

=====МАТЕРИАЛЫ ВТОРОЙ НАЦИОНАЛЬНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ=====  
=====«МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГИИ»=====

УДК: 51-76

## Модели динамики дерева и сообщества деревьев: развитие от двухмерных к трехмерным моделям

©2012 Галицкий В.В.\*

Учреждение Российской академии наук Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино, Московская обл., 142290, Россия

**Аннотация.** Представлен обзор работ, выполненных в рамках подхода, реализующего «принцип минимального угла зрения», т.е. постепенного движения от минимального образа моделируемого объекта к все более детальному. Обсуждаются модели динамики растений применительно к их использованию в моделях сообществ. Двумерные модели динамики биомассы вполне адекватно описывают продукционный процесс, например, объясняют эффект отавы. Используя в моделях сообщества, состоящего из таких моделей растений, в качестве ресурса территорию, занимаемую сообществом и применяя при этом мозаику Вороного, получаем инструмент для исследования основного процесса динамики сообщества - конкуренции. На примере однородных сообществ рассмотрена роль пространственной структуры сообщества в динамике конкуренции. С использованием двумерной модели сообщества показано, что т.н. «правило  $-3/2$ » описывает связь фитомассы (но не биомассы) с плотностью в ходе изреживания сообщества. Для трехмерного моделирования предложено разложение динамики биомассы дерева на сумму динамик составляющих его секций. Анализ секционной модели позволяет объяснить ряд наблюдаемых в природе явлений и описать динамику распределений биомассы по высоте, ассоциирующихся с рядом видов. Секционная конструкция модели распространена на систему ветвей дерева, и исследование модели ветвей показывает ограниченность числа порядков и времени жизни ветвей дерева. Анализ системы ветвей ели обыкновенной с использованием модели и опубликованных данных показал, что натурные значения времен жизни ветвей ели невозможны без учета в модели известных особенностей ели – начальное торможение роста и наличие межмутовочных ветвей. Предложен механизм и его модельное описание для процесса вытеснения скелетных (регулярных) ветвей ели межмутовочными. Найдены значения параметров модели для натуральных данных. Анализ секционной модели дерева показывает, что отмирание дерева в сообществе вызвано не непосредственно недостатком ресурсов, а связанным с ним ослаблением роста в высоту. Описана синхронная секционная модель сообщества деревьев.

**Ключевые слова:** *двухмерные, трехмерные, модели растения, продукционный процесс, отава, мозаика Вороного, конкуренция, правило  $-3/2$ , секционная модель дерева, ветви высших порядков, межмутовочные ветви.*

### ВВЕДЕНИЕ

Моделирование растительного покрова, т.е. попытки описать его динамику с помощью уравнений, можно считать, начались в 50-х годах прошлого века с работ [1,

---

\* galvv@rambler.ru

2], в которых покров рассматривался фактически как фотосинтезирующая пленка растительного вещества или, иначе как одно «абстрактное отдельно стоящее растение» [3]. Этот подход развивался последующие сорок лет, включая в себя описания разнообразных и достаточно тонких понятий и механизмов экологии, физиологии, биохимии, фотосинтеза, архитектоники растений, став теоретической основой многочисленных практических разработок, часто объединяемых термином «программирование урожая».

Однако, образ растительного покрова в виде пленки довольно груб и противоречив и в первую очередь из-за отсутствия учета взаимодействия растений друг с другом. Кроме того, физиологические, биохимические и ростовые процессы протекают в индивидуальном растении, а не в сообществе как таковом.

Естественной альтернативой явился т.н. индивидуально-ориентированный подход [4]. Обзор подобных попыток может быть найден в [5, 6]. Будучи слишком привязаны к исходным данным и способам их обработки, к представлениям, сформированным в результате непосредственных наблюдений за объектом в природе, они во многом эклектичны, т.к. обычно используют так называемый перечислительный подход, стараясь следовать описательным представлениям об объекте натуралистов, не всегда основанным на представлениях о механизмах и на соответствующих законах природы.

В качестве альтернативного направления построения теории объекта была сформулирована концепция «минимального угла зрения» и рядов моделей [7, 8]. Коротко, речь идет о следующем. Изучение и описание объекта, направленное на достижение понимания его устройства и принципов функционирования, т.е. на построение его теории, целесообразно основывать на построении последовательного ряда моделей, начинающегося с возможно более общей модели, обладающей минимальной структурой и учитывающей лишь тот минимум свойств объекта, без которого рассмотрение объекта теряет смысл. Создаваемый ряд моделей соответствует последовательному «приближению» к объекту – увеличению «угла зрения», производимому таким образом, что на каждом «шагу» (в каждой модели некоторого ряда) учитываются только те свойства объекта, которые «видны» с данного «расстояния». По мере «приближения» к объекту число возможных направлений для следующего шага, вообще говоря, возрастает и появляется возможность построения сети моделей, что связано с тем, что оценка «видимости» с данного «расстояния» свойств объекта в заметной степени определяется искусством модельера.

Можно сказать, что подход Г.Ф. Хильми [2] с позиций энергетического баланса к описанию динамики запаса чистого одновозрастного насаждения фактически как пленки биомассы представляет собой модель «минимального угла зрения». Ограниченность такого подхода, никак не учитывающего наличие структуры у объекта, отмечалось и самим Г.Ф. Хильми.

В качестве одного из возможных «приближений» к объекту мы рассмотрим ряд моделей, связанных с учетом геометрической структуры древостоя – наличием и расположением деревьев, т.е. с буквальным приближением к объекту так, чтобы «увидеть» лишь деревья, но не их более мелкую структуру.

В чистых одновозрастных сообществах, которыми мы ниже ограничимся, наиболее существенным фактором, определяющим динамику сообщества и судьбу отдельных растений, является конкуренция за площадь роста. Модель растения [9] как элемент модели сообщества отражает эту ситуацию.

## ДВУХМЕРНАЯ МОДЕЛЬ РАСТЕНИЯ

Во многих моделях сообщества растений (обычно, древостой), увеличение массы или высоты индивидуального растения представляется в виде какой-либо монотонной и ограниченной функции возраста, модифицируемой с помощью множителей, описывающих влияние внешних биологически значимых факторов. Такая модель

имитирует представления и данные биологов и экологов и позволяет напрямую описать влияние вполне измеримых и хозяйственно ценных параметров растения. Однако, как говорил Н.В. Тимофеев-Ресовский, «природа делится на факультеты иначе, чем университеты». Зачастую, измеряемые параметры, например, высота и диаметр ствола, не являются ведущими характеристиками дерева – живое и мертвое деревья могут иметь одинаковые высоту и диаметр ствола.

Как известно, источником массы растения (приходная статья баланса) является процесс фотосинтеза, идущий в зеленой части растения, а расходные статьи баланса также связаны не с массой ствола и ветвей, а с относительно небольшой активной в этом смысле частью полной массы. Поэтому нужно различать (минимальный угол зрения), по крайней мере, две фракции полной массы растения – одна (назовем ее биомассой<sup>1</sup>) – активная (участвующая и в фотосинтезе и в обмене веществ) и другая (фитомасса) – в этом смысле пассивная.

Балансовые модели организмов после первой работы [10] рассматривались неоднократно для животных. Эти модели не учитывают ни возможности взаимодействия организмов друг с другом и ни экологических условий существования, что для обсуждаемой темы весьма существенно.

Рассматриваемая модель предназначена в первую очередь для изучения роли локальной организации взаимодействия членов сообщества друг с другом в динамике сообщества с учетом экологических условий. В обсуждаемой ниже модели экологические условия учитываются с помощью представления о так называемом свободно растущем растении.

### Уравнение динамики биомассы растения

Растение описывается балансовым дифференциальным уравнением [9, 11, 12]. Приходная статья зависит от степени обеспечения растения площадью питания для реализации роста сравнительно с соответствующим свободно растущим растением. Расходный член учитывает затраты на дыхание роста и переход биомассы в пассивное состояние (фитомассу) с возрастом и/или при неблагоприятных экологических условиях

$$dB/dT = \kappa(T)(B/\tau(B,T) + f_1(B,T)dB_F/dT) - B/\tau(B,T), \quad (1)$$

где

$$\kappa(T) = \min(1, A(T)/A_F(T)) \quad (2)$$

представляет степень обеспеченности растения ресурсами по сравнению со свободно растущим растением того же возраста;

$$\tau^{-1}(B,T) = (B(T)/B_F(T))^\gamma / (1 - c_G(1 - \kappa(T))) \quad (3)$$

– суммарная интенсивность процессов, составляющих расходную часть баланса;

$$f_1(B,T) = (B(T)/B_F(T))^\gamma / (1 - c_G(1 - \kappa(T))) \quad (4)$$

– функция, регулирующая рост биомассы после освобождения растения от угнетения (недостатка ресурсов).

<sup>1</sup> Термин *биомасса* здесь, как и в других работах автора, применяется для обозначения физиологически активной части массы растения. Соответственно, *фитомасса* – физиологически пассивная часть. «БИО - часть сложных слов, означающая связь с жизнью» и «ФИТО - часть сложных слов, указывающая на отношение их к растениям» [13]. Функции в природе биомассы и фитомассы в таком понимании в значительной степени противоположные, количества их в растениях и характерные времена функционирования несоизмеримы: биомасса (малая часть всей массы дерева) быстро потребляет CO<sub>2</sub> и выделяет O<sub>2</sub>, а накопленная фитомасса выделит CO<sub>2</sub> и потребит O<sub>2</sub> через много лет.

Здесь  $B$  – биомасса растения,  $T$  – возраст,  $A_F(T)$  и  $B_F(T)$  – характеристики свободно растущего растения – площадь, необходимая растению для свободного роста в возрасте  $T$  и соответствующая биомасса,  $A_F(T)$  – мера площади, приходящейся на индивидуальное растение в сообществе,  $\gamma$ ,  $\alpha$ ,  $k$  – параметры модели растения [9],  $c_G$  – коэффициент дыхания роста [14],  $1/\tau_M$  – интенсивность перехода биомассы в пассивное состояние, т. е. в  $P$ :

$$dP(T)/dT = B(T)/\tau_M. \quad (5)$$

Последнее есть собственно минимальная модель динамики пассивной части массы растения, о которой говорилось выше.

### Условие отмирания растения

Содержательного критерия для двумерной модели нет, но модельная биомасса угнетенного растения со временем стремится к нулю. Это позволяет использовать имитационные критерии различных конструкций, например

$$B(T) < \varepsilon_M B_F(T), 0 < \varepsilon_M < 1. \quad (6)$$

Следует заметить, что отмирание из-за недостатка ресурсов является вполне естественным процессом в жизненной истории подавляющего большинства растений. Тем не менее, работ, посвященных этому процессу, механизмам и характеристикам отмирания, практически нет, и иногда смертность задается для получения определенной численности древостоя к определенному возрасту [15].

### Свободно растущее растение

Свободно растущее растение используется в модели в качестве некоторого идеала, относительно которого рассматривается поведение (угнетаемого) растения. Свободно растущее растение не испытывает влияния конкуренции за ресурсы с другими растениями сообщества, но находится в экологических условиях, существующих в сообществе [6]. Экологические условия в сообществе создаются при участии «всех» растений и действуют на все растения сообщества. Поэтому, используя термин из физики, можно назвать модельные функции  $A_F(T)$  и  $B_F(T)$  самосогласованными по сообществу.

Модельный результат И.А. Полетаева [16] показывает, что рост дерева в высоту ограничен и может быть описан функцией возраста  $T$

$$H(T) = H_m \tanh(T / A_2) \quad (7)$$

и соответственно  $A_F(T)$  и  $B_F(T)$  свободно растущего дерева есть

$$B_F(T) = B_m \tanh^\mu(T / A_1), \quad (8a)$$

$$A_F(T) = A_m \tanh^2(T / A_1) \quad (8b)$$

где  $A_1$ ,  $B_0$ ,  $A_2$ ,  $H_0$  – размерные параметры,  $\mu$  – аллометрический показатель, участвующий в обсуждаемой далее проблеме «правила -3/2».

### Учет формы площади роста

В выражение (2) для  $\kappa(T)$  входит величина  $A_F(T)$  – площадь, которая есть мера ресурсов, используемых растением. Если в качестве величины  $A_F(T)$  взять всю площадь территории, сопоставленной растению, независимо от ее формы («минимальный угол зрения»), то в качестве образа растения в этом случае можно принять пленку биомассы на этой территории, толщина которой изменяется с биомассой растения. В этом случае

$A_F(T) = \text{const}$ , пока не изменится по каким-либо причинам территория, занимаемая растением.

