расположением почек на расстоянии 5–6 см (рис. 1, б). Показатели длительности онтогенетических состояний определены из публикаций [Баландина, Вахрамеева, 1978; Прокопьева и др., 2000; Мазная, Лянгузова, 2010]. Схемы расположения побегов были составлены при анализе сканированных образцов растений, любезно предоставленных д-ром М. Саалемаа (Maija Salemaa, Natural Resources Institute, Finland (Luke)), и в полевых исследованиях, проведенных нами в сосняке чернично-ландышево-зеленомошном (Московская область, опытное лесное хозяйство «Русский лес», Данковское участковое лесничество). Остальные параметры для двух рассмотренных вариантов не различались. В результате серии вычислительных экспериментов показано, что преимущество имеет ЦП растения со вторым типом расположения дочерних парциальных кустов (рис. 1), что можно объяснить меньшей конкуренцией за территорию между вновь образующимися дочерними парциальными кустами и лучшими возможностями для захвата территории. Наблюдаемые колебания численности связаны с отмиранием растений и периодичностью циклов вегетативного размножения.

Анализировали также модельную динамику двух популяций брусники, имеющих одинаковую структуру онтогенеза и равное отношение к абиотическим факторам, но различные матрицы переходов между онтогенетическими состояниями. Созданы: а) «демонстрационный» вариант матрицы переходов, отражающий развитие парциального куста по заданной последовательности и при заданной длительности всех онтогенетических состояний; б) матрица переходов, соответствующая наблюдаемому в природе развитию ЦП [Прокопьева, 2006], — с разной длительностью онтогенетических состояний и разной «судьбой» парциальных кустов.

Это может быть связано с ранним старением парциального куста или, напротив, длительной «задержкой» (более одного срока) в каком-либо из онтогенетических состояний, что часто наблюдается у кустарничков. В модельном эксперименте показано, что при «синхронном» развитии парциальных кустов ЦП оказывается менее устойчивой — возникают периоды с отсутствием парциальных кустов некоторых онтогенетических состояний (рис. 2, а). Во втором случае, после прохождения начальных этапов развития, в ЦП присутствуют растения всех онтогенетических состояний, что можно считать показателем ее стабильного существования (рис. 2, б). Аналогичная динамика ЦП наблюдалась ранее при моделировании роста растений другой жизненной формы — короткокорневищного травянистого растения подорожника большого (*Plantago major* L.) [Жукова, Комаров, 1990].

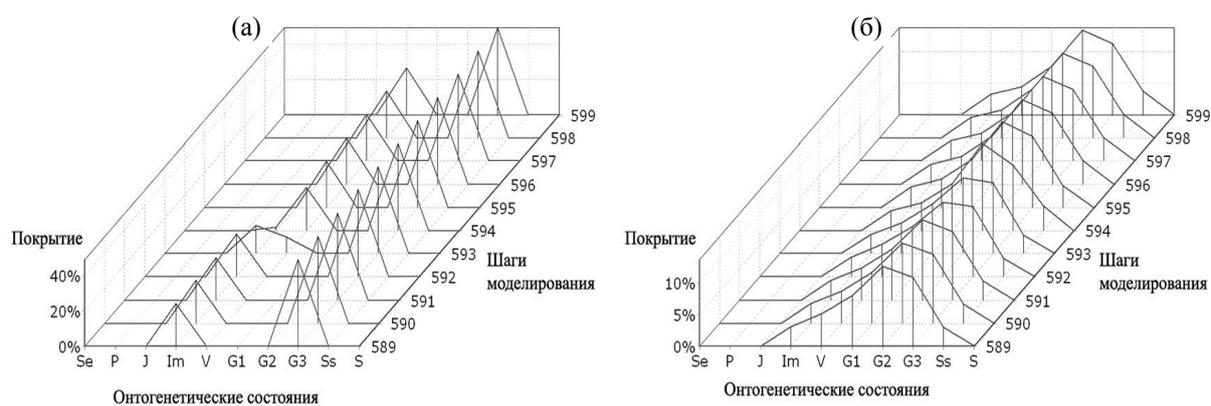


Рис. 2. Возрастные спектры популяции брусники: а) с последовательными переходами между онтогенетическими состояниями, б) с задержками и ускорениями развития

## Заключение

Работы А. С. Комарова по клеточно-автоматному моделированию популяций растений на основании эмпирических данных позволили выявить качественные показатели функционирования ценопопуляций, которые не могли быть получены из данных без применения моделей. Совместные исследования А. С. Комарова с коллегами-биологами дали новые знания и способствовали возникновению новых направлений в популяционной биологии растений. Список основных его работ по этой тематике приводится в приложении.

