

УДК 581.1

Модельный анализ динамики дальнего транспорта ассимилятов свободно растущего дерева

В.В. Галицкий*

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения, Российская академия наук, Пущино, Московская область, 142290, Россия

Аннотация. Рассмотрено модельное описание дальнего транспорта ассимилятов свободно растущего дерева, основанное на оригинальном способе выделения в архитектуре дерева периодически возникающих секций и модельном описании динамики их биомассы. Фотосинтезирующая биомасса (физиологически активная часть массы) секций является в модели транспорта распределенным источником ассимилятов, вмещающим объемом для их транспорта и стоком (затраты на дыхание поддержания, на рост биомассы и на «осаждение» фитомассы – пассивной части массы), стоком является также биомасса корневой секции. Используется «диффузионная» формулировка *mass-flow* механизма (Münch E.) транспорта, цилиндрическая геометрия вмещающего объема секции, и предполагается, что основное сопротивление потоку сосредоточено на границах между секциями. Модель демонстрирует наличие т.н. «дыхательного барьера» из-за степенной зависимости затрат на дыхание от величины биомасс, показывает, что секции по высоте дерева стратифицируются на чередующиеся группы акцепторных (в целом потребляющих ассимиляты) и донорных (отдающих ассимиляты) секций. Акропетальная денудация дерева вызывает снижение с возрастом производства ассимилятов в нижних секциях и возможное из-за этого снижение осмотического давления в секциях должно предотвращаться уменьшением объема клеток, возможно, путем осаждения каллозы.

Ключевые слова: *секционная структура дерева, дальний транспорт, «диффузионная» формулировка механизма, «дыхательный барьер» прорастания, стратификация секций, возрастное снижение осмотического давления.*

1. ВВЕДЕНИЕ

Транспорт веществ в растении вообще и транспорт ассимилятов в частности давно является актуальной темой для физиологии растений и активно исследуется. В монографии А.Л. Курсанова [1] эта проблема, включающая “ряд гипотез, касающихся движущих сил (механизмов) флоэчного транспорта”, характеризуется на момент написания как “дискуссионная” и, видимо, такой она во многом еще остается и сегодня [2].

Задача модельного описания динамики потоков ассимилятов рассматривалась в литературе в связи с исследованием разделения ассимилятов между различными частями растения и оценкой так называемого “отношения корни : побеги” (root : shoot ratio) [3–5]. В работах Thornley [3, 4] изложен соответствующий подход к моделированию растения, наиболее существенным в котором, применительно к рассматриваемой теме, можно считать следующее: 1) перенос ассимилятов предполагается зависящим от разницы концентраций в соседних частях растения и от

* galvv@rambler.ru

некоторого сопротивления; 2) растение считается состоящим из трех компартментов – корень, стебель и лист, и рассматриваются потоки субстрата, используемого для роста; 3) конкретно рассматривается только так называемый экспоненциальный рост, характеризующийся постоянством концентрации субстрата в компартментах.

Данная статья посвящена одному из аспектов проблемы – модельному описанию динамики распределения ассимилятов и их потоков по высоте дерева с помощью трехмерной (учитывающей рост растения в высоту) модели динамики свободно растущего дерева. Последняя основана на предложенном ранее [6] способе выделения в архитектуре дерева периодически возникающих в ходе его роста элементов – секций, и модельного описания их динамики.

В описываемой ниже трехмерной модели дальнего транспорта также используется первое из перечисленных выше предположений, которое не противоречит, по крайней мере, качественно, механизмам транспорта ассимилятов в растении [7] и, в частности, известному механизму mass-flow, предложенному Münch [8]. Вместо второго предположения рассматривается, как следует из вышесказанного, многосекционная модель дерева, вместо третьего – S -образный рост биомассы [9]. Под биомассой здесь понимается физиологически активная часть полной массы растения [9,10], а часть биомассы является еще и фотосинтезирующей.

Разработанные ранее двухмерные (плоские) модели растения и сообщества конкурирующих растений [9–11], многое из которых использовано в данной работе, позволили рассмотреть ряд вопросов, связанных с динамикой растения и конкуренцией в сообществе растений. При этом их анализ показал, что двухмерное представление (моделирование) трехмерных растений и их сообществ имеет свои пределы качественной и количественной адекватности моделируемому объекту. Примеры этого можно найти в двухмерном модельном анализе правила $-3/2$ для растительных сообществ [12], эффекта немонотонности конкуренции в однородных древесных культурах [13, 14], в экспериментальных данных о конкуренции индивидуальных растений [15].

В двухмерном случае в качестве характеристик свободно растущего растения (его имитационной модели) использовались две S -образные (т.е. монотонно возрастающие к некоторому конечному пределу) функции от возраста T растения: $A(T)$ – площадь, необходимая растению для свободного роста в возрасте T , и $B(T)$ – соответствующая биомасса. Форма площади в случае изотропной территории – круг увеличивающегося с возрастом радиуса. В рассматриваемой далее трехмерной модели свободно растущего дерева функция $B(T)$ также считается заданной.

Понятие «свободно растущее растение» было использовано в качестве одного из основных элементов двухмерных моделей растения и сообщества растений [9–11]. Свободно растущее растение по определению не испытывает влияния конкуренции за ресурсы со стороны других растений сообщества, но находится в экологических условиях, создаваемых сообществом, и этим отличается от сходных понятий – “отдельно”, “изолированно”, “открыто” растущее растение – иногда обсуждаемых в литературе [16, 17]. В упомянутых моделях оно является некоторым идеалом, относительно которого рассматривается поведение (угнетаемого) растения. Этот образ позволяет выделить и описать процесс собственно конкуренции из множества разнообразных процессов, в которых участвует и влияние которых испытывает растение в сообществе.

Фотосинтезирующая биомасса секций в рассматриваемой ниже трехмерной секционной модели дальнего транспорта является распределенным по высоте дерева источником ассимилятов, вмещающим объемом для их транспорта и стоком (затраты на дыхание поддержания, на рост биомассы и на “осаждение” фитомассы – физиологически пассивной части массы), стоком является также биомасса корневой секции. В модели используется “диффузионная” формулировка mass-flow механизма

(E. Münch) транспорта ассимилятов, справедливая при малых концентрациях раствора, цилиндрическая геометрия вмещающего объема секции, и считается, что основное сопротивление потоку сосредоточено на границах между секциями. Одной из целей данной работы является разработка инструмента, пригодного для модельного анализа вопросов, связанных с дальним транспортом ассимилятов на уровне целого дерева.

2. СЕКЦИОННАЯ МОДЕЛЬ ДЕРЕВА

Секционная структура дерева

Трехмерность (т.е. учет роста дерева в высоту) для наших целей достаточно просто и наглядно (по крайней мере, для хвойных деревьев бореальных местообитаний) вводится в модель путем выделения в биомассе дерева составляющих ее секций, периодически появляющихся на вершине. Каждая секция может быть сопоставлена с суммарной биомассой одновозрастных ветвей, относящихся к одному узлу (с ветвями) ствола дерева, и соответствующему междуузлию. Такой морфологический способ структурирования дерева не единственный [18], но, как будет видно, вполне конструктивный. В работе [19], посвященной совместному моделированию ксилемного и флоэмного потоков в деревьях, в вычислительных целях используется разбиение ствола в осевом направлении на элементы равной длины. При этом загрузка ассимилятов во флоэму производится в пяти верхних элементах с постоянной интенсивностью, а выгрузка – в пяти нижних при постоянной концентрации ассимилятов. Описываемый ниже алгоритм выделения секционной структуры дерева рассматривался в [6, 20, 21].

Рассмотрим соотношение новой детали, секции биомассы дерева, с соответствующим объектом предыдущего уровня – биомассой всего дерева (рис. 1). Начиная с момента появления каждой новой i -ой секции (стволовые мутовка и междуузлие), дерево начинает реализовывать новую (которая может быть той же самой, что была у предыдущей секции), в определенной степени *виртуальную*, динамику биомассы $B_i(T - T_i)$ *виртуального* i -дерева, где T_i – момент появления виртуального i -дерева. Это относится к верхней части всего дерева, начинающейся с этой секции ($B_i(x) = 0$ при $x = T - T_i \leq 0$). С нулевой секции начинает реализовываться динамика биомассы виртуального 0-дерева, совпадающая с динамикой всего дерева – $B_0(T) = B(T)$. Каждая из этих динамик действительна вплоть до появления новой следующей секции, а затем ее можно считать действительной в части, относящейся к собственно данной секции и виртуальной для следующей секции, поскольку следующая секция реализует аналогичным образом свою динамику.