В качестве следующего шага «приближения» к растению может быть рассмотрена модель, учитывающая форму территории роста [9, 13]. В этом случае в качестве образа свободно растущего растения можно представить пересечение пленки круга радиуса  $R_F(T) = 0.565 A_0^{-1/2} \tanh(T/A_1)$  и фигуры территории, занимаемой растением (рис. 1). Эта величина является переменной, и она может несколько возрасть на этапе отмирания растения (рис. 2б).

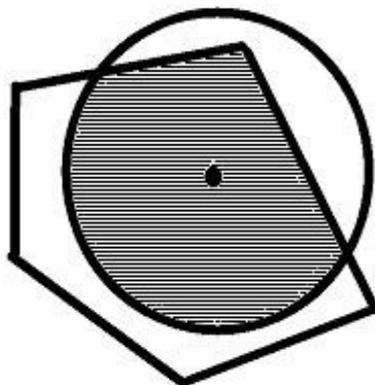


Рис. 1. Пересечение круга и полигона (заштриховано) – площадь несвободного роста растения.

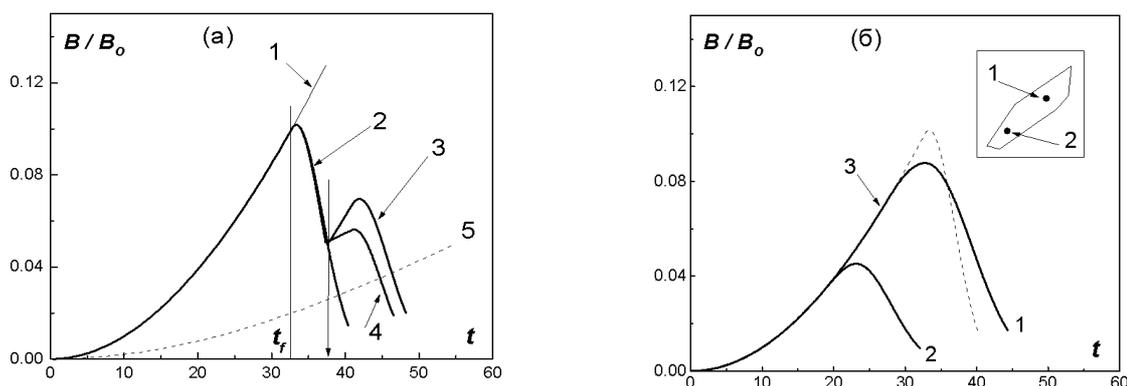


Рис. 2. Динамика биомассы растения, несвободный рост: а. без учета и б. с учетом формы площади роста. [9].

### Немонотонная динамика биомассы индивидуального растения

На рис. 2 приведены результаты решения уравнений (1) - (6) модели индивидуального растения для нескольких наборов параметров [9]: (а) форма площади роста не учитывается и (б) при ее учете. Если площади для роста недостаточно, то рано или поздно (как только становится  $A(T_F) < A_F(T_F)$ ) растение переходит в состояние отмирания – биомасса уменьшается, и при выполнении соотношения (6) оно считается отмершим.

Если до этого момента сопоставляемая растению территория увеличится, то согласно (1) и (2) растение может снова начать увеличивать биомассу до тех пор, пока оно снова не ощутит недостаток территории. Такая ситуация может для растения повторяться не раз за его жизнь и динамика его биомассы будет немонотонной [17]. Это может объяснить известные примеры, когда в лесу находили взрослые (70 лет) деревья, размерами и пропорциями подобные гораздо более молодым и начинавшие усиленно расти после вырубке соседей. Характер возобновленного роста определяется

в основном параметром  $\gamma$ . Оценки показывают [18], что в не стрессовых условиях существования  $\gamma < k < 1$  и скорость возобновленного роста может быть близка к скорости свободного роста.

### Эффект отавы

Этот привлекательный для практиков эффект заключается в том, что иногда после стравливания скоту или после скашивания травянистые сообщества дают прирост больший, чем нетронутые участки [19].

Непосредственно из уравнения (1) можно получить, что необходимым условием эффекта отавы является наличие интенсивной конкуренции в сообществе [18]. На стадии отмирания ( $dB/dT < 0$ ) при  $k > \gamma$  отчуждением достаточно большой части биомассы можно добиться изменения знака производной и при любом отчуждении – замедления отмирания. Анализ показывает, что эффект обеспечивается различием нелинейных зависимостей от биомассы приходной и расходной статей баланса биомассы растений и, следовательно, сообщества.

## ДВУХМЕРНАЯ МОДЕЛЬ СООБЩЕСТВА РАСТЕНИЙ

Рассматривая растительный покров (лес) с более близкого «расстояния», чем например, Г.Ф. Хильми [2], мы «видим» индивидуальные деревья, размещенные на территории леса. Если каждое индивидуальное дерево описывать с помощью модельных уравнений (1) - (6) [9] и, следовательно, лес как сообщество таких моделей, то можно описать алгоритм функционирования такого сообщества следующим образом [20].

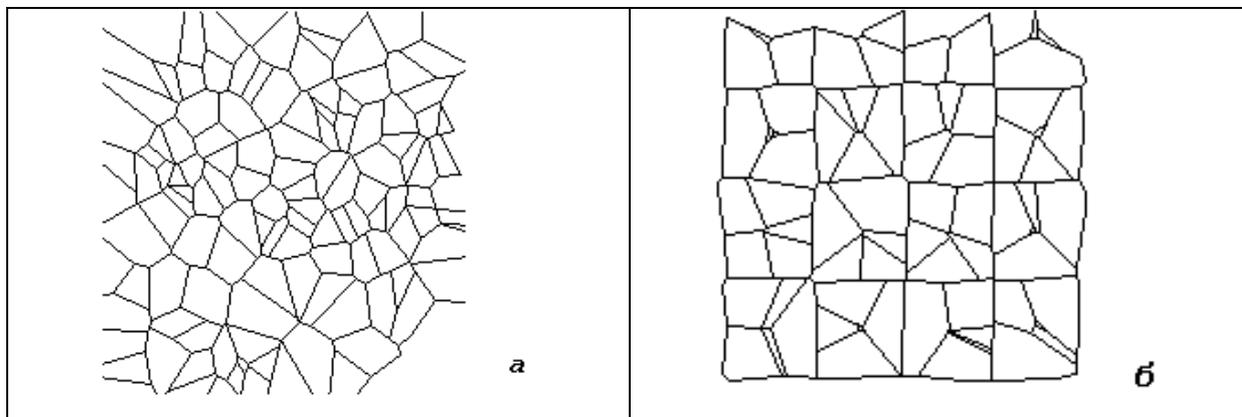
На территории исходно по некоторой схеме размещаются модели растений. Каждому растению каким-то образом ставится в соответствие часть территории (и соответствующие ресурсы). Каждое растение развивается в соответствии с территорией, которой оно обладает, и явным образом не взаимодействует с соседями. Если в некоторый момент этой территории (ресурсов) стало недостаточно, то растение начинает отмирать и при выполнении соответствующего условия оно считается отмершим. После отмирания растения занимавшаяся им территория подлежит разделу по некоторым правилам между его соседями. Этот «дележ» и является явным взаимодействием растений в *модельном* двумерном сообществе. Угнетенные соседи отмершего растения, получив прибавку территории, могут продолжить рост согласно уравнениям (1) - (6) до следующего момента отмирания какого-либо из их соседей. Интересно заметить, что практически этот алгоритм был изложен в статье Г.В. Мирошниченко [21], почти на 25 лет опередившей время.

Для реализации описанного выше алгоритма необходимо дополнить его еще тремя алгоритмами (моделями). Во-первых, нужно геометрически разместить растения на территории. В данной модели это делается путем использования датчика случайных чисел для нескольких наглядных типов размещения – случайное (пуассоновское) и разного рода групповые. Во-вторых, нужно определить, как изначально распределить ресурсы между моделями растений, размещенными на территории сообщества. Наконец, нужно выбрать алгоритм передела территории, занимавшейся отмершим растением.

### Мозаика Вороного

Занимаемая сообществом территория считается однородной и изотропной, т.е. каждое растение в самом начале находится в одних и тех же условиях и поскольку начальная плотность размещения конечна, практически каждое растение начинает расти свободным. Образ свободно растущего растения [9], в таких условиях есть круг, увеличивающегося радиуса  $R_F(T) = 0.565 A_F^{-1/2}(T)$ . Если предельная величина

$R_0 = 0.565A_0^{-1/2}$  достаточно велика, то мы естественным путем приходим к геометрической конструкции, известной под названием мозаика Вороного [22]. На рисунке 3 приведены примеры мозаики Вороного для двух размещений растений. Для мозаики Вороного характерно, что полигоны, составляющие мозаику, выпуклые и при случайном (пуассоновском) размещении точек полигоны в среднем имеют шесть соседей.



**Рис. 3.** Мозаика Вороного: **а** – пуассоновское размещение растений и **б** – близкое к однородному размещение по 5 растений вблизи узлов решетки.

Понятно, что полигоны мозаики есть занимаемые растениями территории, о которых шла речь выше и для которых нужно вычислять значение  $A(T)$ , входящее в выражение (2) для  $\kappa(T)$ . Оригинальный алгоритм и программа для построения мозаики Вороного для произвольного размещения точек описаны в работе [23].

### Передел территории отмершего растения

В работах [12, 24] обсуждались два возможных способа передела площади «вымороженного» полигона – локальный и центральный. Эти способы основаны, в определенной степени, на противоположных представлениях об организации растения как растущей системы.

Первый предполагает самостоятельность локального поведения периферийных участков живого вещества растения при захвате близлежащей выморочной территории, что выражается в продвижении границы живого вещества в направлении нормали к границе (рис. 4а), которое определяется локальной формой границы. Второй способ выражает полное отсутствие самостоятельности этих периферийных приграничных частей растения в определении направления движения, и в этом случае раздел выморочного полигона между соседями производится просто путем перестройки этих полигонов (рис. 4б).

Результаты передела обоими способами количественно отличаются друг от друга, но более интересно – качественное отличие. Центральный способ сохраняет тип мозаики – мозаику Вороного, состоящую из выпуклых полигонов с прямолинейными границами. Локальный же способ после нескольких (а иногда после первой) перестроек приводит к невыпуклым (а затем и с криволинейными границами) многоугольникам, которые могут приобретать довольно причудливые формы. В частности, есть основания предполагать возможность образования таких конфигураций, при которых отдельные части многоугольника находятся вне прямой видимости из точки расположения растения. Известно, что при раскопках корневых систем иногда находят корни дерева за слоем его соседей первого или даже второго порядка. Центральный способ передела имеет более простой алгоритм, и он используется далее.

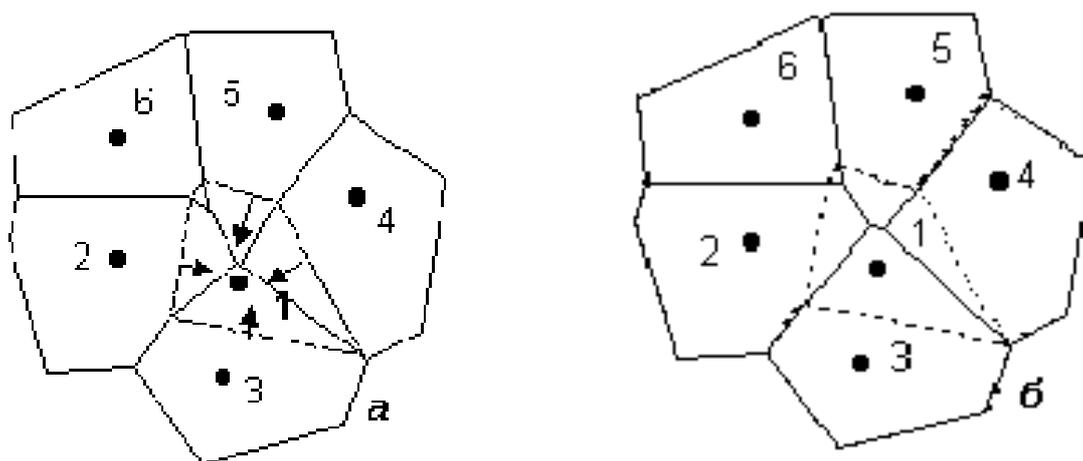


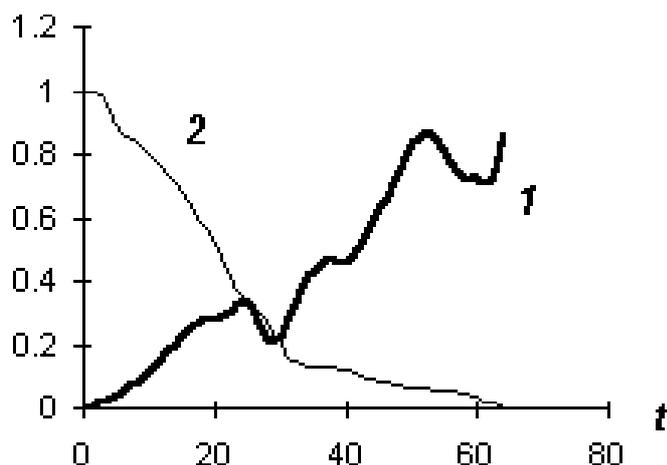
Рис. 4. Раздел полигона 1 отмершего растения его соседями: а – локальный способ и б – центральный способ, см. текст.

