

УДК: 621.2: 581.1

Секционная модель несвободного роста дерева

В. В. Галицкий

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
Россия, 142290, г. Пущино, ул. Институтская, д. 2

E-mail: galvv@rambler.ru

Получено 31 января 2016 г.,
после доработки 29 марта 2016 г.

Представлена трехмерная секционная модель динамики биомассы дерева, растущего на ограниченной территории. Структура трехмерного дерева состоит из секций, периодически возникающих на макушке дерева и одновременно дающих начало виртуальным «деревьям», последовательно вложенным в своих предшественников. Зеленая биомасса секций есть разность смежных виртуальных деревьев. Секции имеют динамику, отличную от динамики самого дерева, и их биомасса со временем постепенно отмирает (в том числе и в условиях свободного роста дерева), что объясняет оголение ствола снизу. В 3D-модели динамики биомассы несвободно растущего дерева для описания динамики биомассы секций и составляющих их секторов используются уравнения, аналогичные предложенным для 2D-модели дерева. Представлены примеры динамики биомассы секторов, секций и дерева. Динамика годографов азимутального распределения биомассы секции демонстрирует, что нижние секции дерева, растущего на ограниченной территории, находятся в угнетении и отмирают (более быстро по сравнению с моделью свободно растущего дерева), а на макушке дерева появляются и растут свободно новые секции. В результате вверх по стволу двигается волна биомассы дерева.

Ключевые слова: двумерная модель, динамика биомассы, несвободно растущее дерево, секционная модель, конкуренция в сообществе

Sectional model of non-free tree growth

V. V. Galitskii

Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science of RAS, 2 Institutskaja st., Pushchino, 142290, Russia

Abstract. — The three-dimensional model of biomass dynamics of a tree growing on a limited territory presented. The tree consists of structural sections periodically arising on its top. Each section generates a virtual "tree". Adjacent virtual trees are nested each other and their difference is the section. Sections have biomass dynamics which differs from the dynamics of the tree and gradually die off (including in course of the free growth of the tree), giving effect denudation of trunk from bottom. This is observed in nature. The 3D-model of biomass dynamics of a tree, growing in a limited area, for describing the biomass dynamics of sections and their constituent sectors uses equations similar to those proposed earlier for the 2D-tree model. Examples of biomass dynamics of sectors, sections and tree obtained using the developed model are presented. The dynamics of the hodo-graphs of the azimuthal biomass distribution of sections demonstrates that the lower sections of a tree growing in a limited area, are in oppression and die (more quickly compared with the model of freely growing tree), and new sections on top of the tree appear and grow freely. As a result, "wave" of tree biomass runs up the trunk.

Keywords: 2D-model, biomass dynamics, not free growth of a tree, sectional model, competition in community

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2016, vol. 8, no. 2, pp. 307–322 (Russian).

© 2016 Валерий Викторович Галицкий

Введение

В работах [Галицкий, 2006а, 2010] была представлена трехмерная секционная модель динамики биомассы *свободно растущего* дерева. Трехмерность достаточно просто и наглядно (по крайней мере для хвойных деревьев бореальных местообитаний) была введена путем выделения в *биомассе* дерева с периодическим ростом составляющих ее секций (под биомассой далее имеется в виду зеленая (фотосинтезирующая, физиологически активная) масса растения, физиологически пассивная часть — *фитомасса*). Секционная структура может быть описана моделью динамики биомассы секции, использующей представление о соосных смежных *виртуальных* деревьях, последовательно вложенных в предшествующие и периодически появляющихся на макушке дерева. Биомасса каждого следующего виртуального дерева является частью предыдущего, и, соответственно, биомасса каждой секции, состоящая из биомасс ее ветвей, может быть вычислена как разность биомасс ее двух смежных виртуальных деревьев. Полагая динамику биомассы реального дерева известной и принимая ее для виртуальных деревьев за начальное приближение, мы можем, таким образом, получить динамику распределения биомассы по секциям (и высоте) реального дерева. С использованием естественного предположения о монотонности и ограниченности динамики зеленой биомассы свободно растущего дерева модель продемонстрировала [Галицкий, 2010] ряд свойств, имеющих аналоги в реальности. В частности, показана возможность получить варьированием трех параметров модели ряда распределений биомассы по высоте (секциям) дерева, которые могут ассоциироваться с довольно далекими друг от друга видами деревьев (ели, лиственные, пальма, эспеления).

В работе [Галицкий, 2012] секционная модель дерева была распространена на систему ветвей дерева, которые несут зеленую биомассу соответствующих секций дерева. Приложение модели системы ветвей к натурным данным [Цельникер, 1994] о временах жизни ветвей четырех порядков ели обыкновенной показало, что в этом случае кроме системы *регулярных* ветвей, описываемой этой моделью, необходимо учитывать также две известные особенности ели — начальное торможение роста [Казимиров, 1971] и межмутовочные ветви [Трескин, 1973; Крамер, Козловский, 1983]. Комбинированная модель, учитывающая эти особенности, хорошо согласуется с натурными данными и другими публикациями; модель же только регулярных ветвей показывает наличие ветвей только 1-го порядка, а при дополнении ее субмоделью начального торможения роста имеются ветви всех четырех порядков. Необходимость учета межмутовочных ветвей в этой модели [Галицкий, 2012] вместе с известными особенностями транспорта ассимилятов в деревьях [Курсанов, 1976; Галицкий, 2009] и результатами экспериментов [Tomlinson, Haggett, 2011] по декапитации ветвей *Wollemia nobilis* (Araucariaceae) указывают, что причиной появления межмутовочных ветвей ели может быть необходимость компенсации перепадов давления ассимилятов во флоэмной сети, связанной с нестабильностью светового режима.

Чтобы выяснить механизм «странной» роли межмутовочных ветвей в модели системы ветвей ели, модель (без межмутовочных ветвей) была рассмотрена на всем реальном диапазоне (0, 3) фрактального параметра (для ели ≈ 1.8). Было обнаружено [Галицкий, 2013, 2015, 2016], что при значении этого параметра ≈ 1.4 и «еловых» значениях прочих параметров модели имеется разрыв 1-го рода в зависимости времени жизни ветви 2-го порядка. Разрыв также имеется и для ветви 3-го порядка, около ≈ 2.9 . При варьировании остальными параметрами модели разрывы непрерывности по фрактальному параметру сохраняются, их положение и величина зависят от параметров. Анализ поведения модели в пространстве параметров (в частности, во всем диапазоне фрактального параметра) показывает, что эти особенности являются следствием двух имманентных свойств «конструкции» растений — начального торможения роста и модульности, т. е. их секционной структуры.

В данной работе представлена трехмерная секционная модель динамики биомассы дерева, растущего на некоторой ограниченной территории, которая основана на описанной выше секционной модели свободно растущего дерева. В модели используется уравнение роста [Галицкий, Комаров, 1979], примененное ранее [Галицкий, 1999, 2000; Galitskii, 2003] в двухмерном моделировании динамики биомассы растения и сообщества растений.