Очевидно, что биомасса всего дерева есть сумма биомасс всех его секций, имеющих на данный момент времени. Предположим, что с момента появления на макушке дерева новой i -ой секции динамика биомассы виртуального i -дерева, *начинающегося* с этой секции, описывается той же самой (что непринципиально) функцией свободного роста $B_i(T - T_i) = B_0(T - T_0)$, что и для всех предыдущих секций дерева. В этом случае она совпадает с функцией для всего дерева и сдвинута на момент времени появления i -ой секции. Вплоть до появления следующей $(i+1)$ -ой секции эта функция описывает также и динамику биомассы i -ой секции. То же самое можно сказать и о следующей $(i+1)$ -ой секции, но уже с учетом сдвига на момент ее появления. После появления $(i+1)$ -ой секции динамика биомассы i -ой секции может быть вычислена как разность биомассы i -дерева, начинающегося с этой секции, и биомассы виртуального $(i+1)$ -дерева, начинающегося с $(i+1)$ -ой секции.

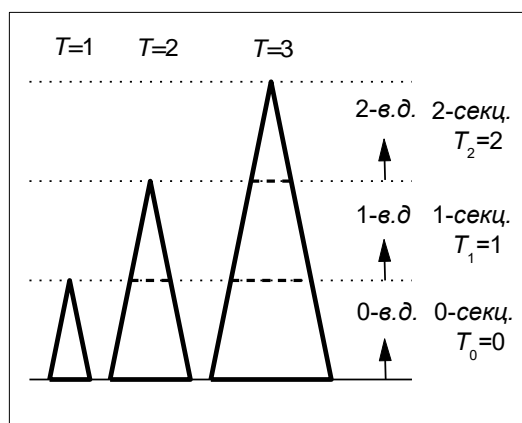


Рис. 1. Схематическое изображение системы виртуальных деревьев и соответствующих секций для первых трех моментов, предшествующих моменту появления каждого нового виртуального дерева, толстая линия – виртуальное 0-дерево, стрелки обозначают момент и высоту появления i -дерева и соответствующей секции.

Таким образом, если секции биомассы дерева появляются с шагом по времени ΔT , то секция, появившаяся в момент T_i будет иметь зависимость биомассы от времени

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

где все функции от отрицательного аргумента равны нулю. Легко видеть, что, просуммировав такие “парциальные” функции по всем имеющимся на данный момент секциям, мы получим заданную функцию $B(T)$ для всего дерева.

И.А. Полетаев показал [22], что рост дерева в высоту физически ограничен необходимостью подъема влаги и может быть описан с помощью функции гиперболического тангенса

$$H(T) = H_m \tanh(T / A_2). \quad (2)$$

В соответствии с этим в двухмерных моделях [9, 10] в качестве биомассы свободно растущего дерева было использовано

$$B(T) = B_m \tanh^\mu(T / A_1), \quad (3)$$

где B_m, A_1, H_m, A_2 – размерные параметры и μ – аллометрический параметр, в случае изометрии равный 2.

Акропетальная денудация ствола

Из выражения (1) следует, что вид зависимости от времени биомассы секции $b_i(T)$ может качественно отличаться от зависимости $B(T)$ для всего дерева. Если полагать, что все дерево имеет S -образную функцию $B(T)$ (например, (3)), то секция будет иметь колоколообразную зависимость биомассы от времени, т.е. со временем биомасса секции (биомасса ветвей данного узла и соответствующего междоузлия) должна отмирать. Таким образом, нижние, более старые ветви дерева могут отмирать с возрастом (и ствол дерева оголяться снизу) не только из-за конкуренции с соседями и других биологических обстоятельств, но и по “математическим” причинам. Примеры такого эффекта – акропетальная денудация ствола – могут наблюдаться повсюду.

Следует заметить, что дерево (как любой природный объект) намного более сложно, чем мы думаем о нем, и (живая) биомасса может быть подразделена и далее на фотосинтезирующую и не фотосинтезирующую части. Строго говоря, «отмирает» фотосинтезирующая биомасса секции (листья) вместе с соответствующими ветвями, а

не фотосинтезирующая биомасса ствола продолжает выполнять функцию поддержания потоков веществ [24].

На рис. 2 представлены зависимости от времени биомассы для нескольких секций, рассчитанные с использованием (1) и (3).

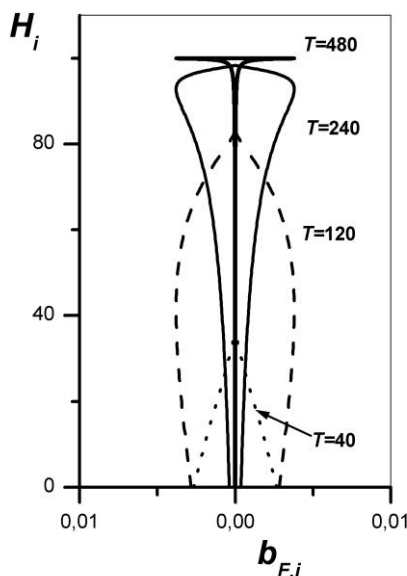


Рис. 2. Динамика биомассы b_i некоторых секций дерева. Биомасса виртуального i -дерева $V_i(T)$ не зависит от высоты его появления H_i .

Невозможность S-образной динамики фитомассы

Используя выражение (1) и то, что фитомасса (физиологически пассивная часть полной массы дерева) математически может быть связана с биомассой растения операцией интегрирования, можно заключить, что S-образная динамика фитомассы не возможна. В противном случае согласно (1) биомасса (годовой) секции должна будет иметь *знакопеременную* колоколообразную форму зависимости от времени, т.е. становиться отрицательной на заднем фронтедвигающейся вверх по стволу “волны” биомассы, чего очевидно быть не может.

Предельная форма свободно растущего дерева

Совместно с упомянутой выше ограниченностью роста дерева в высоту вывод о колоколообразной форме динамики биомассы секции позволяет представить предельную форму свободно растущего дерева достаточно большого возраста. В случае $V_i(T - T_i) = V_0(T)$ это небольшое число (в пределе одна) живых, т.е. имеющих существенную биомассу, секций на макушке дерева, которые занимают площадь свободного роста – круг, т.е. нечто, похожее на зонтик.

На рис. 3 изображены рассчитанные по описанному выше алгоритму горизонтальные проекции распределений по высоте (т.н. kite-диаграммы) биомассы секций свободно растущего дерева для нескольких возрастов T дерева при *одинаковой* функции $V_i(T)$ для всех секций, иллюстрирующие упомянутое выше стремление с возрастом формы распределения биомассы секций дерева по высоте к “зонтикообразности”. Возможно, изучение отдельно стоящих, свободно или открыто растущих экземпляров деревьев позволит проанализировать такую форму распределения биомассы дерева в природных условиях. Некоторые формы деревьев, например, в саванне наталкивают на мысль, что этот эффект можно встретить и в реальных обстоятельствах. Другим примером могут служить пальмы, а также сосна возраста более 4000 лет, растущая в Неваде [25].

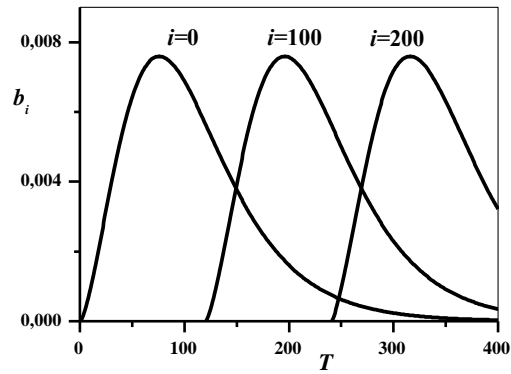


Рис. 3. Динамика распределения биомассы b_i секций по высоте дерева. Параметры выражений (1), (2) и (3): $A_1=A_2=100$, $B_m=1$, $H_m=100$, биомасса виртуального i -дерева не зависит от высоты его появления H_i .

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 некотором возрасте). Эти наблюдения не позволяют (во всех случаях) экстраполировать оголение ствола “до предела”, как показано на рис. 3. Соответственно, это говорит, что динамика биомассы секций с большим номером i (большой высотой возникновения), которая, возможно сохраняя «колоколообразную» форму, не обязательно стремится к нулю с увеличением возраста секции. Для этого достаточно, чтобы величина $B_{m,i}$ в выражении (4) зависела бы от высоты H_i возникновения соответствующего виртуального i -дерева

$$B_i(T, H_i) = B_{m,i}(H_i) \tanh^{\mu}(T / A_1). \quad (4)$$

Из очевидного условия неотрицательности биомассы i -секции следует, что в каждый момент биомасса $(i+1)$ -дерева должна быть меньше или равна биомассе i -дерева. Поэтому если представить $B_{m,i}(H_i)$ в виде $B_m f_0(x)$, $0 \leq x = H_i / H_m \leq 1$, то функция $f_0(x)$ должна монотонно убывать от $f_0(0) = 1$ до $f_0(1) = 0$. Кроме того, пример пальмы говорит, что параметры масштаба времени A_1 и A_2 для динамики биомассы и высоты дерева могут сильно различаться $A_2 \gg A_1$. В работе [21] продемонстрировано, что физически и биологически оправданная модификация выражений (2) и (3) и использование (1) дает модельные вертикальные распределения биомассы дерева, которые ассоциируются с профилями деревьев некоторых биологических видов (рис. 4).