### Однородное сообщество и немонотонная динамика биомассы

Мозаика Вороного и алгоритм ее построения дают возможность моделировать поведение сообщества растений с практически произвольным размещением растений. Для однородного сообщества (одинаковые растения равномерно, в узлах квадратной решетки размещены на однородной территории) ситуация упрощается. При достаточно большой плотности все растения (и все сообщество) должны будут одновременно отмереть. Очевидно, что в природе точно такой случай невозможен. Однако лесоводам известны случаи внезапного и катастрофического вымирания плантаций (Бузулукский бор, в 1940-50-х годах), причины которого на тот момент так и остались неясными.

При небольших и случайных отклонениях исходного расположения растений от узлов правильной решетки динамика биомассы на единицу площади и динамика средней по сообществу биомассы растения демонстрируют (рис. 5) немонотонное поведение [20, 25]. В таком сообществе исходно могут быть одна или несколько групп растений, имеющих близкие значения площадей полигонов и, соответственно, дружно попадающих в угнетенное состояние и затем в состояние отмирающих. При достаточной однородности сообщества выживших растений ситуация может повториться, давая следующую волну и так далее [17]. Вблизи минимумов биомассы в сообществе имеется много ослабленных и отмерших растений и это весьма подходящая ситуация для размножения вредителей, которые могут окончательно уничтожить сообщество. Это, возможно, и случилось в Бузулукском бору.

Таким образом, рассмотрение модельных примеров динамики почти однородных сообществ демонстрирует периодическое увеличение интенсивности процесса конкуренции в таких сообществах. В работе [26] представлен анализ схем проекций крон деревьев для лесных пробных площадок в старых культурах одинакового возраста [27], но разной исходной плотности. При ранжировании этих площадок по возрастанию варибельности диаметров на высоте груди  $D_{1,3}$ , другие расчетные характеристики (в частности, коэффициент корреляции между площадью проекции кроны  $S_{cr}$  – мерой биомассы и площадью соответствующего полигона Вороного  $S_{pl}$  – мера ресурсов) располагаются в основном во взаимно согласованном и достаточно четком порядке, что свидетельствует в пользу упомянутой гипотезы. Анализ с использованием модели сообщества показывает, что коэффициент корреляции ( $S_{cr} - S_{pl}$ ) можно считать маркером пика интенсивности конкуренции [28, 29].



**Рис. 5.** Немонотонная динамика средней по однородному сообществу биомассы растения, 1 – биомасса, 2 – плотность сообщества. Кривые нормированы на максимальные значения соответствующих величин.

### Правило $-3/2$

Процесс конкуренции непосредственно выражается в самоизреживании, т. е. в уменьшении плотности сообщества по мере роста его членов. Довольно давно принято считать, что это явление описывается т.н. правилом  $-3/2$ , которое иногда рассматривается как «один из наиболее общих принципов биологии растительных популяций» [30]. Это правило, описывающее связь между средним весом ( $W$ ) растений и плотностью выживших растений ( $D$ ), для интенсивно изреживающихся сообществ было сформулировано в работе [31]

$$W = K \cdot D^\lambda \text{ или } \ln W = \lambda \ln D + \ln K ,$$

где  $K$  и  $\lambda$  – константы и  $\lambda = -3/2$ .

На протяжении около 30 лет это правило анализировалось во многих работах [32–34] и, исходя из данных натуральных наблюдений, обсуждались возможности и причины систематического отклонения от этого правила. Следует отметить, что правило, реально проявляющееся в сообществе растений, во всех работах рассматривается как 1) следствие свойств индивидуального растения, 2) в сообществе имеется 100%-ая сомкнутость крон, 3) растения одинаковы и их объемы плотно упакованы [35]. Как показано выше, однородное сообщество из одинаковых членов (конкурирующих за недостаточные ресурсы) существовать и развиваться не может, а плотная упаковка неодинаковых растений практически невероятна.

Нами была предпринята попытка «экспериментального» анализа этого правила путем прямого «измерения» величин, входящих в правило  $-3/2$ , с помощью описанной выше двумерной модели сообщества, и в частности были рассмотрены причины систематического завышения величины  $abs(\lambda)$ , вычисляемой по данным натуральных наблюдений [34], и выполнен параметрический анализ правила [12, 20, 36].

В таблице 1 приводятся некоторые результаты вычислений  $\lambda$  для фитомассы ( $\lambda_P$ ) и полной массы ( $\lambda_{BP}$ ) для нескольких наборов параметров индивидуального растения. Из приводимых данных следует, что вывод работ [37, 38] вполне справедлив – всегда  $abs(\lambda_P) > abs(\lambda_{BP})$ . Величина  $\lambda_P$  гораздо более консервативна, чем  $\lambda_{BP}$  и, например, в отличие от  $\lambda_{BP}$  практически не реагирует на изменения  $\tau_M$ . Вычисления показывают, что  $\log$ - $\log$  зависимость средней биомассы растения от плотности часто довольно далека от линейной, что сказывается на аналогичной зависимости для полной

биомассы. Величины  $\lambda_P$  и  $\lambda_{BP}$  меняются с изменением параметров индивидуального растения, имеющих физиологическое и биологическое значение –  $\alpha$ ,  $k$ ,  $\mu$ ,  $\varepsilon_M$ ,  $\tau_M$  [9], причем изменения параметров, замедляющие изреживание, приводят уменьшению абсолютного значения  $\lambda_P$ . Можно думать, что решение этого старого вопроса об универсальности правила -3/2 с помощью описанного здесь подхода удастся перевести на дорогу лабораторных экспериментальных исследований и компьютерного моделирования и решить «живо или нет» [34] обсуждаемое правило.

**Таблица 1.** Показатели для «правила -3/2» для фитомассы  $\lambda_P$  и для полной массы  $\lambda_{BP}$  для некоторых наборов параметров [36] (без учета формы площади роста,  $k = 0.8$ ,  $c_G = 0.1$ )

$\alpha$	$\mu$	$\varepsilon_M = 0.02$ $\tau_M = 0.01$		$\varepsilon_M = 0.02$ $\tau_M = 0.1$		$\varepsilon_M = 0.2$ $\tau_M = 0.01$		$\varepsilon_M = 0.2$ $\tau_M = 0.1$		$\varepsilon_M = 0.5$ $\tau_M = 0.01$		$\varepsilon_M = 0.5$ $\tau_M = 0.1$	
		$\lambda_P$	$\lambda_{BP}$	$\lambda_P$	$\lambda_{BP}$	$\lambda_P$	$\lambda_{BP}$	$\lambda_P$	$\lambda_{BP}$	$\lambda_P$	$\lambda_{BP}$	$\lambda_P$	$\lambda_{BP}$
0.1	2.00	-1.20	-0.595	-1.21	-1.11	-1.42	-0.737	-1.45	-1.24	-1.68	-0.994	-1.71	-1.45
	2.50	-1.27	-0.691	-1.26	-1.17	-1.56	-0.878	-1.60	-1.39	-1.87	-1.14	-1.90	-1.63
1.0	2.00	-1.45	-0.583	-1.46	-1.23	-1.73	-1.00	-1.75	-1.47	-1.86	-1.13	-1.87	-1.62
	2.50	-1.57	-0.916	-1.57	-1.36	-1.94	-1.18	-1.92	-1.65	-2.05	-1.32	-2.08	-1.74
10.	2.00	-1.85	-1.05	-1.84	-1.55	-1.91	-1.17	-1.91	-1.62	-1.96	-1.16	-1.94	-1.65
	2.50	-2.09	-1.28	-2.02	-1.75	-2.08	-1.37	-2.11	-1.81	-2.14	-1.42	-2.15	-1.81

### СЕКЦИОННАЯ ТРЕХМЕРНАЯ МОДЕЛЬ ДЕРЕВА

При анализе «правила -3/2» [36] и эффекта немонотонности динамики конкуренции в однородных сообществах деревьев [28] было показано, что двухмерные модели дерева и сообщества достаточно адекватны наблюдаемому в природе. Однако при качественно соответствующем сути дела поведении количественные модельные результаты в некоторых случаях заметно отличаются от реальных. Это может быть связано с несоответствием трехмерного объекта и его двумерного представления. Ниже кратко описан подход к трехмерному моделированию динамики биомассы дерева и конкуренции в сообществе деревьев, исходящий из принципа «минимального угла зрения» [7].

#### Секционная модель свободно растущего дерева

На примере ели введем в рассмотрение секцию – стволовые мутовка с ветвями и междоузлие как элемент архитектуры дерева и, тем самым, выделим секционную структуру дерева [39, 40, 41]. Это дает возможность разложить известную динамику  $V(T)$  биомассы всего дерева в распределенную по высоте дерева (упорядоченную по номерам секций) систему динамик биомасс  $b_i(T)$  составляющих дерево секций ( $T$  – возраст всего дерева). Динамика  $i$ -секции (акропетально –  $i = 0, 1, 2, \dots$ ) начинается с появления на макушке дерева почки, дающей начало секционному осевому междоузлию, которое растет в высоту в течение сезона. В следующем сезоне ситуация повторяется для  $(i + 1)$ -секции.

Рассмотрим соотношение между биомассами реальной  $i$ -секции дерева и целого дерева, используя образ *виртуального  $i$ -дерева*. В момент  $T_i$  инициирования каждой новой  $i$ -секции дерево начинает реализовывать новую *виртуальную* динамику  $V_i(T - T_i)$  биомассы виртуального дерева – верхней части всего дерева, начинающейся с этой  $i$ -секции ( $V_i(x) = 0$  при  $x = T - T_i \leq 0$ ). С нулевой секции начинает реализовываться

виртуальная динамика биомассы виртуального 0-дерева, которая совпадает с реальной динамикой дерева:  $B_0(T) = B(T)$ . В момент  $T_{i+1}$  появляется следующее виртуальное  $(i+1)$ -дерево, вложенное в предыдущие виртуальные деревья. Биомасса реальной  $i$ -секции есть разность биомасс виртуальных  $i$ - и  $(i+1)$ -деревьев

$$b_i(T) = B_i(T - T_i) - B_{i+1}(T - T - \Delta T), \quad (9)$$

где  $\Delta T$  – временной шаг появления виртуальных деревьев и секций.

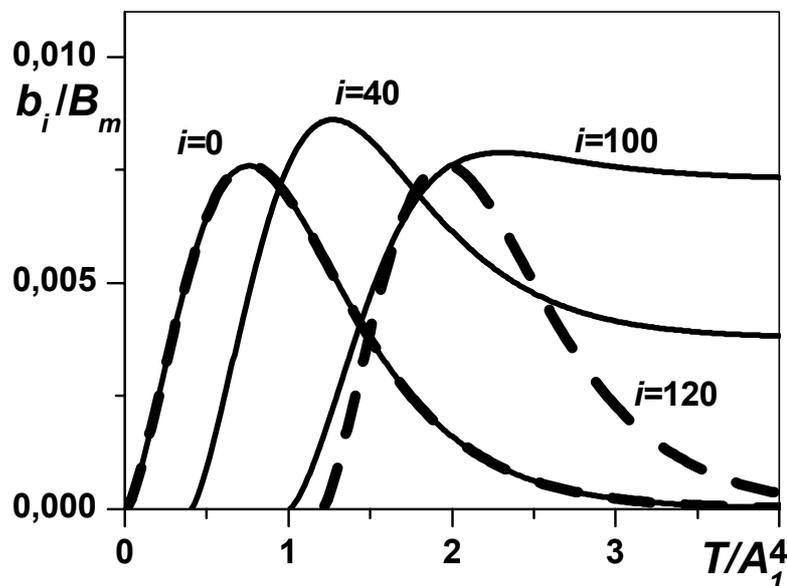
Предполагая функции  $B_i(x)$  монотонными и ограниченными ( $\sigma$ -функции<sup>2</sup>) можно получить ряд интересных (и реальных) свойств динамики биомассы секции. Для описания динамики биомассы  $B_i(T - T_i)$  виртуального  $i$ -дерева выражение, подобное выражению (8), используется далее с заменой параметра  $B_m$  на  $B_{m,i}$

$$B_i(T, H_i) = B_{m,i} \tanh^u(T / A_i). \quad (10)$$

Из процедуры получения выражения (9) следует, что конкретный вид функции  $B(T)$  не существует.