Уравнение основано на представлении о свободно растущем дереве, т. е. дереве, не испытывающем давления со стороны обычного фактора роста растения в сообществе — конкуренции за ресурсы с другими членами сообщества, т. е. дереве, не ограниченном территорией роста. Такое представление дает «нулевую» модель, которая при соответствующей ее параметризации может учитывать все остальные многочисленные и большей частью нерегистрируемые или неизвестные факторы в виде зависимостей (зеленой) биомассы свободно растущего дерева и соответствующей (площади) территории, необходимой для этого, от возраста. Такие зависимости могут быть получены либо чисто экспериментальным путем, либо с использованием модели, учитывающей свойства растения и окружающей его среды. Простая математическая модель свободно растущего дерева была разработана И. А. Полетаевым [Полетаев, 1966].

Такая формулировка естественным образом сочетается с известным принципом Либиха [Либих, 1936], который позволяет, вообще говоря, рассматривать реальные ситуации совместного действия разнообразных факторов на организм по очереди, ограничиваясь одним, наиболее существенным в конкретной ситуации, и учитывая остальные в соответствующей модели свободно растущего растения. Такой подход существенно упрощает описание динамики растения и ставит новую задачу — определить условия переключения при движении от одной ситуации к другой. Подобные модели — *L-модели* — были рассмотрены в работе [Гильдерман, Кудрина, Полетаев, 1970]. Здесь мы ограничиваемся одной, в этом смысле сходной ситуацией когда дерево рассматривается в процессе роста при переходе от свободного роста к ситуации ограничения ресурса (несвободный рост) как размера доступной дереву территории в сообществе. Свободно растущее дерево описывается двумя функциями возраста: зеленой биомассой $V_F(T)$ и необходимой площадью для роста $A_F(T)$, которые можно оценить с помощью модели И. А. Полетаева [Полетаев, 1966].

Заметим, что согласно многочисленным данным (например, [Рожков и др., 2008]) диаметр системы корней дерева больше (иногда в несколько раз), чем диаметр кроны. Поскольку кроны в сообществе сомкнуты, можно заключить, что конкуренция за территорию между достаточно взрослыми деревьями ведется надземной частью дерева, т. е. за свет. Это проявляется в наблюдаемых эффектах: ускоренное акропетальное оголение стволов и отмирание наименее обеспеченных территорией (и светом) деревьев. Соответственно, можно считать, что площадь территории, необходимой дереву для свободного роста, определяется размером кроны. Можно предполагать, что конкуренция корневых систем существенна в начальный период жизни деревьев, однако прямые данные об этом отсутствуют. Если это будет установлено, то, используя принцип Либиха и модели, подобные описанной в данной статье, можно будет формализовать переход от одной формы конкуренции (корневой) к другой (кроновой).

Ниже дано краткое описание *двухмерной* модели динамики биомассы дерева по работе [Галицкий, Комаров, 1979]. Затем представлена процедура применения *трехмерной* секционной модели динамики биомассы свободно растущего дерева к описанию динамики биомассы секции дерева, растущего на азимутально неоднородной площадке (полигоне Вороного).

Двумерная модель динамики биомассы дерева

Представленная ниже модель роста биомассы растения могла бы служить элементом модели сообщества растений, основной и направляющей силой в развитии которого обычно выступают конкурентные отношения между растениями за обладание ограниченными ресурсами сообщества [Сукачев, 1938]. Мы полагаем, что наиболее существенные для этого случая особенности функционирования растительного организма можно учесть применением закона сохранения вещества (в форме баланса потоков вещества через растение) для вывода уравнений роста массы организма при отклонении условий его существования от свободных, которые определяются ниже.

Допустим, что весь комплекс факторов, влияющих на рост растения, можно разделить на две группы: зависящие от жизнедеятельности растения ($\alpha_1, \dots, \alpha_k$) и не зависящие от нее (β_1, \dots, β_m). Принадлежность каждого фактора, который может в принципе влиять на рост рас-

тения, к той или иной группе определяется конкретными обстоятельствами. Например, некоторые параметры окружающей среды: температура, качество почвы, давление атмосферы, спектральный состав света и т. п., т. е. вообще параметры, называемые *интенсивными* в терминологии неравновесной термодинамики, обычно могут быть отнесены ко второй группе.

Совместное влияние ряда факторов на растение регулируется принципом Либиха [Либих, 1936], который вкратце можно сформулировать следующим образом: скорость роста растения в каждый данный момент времени ограничивается тем из факторов, достаточно малое изменение которого вызывает изменение скорости роста растения. Одновременно предполагается, что аналогичная процедура с другими факторами такого эффекта не производит. Формализованный вариант принципа Либиха в терминах «химических превращений» дан И. А. Полетаевым [Полетаев, 1975].

Наша цель — рассмотреть зависимость скорости роста биомассы растения от одного из факторов первой группы — α_j ($1 \leq j \leq k$), определяющего рост растений, причем биомассой растения называем ту часть полной его массы, в которой происходит обмен веществ.

Назовем *свободно растущим* растение, рост биомассы которого на протяжении его онтогенеза определяется только факторами второй группы (β_1, \dots, β_m). Такая идеализация при описании растения, находящегося в конкретных условиях среды, направлена к той же цели, какую преследует использование принципа Либиха, — сокращение числа единовременно учитываемых факторов за счет тех, которые в данном случае либо не меняются, либо меняются фиксированным, не зависящим от организма образом.

Поскольку дальнейшее изложение предполагает сообщество с конкуренцией, назовем факторы первой группы *средствами существования*. В сообществе средства существования перераспределяются в течение жизни растения в связи с конкурентными отношениями.

Введем для свободно растущего растения две функции возраста: $A_{F,j}(T) \equiv A_F(T)$ — количество средств существования j -го типа, необходимое для свободного роста растения; $\dot{B}_F(T)$ — скорость роста биомассы свободно растущего растения возраста T . Здесь для упрощения записи предполагается, что рост организма на протяжении всего онтогенеза ограничен одним и тем же фактором.

Функция $B_F(T)$ описывает рост биомассы растения, когда количество соответствующих средств существования таково, что они, согласно принципу Либиха, уже не определяют рост растения. Следуя работам [Bertalanffy, 1938; Pütter, 1920], будем использовать закон сохранения вещества. И. А. Полетаев показал [Полетаев, 1966], что рост дерева в высоту ограничен физической необходимостью поднимать воду (см. также [Ryan, Yoder, 1997; Koch et al., 2004]) и в упрощающем предположении об изометрическом росте («зрелое растение в течение роста поддерживает геометрическое подобие», с. 175) может быть описан с использованием функции гиперболического тангенса как

$$H(T) = H_m \operatorname{th}(T/A_2). \quad (1)$$

Согласно этому в двумерных моделях [Galitskii, 2003] биомасса свободно растущего дерева описывается как заданная на всей положительной полуоси функция:

$$B_F(T) = B_m \operatorname{th}^\mu(T/A_1), \quad (2)$$

где A_1 , B_m , A_2 , H_m являются размерными параметрами, а μ — аллометрический показатель, в случае изометрии равный 1 или 2.

Рассмотрим зависимость скорости роста биомассы $\dot{B}(T)$, т. е. прироста ее в единицу времени при возрасте T растения, от уровня ограничения средств существования. Примем, что скорость роста биомассы складывается из двух составляющих. Положительная составляющая пропорциональна отношению количества средств существования $A(T)$, приходящихся на данное растение, к количеству соответствующих средств существования $A_F(T)$, необходимых для

свободного роста. Отрицательная составляющая выражает необходимость затрат растения на поддержание его биомассы, т. е. на обмен.