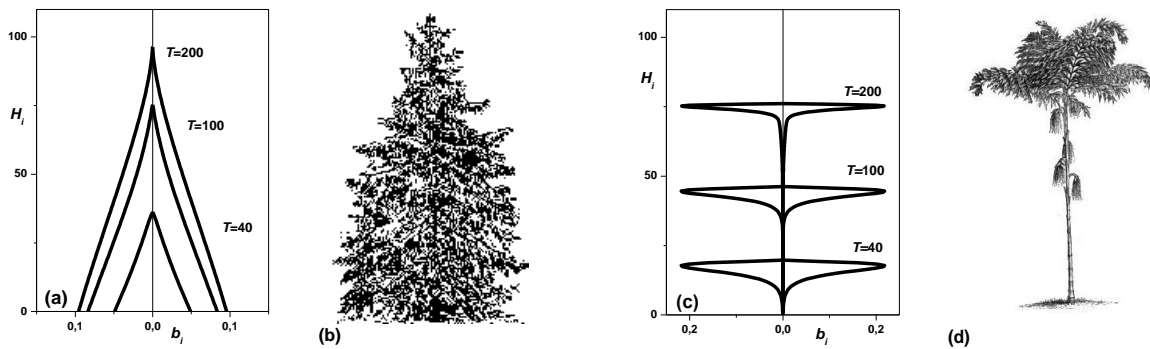


Рис. 4. Модельная динамика распределения биомассы b_i по высоте (по i -секциям) для “ели” (a) и “пальмы” (c) и соответствующие профили реальных деревьев [26]: (b) и (d). Параметры выражения (4): $B_m=1$, $H_m=100$, $f_0(x)=(1-x)^r$, $x=H_i/H_m$, для “ели” (a) $r=3$, $A_1=A_2=100$, и для “пальмы” (c) $r=16$, $A_1=5$, $A_2=200$.

Составляющие массы дерева

В прототипе рассматриваемой модели – двумерной модели растения [9] – биомасса (физиологически активная часть массы растения) непосредственно служила источником фитомассы (пассивной части массы). Фитомасса всего дерева $P_h(T)$ при этом описывалась уравнением

$$dP_h(T)/dT = B(T)\tau_h^{-1}, \quad (5)$$

где τ_h^{-1} – удельная интенсивность производства фитомассы P_h биомассой $B(T)$. Выражение (5), использованное в двумерной модели дерева, в которой никаких секций нет, вообще говоря, применимо и в трехмерном случае, если нас не интересует пространственное размещение фитомассы. Для анализа пространственного размещения оно недостаточно, поскольку не учитывает взаимодействия секций друг с другом в форме обмена веществом между соседними секциями.

Очевидно, что, как и в случае двумерного образа дерева, следует различать в полной массе дерева *биомассу* $B(T)$ (физиологически активная, живая масса, часть которой является фотосинтезирующей) и *фитомассу* $P_h(T)$ (физиологически пассивная, твердая, “выпавшая в осадок” древесина). Учитывая трехмерность объекта, необходимо принимать во внимание также и третью, подвижную составляющую – *ассимиляты* $P_m(T)$, которая может перетекать между секциями и из которой собственно и “выпадает в осадок” фитомасса. Вторая и третья имеют источником фотосинтезирующую часть физиологически активной части полной массы дерева. Фитомасса i -й секции $p_{h,i}(T)$ в таком случае складывается из “отложений”, происходящих из ассимилятов данной секции $p_{m,i}(T)$. Динамика фитомассы секции может быть описана выражением, подобным (5):

$$dp_{h,i}(T)/dT = p_{m,i}(T)\tau_h^{-1}. \quad (6)$$

Следует заметить, из уравнений (5) и (6) следует, что фитомасса дерева для достаточно больших возрастов изменяется с возрастом практически линейно, а динамика фитомассы секции, имеющей колоколообразную динамику биомассы, имеет S -образную форму.

3. МОДЕЛЬ ДАЛЬНЕГО ТРАНСПОРТА АССИМИЛЯТОВ

Модельный образ секции

Исходя из принципа «минимального угла зрения» [9, 27] и следуя совету В.Оккама, несомненно, разумному в применении к моделированию, мы будем стараться «не плодить лишних сущностей» и ограничимся возможно более простыми конструкциями. Так мы будем представлять секцию как отрезок цилиндра высотой h_i , определяемой с помощью выражения (2). Внутренность цилиндра состоит из фитомассы (древесины). На поверхности цилиндра имеется однородная пленка биомассы, объем которой есть

$$V_i = b_i(T)/\rho_i \quad (7)$$

где ρ_i – текущий удельный вес биомассы секции. Принимаем, что в модели транспорт ассимилятов происходит *внутри объема биомассы* секций.

В момент появления новой секции своих ассимилятов в секции еще нет и, соответственно, их концентрация равна нулю. Нет и своей биомассы и ее объем равен нулю согласно (7). Чтобы избежать неопределенности при вычислении концентрации ассимилятов (см. выражение (9)) в момент появления новой секции, принимаем, что

объем биомассы в первый момент равен V_{B0} , что соответствует наличию некоторой “затравочной” биомассы секции. Можно заметить, что это математическое обстоятельство соответствует биологическому – рост новой секции (как и рост самого дерева) начинается с уже имеющейся почки (семени), сформировавшейся в “прошлой жизни” секции (дерева). Таким образом, объем секции, в котором находятся ассимиляты, и площадь его поперечного сечения есть соответственно

$$V_i = V_{B0} + b_i(T) / \rho_i, \quad S_i = V_i / h_i. \quad (7)$$

Распределение ассимилятов внутри секции *однородно*, т.е. их концентрация в i -й секции есть $p_{m,i}(T) / V_i$.

Это важное положение, вообще говоря, существенно упрощает математическое оформление модели, позволяя заменить распределенную модель секции ее аналогом – моделью с сосредоточенными (lumped) параметрами и, следовательно, использовать вместо дифференциальных уравнений в частных производных обыкновенные дифференциальные уравнения. Подобная вычислительная операция эффективно использовалась, например, в теории полупроводниковых приборов.

Движение ассимилятов секции

Теперь мы можем записать дифференциальное уравнение, описывающее динамику ассимилятов $p_{m,i}(T)$, которые находятся и передвигаются *внутри* объема биомассы i -секции ($i = 0$ для нижней надземной секции). Поток между секциями принимаем пропорциональным разности концентраций ассимилятов в соседних секциях и минимальной площади поперечного сечения пленки биомассы в месте контакта соседних секций и обратно пропорциональным толщине границы $L_{i,i-1}$ между секциями. Знак слагаемого положителен, когда соответствующий поток втекает в секцию

$$I_{i,i-1} = i_{D,i} = i_{U,i-1} = -(D / L_{i,i-1}) \cdot \min(S_i, S_{i-1}) \cdot (p_{m,i}(T) / V_i - p_{m,i-1}(T) / V_{i-1}), \quad (9)$$

где $i_{D,i}$ и $i_{U,i-1}$ – ток через нижнюю границу i -секции и через верхнюю границу $(i-1)$ -секции соответственно, D – аналог коэффициента диффузии ассимилятов через границу между секциями. Собственные (внутренние) элементы баланса токов i -секции:

$$i_{M,i} = b_i(T) \tau_M^{-1} \quad (10)$$

интенсивность продукции ассимилятов биомассой i -секции, τ_M^{-1} – удельная интенсивность продукции ассимилятов биомассой,

$$i_{H,i} = -p_{m,i}(T) \tau_H^{-1} \quad (11)$$

интенсивность “осаждения” фитомассы из ассимилятов i -секции, τ_H^{-1} – удельная интенсивность “осаждения”,

$$i_{G,i} = -(db_i / dT) \cdot g, \quad (12)$$

интенсивность затрат на прирост биомассы, g – затраты на единицу прироста,

$$i_{R,i} = -b_i(T) \cdot \beta B_{sum}^{k-1}(T), \quad B_{sum} = \sum_{i=-1}^{NL} b_i \quad (13)$$

интенсивность затрат на дыхание поддержания биомассы i -секции, B_{sum} – суммарная биомасса всех секций дерева, NL – номер последней секции на данный момент.