### Акропетальное оголение ствола

Из выражения (9) и предположения об идентичности  $\sigma$ -образных динамик  $B_i(T - T_i)$  виртуальных деревьев следует, что динамика биомассы секции имеет колоколообразную форму, т. е. качественно отличается динамики для дерева. Из этого следует, что биомасса секций с возрастом акропетально оголяется, что действительно имеет место для многих видов деревьев. Колоколообразная форма динамики суммарной массы хвой ветви ели (и, следовательно, яруса из примерно пяти ветвей и соответствующей секции) фактически была продемонстрирована в работе [42] по натурным данным с использованием метода возрастных рядов. На рис. 6 (штриховые линии) представлена динамика биомассы, вычисленная с использованием (9) и (10) для нескольких секций,  $B_{m,i}$  – не зависит от  $i$ .



**Рис. 6.** Динамика биомассы  $i$ -секций, штриховые линии – одинаковые динамики биомассы  $B_{m,i}$  порождающих виртуальных деревьев (10), сплошные – неодинаковые  $B_{m,i}$ ,  $f_0(x) = (1-x)^r$ ,  $x = H_i/H_m$ ,  $r = 3$ , (12).

<sup>2</sup> Термин предложен Д.О. Логофетом.

### Невозможность $\sigma$ -образной динамики фитомассы

В работах [9, 12] при обсуждении двухмерной модели был поставлен вопрос об ограниченности при  $T \rightarrow \infty$  биомассы/фитомассы дерева, который не может быть решен натурным наблюдением. Использование выражения (9) вместе с естественным предположением о связи биомассы и фитомассы показывает, что рост фитомассы дерева неограничен [43], Биологические аргументы для такого вывода см. в работах [44, 45].

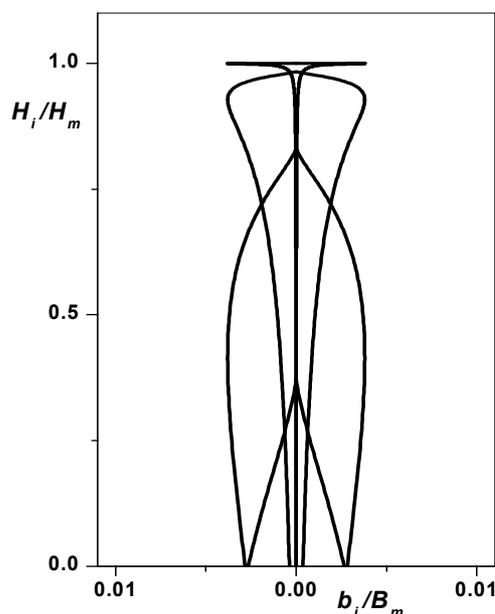


Рис. 7. Динамика распределений биомассы секций по высоте свободно растущего дерева для нескольких возрастов, образование «зонтикообразной» формы дерева.

### Предельная форма свободно растущего дерева

При идентичности динамик  $B_i(x)$  виртуальных деревьев, означающей отсутствие зависимости виртуальной биомассы деревьев от высоты, предельная форма есть небольшое число живых секций на вершине дерева, занимающего область свободного роста – круг, то есть нечто подобное зонтику. На рисунке 7 представлена динамика распределений биомассы секций по высоте свободно растущего дерева для нескольких возрастов  $T$ . Некоторые формы деревьев, например, в саванне указывают, что этот эффект можно встретить в реальности (см. также [41, 44]).

### Распределение биомассы по секциям

Наблюдения форм деревьев многих лиственных (и не только) видов деревьев зрелого возраста показывают, что акропетальное оголение ствола значительно замедляется, если не заканчивается на некоторой высоте (в отличие от идеального случая, рис. 7). Это значит, что динамика биомассы секций с большим номером  $i$  (большой высотой возникновения), возможно сохраняя «колоколообразную» форму, не обязательно стремится к нулю с увеличением возраста секции (рис. 6, сплошные). Для этого достаточно, чтобы величина  $B_{m,i}$  в выражении (10) зависела бы некоторым образом от высоты  $H_i$  появления соответствующего виртуального  $i$ -дерева:

$$B_i(T, H_i) = B_{m,i}(H_i) \tanh^h(T / A_1). \quad (11)$$

При этом следует заметить, что зависимость биомассы  $B_i(T, H_i)$  виртуального  $i$ -дерева от высоты  $H_i$  не отражается в *заданной* зависимости биомассы  $B(T)$  всего *реального* дерева. Очевидно, что из (9) и (11) следует  $B_i(T, H_i) > B_{i+1}(T, H_{i+1})$ . Это соотношение следует также из физических соображений [16]. Можно предположить, что тип зависимости

$$B_m(H_i) = B_0 f_0(x), \quad x = H_i / H_m, \quad (12)$$

который определяет форму распределения биомассы по секциям, может быть специфичным для биоморф деревьев. Функции  $f_0(x)$  должны быть невозрастающими и уменьшаться от 1 в точке  $x = 0$  до 0 в  $x = 1$ .

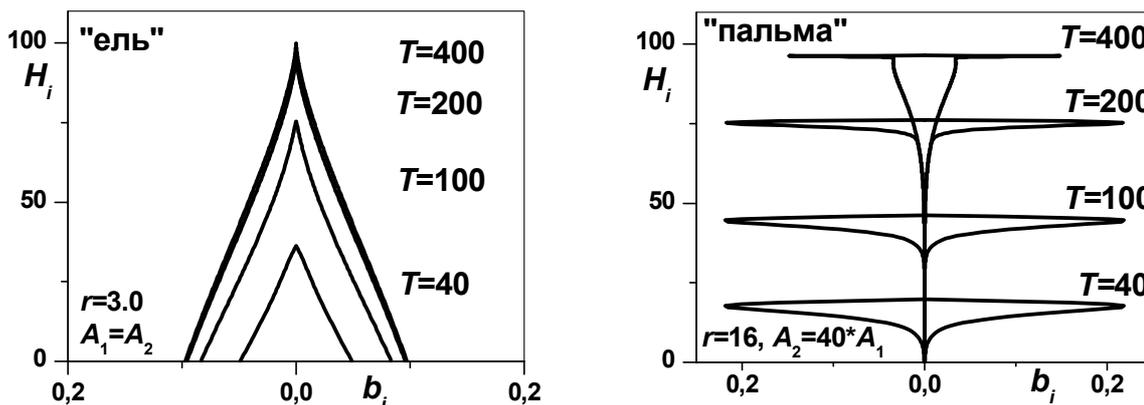


Рис. 8. Динамика распределения биомассы по высоте: «ель»,  $A_1 = A_2 = 100$ ,  $r = 3$ ; «пальма»,  $A_1 = 5$ ,  $A_2 = 200$ ,  $r = 16$ ;  $f_0(x) = (1 - x)^r$ , (12).

Другим источником разнообразия распределений биомассы дерева по секциям (по высоте) в рамках данной модели является соотношение масштабов времени  $A_1$  и  $A_2$  динамики биомассы и высоты в (10) и (7). На рисунке 8 представлены два примера распределения биомассы дерева по высоте ( $f_0(x) = (1 - x)^r$ ), иллюстрирующие сказанное (более подробно см. [43]).

### Модель динамики веточной структуры дерева

Реальная секция *дерева* включает в себя (рис. 9) междоузлие (часть ствола) и мутовку ветвей 1-го порядка (для ели около *пяти* ветвей, [42]). В течение первого года существования секция дерева состоит из собственно междоузлия, а ветви яруса появляются через год. Таким образом, биомассу  ${}^1br_i$  каждой ветви 1-го порядка  $i$ -ой секции *ели* можно вычислить по формуле

$${}^1br_i(T - T_i - \Delta T) = ({}^0b_i(T - T_i) - {}^0b_i(T - T_i)) / 5, \quad (13)$$

где в правой части используется выражение (9) для биомассы  ${}^0b_i$   $i$ -секции дерева и  ${}^0b_i$  есть биомасса междоузлия  $i$ -секции, если таковая (биомасса) имеется.

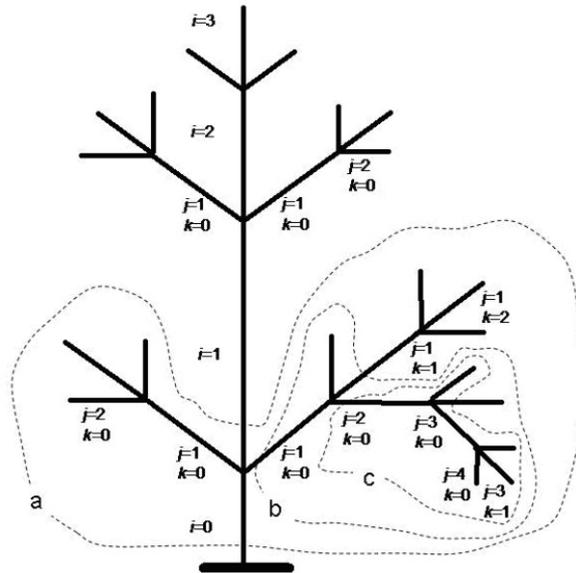
Структура ветви любого порядка, вообще говоря, такая же, как всего дерева – ветвь может быть представлена состоящей из последовательного ряда секций, каждая из которых порождается парой смежных *виртуальных ветвей* того же порядка и состоит из междоузлия и появляющегося через год мутовки из *двух* (для ели) ветвей следующего порядка. Для простоты формул полагаем, что свойства виртуальных ветвей  $j$ -порядка и порожденных ими секций  $j$ -ветви не зависят (кроме сдвига по времени, т. е. индекса  $k$ , который далее принимаем  $k = 0$ ) от их положения на *реальной*

$j$ -ветви. В отличие от этого для виртуальных  $i$ -деревьев вид зависимости от высоты их появления влияет на распределение биомассы дерева по высоте [43].

Применяя рассуждения [43], приводящие к формуле (9), но теперь для биомассы  ${}^j b_i$   $k$ -секции ветви  $j$ -го порядка из яруса  $i$ -секции дерева, получаем

$${}^j b_i(T - T_i - (j + k)\Delta T) = {}^j b_{r_i}(T - T_i - (j + k)\Delta T) - {}^j b_{r_i}(T - T_i - (j + k + 1)\Delta T), \quad (14)$$

где в правой части представлена разность биомасс смежных виртуальных  $k$ - и  $(k+1)$ -ветвей  $j$ -ветви  $i$ -секции дерева.



**Рис. 9.** Схема секции ( $i$ ) дерева и ветви 1-го и высших порядков ( $j$ ). Выделены контурами: а – секция  $i = 0$  дерева с ярусом ветвей 1-го порядка, б – секция  $k = 0$  ветви 1-го порядка 0-секции дерева с ярусом ветвей 2-го порядка, с – секция  $k = 0$  ветви 2-го порядка с ярусом ветвей 3-го порядка.

Ветви одинакового порядка, принадлежащие  $i$ -секции свободно растущего дерева, имеют одинаковые характеристики (азимутальная симметрия). Из этого следует, что для вычисления динамики биомассы  ${}^{j+1} b_{r_i}$  ветви порядка  $j+1$ , являющейся частью яруса  $k$ -секции  $j$ -ветви и соответствующих ветвей  $i$ -секции дерева порядков от  $j$  до 1, можно использовать аналогичную формуле (13) рекуррентную формулу

$${}^{j+1} b_{r_i}(T - T_i - (j + k + 1)\Delta T) = ({}^j b(T - T_i - (j + k)\Delta T) - {}^j b_{r_i}(T - T_i - (j + k)\Delta T)) / 2 \quad (15)$$

В формулах (13) - (15) все функции равны нулю для значений аргументов  $\leq 0$ .

Характер динамики биомассы ветвей высших порядков существенно отличается от ветвей 1-го порядка дерева. Дело в том, что динамика биомассы виртуальных деревьев, порождающая секции дерева и их ярусы, описывается  $\sigma$ -образной функцией и, соответственно, динамика биомассы секции дерева, согласно формуле (9), описывается колоколообразной функцией. Такая функция, уменьшаясь со временем, остается положительной. Соответственно, скелетные ветви (1-го порядка) яруса этой секции, вообще говоря, весьма долгое время могут не отмирать (см. ниже). Поскольку, в отличие от динамики биомассы дерева (0-ветвь,  $\sigma$ -функция), динамика биомассы виртуальной ветви 1-го порядка, порождающая секции с ярусами ветвей 2-го порядка, описывается колоколообразной функцией, то ветви 2-го и следующих порядков, в отличие от ветвей 1-го порядка, имеют конечное время жизни и, соответственно, возможный максимальный порядок ветвей невелик.