Таким образом, скорость роста биомассы можно записать в виде

$$\dot{B} = \kappa \xi^+ - \xi^-, \quad (3)$$

где

$$\kappa = \begin{cases} A(T) / A_F(T), & \text{если } 1 > A(T) / A_F(T), \\ 1, & \text{если } 1 \leq A(T) / A_F(T). \end{cases} \quad (4)$$

В условиях свободного роста (при $\kappa = 1$) должно выполняться соотношение

$$\xi^+ - \xi^- = \dot{B}_F. \quad (5)$$

Используя (5), можно переписать (3) в следующем виде:

$$\dot{B}(T) = \kappa(\xi^- + \dot{B}_F(T)) - \xi^-. \quad (6)$$

С учетом размерностей величин, входящих в (6), можно допустить, что ξ^- представимо в виде

$$\xi^- = B^* / \tau, \quad (7)$$

где размерности величин $[B^*] = [B]$, $[\tau] = [T]$. Приняв, что τ при изменении T и B не меняется, относительно B^* можно сделать следующее простейшее предположение:

$$B^* = B(T). \quad (8)$$

Это предположение не вызывает принципиальных возражений, если $\dot{B} > 0$, т. е. в случае роста биомассы, когда должны увеличиваться затраты на ее поддержание и возрастать интенсивность обмена веществ. Однако в случае отмирания организма при $\kappa = 0$ и $\tau = \text{const}$ оно приводит к противоречию, так как из предположения (6) следует экспоненциальное уменьшение биомассы растения во времени, т. е. бесконечно долгое существование его при полном отсутствии одного из видов средств существования. Легко убедиться, что к аналогичному результату приводит и более сильная, чем линейная, зависимость скорости обмена от величины биомассы (например, B^k , $k > 1$). В то же время предположение более слабой зависимости скорости обмена от биомассы организма (например, B^k , $k < 1$) дает при тех же условиях конечное время уменьшения биомассы организма до нуля, т. е. снимает указанное выше противоречие.

Из последнего предположения следует уменьшение удельной скорости обмена (т. е. скорости обмена на единицу биомассы) при увеличении биомассы организма и, соответственно, увеличение удельной скорости обмена при уменьшении биомассы организма. Многочисленными экспериментальными исследованиями уменьшение удельной скорости обмена с ростом биомассы установлено для животных разных классов и типов (см., например, [Винберг, 1976], а также выборку из литературных данных [Зотин, 1974]) настолько достоверно, что воспринимается как закон для всех животных. Из сказанного выше видно, что этот закон можно принять как следствие из того факта, что при отсутствии средств существования биомасса организма отмирает за конечное время.

Поскольку основной обмен веществ у животных измеряется скоростью дыхания, а закономерности дыхания у животных и растений принципиально не отличаются (см., например, [Тимирязев, 1914]), можно предположить, что вывод об уменьшении удельной скорости обмена с ростом биомассы справедлив и для растений. Напомним, что здесь речь идет о затратах растения на поддержание его биомассы.

Таким образом, неправомечно, по крайней мере на этапе отмирания, считать τ константой, как делали это выше и выражение (7) следует записать в виде

$$\xi^- = B / \tau(B), \quad (9)$$

где $\tau(B)$ растет с B медленнее, чем μB (μ — константа). Согласно (9) величина $1/\tau(B)$ есть удельная скорость обмена. Используя (9), можно записать уравнение (6) следующим образом:

$$\dot{B} = \kappa(T)(B/\tau(B) + \dot{B}_F(T)) - B/\tau(B). \quad (10)$$

Логика вывода формы (9) обменного члена уравнения (6) и уравнения (10) опиралась на конечность времени отмирания биомассы растения при полном отсутствии ($\kappa=0$) одного из средств существования. Очевидно, что биомасса растений должна отмирать (и отмирает) не только при полном отсутствии средств существования, но и при достаточно сильном их ограничении. Анализ уравнения (10) показывает, что оно не удовлетворяет этому требованию, а именно, даже в случае обнуления биомассы в некоторый момент времени T ($B(T)=0$) производная \dot{B} остается положительной и биомасса опять возрастает. Таким образом, согласно уравнению (10) биомасса не обращается в нуль при любом (исключая полное) ограничении средств существования.

Эта особенность уравнения связана с тем, что одно из слагаемых в правой части уравнения, $\kappa\dot{B}_F(T)$, никак не зависит от состояния растения, выраженного через величину его биомассы. Естественно поэтому изменить уравнение (10) следующим образом:

$$\dot{B} = \kappa(T)(B/\tau(B) + f_1(B/B_F)\dot{B}_F(T)) - B/\tau(B), \quad (11)$$

где $f_1(x)$ обладает свойствами

$$f_1(0) = 0, \quad 0 \leq f_1(0 < x < 1) \leq 1, \quad f_1(1 \leq x) = 1. \quad (12)$$

Смысл феноменологической функции $f_1(x)$ состоит в том, что она исключает возрождение дерева, биомасса которого оказалась достаточно близкой к нулю, даже при создании для дерева свободных условий роста. С другой стороны, она показывает, что в данном возрасте прирост, равный приросту свободно растущего дерева, может иметь лишь дерево, росшее свободно до этого возраста.

Положив для определенности [Галицкий, Комаров, 1979]

$$B/\tau(B) = \alpha B^k \quad (0 < k < 1) \quad \text{и} \quad f_1(B/B_F) = (B/B_F)^\gamma, \quad (13)$$

получаем уравнение

$$\dot{B} = \kappa(T)(\alpha B^k + (B/B_F)^\gamma \dot{B}_F(T)) - \alpha B^k. \quad (14)$$

Определим из уравнения (14) значение параметра $\kappa = \kappa_0$, при котором скорость роста биомассы равна нулю. Величина κ_0 , вообще говоря, зависящая от возраста, определяет границу между областями роста ($\dot{B} > 0$ и $\kappa > \kappa_0$) и отмирания ($\dot{B} < 0$ и $\kappa < \kappa_0$) биомассы организма:

$$\kappa_0 = \alpha B_F^k / (\alpha B_F^k + (B/B_F)^{\gamma-k} \dot{B}_F). \quad (15)$$

Из этого выражения при $\gamma > k$ следует, что из двух растений одного возраста (\dot{B}_F и B_F одинаковы для обоих) менее угнетавшееся, т. е. дерево, имеющее большую величину биомассы B , еще продолжает увеличивать свою биомассу в условиях ограничения средств существования, при которых более угнетавшееся до этого (с меньшей величиной B) растение уже уменьшает свою биомассу. При $\gamma < k$ ситуация будет обратной. Напомним, что здесь речь идет о сравнении относительных величин средств существования, т. е. о функции $\kappa(A(T))$.

Для свободно растущего дерева ($B(T) = B_F(T)$) аналогичная повышенная приспособленность к возможному ухудшению условий существования (т. е. уменьшение κ_0) имеет место до некоторого возраста T' , меньшего, чем возраст кульминации прироста биомассы свободно рас-

тущего дерева, а затем с возрастом такая приспособленность понижается. Величину T' можно определить из уравнения $(d^2(B_F^{1-k}(T))/dT^2)|_{T'}=0$.