Выражения (10)–(13) дают в сумме собственный (внутренний) вклад секции в баланс токов

$$i_{O,i} = i_{M,i} + i_{H,i} + i_{G,i} + i_{R,i}. \quad (14)$$

Теперь уравнение баланса для ассимилятов i -й секции можно записать в виде

$$dp_{m,i} / dT = i_{D,i} + i_{U,i} + i_{O,i} = i_{D,i} + i_{U,i} + i_{M,i} + i_{H,i} + i_{G,i} + i_{R,i} \quad (15)$$

Следует отметить, что выражение (9) для потока ассимилятов через границу соседних секций имеет, вообще говоря, диффузионную форму.

Последний член в (15) описывает затраты на поддержание (дыхание) биомассы секции как части биомассы дерева (β и k – параметры). Форма зависимости дыхания от величины массы тела довольно тщательно исследовалась для животных (см., например, [28]), и обычно используется степенная зависимость с показателем $k < 1$ [29]. Отличие показателя от единицы принципиально (см. ниже), т.к. в многоклеточном организме удельные затраты на поддержание падают с ростом биомассы, а при $k = 1$ они от величины биомассы не зависят. Для растений такие исследования не известны. Исходя из того, что закономерности дыхания для живых организмов сходны [30], в рассматриваемой модели используется подобная форма описания зависимости.

Таким образом, в обсуждаемой модели динамика ассимилятов надземной i -й секции описывается с помощью заданной функции $B_i(T)$ системой уравнений (2)–(4), (6)–(15), линейной относительно зависимых переменных $p_{m,i}$ и $p_{h,i}$.

Корневая секция

Корневая (–1-я) секция в модели играет роль стока для ассимилятов и имеет специфические свойства. Она не имеет собственной структуры. Биомасса корневой секции не является источником для притока в секцию ассимилятов (см. также ниже). В ней, естественно, нет фотосинтеза, и она фактически лишь создает объем, в котором помещаются ассимиляты, притекающие из надземных секций. Вмещающая биомасса (и объем) корневой секции в данной модели (флоэмного транспорта) определяется как некоторая функция (далее ограничимся пропорциональностью, $root$ – параметр) от надземной биомассы B_{up} всего дерева

$$b_{-1}(T) = root * B_{up}, \quad B_{up} = \sum_{i=0}^{NL} b_i(T), \quad (16)$$

имея в виду, что главная функция реальной корневой системы – поставлять воду и питательные вещества для всего дерева.

Структура модели и программная реализация

Выше было приведено математическое описание работы одной секции модели дерева. Структура и алгоритм функционирования модели дерева следующие. Вначале одновременно появляются –1- и 0-секции (корень и первая надземная секция). Затем с некоторым шагом по времени T_L появляются последующие надземные секции, последняя на момент T из которых имеет номер NL .

В надземной i -секции биомасса b_i является источником ассимилятов $p_{m,i}$ с удельной интенсивностью, определяемой величиной τ_M^{-1} . Между секциями имеются токи ассимилятов “диффузионного” характера, описываемые выражением (9). В каждой секции из имеющихся в ней ассимилятов выпадает в “осадок” твердая

фитомасса $p_{h,i}$ с интенсивностью, определяемой величиной τ_H^{-1} , и происходят затраты ассимилятов на дыхание поддержания с интенсивностью согласно выражению (12).

Математически модель дерева представляет собой систему обыкновенных дифференциальных уравнений (число которых $2 \cdot NL$ меняется в ходе роста дерева) с нулевыми начальными значениями зависимых переменных. Модель реализована в виде линейного алгоритма и программы на Фортране на персональном компьютере. Интегрирование системы уравнений выполняется с использованием подпрограмм из пакета Numerical Recipes [31]. Поскольку с появлением каждой новой секции размерность системы увеличивается на 2 и, например, при 350 секциях (350 лет возраста дерева) составляет 702, то время счета до появления новой секции доходит до 3 часов на РС (P4, 3 GHz). В связи с этим была разработана MPI-параллельная версия программы с модифицированным тем же алгоритмом интегрирования системы уравнений, которая была реализована на суперкомпьютере МВС100К. Время счета при этом уменьшалось примерно пропорционально числу использованных процессоров.

4. РЕЗУЛЬТАТЫ

Здесь приводятся некоторые результаты модельного *сравнительного* анализа динамики распределений элементов массы дерева и потоков ассимилятов по секциям и по высоте для базового набора f7q параметров модели “ели”: $H_m=100.0$, $A_1=100.0$, $A_2=100.0$, $B_0=1.0$, $\tau_M^{-1}=0.25$, $\tau_H^{-1}=0.25$, $g=0.01$, $T_L=1.0$, $\rho=1.1$, $V_{B0}=1.0 \cdot 10^{-7}$, $\mu=2.37$, $f_0(x) = (1-x)^r$, $r=3.0$, $\beta=0.02$, $g=0.01$, $k=0.8$, $D=0.001$, $root=0.05$, который следует воспринимать скорее как демонстрационный, хотя как видно из рис. 4a,b, возможно, этот вариант “похож” на реальное дерево. В некоторых случаях ниже приводятся результаты для других наборов параметров – «клонов» f7q, которые отличаются значением одного, двух параметров (приводятся значения параметров, отличающихся от f7q), не меняющих “вида” дерева.

Начало роста дерева

Рассмотрение начала роста дерева демонстрирует особенности, связанные с учетом затрат на дыхание поддержания и на рост биомассы. На рис. 5a и 5b представлена динамика ассимилятов $p_{m,-1}$ и $p_{m,0}$ (-1)- и 0-секций соответственно на протяжении первых интервалов T_L (кривые (0)–(4) для варианта f7q, кривые (5) и (6) для f74, $root=0.16$). Кривые (0) (точки) демонстрируют динамику без учета затрат на дыхание поддержания ($\beta=0.0$) и на рост биомассы ($g=0.0$) в уравнении (15). Кривая (1) представляет динамику ассимилятов с учетом затрат на поддержание ($\beta=0.02$) и показывает, что при реальном значении $k=0.8$ начальный этап роста характеризуется отрицательными величинами ассимилятов в (-1)- и 0-секциях из-за крутого роста затрат на дыхание в самом начале роста. Очевидно, что отрицательных значений $p_{m,i}$ быть не может и это признак того, что такая конструкция корневой секции не работоспособна из-за возникновения т.н. “дыхательного барьера” в самом начале роста.

Известно, как природа обходит это препятствие – родительское растение снабжает семя запасом белков, превращающихся в начальный период с некоторой интенсивностью в аналоги ассимилятов и компенсирующих начальные затраты растения на дыхание, которые еще не могут быть покрыты фотосинтезом. Для имитации этого использовалась программный источник ассимилятов в корневой секции в виде $root_0 \cdot (\exp(-T/\tau_{-1}) - \exp(-T_L/\tau_{-1}))$, $root_0$ и τ_{-1} – параметры.

На рис. 5a и b кривые (2) показывают изменение динамики ассимилятов в -1- и 0-секциях при импульсном источнике ассимилятов с $root_0 = 1.2 \cdot 10^{-5}$ и $\tau_{-1}=0.012$.

Кривые (3) демонстрируют влияние на динамику ассимилятов добавления затрат на рост биомассы ($g = 0.01$), а кривые (4) – результат действия в этом случае источника с $root_0 = 2.5 \cdot 10^{-5}$ и $\tau_{-1} = 0.023$.

Кривые (5) и (6) показывают влияние биомассы корневой –1-секции ($root$) на величину “дыхательного барьера”. Кривые (5) (аналог кривых (3)): при $root = 0.16$ и тех же $\beta = 0.02$ и $g = 0.01$ размер “барьера” существенно больше (особенно для корневой секции), и для его преодоления требуется существенно более мощный “импульс” ассимилятов в корневой секции – $root_0 = 7.3 \cdot 10^{-6}$ и $\tau_{-1} = 0.033$.