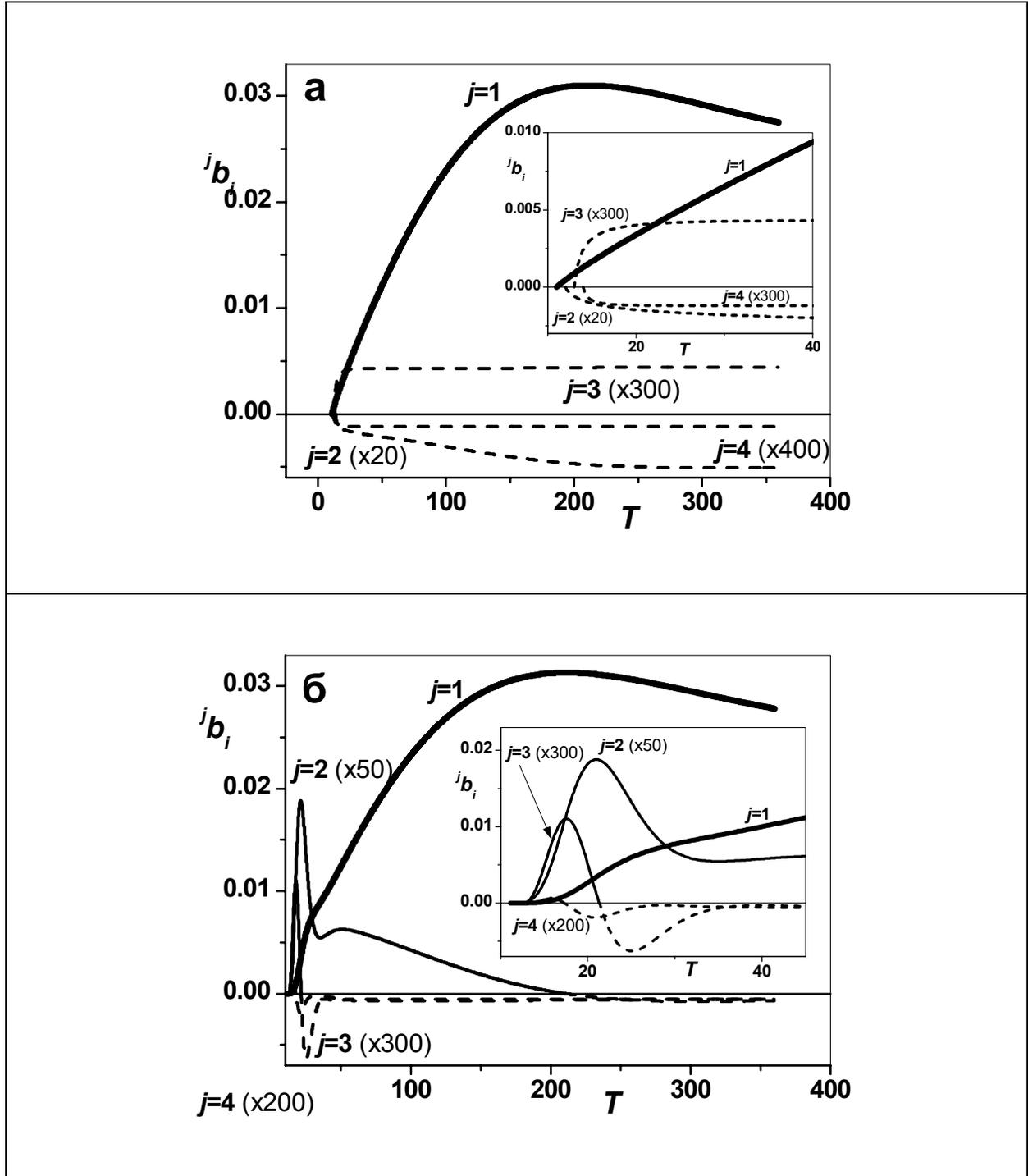
Следует отметить, что рекуррентные выражения (14) и (15) имеют физический и биологический смыслы в течение первых интервалов времени, когда эти выражения и члены в их правых частях положительны, продолжение этих выражений после таких интервалов обычно знакопеременное и не должно приниматься во внимание (см. рис. 10, штриховые линии). В частности, если биомасса какой-либо  $j$ -ветви в какой-то момент после (или при) появления ветви, стала меньше или равна нулю, то сама ветвь и все ветви высших порядков на этой ветви с этого момента отсутствуют, даже если при этом соответствующие выражения (14) и (15) для них положительны.

### Веточная структура ели

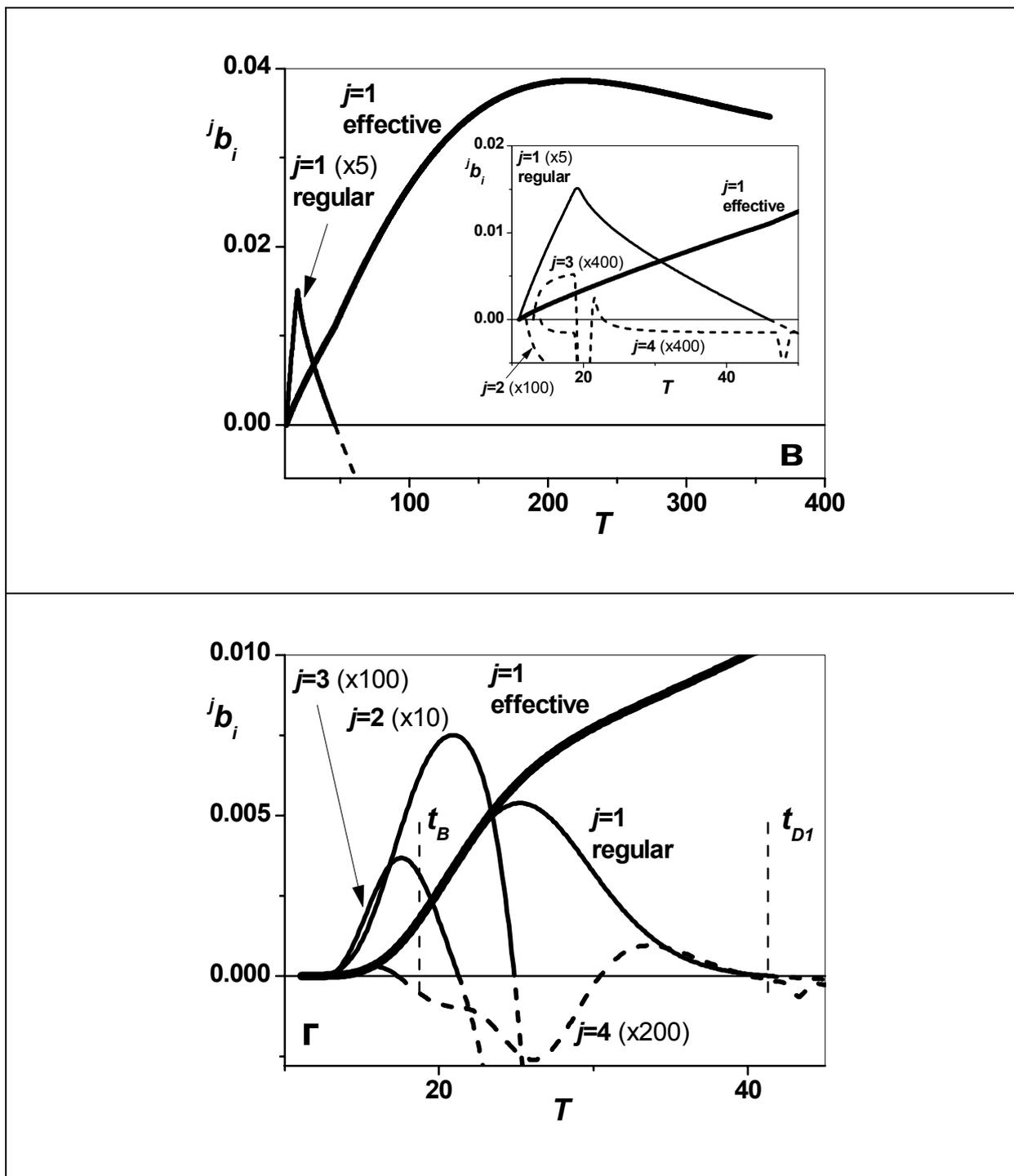
В работе [42] приведены, по-видимому, наиболее детальные на сегодня натурные данные о веточной структуре свободно растущей под Москвой ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.). А именно: 1) максимальный порядок ветвей – 4; 2) длительность жизни скелетных (1-го порядка) ветвей равна 30 годам и более (половина ветвей доживает до 25 лет)», межмутовочных ветвей (междоузлий) – 7-10 лет, ветвей 2-го порядка – «13 лет, половина ветвей доживает до 10 лет», ветвей 3-го и 4-го порядков – «до 8 лет, половина ветвей доживают до 5 лет»; 3) суммарная масса хвои скелетной ветви – сумма биомассы живых ветвей всех порядков на этой ветви – максимальна в возрасте 10 лет, причем практически независимо от величины этой биомассы. Все значения отсчитываются от собственного момента появления ветви. Как можно понять из приведенных выдержек, эти натурные данные могут быть сгруппированы в две выборки по наборам значений длительности жизни ветвей четырех порядков: первая – 30, 13, 8 и 8 лет и вторая – 25, 10, 5 и 5 лет. Далее численные значения временных модельных и натуральных величин приводятся без сопровождения единицами измерения, подразумевая последние равными году.

Задача приложения модели состоит в поиске значений параметров модели (14) и (15) наиболее близко приближающих соответствующие модельные величины к натурным данным. В данной работе в качестве последних были взяты времена жизни ветвей  $j$ -порядка  $t'_{D,j} = \bar{t}_{D,j} + j$  (для  $k=0$ ), отсчитываемые от момента появления соответствующей  $i$ -секции дерева, где  $\bar{t}_{D,j}$  – натурный *собственный* (от собственного момента появления) возраст отмирания  $j$ -ветви. Для первой выборки обсуждаемых натуральных данных:  $t'_{D,1}=31$ ,  $t'_{D,2}=15$ ,  $t'_{D,3}=11$ ,  $t'_{D,4}=7$  или в виде вектора  $-\mathbf{T}'_D=(31,15,11,7)$ . Значение  $\bar{t}_{D,4}$  бралось отличным от соответствующей величины из работы [42], т.к. очевидно, что разность  $\bar{t}_{D,3} - \bar{t}_{D,4}$  не может быть меньше 1. Приведенное в цитируемой работе фактическое равенство  $\bar{t}_{D,3} = \bar{t}_{D,4}$ , по-видимому, может указывать на меру погрешности определения возраста ветви.

Поиск осуществлялся с использованием т.н. алгоритма *simulation annealing* (SA) [46] путем минимизации суммы квадратов отклонений модельных значений  $t_{D,j}$ , полученных для каждого набора значений параметров модели, от приведенных выше значений натуральных величин  $t'_{D,j} = \bar{t}_{D,j} + j$  ( $j=1, \dots, 4$ ). Кроме того, был добавлен аналогичный квадратичный член для времени максимума биомассы 1-ветви, для которого в работе [42] приведено только одно значение  $t_{M,1} = 11$ .



**Рис. 10. а.** Динамика биомассы 1-ветви и фиктивная динамика ветвей высших порядков при использовании только «чистой» модели (выражения (13) – (15)); **б.** влияние дополнения модели модельной имитацией начального торможения роста дерева. Штриховыми линиями представлены фиктивные продолжения кривых (см. текст). Значения параметров модели:  $A_1 = 219.0$ ,  $r = 0.665$ ,  $\mu = 1.83$ ,  $\tau_w = 9.0$ ,  $w = 2.64$ ; (см. продолжение рисунка на следующей странице).



**Рис. 10.** (продолжение, начало см. на предыдущей странице). **в.** влияние дополнения «чистой» модели (13) - (15) учетом наличия у реальной ели межмутовочных ветвей и их роли в судьбе регулярных ветвей. **г.** результат включения в модель (13) - (15) как имитации начального торможения роста ели, так и влияния межмутовочных ветвей на динамику регулярных ветвей первого порядка. Показана совместная динамика биомасс регулярной и межмутовочной 1-ветвей (эффективная биомасса). После отмирания регулярных 1-ветвей эта динамика продолжается новыми межмутовочными. Указаны моменты появления межмутовочной биомассы –  $t_B$  и отмирания регулярной 1-ветви –  $t_{D1}$ . Натурные данные  $T'_D = (31, 15, 11, 8)$  взяты для секции  $i = 10$ . Параметры  $t_B = 8.7$ ,  $\beta = 1.235$ . Штриховыми линиями представлены фиктивные продолжения кривых (см. текст).