Отметим, что согласно (14) и (15) растению в начальный момент ($B(0)=0$) должны быть созданы условия свободного роста ($\kappa=1$), что согласуется со здравым смыслом и практически обеспечивается тем, что $A_F(0)$ мало.

Приведенные выкладки справедливы при неявных предположениях о монотонности $B_F(T)$ и выполнении условия $B_F(0)=0$, которые соответствуют обычно отмечаемой S-образности кривых роста.

Следствия из (14) были рассмотрены для случая постоянства κ после некоторого момента времени. Это предполагает определенный закон изменения во времени некоторого i -типа средств существования, приходящихся на растение. Можно думать, что для широкого круга ситуаций реализуется случай $A(T)=A \approx \text{const}$ и $\kappa(T)=A/A_F(T)$. Так как при постоянстве факторов второй группы можно считать $A_F(T)$ монотонно возрастающей функцией возраста, функция $\kappa(T)$ монотонно убывает, т. е. если в момент T_1 выполняется $\kappa=A/A_F(T_1) \leq \kappa_0$, то при неизменности всех параметров растение обязательно отомрет, так как в этих условиях κ лишь уменьшается.

Заметим, что применение вышеприведенного рассуждения к так называемому «эффекту отавы» [Галицкий, 1984] показало, что этот практически значимый эффект обуславливается соотношением приходной и расходной частей балансового уравнения (14) в условиях острой конкуренции между растениями сообщества и наиболее проявляется при отчуждении биомассы на ранних стадиях развития сообщества в начале сезона.

Секционная модель свободно растущего дерева

Ниже схематично описана секционная модель свободно растущего дерева, представленная в [Галицкий, 2010]. Рассмотрим соотношение между биомассами реальной i -секции дерева $b_i(T)$ и целого дерева $B(T)$, используя образ виртуального дерева, появляющегося вместе с секцией, где T — возраст всего дерева. В момент T_i ($i=0, 1, \dots$) инициирования каждой новой i -секции (мутовка ствола и междоузлие) дерево начинает реализовывать новую виртуальную динамику $B_i(T-T_i)$ биомассы виртуального дерева — верхней части всего дерева, которая начинается с этой i -секции. При этом новая динамика может быть такой же, как у предыдущей секции, и формально $B_i(x)=0$ при $x=T-T_i \leq 0$. С нулевой секции начинает реализовываться виртуальная динамика биомассы виртуального 0-дерева, которая совпадает с реальной: $B_0(T)=B(T)$. Виртуальное 0-дерево, которое при этом является данным реальным деревом с данной реальной динамикой целого дерева $B(T)$, производит совместно с виртуальным 1-деревом соответствующую реальную 0-секцию. Согласно выражению (16) (см. ниже) сумма биомасс секций дает $B_0(T)$ — биомассу виртуального 0-дерева, т. е. биомассу $B(T)$ данного реального дерева. Каждая эта виртуальная динамика реальна до возникновения следующего $(i+1)$ -дерева и новой $(i+1)$ -секции, и затем можно полагать, что она реальна для данной i -секции и виртуальна для следующей секции, поскольку следующая секция реализует свою собственную подобную динамику.

Предполагая, что с момента возникновения на вершине дерева новой i -секции динамика верхней части биомассы дерева описывается такой же функцией $B_i(x)$ роста биомассы в зависимости от возраста $x=T-T_i$ виртуального i -дерева, как все предыдущие секции дерева, получаем

$$B_i(x) = B_0(x) = B(x), \quad x = T - T_i \geq 0. \quad (16)$$

Эта функция совпадает по форме с функцией для всего дерева и смещена по оси ее аргумента в момент инициирования i -секции. До инициирования следующей $(i + 1)$ -секции функция описывает также реальную динамику биомассы i -секции. То же самое можно сказать о следующей $(i + 1)$ -секции, но на сей раз с учетом смещения функции в момент T_{i+1} . После возникновения $(i + 1)$ -секции динамика биомассы i -секции может быть вычислена как разность биомассы виртуального i -дерева, начинающегося с этой секции, и биомассы виртуального $(i + 1)$ -дерева, начинающегося с $(i + 1)$ -секции.

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

$$b_i(T) = B_i(T - T_i) - B_{i+1}(T - T_i - \Delta T), \quad (17)$$

где все функции от отрицательного аргумента равны нулю. Суммируя такие «парциальные» функции для всех существующих секций, мы получаем функцию $B(T)$ для всего дерева.

Для описания динамики биомассы $B_i(T - T_i)$ виртуального i -дерева выражение, подобное выражению (2), используется с заменой параметра B_m на $B_{m,i}$. Из вывода выражения (17) следует, что конкретный вид функции $B(T)$ не существует.

Следствием модели динамики биомассы секции дерева и S -образной динамики биомассы дерева типа (2) является акропетальное оголение ствола дерева (рис. 1), наблюдаемое у многих видов деревьев. Подобные зависимости были получены для ели обыкновенной [Цельникер, 1994; Галицкий, 2012]. На рисунке приведены динамики биомассы секций, вычисленные с использованием выражения для динамики биомассы свободно растущего дерева (2) и в предположении, что виртуальные деревья повторяют динамику реального дерева $B(T)$ со сдвигом по времени на момент появления.

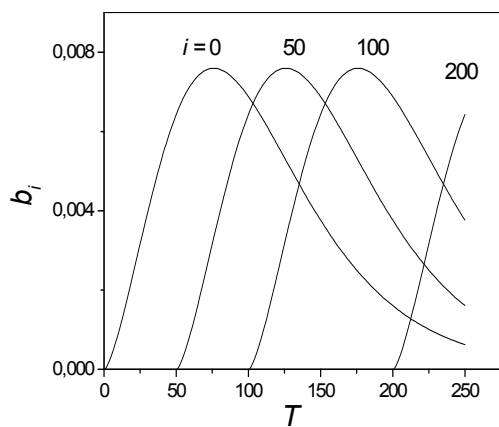


Рис. 1. Динамика биомассы некоторых секций свободно растущего дерева [Галицкий, 2010]; в формуле (18) $f_0(x) \equiv 1$

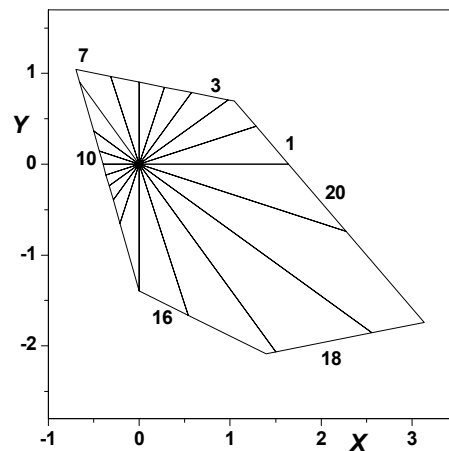


Рис. 2. Разбиение многоугольника (полигона) Вороного [Галицкий, Мироненко, 1981] на субполигоны по секторам, $n_s = 20$

Для описания динамики распределения биомассы по высоте (секциям) дерева в работе [Галицкий, 2010] использована имитационная функция зависимости максимальной биомассы $B_{m,i}$ виртуального дерева от высоты его появления H_i :

$$B_{m,i}(H_i) = B_m f_0(x), \quad x = H_i / H_m, \quad (18)$$

которая должна быть невозрастающей и уменьшаться от 1 в точке $x = 0$ до 0 в $x = 1$. Для ели использовалось выражение $f_0(x) = (1 - x)^r$, $A_1 = A_2$, и было показано [Галицкий, 2012], что для ели обыкновенной $r \approx 0.6$ или 1.2.