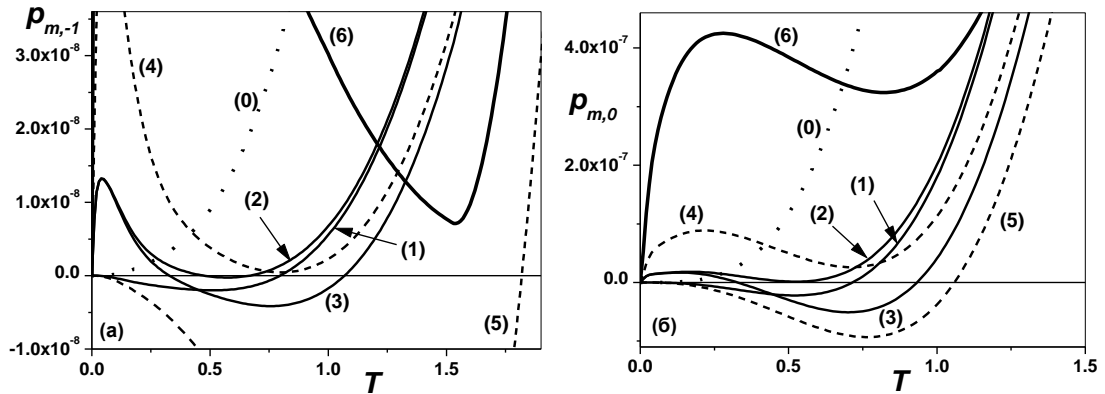


Рис. 5. Модель “ели”. Начало динамики ассимилятов $p_{m,-1}$ корневой –1-секции, (а) и $p_{m,0}$ 0-секции, (б). Кривые (0) – динамика без учета затрат на дыхание и рост биомассы (выражения (12,13), $\beta = 0$, $g = 0$), кривые (1) – с учетом дыхания ($\beta = 0.02$, $k = 0.8$) – возникновение “дыхательного барьера” ($p_{m,-1} < 0$ и $p_{m,0} < 0$) из-за степенной зависимости дыхания от биомассы дерева, $root = 0.05$, (2) – добавление источника ассимилятов в –1-секции ($root_0 = 1.2 \cdot 10^{-6}$, $\tau_{-1} = 0.012$), (3) – добавление затрат на рост $g = 0.01$ (выражение (12)), (4) – добавление источника ассимилятов в –1-секции ($root_0 = 2.5 \cdot 10^{-6}$, $\tau_{-1} = 0.023$), (5) – аналог кривых (3) при $root = 0.16$; (6) – добавление источника ассимилятов в –1-секции ($root_0 = 7.3 \cdot 10^{-6}$, $\tau_{-1} = 0.033$).

Можно заметить, что использованное значение $root/B_m = 0.05$ соответствует оценке реального соотношения между массами “сосущих” корней и хвои ели по данным [32, 33]. Значения параметров начального “импульса” ассимилятов $root_0/B_m$ и τ_{-1}/T_L , достаточные для преодоления “дыхательного барьера” (кривые (2), (4)), по порядку величины вполне соответствуют реальным для ели отношениям массы семени к массе надземной хвои и времени действия запасов семени к годовичному интервалу соответственно. С увеличением доли биомассы корневой системы в общей биомассе дерева (увеличением $root$) увеличивается необходимая для преодоления “дыхательного барьера” масса семени и, следовательно, наоборот – большей массе семени соответствует большая доля массы корней. Экспериментальная оценка биомассы корней дерева – довольно трудоемкая и сложная операция, и соответствующие данные достаточно редки. Сравнение, например пальмы и ели по массе семени и надземной биомассе (рис. 4), позволяет предполагать, что модельные оценки достаточно реальны.

Как показывает рис. 5, корневая секция растения существенно более чувствительна к интенсивности дыхания и роста, чем проросток – 0-секция. Из этого следует, что для выживания всходов следует выбирать в этот период условия роста, в большей степени ориентируясь на оптимизацию режима корневой системы.

Модельное распределение ассимилятов и их токов по высоте дерева

На рис. 6а приведена динамика суммарных по надземным секциям биомассы ассимилятов и фитомассы дерева и представлены аналогичные зависимости для корневой секции. На рис. 6б представлены динамика биомассы, ассимилятов и фитомассы для некоторых секций.

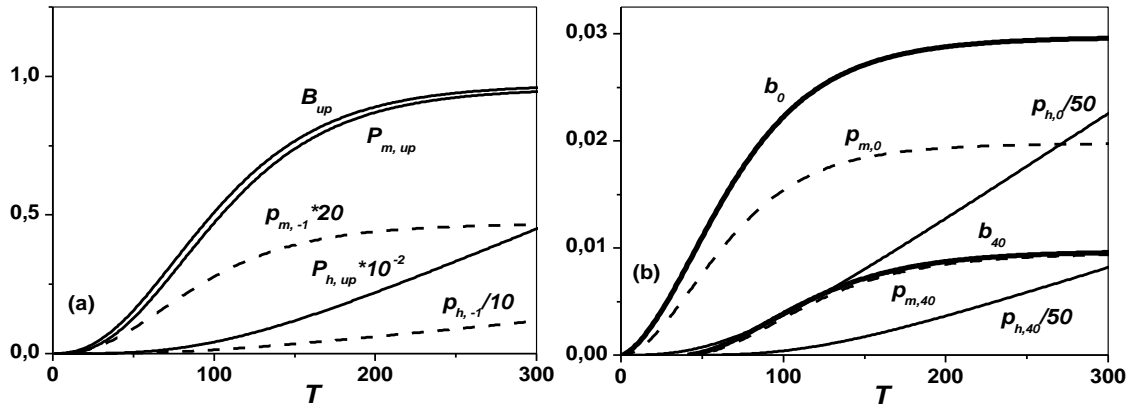


Рис. 6. (а) – Динамика суммарных надземных биомассы V_{up} , ассимилятов $P_{m,up}$, фитомассы $P_{h,up}$, ассимилятов $p_{m,-1}$ и фитомассы $p_{h,-1}$ корневой секции, (б) – динамика $p_{m,i}$ и $p_{h,i}$ для некоторых надземных секций (вариант f7q).

На рис. 4а была представлена динамика распределения биомассы по высоте дерева. На рис. 7а представлена динамика распределения ассимилятов по высоте дерева, а на рис. 7б соответствующая динамика для фитомассы. Формы всех трех распределений довольно схожи. Можно заметить, что изменения транспортных параметров модели весьма слабо влияют на динамику распределений и, в основном на низких высотах и для больших возрастов.

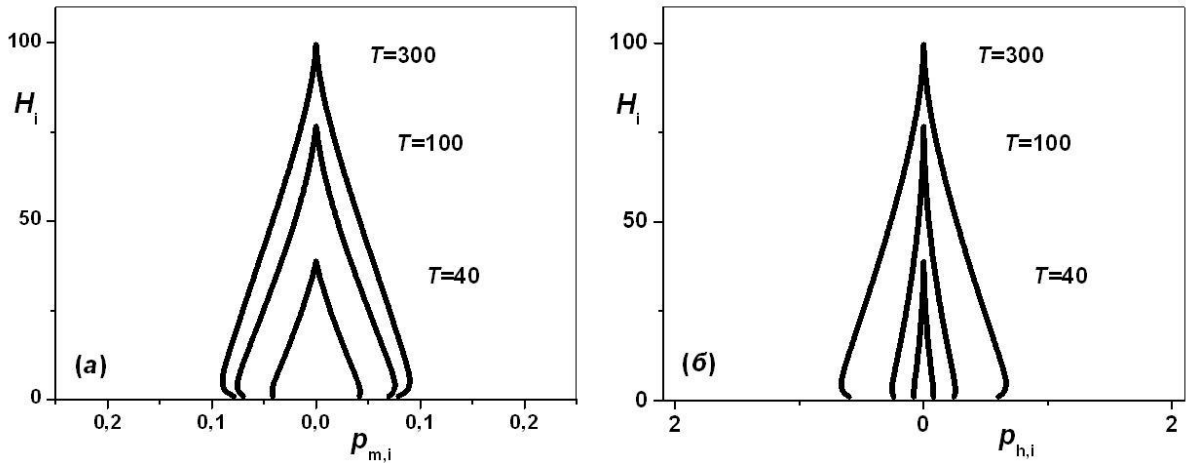


Рис. 7. Динамика распределения ассимилятов $p_{m,i}$ (а) и фитомассы $p_{h,i}$ (б) надземных секций по высоте дерева (вариант f7q).

На рис. 8 изображена динамика распределения тока ассимилятов через нижние границы секций. Для нижних секций ток отрицателен, т.е. направлен вниз, в сторону потребляющей корневой секции, и достигает относительно больших величин в соответствии с объемом, создаваемым биомассой корневой секции. По мере продвижения к верхней секции динамика токов $i_{D,i}$ становится положительной, т.е. ток направляется наверх в появляющиеся и растущие секции. Как видно, нижние секции дерева в целом работают на корневую секцию, а верхние – на рост появляющихся секций. Такое поведение флоэмного транспорта, как указывалось в [1, с.439], вполне естественно и известно. Секции, находящиеся вблизи определенной высоты H_0 при $i_{D,i} - i_{U,i} = 0$, находятся в нейтральной позиции – через них не проходит транспорт ассимилятов и все произведенные ими ассимиляты остаются у них.