Непрерывными параметрами поиска в данной работе являются  $A_1$ ,  $r$ ,  $\mu$  где  $r$  – параметр в функции  $f_0(x) = (1-x)^r$  в (12), которая дает распределение биомассы по высоте (рис. 12), ассоциирующееся с елью обыкновенной [42]. Приведенная (рис. 10а, б, в) динамика биомасс ветвей для модельных промежуточных вариантов конструкции веточной системы ели получена с использованием параметров, найденных сначала для *полной* конструкции (рис. 10г). Поскольку автором натуральных данных не была указана высота (порядок мутовки) отобранных скелетных ветвей, нами принято, что они находились на высоте 10-ой мутовки ( $i = 10, \approx 1.5$  м).

На рисунке 10а сплошными линиями показана модельная динамика биомасс ветвей для случая отсутствия биомассы междоузлий  $^j b_i \equiv 0$  в (15) при найденных параметрах  $A_1 = 219.0$ ,  $r = 0.665$ ,  $\mu = 1.83$ . Штриховыми линиями (как и на других рисунках) показана *фиктивная* динамика биомассы для отсутствующих 2-, 3- и 4-ветвей, которую как указывалось выше, не следует принимать во внимание. Для этой простейшей конструкции поиск не дал удовлетворительной комбинации параметров. Имеется только ветвь 1-го порядка, которая не отмирает за 350 летний модельный период (см. таб. 2).

### Начальное торможение роста ели

Для ели характерна способность, находясь в угнетении, весьма долгое время практически сохранять постоянной биомассу, и при улучшении условий продолжить рост [47]. Ель также весьма медленно растет до 10-15 лет, обычно начиная рост под березовым пологом, т. е. в довольно густом травяном покрове. Имитационный учет такой особенности в выражении (7) с помощью множителя  $k_w(T)$

$$H(T) = H_m k_w(T) \text{th}(T / A_1), k_w(T) = \text{th}^w(T / \tau_w), \quad (16)$$

где  $w$  и  $\tau_w$  – параметры модели, дополнительные к указанным выше, позволяет несколько улучшить результат поиска. На рисунке 11 показано влияние множителя  $k_w$  на начальный участок динамики высоты дерева, а на рисунке 10б соответствующая динамика биомассы  $j$ -ветвей. Как видно из таблицы 2, улучшение незначительно: хотя имеются ветви всех 4-х порядков, но 1-ветвь не отмирает на протяжении, по крайней мере, 350 модельных лет, а продолжительность жизни 2-ветви значительно больше требуемой.

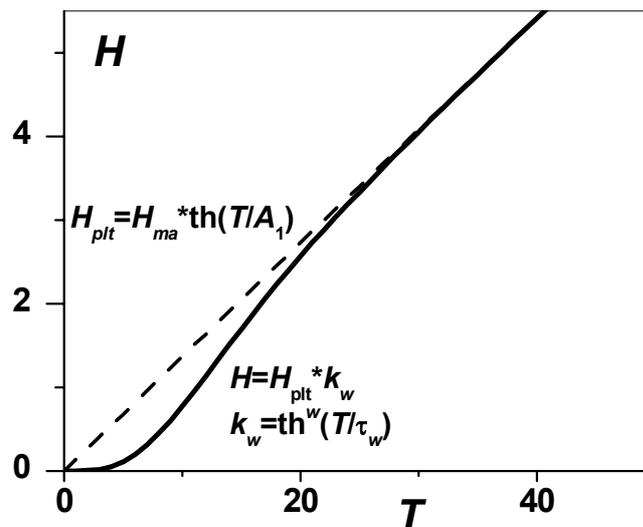


Рис. 11. Начальное торможение роста ели,  $\tau_w = 9.0$ ,  $w = 2.64$ .  $H_{\text{plt}}$  – изометрический рост [16].

## Межмутовочные ветви

Такие ветви появляются из т.н. спящих почек средней и нижней части междоузлия ствола [42] в результате внезапного изменения интенсивности света [48, 49], приводящего применительно к рассматриваемой модели к увеличению  $B_{m,i}$  в выражении (11). Схематично соответствующий процесс, по-видимому, может быть представлен следующим образом.

Регулярные ветви всех порядков на дереве образуются из регулярных боковых (пазушных) почек, закладываемых в сезон предшествующий тому, в котором они начнут разворачиваться в побеги (ветви). При этом их устройство и свойства довольно жестко детерминированы [44] и соответствуют существующим на момент закладки почек условиям, выражающимся в величине параметра  $B_m$  в формуле (8). Если эти условия изменились (например, улучшились) и соответствующее значение  $B_m$  увеличилось, то для сохранения «гармонии» (например, с пропускной способностью транспортной системы ассимилятов) имеющиеся регулярные ветви должны бы изменить свои свойства, но они соответствуют условиям на момент их появления и измениться не могут. Модель (13) - (15) для динамики биомассы ветви вместе с известной особенностью растительного организма – наличием т.н. «спящих» и придаточных (адвентивных) почек – подсказывают возможный способ решения этой проблемы, который вероятно, объясняет также и функцию «межмутовочных» ветвей.

Предположим, что в момент  $t_B$  (рис. 10г) параметр  $B_m$  изменяется до величины.

$$B'_m = \beta B_m \quad (17)$$

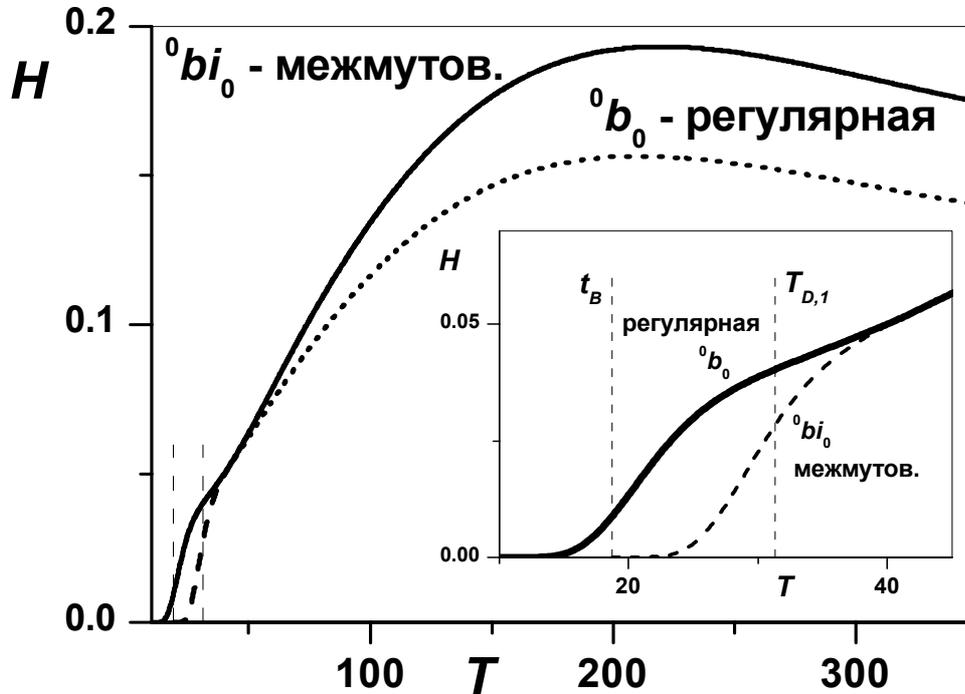
В этот момент начинает функционировать одна или несколько адвентивных почек секции дерева, давая старт новой реализации биомассы секции дерева – межмутовочным ветвям секции, суммарно соответствующим новому значению параметра  $B'_m$ . Биомасса этих ветвей фактически есть биомасса междоузлия  ${}^j b_i$  в формуле (15) для биомассы *регулярной* ветви. Согласно этой формуле по мере роста межмутовочной биомассы биомасса регулярной ветви уменьшается, и ветвь отмирает в момент  $t_{D,1}$  (рис. 12). До этого момента ( $T \leq t_B$ ) динамика биомассы секции описывается формулой (9) с исходным значением  $B_m$ , а после ( $T > t_B$ ) с новым значением  $B'_m$  (рис. 12, сплошная). Таким образом, межмутовочные ветви вытесняют регулярные. Следует заметить, что факт *одновременного* отмирания регулярных 2-ветвей и роста новых побегов из *спящих* почек на осевых частях скелетных 1-ветвей был отмечен в натуральных исследованиях [49].

Межмутовочная секция описывается той же моделью (7) - (8), что и регулярная, но параметры ее могут отличаться, что реализуется с помощью соответствующих коэффициентов. В данной работе использованы сдвиг начала роста межмутовочной биомассы  $t_B$  и безразмерный коэффициент  $\beta$  в (17) в качестве дополнительных параметров поиска.

На рисунке 10в показана модельная динамика биомассы ветвей 0-секции, рассчитанная по формулам (14), (15) при учете влияния только межмутовочной биомассы секции дерева, динамика которой иллюстрируется на рис. 12. Имеется ветвь только 1-го порядка, время отмирания которой существенно отличается от натурального (табл. 2).

На рисунке 10г приведена динамика системы ветвей 0-секции ели для первой выборки  $\mathbf{T}'_D = (31, 15, 11, 8)$  при совместном учете в модели как начального торможения, так и появления межмутовочных ветвей. Имеются ветви всех 4-х порядков, времена жизни которых (табл. 2) удовлетворительно согласуются с натурными данными. Результат поиска есть вектор  $\mathbf{T}_D$ , который при округлении элементов до ближайшего

целого совпадает с заданным вектором  $\mathbf{T}'_D$ , и время  $t_{M,1} = 14.86$  от появления 0-секции дерева до достижения максимума биомассы 1-ветви, натурное значение которого, по-видимому, не определялось. Соответствующие параметры модели для обеих выборок натуральных данных [42] приведены в табл. 3.



**Рис. 12.** Смена регулярной динамики биомассы 0-секции  ${}^0b_0$  дерева (сплошная и пунктир) динамикой  ${}^0bi_0$  новой межмутовочной секции (штриховая и сплошная), которая соответствует увеличившейся биомассе виртуального 0-дерева. На врезке начальный участок.

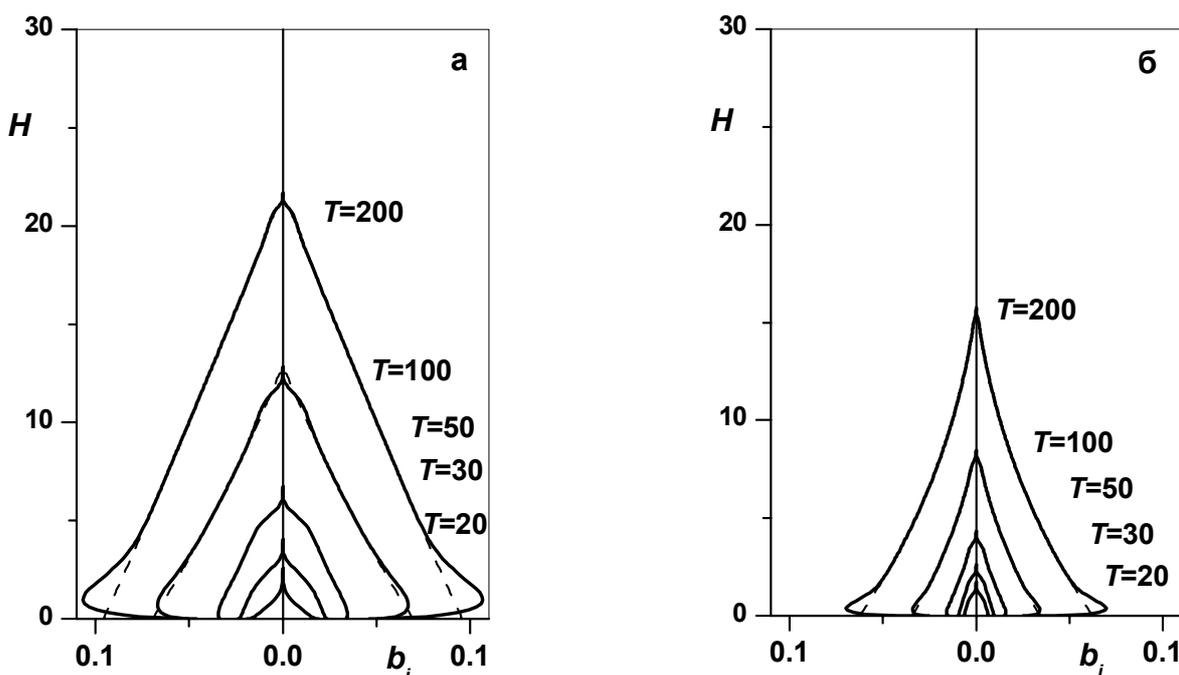
**Таблица 2.** Натурные (выборки 1 и 2, полужирный; [42]) и модельные значения возраста (от появления соответствующей секции дерева) отмирания  $j$ -ветвей дерева  $t_{D,j}$  для различных конструкций модели структуры ветвей ели (см. текст),  $t_{M,1}$  – время достижения максимума биомассы 1-ветви; секция дерева  $i = 10$