Динамика биомассы несвободно растущего дерева

Для дерева в сообществе деревьев, как и в двумерном случае, площадь ближайшей к дереву территории будем считать мерой доступных дереву ресурсов. В нулевом приближении это и математически, и физически есть площадь *полигона Вороного*, т. е. выпуклого многоугольника, построенного так, что расстояние от любой его точки до центра (дерева) меньше, чем до любого другого дерева (рис. 2). Вопрос об определении территории, служащей источником ресурсов для дерева, важен в связи с конкуренцией между растениями в сообществе — основным процессом, определяющим судьбу каждого члена сообщества. Начиная, по крайней мере, со статьи [Bella, 1971], опубликовано много работ, в которых использовались подобные искусственные способы описания доступного ресурса, или, точнее, индексов конкуренции [обзор Weigelt, Jolliffe, 2003]. Как отмечалось в работе [Weiner, 1984], анализ конкуренции с использованием полигона как источника ресурсов стал бы «элегантным» решением проблемы, но, по мнению автора, существенную трудность в этом случае представляет учет такой важной переменной, как размер соседних деревьев. Можно полагать, что комбинация трехмерной секционной модели дерева с полигоном Вороного, как источника ресурсов, станет существенным шагом на пути решения этой проблемы.

Рассмотрим азимутальную структуру биомассы дерева и свяжем ее с формой территории, на которой оно растет. Свободно растущее дерево, очевидно, имеет годограф равномерного азимутального распределения биомассы в форме круга увеличивающегося с возрастом радиуса. Вполне естественно предположить, что если по какому-то азимуту форма территории не обеспечивает выполнение условий свободного роста, то для этого азимута рост биомассы будет замедляться и, вообще говоря, соответствующая часть биомассы начнет отмирать. Натурные наблюдения деревьев, растущих достаточно близко друг к другу, показывают, что нижние соприкасающиеся части крон между ними растут гораздо слабее (и отмирают), чем в противоположных направлениях, а рост верхних, вообще говоря, не зависит от азимута.

Разобьем круг свободного роста (угол 2π) вокруг точки расположения дерева на n_s одинаковых секторов (рис. 2) и к каждому j -му сектору i -той секции применим уравнение (14), полученное при двумерном моделировании динамики биомассы дерева. Для этого разделим уравнение (14) на n_s и заменим в линейных по B/n_s и B_F/n_s выражениях B/n_s и B_F/n_s на $b_{i,j}$ и $b_{F,i,j} = b_{F,i}/n_s$ — биомассу j -го сектора i -секции моделируемого дерева и биомассу j -го сектора свободно растущей i -секции соответственно. В выражении (4) вместо площади роста $A(T)$ будем использовать площадь $a_{i,j}(T - T_i)$ пересечения соответствующего j -го сектора круга свободного роста i -той секции и территории, доступной *дереву*, которая аналогично двумерной модели сообщества [Галицкий, 2000; Galitskii, 2003] есть соответствующий j -субполигон полигона Вороного. Соответственно вместо $A_F(T)$ используем $a_{F,i}(T) = A_F(T - T_i)/n_s$. Множитель $(B/B_F)^\gamma$ в выражении (14), не дающий биомассе дерева, бывшего в угнетении из-за недостатка площади для роста и внезапно освободившегося, расти как свободно росшее дерево того же возраста, следует заменить на $(b_{i,j}/b_{F,i,j})^\gamma$. Затраты на поддержание биомассы сектора определяются как произведение удельных затрат *дерева*, умноженных на биомассу сектора.

В результате модель динамики биомассы j -го сектора i -той секции дерева принимает следующий вид:

$$\dot{b}_{i,j} = \kappa(T - T_i)(b_{i,j} / \tau(B, T) + f_1(b_{i,j} / b_{F,i,j})\dot{b}_{F,i,j}) - b_{i,j} / \tau(B, T), \quad (19)$$

где

$$\kappa(T - T_i) = \min(1, a_{i,j}(T - T_i) / a_{F,i}(T)), \quad (20)$$

$$\tau^{-1}(B, T) = \alpha B^{k-1}, \quad (21)$$

$$f_1(b_{i,j} / b_{F,i,j}) = (b_{i,j} / b_{F,i,j})^\gamma, \quad (22)$$

B — биомасса всего дерева, T_i — момент появления i -той секции $T_{i+1} = T_i + \Delta T$, $i = 1, 2, \dots, n_s$, $j = 0, 1, \dots, \text{int}(T_i) + 1$. Аналогично условию отмирания дерева в двумерной модели [Галицкий, 1999] сектор и секция считаются отмершими, когда их биомассы опускаются ниже пороговых значений:

$$b_{i,j} \leq \varepsilon_M b_{F,i,j}, \quad b_i \leq \varepsilon_M b_{F,i}. \quad (23)$$

Биомасса секции дерева есть сумма биомасс составляющих секторов,

$$b_i = \sum_j^{n_s} b_{i,j}, \quad (24)$$

и биомасса дерева есть сумма биомасс имеющихся на данный момент секций,

$$B = \sum_i b_i. \quad (25)$$

Здесь можно заметить, что в работе [Shinozaki et al., 1964] было фактически сформулировано в виде теории трубок («pipe theory») представление о дереве как «жгуте» мини-деревьев, состоящих из отдельных листьев, соединенных с отдельными тонкими корнями отдельными сосудами, через которые они обмениваются водой, минеральными веществами и ассимилятами. В случае свободного роста судьба этих мини-деревьев секции одинакова и нет необходимости их различать. Но когда ресурсы дерева расположены азимутально неравномерно, судьба биомассы каждого сектора зависит от конкретного распределения ресурсов. Можно полагать, что уравнение (19) фактически описывает поведение зеленой биомассы «жгутов» мини-деревьев определенного сектора определенной секции дерева в соответствии с наличными ресурсами. Таким образом, кроме вертикальной секционной структуры мы можем описать также азимутальную структуру дерева, растущего в сообществе.

Примеры трехмерной динамики биомассы дерева

Расчеты проводились для дерева, растущего на полигоне, изображенном на рис. 2. По форме полигона можно определить положение соседей дерева в сообществе. Параметры модели дерева были взяты следующие: $A_0 = 100.0$, $A_1 = 100.0$, $B_0 = 1.0$, $\mu = 1.83$, $\alpha = 0.01$, $k = 0.8$, $\tau_M = 0.1$, $\gamma = 0.24$, $\varepsilon_M = 0.001$, $\Delta T = 1.0$, число секторов $n_s = 20$. Далее в обозначениях биомасс сектора b_{ij} и секции b_i индексы суть соответственно: i — номер секции и j — номер сектора. Было принято, что рост дерева в высоту $H(T)$ соответствует изометрической модели И. А. Полетаева [Полетаев, 1966] с поправкой для начального торможения [Галицкий, 2012] и динамика зеленой биомассы $V_F(T)$ свободно растущего дерева описывается аллометрической зависимостью от высоты с параметром μ [ibid]. Площадь свободного роста $A_F(T)$ для всех виртуальных деревьев есть круг с радиусом, пропорциональным высоте 0-дерева.