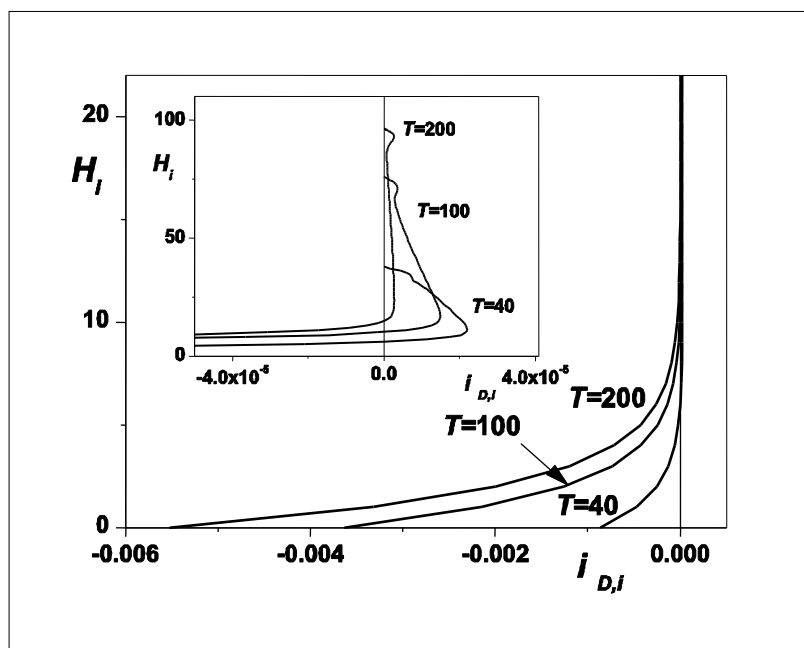


Рис. 8. Динамика распределения по высоте тока ассимилятов $i_{D,i}$ через нижние границы секций (вариант f7q).

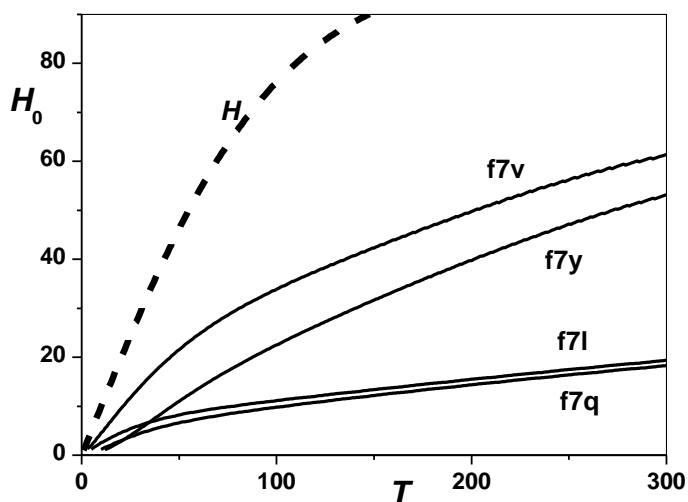


Рис. 9. Динамика высоты H_0 , где $i_{D,i} - i_{U,i} = 0$, т.е. высоты секции, через которую нет транспорта ассимилятов. Кривая H – динамика высоты дерева, остальные – высота H_0 для наборов параметров.

На рис. 9 представлены зависимости $H_0(T)$ для базового набора параметров f7q, а также для его “клонов” f7y ($D = 0.02$), f7l ($root = 0.5$) и f7v ($root = 0.5, D = 0.02$). Величина параметра $root$ сравнительно слабо влияет на положение $H_0(T)$ – с его ростом H_0 несколько возрастает, что объясняется относительным увеличением вмещающего объема корней и, соответственно, корневого стока ассимилятов. Влияние коэффициента “диффузии” D (т.е. скорости потока) гораздо сильнее. Расчеты показывают (вариант f7q, $\alpha = 0.05$), что величина расходов на дыхание незначительно влияет на высоту H_0 .

Акцепторные и донорные секции

Сумма токов $i_{D,i} + i_{U,i}$ через нижнюю и верхнюю границы секции (с учетом указанного выше правила знаков) может быть использована в качестве индикатора – является ли секция на данный момент потребителем (акцептором) протекающих через нее ассимилятов или их источником (донором). На рис. 10 приведены распределения этой суммы токов по высоте дерева для нескольких моментов времени (вариант f7q).

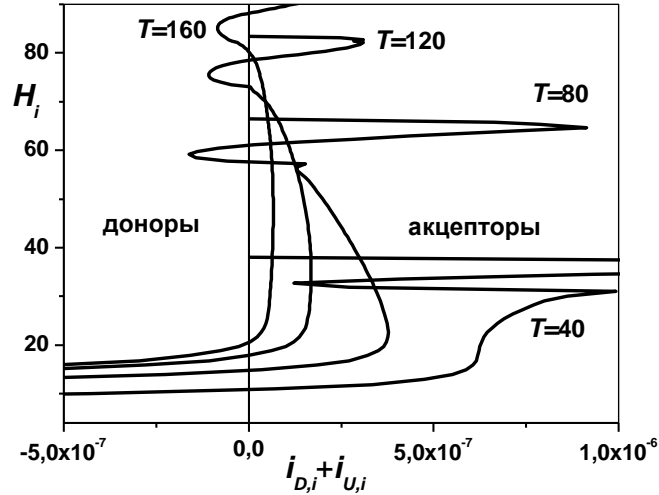


Рис. 10. Динамика распределения донорных и акцепторных секций по высоте (вариант f7q).

Графики показывают, что секции нижней части кроны (около 20%) являются “вечными” донорами и к вершине идет чередование донорных и акцепторных групп секций, расположение которых на стволе меняется со временем. На самой вершине дерева расположена акцепторная группа. При увеличении коэффициента “диффузии” (f7v, $D=0.02$) картина упрощается – в каждый момент времени нижние секции до некоторой высоты являются донорами, а верхние акцепторами, причем границами между группами повышается с возрастом. Вычисления показывают, что распределение групп и их динамика весьма слабо зависят от величины затрат на дыхание.

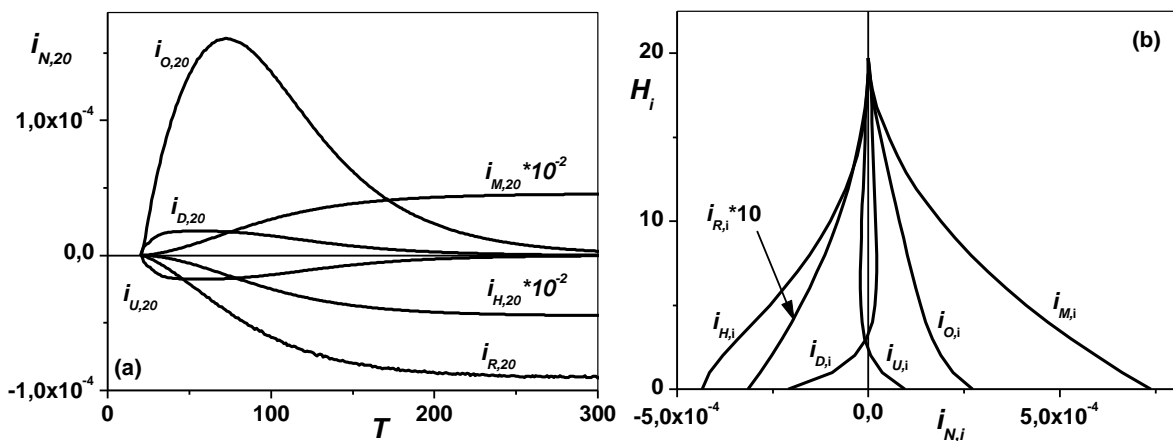


Рис. 11. (а) Динамика составляющих тока ассимилятов 20-секции, см. (9)–(13); (б) вертикальное распределение составляющих тока ассимилятов на момент $T = 20.0$ (вариант f7q).

Составляющие тока ассимилятов

Выше были даны определения составляющих тока ассимилятов в секции – выражения (9)–(13). На рис. 11a приведена динамика составляющих для одной из секций, а на рис. 11b распределение составляющих по стволу дерева для одного момента времени.

5. ОБСУЖДЕНИЕ

Модель и объект

Кратко и в общих чертах оценим соотношение сформулированной системы представлений об устройстве структурного элемента модели – секции – и о вертикальном передвижении ассимилятов по дереву (о движении вещества по флоэме) с давно и с разных сторон обсуждающимися механизмами флоэмного транспорта.

Как известно [1, 2, 7, 35, 36], единого мнения о механизме транспорта продуктов фотосинтеза (ассимилятов) в настоящее время нет, как, возможно, нет единого механизма. Считается, что движение идет в основном параллельно по множеству т.н. ситовидных трубок – клеток, соединяющихся по линии тока друг с другом ситовидными перегородками (ситовидными пластинками [37]). Ситовидные перегородки, пронизанные множеством пор, представляют основное сопротивление потоку вещества по флоэме; они “проходимы для транспортируемых веществ в обоих направлениях; при стабильных условиях в них происходит односторонний транспорт в сторону ближайших потребляющих тканей; в переходных состояниях ... флоэмный транспорт на всем протяжении или локально может менять свое направление” [1, с.439].