Вариант модели	$t_{D,1}$	$t_{D,2}$	$t_{D,3}$	$t_{D,4}$	$t_{M,1}$
Натурные данные, выборка 1, $\mathbf{T}'_D$	31	15	11	«7»	–
(14), (15), $k_w \equiv 1, {}^jbi_i \equiv 0$ , (рис. 10а)	>350	–	–	–	201.09
(14), (15), $k_w = \text{th}^w(T / \tau_w), {}^jbi_i \equiv 0$ , (рис.10б)	>350	200.71	11.327	7.3063	211.10
(14), (15), $k_w \equiv 1, {}^0bi_0 \neq 0$ , (рис. 10в)	35.946	–	–	–	9.118
(14), (15), $k_w = \text{th}^w(T / \tau_w), {}^0bi_0 \neq 0$ , (рис.10г)	31.303	14.859	11.246	7.3063	15.240
Натурные данные, выборка 2, $\mathbf{T}'_D$	26	12	8	«5»	11
(14), (15), $k_w = \text{th}^w(T / \tau_w), {}^0bi_0 \neq 0$	26.137	11.641	7.5784	5.08921	11.349

**Таблица 3.** Найденные для двух натуральных выборок (Табл. 2,  $T'_D, t_{M,1}$ , по [42]) параметры полных моделей веточной структуры ели, секция  $I = 10$

$T'_D, t_{M,1}$	$A_1$	$r$	$\mu$	$\tau_w$	$w$	$t_B$	$\beta$
(31,15,11,7), 14	219.06	0.66487	1.8303	8.9940	2.6372	8.7005	1.2351
(26,12,8,5), 12	344.58	1.1197	1.8606	5.3834	3.0208	7.5074	1.3265

На рисунке 13 приведены модельные распределения биомассы секций дерева по высоте для найденных параметров модели для обеих выборок (штриховой линией – без учета начального торможения роста). Как и следовало ожидать, влияние начальных особенностей динамики биомассы дерева заметно лишь для нижних секций дерева.



**Рис. 13.** Динамика распределения биомассы дерева по высоте при найденных параметрах модели (Табл. 3), штриховые – без учета начального торможения роста ели, для натуральных выборок: **а.** (31,15,11,7),  $r = 0.665$ ,  $\mu = 1.83$ ; **б.** (26,12,8,5),  $r = 1.120$ ,  $\mu = 1.86$ ;  $H_m = 30$ ,  $B_m = 30$ .

Согласно [42], натурные данные показывают, что у дерева любого возраста масса хвои скелетной ветви ели достигает максимума в одном и том же возрасте ветви. На рисунке 14 для двух натуральных выборок при найденных для них наборах параметров модели (табл. 3) приведены зависимости времен жизни  $T_{D,j}$  ветвей четырех порядков и времени  $t_{M,1}$  достижения максимума биомассы 1-ветви от высоты  $H_{ap}$  появления соответствующей секции дерева. Как видно, для обеих выборок это утверждение вполне справедливо. Характерно также, что величины  $T_{D,j}$  слабо меняются с высотой появления  $H_{ap}$  соответствующего виртуального дерева, в особенности для ветвей  $j > 1$ . При этом для обеих выборок модельные величины  $T_{D,2}(H)$  и  $t_{M,1}(i)$  весьма близки друг к другу на всех высотах.

В рамках обсуждаемой модели это можно расценивать, как свидетельство того, что эти характеристики при  $j > 1$  в большей степени определяются генетическими свойствами дерева, нежели экологическими условиями, хотя весьма вероятно, что описанное выше начальное торможение роста связано с взаимодействием с окружающей средой.

По-видимому, было бы целесообразно проведение более детальных подобных натуральных исследований. В связи с этим можно также заметить, что некоторые параметры модели (например,  $\mu$  и  $r$ ) весьма перспективны для ранжирования деревьев по степени их «продвинутости» в процессе эволюционного формообразования.

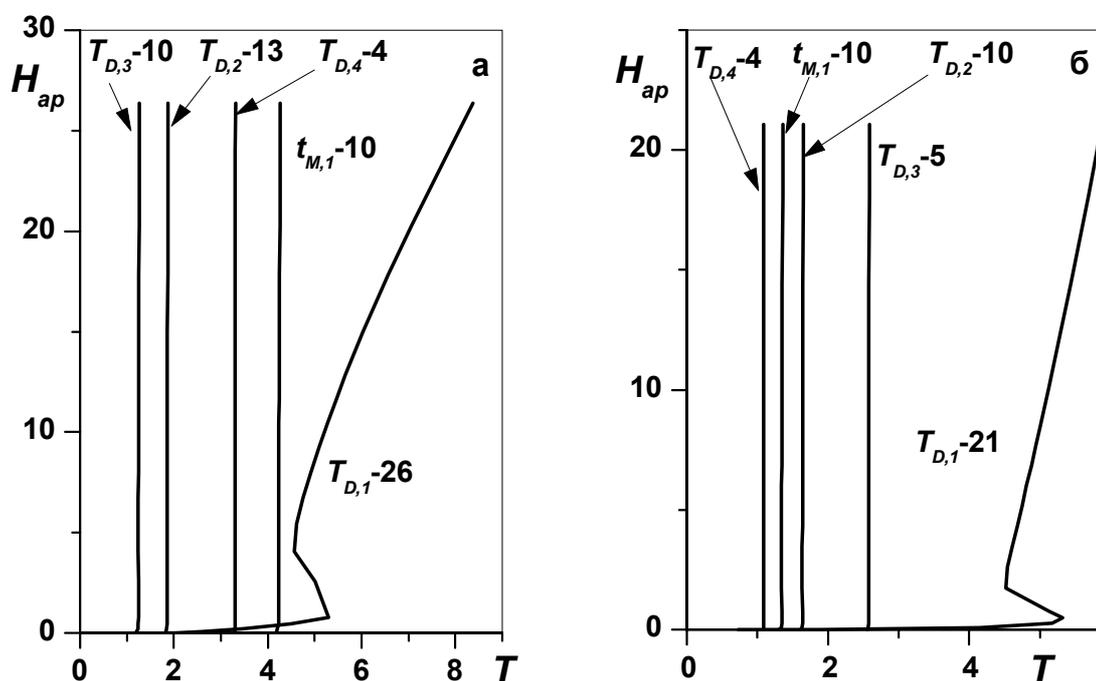


Рис. 14. Зависимости времен жизни ветвей  $T_{D,j}$  и времени  $t_{M,1}$  достижения максимума биомассы 1-ветви от высоты  $H_{ap}$  появления соответствующей секции дерева при значениях параметров модели, найденных для 10-секции дерева. Натурные выборки **а.** (31, 15, 11, 7) и **б.** (26, 12, 8, 5).

### Секционная модель дерева, растущего не свободно

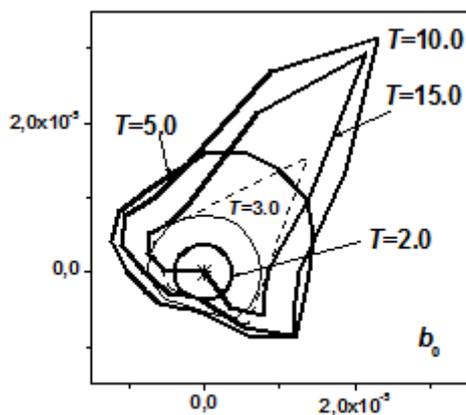
Как и в двумерном случае [9, 12, 20], площадь территории, доступной дереву в сообществе, принимается как мера доступных дереву ресурсов. Свободно растущее дерево, очевидно, имеет годограф азимутального распределения биомассы в форме круга увеличивающегося с возрастом радиуса. Если по какому-то азимуту форма территории не обеспечивает выполнение условий свободного роста, то для этого азимута рост биомассы будет замедляться, и биомасса начнет отмирать. Натурные наблюдения показывают, что нижние соприкасающиеся части крон растут гораздо слабее, чем в противоположных направлениях, а рост верхних не зависит от азимута, что и определяет необходимость использования трехмерных моделей конкуренции в сообществе [50].

### Секция и секторы

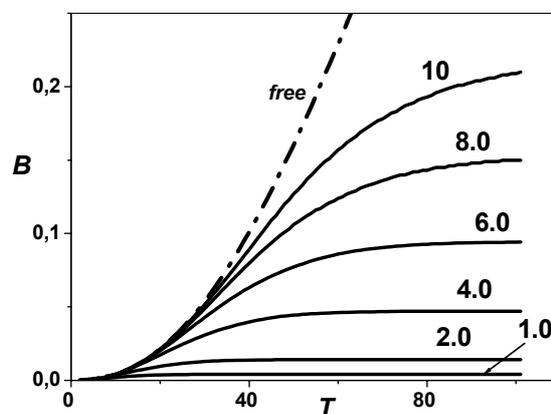
Дерево в сообществе и составляющие его секции используют ресурсы и растут на части территории сообщества – полигоне Вороного (рис. 15, штриховая линия). Разобьем круг свободного роста (угол) и, соответственно, полигон на  $n_s$  одинаковых секторов и к каждому сектору каждой секции применим с соответствующими изменениями уравнение (1) - (6), использованное при двумерном моделировании динамики биомассы дерева [9] (более подробно см. [50]).

На рис. 16 приведены модельные динамики биомассы дерева, растущего на полигоне, изображенном на рис. 15, при различных значениях масштабного коэффициента  $k_s$  (разных значениях площади полигона). В отличие от двумерной

модели секционное дерево, растущее на полигоне *любой* площади (рост «в цилиндре») не отмирает, и его биомасса выходит на некоторое стационарное значение. Механика этого очевидна: биомасса нижних секций со временем отмирает, но появляются свободно растущие секции в верхней части кроны. Из этого вывод: дерево в сообществе отмирает не непосредственно из-за недостатка ресурсов, а из-за соответствующего уменьшения скорости роста дерева в высоту.



**Рис. 15.** Секционная модель дерева, полигон и динамика годографа биомассы 0-секции, несвободный рост.

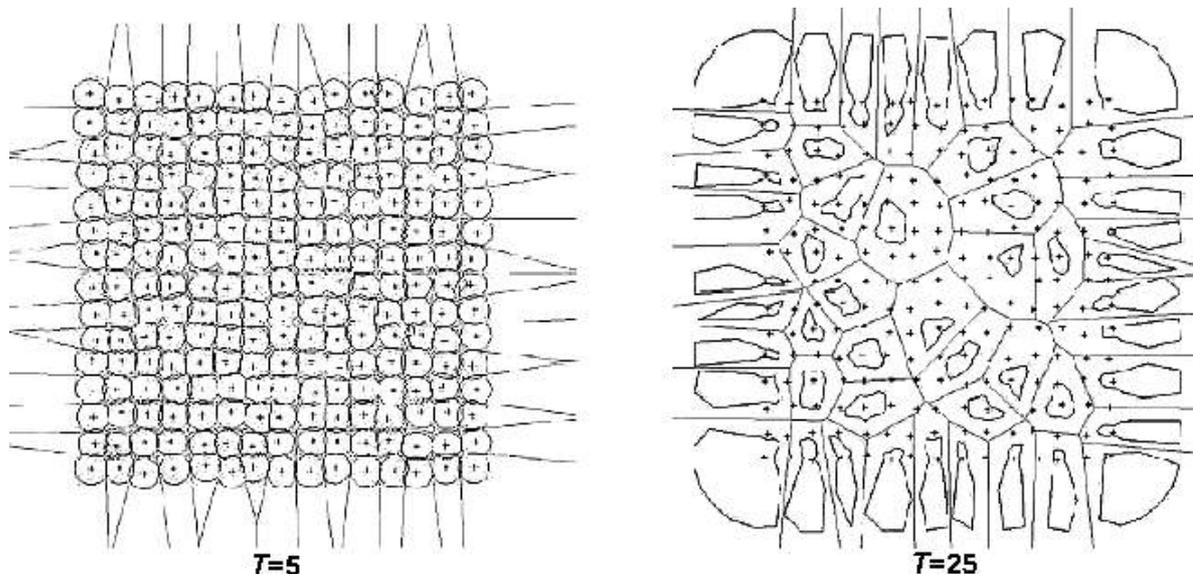


**Рис. 16.** Секционная модель дерева, динамика биомассы для полигона разной площади, несвободный рост.

## СИНХРОННАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ СООБЩЕСТВА ДЕРЕВЬЕВ

В этой промежуточной модели сообщества [51] используется секционная модель дерева, но рост деревьев сообщества в высоту принимается происходящим одинаково для всех деревьев – *синхронно*. Из первого обстоятельства согласно сказанному выше следует неприменимость, вообще говоря, выражения типа (6) как критерия отмирания. Алгоритм *синхронной* секционной модели сообщества деревьев тот же, что для двухмерной модели с указанным исключением.