На рис. 3 приведена расчетная динамика для сектора 1 секций 0 и 5 для нескольких значений масштабного множителя k_{sc} для линейных размеров полигона. Значение множителя $k_{sc} = 1$ соответствует размерам полигона, когда максимальный круг свободного роста вписан в полигон. Полигон делится на n_s субполигонов вокруг положения дерева на полигоне, как изображено на рис. 2.

На рис. 4 для нескольких значений масштабного множителя k_{sc} приведена динамика биомассы двух секций дерева, форма которых аналогична форме натурной динамики массы хвои ветви 1-го порядка ели обыкновенной [Цельникер, 1994, рис. 3].

На рис. 5 представлена динамика биомассы нескольких секторов секций 0 и 5, существенно отличающихся по величине площади, при $k_{sc} = 0.2$.

Одним из результатов 3D-модели являются годографы азимутального распределения биомассы секции. На рис. 6 изображено несколько таких годографов 0-секции дерева для ряда мо-

ментов времени. Можно видеть, что годограф азимутальной плотности распределения биомассы секции, имея вначале круговую форму, со временем деформируется в соответствии с расстоянием от дерева до границы полигона в соответствующем направлении. Биомасса каждого сектора секции растет свободно до момента конца свободного роста в соответствии с формой своего субполигона, т. е. некоторые сектора могут уже расти несвободно и даже отмирать, а другие еще свободны, как это можно увидеть в реальности у близко стоящих деревьев. Таким образом, годограф азимутального распределения биомассы секторов секции меняется со временем. У каждой секции этот процесс начинается в момент появления этой секции. Кроме того, так как $B_{m,i}$ виртуальных i -деревьев зависит от высоты появления дерева (функция $f_0(x)$, $x = H_i / H_m$, см. (18)), динамика биомассы секторов тоже меняется от секции к секции. Секции выше некоторой растут свободно.

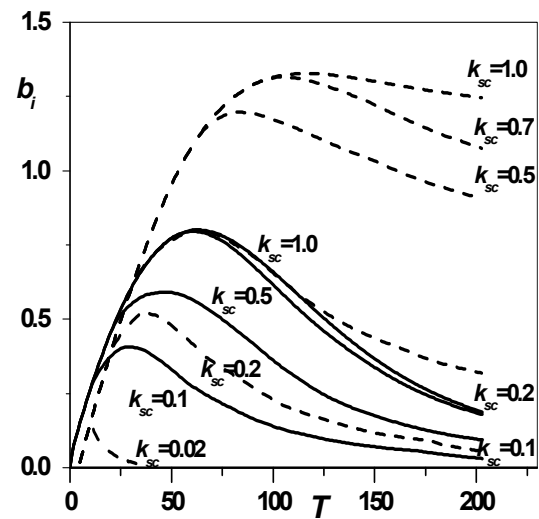
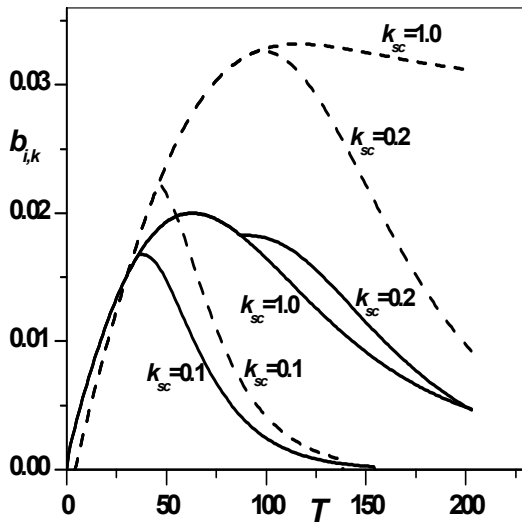


Рис. 3. Динамика биомассы $b_{i,k}$ сектора $k = 1$ (рис. 2) при различных значениях коэффициента k_{sc}

Рис. 4. Динамика биомассы b_i секций $i = 0$ и 5 (штрих) при различных значениях k_{sc}

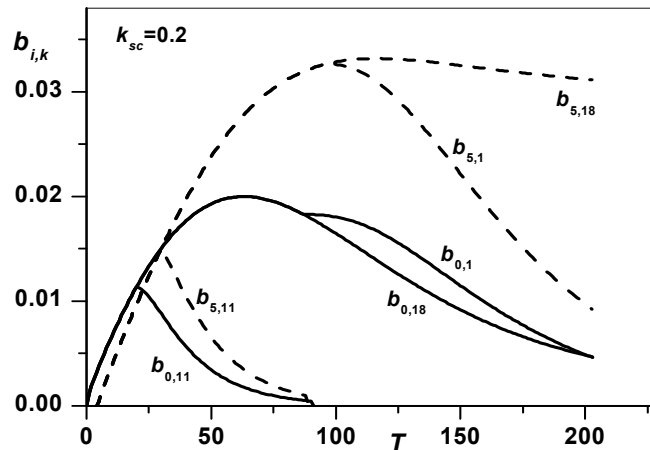


Рис. 5. Динамика биомассы $b_{i,k}$ секторов $k = 1, 11, 18$ секций $i = 0$ и 5 (штрих) при $k_{sc} = 0.2$

На рис. 7 представлены в виде *kite*-диаграмм распределения биомассы по i -секциям для различных возрастов дерева. Рисунок иллюстрирует движение «волны» биомассы (кроны) дерева в высоту путем нарастания новых секций на макушке дерева и отмирания старых снизу кроны (азимутальное распределение биомассы для нескольких секций изображено на рис. 6).