Один из основных вопросов физиологии растений – о механизме и “моторе” движения вещества по флоэме – до сих пор окончательно не решен. Однако достоверно установлено [1, 2, 34, 37], что имеется прямая корреляция между интенсивностью транспорта и величиной градиента вещества в направлении движения, т.е. формально процесс может быть описан диффузионным законом Фика. Проблема, однако, состоит в том, что “эффективный” коэффициент диффузии, соответствующий реальным потокам в растении, на несколько порядков выше, чем аналогичная величина в случае модельных экспериментов с растворами сахара в воде [1]. Так что формально диффузионная формулировка механизма движения вещества вполне приемлема, если оставить за рамками вопрос о величине коэффициента диффузии.

В широко используемой гипотезе Мюнха [1, 8] в качестве движущей силы предложено тургорное давление, возникающее при растворении образующихся при фотосинтезе сахаров водой, приходящей в ситовидные трубки под действием осмотических сил. Если предположить, что вода-растворитель и вода вне трубок находятся в равновесии [38] и раствор достаточно слабый, то осмотическое давление по формуле Вант-Гоффа пропорционально концентрации раствора [39]. Если при этом вдоль трубки имеет место градиент концентрации ассимилятов, то соответственно есть и пропорциональный ему градиент осмотического давления. Согласно закону Пуазейля ламинарный поток жидкости через тонкую трубку пропорционален градиенту давления вдоль трубки. Отсюда следует пропорциональность потока градиенту концентрации (с учетом указанных выше допущений) и, соответственно, “диффузионный” характер транспорта ассимилятов [2]. При этом эффективный “коэффициент диффузии” пропорционален четвертой степени радиуса трубки и обратно пропорционален вязкости раствора.

Модель с сосредоточенными параметрами

Как отмечено выше, при описании секции используется модель с сосредоточенными параметрами. Очевидно, что это эквивалентно пренебрежению

градиентом концентрации в пределах объема секции. В работе [40] путем численного моделирования было показано для конкретной геометрии ситовидной трубки, что основное сопротивление потоку (и падение давления) сконцентрировано не в объеме флоэмы (не на длине ситовидной трубки), а на гораздо меньшей толщине ситовидной перегородки, соединяющей смежные элементы трубки.

Можно заметить, что в работе [41] (см. также [1]) был описан механизм, связанный с усреднением концентрации вещества в объеме ситовидной клетки активным перемешиванием и предположительно позволяющий, в частности, увеличить оценку градиента в тонкой ситовидной перегородке (пластинке) в L_{se}/l_{sp} раз, где L_{se} и l_{sp} – длины пути потока ассимилятов внутри ситовидного элемента и ситовидной платы соответственно. Величина отношения L_{se}/l_{sp} может быть оценена 300–1000 по данным, приводимым в [42]. В принципе это могло бы увеличить упомянутую выше недостаточную величину коэффициента диффузии. Использованное выше предположение об однородности распределения ассимилятов внутри соответствующего объема секции может рассматриваться как следствие того или иного механизма выравнивания концентрации в объеме секции – от упомянутого активного перемешивания и возможного снижения вязкости раствора в ситовидных трубках и порах перегородок за счет наличия в растворе других кроме сахаров веществ (например, K^+ , [40]) и вплоть до сверхтекучести раствора ассимилятов в ситовидных трубках.

В модели принято, что граница между секциями имеет свойство пониженной проницаемости (повышенного сопротивления) для потока ассимилятов. Это представляется естественным, во-первых, формально в связи со сказанным в предыдущем абзаце, и во-вторых, по сути, поскольку секции вблизи макушки дерева существенно различаются по возрасту, состояние их соответственно различное и необходима определенная автономия. В работе [38] отмечается, что такая конструкция весьма удобна для регулирования направления транспорта ассимилятов.

Что касается множества ситовидных перегородок (их число оценивается ~60 на 1 см длины ситовидной трубки, [1]), то в рамках нашей *линейной* формулировки мы формально можем отнести суммарную толщину перегородок ($L_{i,i-1}$ в выражении (9)), находящихся на линии тока в пределах секции, на границу между секциями без изменения существа задачи, как фактически это было принято в [42].

Вмещающая биомасса

Загрузка и разгрузка ассимилятов в данной модели описываются в принципе аналогично работе [19], но загрузка распределена в соответствии с распределением фотосинтезирующей биомассы по высоте дерева. Распределенная загрузка ассимилятов во флоэмный путь, инициирующая всю схему движения и трансформации вещества, происходит в каждой секции, имеющей свой источник – фотосинтезирующую биомассу, пропорционально этой биомассе $b_i(T)$ с некоторой удельной интенсивностью τ_M^{-1} . Разгрузка идет в каждой секции с интенсивностью, пропорциональной количеству ассимилятов в секции $p_{m,i}(T) \tau_H^{-1}$, а также через затраты на дыхание поддержания и на рост.

Биомасса секций есть часть полной массы дерева, в которой происходит обмен веществ и часть биомассы может обладать фотосинтезирующими свойствами. Поскольку нижние секции дерева, как указывалось выше, могут с возрастом терять свойство фотосинтезировать и ствол дерева может акропетально оголяться, то следует заметить, что биомасса секции может потерять свойство фотосинтеза, но не отмирает полностью, пока есть фотосинтез в более высоких секциях. Естественное акропетальное оголение ствола связано с постепенным уменьшением (прекращением)

производства ассимилятов секциями ствола (и ветвей) достаточно большого возраста, что должно приводить к уменьшению количества ассимилятов, поступающих во вмещающую биомассу секции и, соответственно, к падению в них осмотического давления. Эта обычная ситуация была бы катастрофична для функционирования флоэмной системы [1, 40] и, очевидно, должен существовать естественный механизм поддержания давления во флоэме секций, соответствующий по скорости действия естественной потере ими фотосинтеза. Вообще говоря, этого можно добиться по крайней мере двумя путями – затыкая отверстия выхода ассимилятов из ситовидных элементов (т.е. поры ситовидных трубок) и/или уменьшая вмещающий объем ситовидного элемента. Первый способ уменьшает объемную скорость тока ассимилятов и в норме вряд ли приемлем. Второй до определенного предела не влияет на эту скорость и позволяет регулировать давление. Можно предположить, что достаточно адекватным претендентом на роль заполнителя объема ситовидного элемента является каллоза, которая давно рассматривалась, в основном, в качестве материала для экстренного создания пробок в ситовидных трубках [1]. В последнее время обнаружены более подходящие элементы для быстродействующего и мобильного перекрытия потока ассимилятов в ситовидных трубках – например, форисомы (forisome) [43], которые скорее всего не могут служить заполнителями флоэмного объема стареющих секций дерева.

6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выше представлена трехмерная модель динамики дерева, имеющая прототипом двухмерную модель, разработанную ранее и использованную при исследованиях эффектов конкуренции в растительных сообществах [12–14].

Предложено при трехмерном рассмотрении роста дерева рассматривать его структурно состоящим из секций, периодически возникающих на макушке дерева и дающих начало виртуальным “деревьям”, которые (деревья) реально существуют в пределах промежутка времени до появления следующей секции. Секции имеют динамику, отличную от динамики самого дерева, и их биомасса со временем может постепенно отмирать, что дает обычно наблюдаемый в природе эффект акропетальной денудации ствола свободно растущих деревьев.

Приведенные результаты анализа модели демонстрируют некоторые интересные эффекты. Во-первых, т.н. эффект “зонтика” как предельной формы дерева достаточно большого возраста, непосредственно следующий из модельного результата И.А.Полетаева [22] об ограничении роста дерева в высоту физическими причинами и из S -образности динамики биомассы дерева. Возможно, более внимательное изучение отдельно стоящих, свободно или открыто растущих экземпляров деревьев позволит проанализировать этот эффект в природных условиях. Некоторые формы деревьев, например, в саванне, наталкивают на мысль, что этот эффект можно встретить и в реальных обстоятельствах.

Во-вторых, трехмерный анализ S -образности кривых динамики биомассы и фитомассы всего дерева, позволяет сделать заключение о невозможности S -образной динамики фитомассы дерева.

В-третьих, анализ модели показывает, что биологическая очевидность необходимости некоторой малой начальной биомассы (и, соответственно, вмещающего ассимиляты объема) для появления и роста дерева и новой секции является также и математической необходимостью. Это также может служить подтверждением адекватности использованного при построении модели представления о биомассе как вместилище ассимилятов, производимых биомассой.

В-четвертых, анализ работы модели на начальном этапе роста дерева показал, что известный эффект уменьшения удельных затрат энергии с ростом биомассы организма приводит в самом начале роста дерева к появлению препятствующего росту т.н.

“дыхательного барьера”. Этот барьер природа преодолевает с помощью запаса белковых веществ, используемых деревом в качестве “импульсного” источника ассимилятов для компенсации дыхательных затрат, когда фотосинтез еще не достаточно.