## Список литературы

- Баландина Т. П., Вахрамеева М. Г. Брусника обыкновенная // Биологическая флора Московской области. — 1978. — Вып. 4. — С. 167–178.
- Грабовский В. И. Клеточные автоматы как простые модели сложных систем // Успехи современной биологии. — 1995. — Т. 115, Вып. 4. — С. 412–419.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Метод., разработ. для студентов биол. спец. [Сборник. В 2 ч.] / Т. И. Серебрякова (отв. ред.). — М.: МГПИ, 1980, 1983. — 97 с.
- Жукова Л. А. Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. — М.: Изд-во МГПИ, 1986. — С. 104–114.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. — Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. — 225 с.
- Жукова Л. А., Комаров А. С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журнал общей биологии. — 1990. — Т. 51, № 4. — С. 450–461.

- Жукова Л. А., Комаров А. С.* Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадки // Биологические науки. — 1991. — № 8. — С. 51–66.
- 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, В. И. Крюкова, А. Л. Тоом. — Пушино: Науч. центр биологических исследований АН СССР, 1982. — С. 136–143.
- Комаров А. С.* О возможности математического моделирования динамики ценопопуляций травянистых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений / Под ред. К. А. Малиновского. — Киев: Наукова думка, 1987. — С. 58–69.
- Комаров А. С.* Математические модели в популяционной биологии растений // Ценопопуляции растений. — М.: Наука, 1988. — С. 137–155.
- 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.
- Комаров А. С., Паленова М. М.* Моделирование взаимодействия популяций вегетативно-подвижных трав // Бюл. МОИП. Сер. биол. — 2002. — Т. 106, Вып. 5. — С. 34–41.
- Комаров А. С., Зубкова Е. В., Фролов П. В.* Клеточно-автоматная модель динамики популяций и сообществ кустарничков // Сибирский лесной журнал. — 2015а. — Вып. 3. — С. 57–69.
- Комаров А. С., Зубкова Е. В., Фролов П. В., Быховец С. С.* Моделирование динамики популяций и круговорота органического вещества и азота в популяциях кустарничков // Математическое моделирование в экологии: Материалы IV Национальной конференции с международным участием. — Пушино: ИФХиБПП РАН, 2015б. — С. 204–205.
- Мазная Е. А., Лянгузова И. В.* Эколого-популяционный мониторинг ягодных кустарничков при аэротехногенном загрязнении. — СПб.: ВВМ, 2010. — 195 с.
- 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.
- 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.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений / Под ред. Л. А. Жуковой. — Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2000. — Т. 2. — 268 с.
- Прокопьева Л. В.* Экологические особенности популяций брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. в условиях подтаежных лесов Марийской низменности: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Экология. — Йошкар-Ола, 2006. — 196 с.
- Прокопьева Л. В., Жукова Л. А., Глотов Н. В.* Онтогенез брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. — Т. 2. — Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2000. — С. 39–46.
- Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. — 1950. — Сер. 3, Вып. 6. — С. 7–204.
- Разумовский С. М.* Закономерности динамики биоценозов. — М.: Наука, 1981. — 232 с.
- 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.
- Уранов А. А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. — 1975. — № 2. — С. 7–34.

- Фролов П. В. Имитационное моделирование пространственно-временной динамики популяций растений разных жизненных форм — модель CAMPUS // Математическое моделирование в экологии: Материалы IV Национальной конференции с международным участием. — Пушкино: ИФХиБПП РАН, 2015. — С. 193–194.
- Фролов П. В., Зубкова Е. В., Комаров А. С. Клеточно-автоматная модель сообщества двух видов растений разных жизненных форм // Известия академии наук. Сер. биол. — 2015. — № 4. — С. 341–349.
- Balzer H., Braun P. W., Köhler W. Cellular automata models for vegetation dynamics // Ecol. Model. — 1998. — Vol. 107. — P. 113–125.
- Czárán T. A simulation model for generating patterns of sessile populations // Abstr. Bot. — 1984. — No. 8. — P. 4–13.
- Colasanti R. L., Grime J. P. Resource dynamics and vegetation processes: A deterministic model using two-dimensional cellular automata // Functional Ecology. — 1993. — Vol. 7. — P. 169–176.
- Hogeweg P. Cellular automata as a paradigm for ecological modeling // Applied Mathematics and Computation. — 1988. — Vol. 27. — P. 81–100.
- Inghe O. Genet and ramet survivorship under different mortality regimes — a cellular automata model // J. Theor. Biol. — 1989. — Vol. 138 — P. 257–270.
- Inghe O. Computer simulation of flowering rhythms in perennials — Is there a new area to explore in the quest for chaos? // Journal of Theoretical Biology. — 1990. — Vol. 147, No. 4. — P. 449–469.
- Komarov A. S., Palenova M. M., Smirnova O. V. The concept of discrete description of plant ontogenesis and cellula automata models of plant populations // Ecol. Model. — 2003. — Vol. 170. — P. 427–439.
- Koubek T., Herben T. Effect of systemic diseases on clonal integration: modelling approach. Evol. Ecol. — 2008. — Vol. 22. — P. 449–460.
- Magyar G., Kertész M., Oborny B. Resource transport between ramets alters soil resource pattern: a simulation study on clonal growth // Evol. Ecol. — 2004. — Vol. 18. — P. 469–492.
- Magyar G., Oborny B., Stuefer J. The importance of plasticity and decision-making strategies for plant resource acquisition in spatio-temporally variable environments: a modeling study. New Phytol. — Vol. 174. — P. 182–193.
- Mony C., Garbey M., Smaoui M., Benot M.-L. Large scale parameter study of an individual-based model of clonal plant with volunteer computing // Ecol. Model. — 2011. — Vol. 222. — P. 935–946.
- Oborny B., Mony C., Herben T. From virtual plants to real communities: A review of modelling clonal growth // Ecol. Model. — 2012. — Vol. 234. — P. 3–19.
- Silvertown J., Holtier S., Johnson J., Dale P. Cellular automaton models of interspecific competition for space — the effect of pattern on process // Journal of Ecology. — 1992. — Vol. 80. — P. 527–534.
- Silvertown J., Franco M., Pisanty I., Mendoza A. Comparative plant demography relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials // Journal of Ecology. — 1993. — Vol. 81. — P. 465–476.
- Silvertown J., Lines C. E. M., Dale M. P. Spatial competition between grasses — rates of mutual invasion between four species and the interaction with grazing // Journal of Ecology. — 1994. — Vol. 82. — P. 31–38.