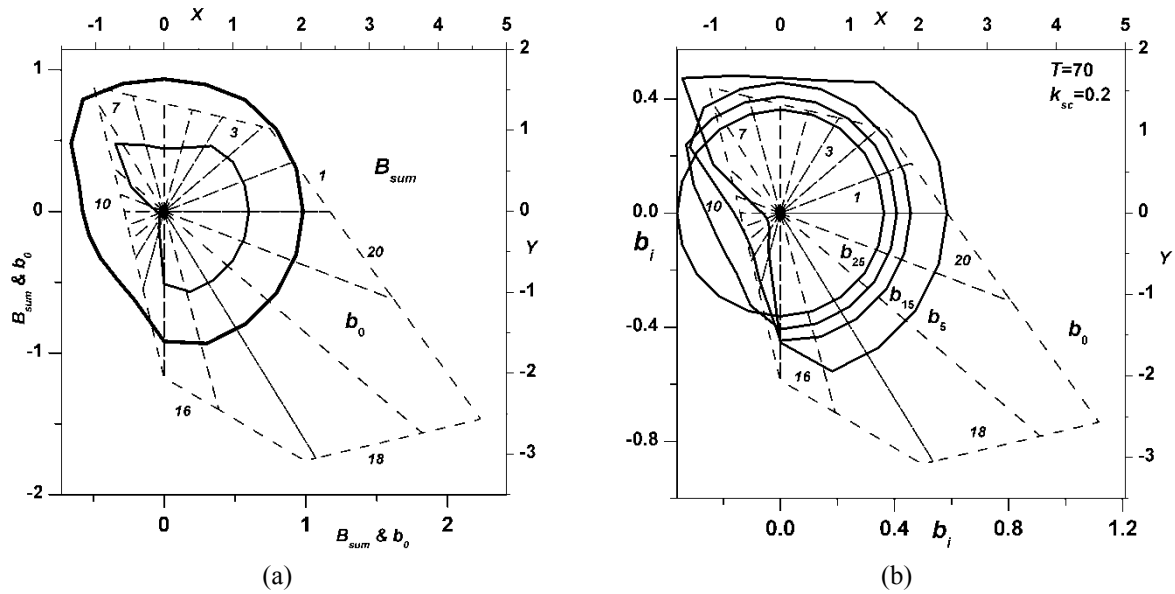


Рис. 6. Полигон Вороного с субполигонами и годографы суммарной биомассы всего дерева B_{sum} и $b_0 \cdot 30$ (a); годографы биомассы $b_i \cdot 20$ ($i = 5, 15, 20, 25$) секций дерева в момент $T = 70$ при $k_{sc} = 0.2$ (b)

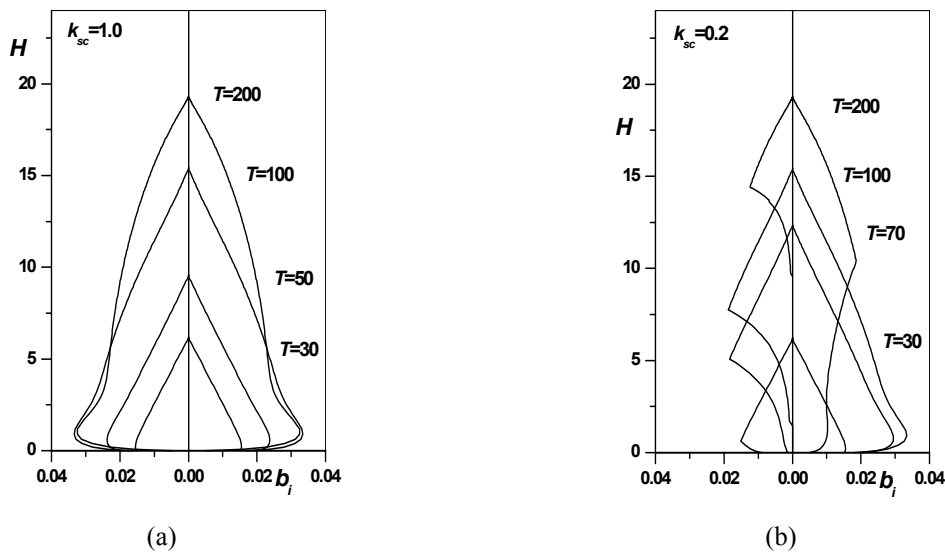


Рис. 7. Динамика распределения по высоте (i -секциям) биомассы дерева, растущего на полигоне (рис. 2, $k_{sc} = 1$) свободно (a), и профили распределения биомассы по высоте, образованные секторами 1 и 11 секций дерева при масштабировании полигона с $k_{sc} = 0.2$ для ряда моментов времени (b)

На рис. 8 приведена динамика биомассы дерева, занимающего изображенный на рис. 2 полигон, для различных значений линейного масштабного коэффициента k_{sc} . Видно, что с увеличением линейных размеров полигона (увеличением его площади) растет величина стационарной биомассы дерева. В случае двумерной модели дерева [Галицкий, 1999] недостаток площади приводит к непосредственной и неминуемой гибели модельного дерева. В отличие от двумерной модели в трехмерном случае при недостаточной площади полигона, на котором растет *дерево*, отмирают нижние секции его биомассы, но прирастают верхние, вновь появляющиеся. Если высота дерева не играет никакой роли в его росте, то *модельное* дерево не отмирает при любом малом полигоне.

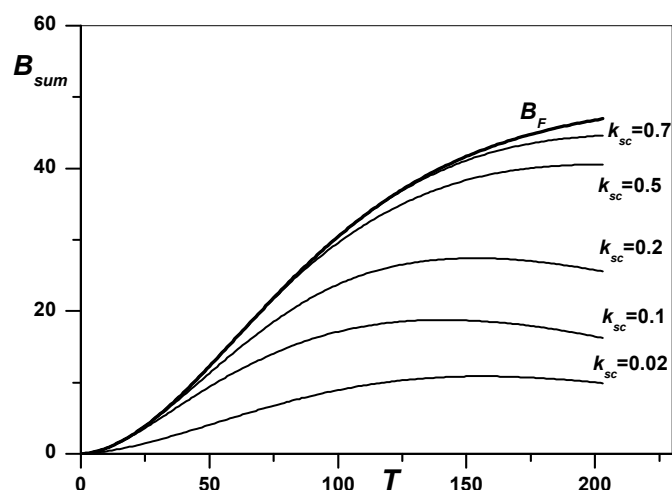


Рис. 8. Динамика биомассы дерева, растущего на полигоне (рис. 2) при различных значениях k_{sc} ; B_F — свободно растущее дерево.

Сравнение поведения трехмерной (3D) модели и ее прототипа — двумерной (2D) модели без учета формы полигона [Галицкий, 1999] показывает, что динамика для модельных деревьев в обоих случаях различна: как отмечалось выше, при недостаточной площади для роста 2D-модель непременно приводит к гибели модельного дерева, а 3D-модельное дерево не отмирает. В то же время форма динамики для 2D-модели дерева довольно близка к динамике для 0-секции в 3D-модели.

Заключение

Разработка трехмерных моделей дерева и сообщества деревьев по принципу «минимального угла зрения» [Галицкий, Тюрюканов, 2001] обеспечивает прогресс в понимании и описании механизма конкуренции в сообществе деревьев и в воспроизводстве эффектов и ситуаций, для которых двумерные модели оказались недостаточными.

Двумерные модели (с учетом и без учета формы территории роста дерева) [Галицкий, 1999, 2000] дают в принципе адекватные (по крайней мере на качественном уровне) картины рассматривавшихся с их помощью ситуаций. Однако в некоторых областях пространства параметров моделей проявлялись заметные количественные расхождения с данными натурных наблюдений [Галицкий, 1998, 2006b; Galitskii, 2003].

Естественная попытка детализировать двумерную модель путем учета азимутального распределения биомассы двумерных деревьев в сообществе приводит к качественно неадекватному результату: при смыкании крон кроновый полог модельного сообщества становится «дырявым», что, очевидно, не соответствует реальности для деревьев, но весьма похоже на ситуацию с нижними частями крон достаточно близко расположенных друг к другу соседних деревьев. Это показывает, что верхние части конкурирующих деревьев растут свободно, а нижние собственно и участвуют в конкуренции, т. е. при более детальном рассмотрении конкуренции между деревьями их следует рассматривать как трехмерный объект. Систематический учет этого наблюдения приводит к идее выделения секций в морфологической структуре дерева как элемента модели.