В-пятых, модель показывает, что потоки ассимилятов по величине и направлению вдоль ствола дерева определяются соотношением “силы” источников и стоков и расстояний до них, что давно известно биологам [1]. Модель демонстрирует особенности распределения потоков: наличие динамической зоны определенной автономности некоторых секций, которые находятся в ситуации равновесия между двух притягивающих центров – корни и макушка дерева, и появление динамической стратификации ствола дерева на чередующиеся донорные (источники ассимилятов) и акцепторные (потребители ассимилятов) группы секций. Характер стратификации зависит от скорости потока ассимилятов (коэффициента “диффузии”).

В-шестых, продемонстрированная выше обычная акропетальная денудация ствола (а вообще говоря и ветвей) дерева указывает на то, что в соответствующих секциях должна уменьшаться с возрастом и концентрация ассимилятов и, следовательно, осмотическое давление, что может иметь катастрофические последствия для растения [1]. Естественным способом поддержания давления может оказаться соответствующее уменьшение вмещающего объема секции, в котором могла бы принять участие каллоза, обычно “подозреваемая” в закупорке пор ситовидных пластинок.

Представленная здесь версия модели может быть расширяема и изменяема, собственно ее разработка и развитие и есть важная цель исследования. Она представляет собой некий каркас, который может согласно принципу минимального угла зрения постепенно обрастать особенностями и деталями механизмов процессов. Ее разработка является некоторым шагом в направлении разработки трехмерной модели дерева в сообществе и модели сообщества – развития предыдущих двухмерных моделей.

Наконец, необходимо отметить, что реальный параметрический анализ модели требует определенных вычислительных возможностей, и разработанная параллельная версия программы, реализующей алгоритмы модели и процедур обработки данных, является существенной частью модели.

Автор признателен Н.Д. Гудкову за полезное обсуждение некоторых аспектов темы. Вычислительные ресурсы были предоставлены Межведомственным суперкомпьютерным центром (МСЦ). Работа поддерживалась Российским фондом фундаментальных исследований, грант № 06-04-49366.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Курсанов А.Л. *Транспорт ассимилятов в растении*. М.: Наука, 1976. 646 с.
2. Minchin P.E.H., Lacointe A. New understanding on phloem physiology and possible consequences for modelling long-distance carbon transport. *New Phytologist*. 2005. V. 166. P. 771–779.
3. Thornley J.H.M. A model to describe the partitioning of photosynthate during vegetative plant growth. *Ann. Bot.* 1972a. V. 36. P. 419–430.
4. Thornley J.H.M. A balanced quantitative model for root: shoot ratios in vegetative plants. *Ann. Bot.* 1972b. V. 36. P. 431–441.
5. Wilson J.B. A review of evidence on the control of shoot: root ratio, in relation to models. *Ann. Bot.* 1988. V. 61. P. 433–449.
6. Галицкий В.В. О динамике распределения по высоте биомассы свободно растущего дерева. Модельный анализ. *ДАН*. 2006. Т. 407. С. 564–566.
7. Zimmerman M.H., Brown C.L. *TREES (Structure and Function)*. New York: Springer, 1971. 336 p.

8. Münch E. Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena: G. Fischer, 1930. 234 s.
9. Галицкий В.В. Моделирование сообщества растений: индивидуально-ориентированный подход. I. Модель растения. *Изв. АН. Сер. биол.* 1999. № 5. С. 539–546.
10. Galitskii V.V. The 2D modeling of tree community: from “microscopic” description to macroscopic behavior. *For. Ecol. Manage.* 2003. V. 183. P. 95–111.
11. Галицкий В.В. Моделирование сообщества растений: индивидуально-ориентированный подход. II. Модель сообщества. *Изв. АН. Сер. биол.* 2000. № 2. С. 178–185.
12. Галицкий В.В. Модельный анализ правила $-3/2$ для сообщества растений. *ДАН.* 1998. Т. 362. С. 840–843.
13. Галицкий В.В. О динамике интегральной меры конкуренции в сообществах растений различной степени однородности. *Изв. РАН. Сер. биол.* 2006. № 2. С. 156–164.
14. Galitskii V.V. Dynamics of competition in uniform communities of trees. *Community Ecology.* 2006. V. 7. P. 69–80.
15. Purves, D.W., and Law, R. Experimental derivation of functions relating growth of *Arabidopsis thaliana* to neighbour size and distance. *J. Ecol.* 2002. V. 90. P. 882–894.
16. Сукачев В.Н. *Избранные труды.* М.: Наука, 1972. Т. I. 418 с.
17. Dale V.H., Doyle T.W., Shugart H.H. A comparison of tree growth models. *Ecol. Model.* 1985. V. 29. P. 145–169.
18. Barthélémy D., Caraglio Y. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Ann. Bot.* 2007. V. 99. P. 75–407.
19. Hölttä T., Vesala T., Sevanto S., Perämäki M., Nikinmaa E. Modelling xylem and phloem water flows in trees according to cohesion theory and Münch hypothesis. *Trees.* 2006. V. 20. P. 67–78.
20. Галицкий В.В. Квази-трехмерная модель свободно растущего дерева. *Исследовано в России.* 2004. С. 2646–2662. URL: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2004/247.pdf>
21. Галицкий В.В. Секционная структура дерева. Модельный анализ вертикального распределения биомассы. *Исследовано в России.* 2008. С. 594–605. URL: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2008/053.pdf>
22. Полетаев И.А. *О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах. Проблемы кибернетики.* М.: Наука, 1966. Вып. 16. С. 171–190.
23. Цельникер Ю.Л. Структура кроны ели. *Лесоведение.* 1994. № 4. С. 35–44.
24. Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. A quantitative analysis of plant form. Pipe model theory (I). *Jpn. J. Ecol.* 1964. V. 14. P. 97–105.
25. Peñuelas J. A big issue for trees. *Nature.* 2005. V. 437. P. 964–965.
26. 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.
27. Галицкий В.В., Тюрюканов А.Н. О методологических предпосылках моделирования в биогеоценологии. В: А.Н. Тюрюканов. *Избранные труды.* М.: Изд-во РЭФИА, 2001. С. 94–108.
28. Зотин А.И. *Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения.* М.: Наука, 1974. 184 с.
29. Enquist B.J. Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiology.* 2002. V. 22. P. 1045–1064.
30. Тимирязев К.А. *Жизнь растения.* М.: Изд. М. и С. Сабашниковых, 1914. 360 с.
31. Press W. H., Teukolsky S. A., Vetterling W. T., Flannery B. P. *Numerical Recipes in FORTRAN: the art of scientific computing.* Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1992.

32. Орлов А.Я. Влияние почвенных факторов на основные особенности некоторых типов леса южной тайги. *Бюлл. МОИП, отд. биол.* 1960. Вып. 3.
33. Смирнов В.В. *Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах Европейской части СССР*. М.: Наука, 1971. 361 с.
34. Dale J.E., Sutcliffe J.F. Phloem Transport. In: *Plant physiology*. Vol. IX: Water and Solutes in Plants. Eds Steward F.C., Sutcliffe J.F., Dale J.E. Orlands. New York: Academic Press, 1986. P. 455–549.
35. Вилленбринк И. Транспорт ассимилятов во флоэме: регуляция и механизм. *Физиология растений*. 2002. Т. 49. С. 13–21.
36. Эзау К. *Анатомия семенных растений*. I. М.: Мир, 1980. 218 с.
37. Mason T.G. and E.J. Maskell. Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant. A study of djurnal variation in the carbohydrates of leaf, bark and wood, and of the effects of “ringing”. *Ann. Bot.* 1928. V. 42. P. 189–253.
38. Thompson M.V., Holbrook N.M. Scaling phloem transport: water potential equilibrium and osmoregulatory flow. *Plant, Cell and Environment*. 2003. V. 26. P. 1561-1577.
39. Ландау Л.Д., Лифшиц Е.М. *Статистическая физика*. М.: Наука, 1964. 527 с.
40. Thompson M.V., Holbrook N.M. Application of a Single-solute Non-steady-state Phloem Model to the Study of Long-distance Assimilate Transport. *J. Theor. Biol.* 2003. V. 220. P. 419-455.
41. Curtis O.F. Studies on solute translocation in plants. Experiments indicating that translocation is dependent on the activity of living cells. *Amer. J. Bot.* 1929. V. 16. P. 154–168.
42. Sheehy J.E., Mitchell P.L., Durand J.-L., Gastal F., Woofward F.I. Calculation of translocation coefficients from phloem anatomy for use in crop models. *Ann. Bot.* 1995. V. 76. P. 263–269.
43. Peters W. S., A.J.E. van Bel and M. Knoblauch, The geometry of the forisome-sieve element-sieve plate complex in the phloem of *Vicia faba L.* leaflets. *Journal of Experimental Botany*. 2006. V. 57. № 12. P. 3091-3098.

Материал поступил в редакцию 12.01.2009, опубликован 30.01.2009.