## Приложение

**Основные публикации А. С. Комарова по теме  
и руководство квалификационными работами****1973**

*Комаров А. С.* Вероятностное описание взаимодействующих популяций // Почвенные процессы: проблемы и методы. — Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1973. — С. 45–61.

**1982**

*Комаров А. С.* Простые структуры растительного покрова, устойчивые к внешним воздействиям // Взаимодействующие марковские процессы и их применение к математическому моделированию биологических систем / Под ред. Р. Л. Добрушина. — Пущино: НЦБИ АН СССР, 1982. — С. 136–143.

**1985**

*Комаров А. С.* Вычислительный эксперимент в исследованиях популяций вегетативно-подвижных травянистых растений // Математическое моделирование биогеоэкологических процессов / Под ред. Ю. М. Свирижева. — М.: Наука, 1985. — С. 70–79.

**1986**

*Комаров А. С.* О некоторых марковских моделях в популяционной экологии растений // Марковские процессы и их применение в биологии / Под ред. Р. Л. Добрушина, В. И. Крюкова. — Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1986. — С. 120–124.

**1987**

*Комаров А. С.* О возможности математического моделирования динамики ценопопуляций травянистых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев: Наукова думка, 1987. С. 58–69.

*Комаров А. С., Жукова Л. А.* Популяционно-онтогенетические аспекты изучения агроценозов // Комплексное изучение продуктивности агроценозов. — Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1987.

*Комаров А. С., Портнов А. В.* Моделирование динамики растительных сообществ. Целочисленные алгоритмические модели популяций вегетативно-подвижных растений. — Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1987. — 47 с.

**1988**

*Комаров А. С.* Математические модели в популяционной биологии растений // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Под ред. Т. И. Серебряковой. — М.: Наука, 1988. — С. 137–155.

Е. В. Зубкова под руководством Л. А. Жуковой и А. С. Комарова защитила дипломную работу: «Жизненное состояние особей и ценопопуляций некоторых злаков». — М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1988.

**1990**

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

**1991**

*Жукова Л. А., Комаров А. С.* Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадки // Биологические науки. — 1991. — № 8. — С. 51–67.

**1995**

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

**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, №. 6. — С. 64–75.

**1999**

Сизов И. Е., Онипченко В. Г., Комаров А. С. Оценка длительности онтогенетических стадий трех альпийских травянистых поликарпиков (*Anemona speciosa*, *Carum caucasicum*, *Campanula tridentata*) // Высокогорные экосистемы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации / Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника. Вып. 15. — М.: ГРИФ и К. — 1999. — С. 113–129.

**2001**

И. Е. Сизов под руководством А. С. Комарова защитил кандидатскую диссертацию: «Оценка популяционных характеристик альпийских вегетативно-неподвижных травянистых поликарпиков с использованием методов математической демографии». — Пущинский гос. ун-т, 2001.

**2002**

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

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.

**2003**

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

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. Михайлова под руководством А. С. Комарова защитила кандидатскую диссертацию: «Решетчатые имитационные модели динамики популяций травянистых растений разных жизненных форм». — Пущинский гос. ун-т, 2008.

**2014**

П. В. Фролов под руководством А. С. Комарова защитил магистерскую работу: «Клеточно-автоматное моделирование динамики биологических популяций на примере взаимодействия популяций щучки дернистой (*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.) и вербейника монетчатого (*Lysimachia nummularia* L.)». — Пущинский гос. ун-т, 2014.

**2015**

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

Frolov P. V., Zubkova E. V., Komarov A. S. A cellular automata model for a community comprising two plant species of different growth forms // Biology Bulletin. — 2015. — Vol. 42, No. 4. — P. 279–286.

Комаров А. С., Зубкова Е. В., Фролов В. П. Клеточно-автоматная модель динамики популяций и сообществ кустарничков // Сибирский лесной журнал. — 2015. — Вып. 3. — С. 57–69.