На рис. 17 представлены для двух моментов времени мозаики Вороного и годографы биомасс деревьев однородного [28] сообщества. В качестве критерия отмирания дерева использовалось соотношение  $B_i < \varepsilon_M B_N$ , где  $B_i$  – биомасса  $i$ -того дерева,  $B_N$  – величина средней биомассы соседних деревьев, параметр  $\varepsilon_M < 1$ . Подобные разные по громоздкости эмпирические соотношения между характеристиками фокального дерева и соседей используются в качестве индексов конкуренции во многих работах по эмпирическому анализу влияния окружения дерева на его рост [52]. Рисунок демонстрирует т.н. краевой эффект, когда конечное по численности и исходно достаточно густое сообщество деревьев более интенсивно изреживается внутри сообщества и менее вблизи границы, т.е. ситуацию, наблюдаемую и в двумерном варианте модели. Согласно выводу предыдущего раздела проблема моделирования здесь состоит в поиске теоретической (алгоритмической) зависимости роста дерева в высоту от имеющегося у него ресурса, т.е. в переходе к т.н. *асинхронной* модели роста деревьев в сообществе.



**Рис. 17.** Синхронная секционная модель сообщества деревьев. Схема близкого к решеточному размещения деревьев и годографы биомасс живых деревьев для двух моментов изреживания сообщества.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Краткое изложение работ, выполненных в соответствии с «принципом минимального угла зрения» применительно к анализу динамики дерева и сообщества деревьев, показывает, что этот подход позволяет достаточно эффективно и экономно описывать объект и анализировать основные механизмы его функционирования. Ряд элементов двумерных моделей (мозаика Вороного, свободно растущее дерево, уравнение динамики биомассы) оказались полезными при переходе к трехмерному описанию, позволяющему глубже анализировать те же объекты и приступать к другим. Новые элементы (виртуальное дерево, секция как элемент архитектуры дерева) позволяют достаточно просто перейти к трехмерным представлениям, объяснить ряд известных фактов и сделать новые выводы. Все это позволяет также по-новому и с новой техникой подойти к некоторым задачам смежных областей науки о растениях – дальний транспорт ассимилятов [53], связь морфотипа растения с экологическими факторами и т. п.

Отдельные части работы были поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований, гранты №№ 95-04-12935, 03-04-48616, 06-04-49366. Вычислительные ресурсы предоставлялись Межведомственным суперкомпьютерным центром.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Monsi M., Saeki T. Uber den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung fur die Stoffproduction. *Jap. J. Bot.* 1953. V. 14. № 1. P. 22–52.
2. Хильми Г.Ф. *Теоретическая биогеофизика леса*. М.: Изд. АН СССР, 1957. 266 с.
3. Бихеле З.Н., Молдау Х.А., Росс Ю.К. *Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги*. Л.: Гидрометеиздат, 1980.
4. Hogeweg P., Hesper B. Crowns crowding: an individual oriented model of the Acanthaster phenomenon. In: *Acanthaster phenomenon*. Ed. Bradbury R. Springer, 1990. P. 169–187. (Lecture Notes in Math. Biol.).
5. Munro D.D. Forest growth models. A prognosis. In: *Growth Models for Tree and Stand Simulation*. Ed. Fries J. Stockholm: Royal College of Forestry, 1974:7–21. (Research notes - Dept. of Forest Yield Research; nr. 30).

6. Dale V.H., Doyle T.W., Shugart H.H. A comparison of tree growth models. *Ecol. Model.* 1985. V. 29. P. 145–169.
7. Галицкий В.В., Тюрюканов А.Н. О методологических предпосылках моделирования в биогеоценологии. В.: *А.Н. Тюрюканов. Избранные труды*. Изд. РЭФИА, 2001. С. 94–108.
8. Раменский Л.Г. 1929. К методике сравнительной обработки и систематизации списков растительности и других объектов, определяемых несколькими несходно действующими факторами. В.: *Л.Г. Раменский. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова*. Л.: Наука, 1971. С. 34–56.
9. Галицкий В.В. Моделирование сообщества растений: индивидуально-ориентированный подход. I. Модель растения. *Изв. АН*. 1999. № 5. С. 539–546. (Сер. биол.).
10. Bertalanfy L. von. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*. 1938. V. 10. № 2. P. 181–213.
11. Галицкий В.В., Комаров А.С. О моделировании роста растений. *Изв. АН СССР*. 1979. № 5. С. 714–723. (Сер. биол.).
12. Galitskii V.V. The 2D modeling of tree community: from «microscopic» description to macroscopic behavior. *For. Ecol. and Manag.* 2003. V. 183. P. 95–111.
13. *Советский энциклопедический словарь*. 2-е изд. М.: Сов. энциклопедия, 1983. 1600 с.
14. Makela A., Hari P. Stand growth model based on carbon uptake and allocation in individual trees. *Ecol. Model.* 1986. V. 33. P. 315–331.
15. Botkin D.B., Janak J.F., Wallis J.R. Some ecological consequences of a computer model forest growth. *J. Ecology*. 1972. V. 60. № 3. P. 849–872.
16. Полетаев И.А. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах. В: *Проблемы кибернетики*. Вып. 16. М.: Наука, 1966. С. 175–177.
17. Галицкий В.В. О коллективном самоугнетении в однородном растительном сообществе и колебательных изменениях биомассы его членов. *ДАН*. 1979. Т. 246. № 4. С. 1013–1015.
18. Галицкий В.В. О влиянии отчуждения части фитомассы на рост растения. *Изв. АН СССР*. 1984. № 6. С. 823–833. (Сер. биол.).
19. Абатуров Б.Д. *Биопродукционный процесс в наземных экосистемах*. М.: Наука, 1979.
20. Галицкий В.В. Моделирование сообщества растений: индивидуально-ориентированный подход. II. Модель сообщества. *Изв. АН*. 2000. № 2. С. 178–185. (Сер. биол.).
21. Мирошниченко Г.Н. Теория и методика изучения внутривидовой конкуренции у растений. *Ботан. журн.* 1955. Т. 40. № 3. С. 408–410.
22. Вороной Г.Ф. 1908. Исследования о примитивных параллелоэдрах. В: *Собрание сочинений*. Т. 2. Киев: Изд. АН УССР, 1952. С. 239–368.
23. Галицкий В.В., Мироненко Е.В. *Мозаика Вороного на плоскости. Алгоритм построения*. Пушино: ОНТИ НЦБИ, 1981. 26 с.
24. Галицкий В.В. О моделировании продукционного процесса в растительном сообществе. В: *Моделирование биогеоценологических процессов*. Под ред. Галицкого В.В. М.: Наука, 1981. С. 104–118.
25. Galitsky V.V. On modelling the plant community dynamics. In: *Cybernetics and Systems Research*. Ed. Trapp R. Amsterdam: North-Holland, 1982. P. 667–682.
26. Галицкий В.В., Абатуров А.В. *Ранжирование сходных древостоев по интенсивности конкуренции путем анализа их контурных планов*. ДАН. 1996. Т. 347. № 3. С. 421–423.
27. Абатуров А.В., Галицкий В.В. О машинной обработке планов древостоев. *Экология*. 1995. № 3. С. 184–192.

28. Галицкий В.В. О динамике интегральной меры конкуренции в сообществах растений различной степени однородности. *Изв. АН. Сер. биол.* 2006. № 2. С. 156–164.
29. Galitskii V.V. Dynamics of competition in uniform communities of trees. *Comm. Ecol.* 2006. V. 7. P. 69–80.
30. White J. Demographic factors in populations of plants. In: *Demography and evolution in plant populations*. Berkeley: University of California Press, 1980. P. 21–48.
31. Yoda K.T., Kira T., Ogawa H., Hozumi K. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (Intraspecific competition among higher plants. XI). *Journal of the Institute of Polytechnics, Osaka City University*. 1963. V. 14. P. 107–129. (Ser. D).
32. Zeide B. Analysis of the  $3/2$  power law of self-thinning. *For. Sci.* 1987. V. 33. № 2. P. 517–537.
33. Weller D.E. A reevaluation of the  $-3/2$  power rule of plant self-thinning. *Ecol. Monogr.* 1987. V. 57. P. 23–43.
34. Lonsdale W.M. The self-thinning rule: dead or alive. *Ecol.* 1990. V. 71. № 4. P. 1373–1388.
35. Norberg R.A. Theory of growth geometry of plants and self-thinning of plant populations: geometric similarity, elastic similarity, and different growth modes of plant parts. *Am. Nat.* 1988. V. 131. P. 220–256.
36. Галицкий В.В. Модельный анализ правила  $-3/2$  для сообщества растений. *ДАН.* 1998. Т. 362. С. 840–843.
37. Mohler C.L., Marks P.L., Sprugel D.G. Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands. *J. Ecol.* 1978. V. 66. P. 599–614.
38. Sprugel D.G. Density, biomass, productivity, and nutrient-cycling changes during stand development in wave-regenerated balsam fir forests. *Ecol. Model.* 1984. V. 54. P. 165–186.
39. Галицкий В.В. О динамике распределения по высоте биомассы свободно растущего дерева. Модельный анализ. *ДАН.* 2006. Т. 407. № 4. С. 564–566.
40. Галицкий В.В. Секционная структура дерева. Модельный анализ вертикального распределения биомассы. *Исследовано в России.* 2008. № 128. С. 1309–1320. URL: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2007/128.pdf> (дата обращения: 11.09.2011).
41. Barthélémy D., Caraglio Y. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form. Structure and Ontogeny. *Ann. Bot.* 2007. V. 99. P. 375–407.
42. Цельникер Ю.Л. Структура кроны ели. *Лесоведение.* 1994. № 4. С. 35–44.
43. Галицкий В.В. Секционная структура дерева. Модельный анализ вертикального распределения биомассы. *Журн. Общ. Биол.* 2010. Т. 71. № 1. С. 19–29.
44. Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Батыгина Т.Б., Шорина Н.И., Савиных Н.П. *Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений*. М.: Академкнига, 2006. 543 с.
45. Тимирязев К.А. *Жизнь растения*. 8-е изд. М.: М. и С. Сабашниковы, 1914. 360 с.
46. Corana A., Marchesi M., Martini C., Ridella S. Minimizing Multimodal Functions of Continuous Variables with the ‘Simulated Annealing Algorithm’. *ACM Trans. Math. Soft.* 1987. V. 13. № 3. P. 262–280.
47. Казимиров Н.И. *Ельники Карелии*. Л.: Наука, 1971. 139 с.
48. Kramer P.J., Kozlowski T.T. *Physiology of trees*. NY.: McGraw-Hill, 1960. 642 p.
49. Трескин П.П. Закономерности морфогенеза скелетной части кроны взрослой ели. В: *Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги*. Л.: Наука, 1973. С. 222–240.

50. Галицкий В.В. Несвободный рост дерева. q3D–модель. *Исследовано в России*. 2006. № 019. С. 191–199. URL: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2006/019.pdf> (дата обращения: 11.09.2011).
51. Галицкий В.В. Синхронная квазитрехмерная секционная модель динамики биомассы сообщества деревьев. *Исследовано в России*. 2006. № 158. С. 1464–1471. URL: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2006/158.pdf> (дата обращения: 11.09.2011).
52. Weigelt A., Jolliffe P. Indices of plant competition. *J. Ecol.* 2003. V. 91. P. 707–720.
53. Галицкий В.В. Модельный анализ динамики дальнего транспорта ассимилятов свободно растущего дерева. *Математическая биология и биоинформатика*. 2009. Т. 4. № 1. С. 1–20. URL: [http://www.matbio.org/downloads/Galitskii2009\(4\\_1\).pdf](http://www.matbio.org/downloads/Galitskii2009(4_1).pdf) (дата обращения: 11.09.2011).

Материал поступил в редакцию 06.11.2011, опубликован 20.01.2012.