Как и в двумерной модели, в представленной трехмерной модели эффективно используется антитеза свободно и несвободно растущего дерева, позволяющая из множества сопутствующих процессов, структур и характеристик вычленивать те, которые непосредственно связаны с конкуренцией с соседями в сообществе, а все остальное — учесть в свойствах свободно растущего дерева. Трехмерная секционная модель динамики биомассы дерева, растущего несвободно, т. е. на ограниченной территории, пересечение которой с кругом свободного роста, на-

чина с некоторого возраста, не совпадает с этим кругом, сконструирована по методике двумерной модели, учитывающей форму полигона [Galitskii, 2003] и азимутальную структуру биомассы дерева.

Секционная модель динамики биомассы свободно растущего дерева основана на двух исходных положениях — S -образной форме динамики биомассы дерева и периодическом появлении «виртуальных» деревьев на макушке модельного дерева. В результате получен наглядный эффект оголения снизу ствола дерева от ветвей. Насколько нам известно, S -образность динамики биомассы дерева в натуральных исследованиях древостоев непосредственно не фиксировалась, что в первую очередь может быть связано с чрезмерной длительностью необходимых для этого наблюдений. Таблицы хода роста дают выпуклую вверх кривую динамики запаса древесины (фитомассы). Полученный с помощью секционной модели результат — оголение снизу ствола свободно растущего дерева — может рассматриваться при достаточной длительности наблюдения в качестве необходимого признака S -образности динамики биомассы для конкретных видов деревьев.

Как показано в [Галицкий, 2010], акропетальное оголение ствола свободно растущих деревьев (в пределе вплоть до «зонтикообразного» распределения зеленой биомассы) с возрастом происходит в той или иной степени у всех деревьев, т. е. может рассматриваться как признак старения. Рост дерева в сообществе, как видно из секционной модели, сильно ускоряет этот процесс морфологического старения, которому, в частности, обязано существование так называемого строевого (соснового) леса.

Представленная здесь трехмерная модель динамики биомассы дерева, очевидно, еще далека от завершения. Это видно, например, из рис. 8: 3D-«дерево» не отмирает ни при каком угнетении (недостатке площади для роста). Однако это обстоятельство, как и упомянутая выше «дырявость» кронового полога в двумерной модели, является причиной и поводом к дальнейшему поиску «пропорционально» уравновешенной трехмерной модели, в данном случае — к поиску механизма, связывающего рост дерева в высоту с доступной ему территорией в сообществе. В действительности на данный момент в модели нет полноценного описания третьего измерения, так как рост дерева в высоту (как и периодичность появления секций) не определен «внутри» модели и не связан с ее функционированием, а задается «снаружи» (имитационно), что, впрочем, при построении и анализе модели практически не существенно. Заметим, что сбалансированность разных сторон модели может рассматриваться как еще один, наряду с упомянутым «принципом минимального угла зрения», существенный принцип моделирования.

Секционная модель системы ветвей растущей свободно ели [Галицкий, 2012] показала, что сама по себе модель регулярной системы ветвей дерева не только не описывает ель обыкновенную, для которой она исходно предназначалась, но и вряд ли пригодна для какого-либо современного дерева. Только учет по крайней мере еще начального торможения роста [Галицкий, 2013] позволяет получить близкое к реальности число порядков ветвей. Чтобы для ели получить еще и реальную продолжительность жизни ветвей всех порядков, нужно было учесть и реальный эффект межмутовочных ветвей [Трескин, 1973; Цельникер, 1994; Галицкий, 2012]. По-видимому, для описания и модельного анализа системы ветвей разных видов деревьев потребуются субмодели различных их морфологических, физиологических, анатомических и т. п. особенностей.

В работе [Галицкий, 2006b] двумерным моделированием динамики биомассы сообщества деревьев с использованием результатов картирования площадок еловых древостоев [Абатуров, Галицкий, 1995] было показано, что конкуренция в достаточно однородных по пространству сообществах может быть немонотонной и двумерное моделирование сообществ отражает и объясняет на качественном уровне полученные натурные данные. Но были обнаружены и существенные количественные различия, связанные, скорее всего, с двумерностью использованного инструмента анализа. Представленный здесь подход к разработке трехмерных моделей дерева и сообщества деревьев может оказаться достаточно эффективным, адекватным и простым для полноценного описания и анализа конкуренции в сообществе деревьев, учитывая трудность или невозможность масштабных натуральных исследований.

Автор признателен Janusz Uchmanski, Дмитрию Олеговичу Логофету и Павлу Яковлевичу Грабарнику за полезные вопросы и замечания, позволившие улучшить текст.

Список литературы

- Абатуров А. В., Галицкий В. В. О машинной обработке планов древостоев // Экология. — 1995. — № 3. — С. 184–192.
- Винберг Г. Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журн. общей биологии. — 1976. — Т. 37, № 1. — С. 56–70.
- Галицкий В. В. О влиянии отчуждения части фитомассы на рост растения // Известия АН. Сер. Биол. — 1984. — № 6. — С. 823–833.
- Галицкий В. В. Моделирование сообщества растений: индивидуально-ориентированный подход. I. Модель растения // Известия АН. Сер. Биол. — 1999. — № 5. — С. 539–546.
- Галицкий В. В. Моделирование сообщества растений: индивидуально-ориентированный подход. II. Модель сообщества // Известия АН. Сер. Биол. — 2000. — № 2. — С. 178–185.
- Галицкий В. В. О динамике распределения по высоте биомассы свободно растущего дерева. Модельный анализ // ДАН. — 2006а. — Т. 407, № 4. — С. 564–566 (*Galitskii V. V. Dynamics of the distribution of free-growing tree biomass with respect to height: model analysis // Doklady Biological Sciences. — 2006. — Vol. 407, No. 4. — P. 166–168*).
- Галицкий В. В. О динамике интегральной меры конкуренции в сообществах растений различной степени однородности // Известия РАН. Сер. биол. — 2006b. — № 2. — С. 156–164.
- Галицкий В. В. Модельный анализ динамики дальнего транспорта ассимилятов свободно растущего дерева // Математическая биология и биоинформатика. — 2009. — Т. 4, № 1. — С. 1–20.
- Галицкий В. В. Секционная структура дерева. Модельный анализ вертикального распределения биомассы // Журн. общ. биол. — 2010. — Т. 71, № 1. — С. 19–29.
- Галицкий В. В. Динамика биомассы ветвей высших порядков дерева. Модельный анализ // Журн. общ. биол. — 2012. — Т. 73, № 6. — С. 442–452 (*Galitskii V. V. Biomass dynamics of higher-order tree branches: an analysis of the model // Biol. Bull. Rev. — 2013. — Vol. 3, No. 5. — P. 412–421*).
- Галицкий В. В. Об эволюции формы дерева по фрактальному параметру // viXra: 1311.0105. — 2013. <http://vixra.org/abs/1311.0105>.
- Галицкий В. В. Траектории эволюции в пространстве параметров секционной модели зеленой биомассы кроны ели // Математическое моделирование в экологии: Материалы Четвертой Национальной научной конференции с международным участием, 18–22 мая 2015 г. — Пушкино: ИФХиБПП РАН. — 2015. — С. 39–40.
- Галицкий В. В. Траектории эволюции в пространстве параметров секционной модели кроны ели. Появление «проторастения» // Журн. общ. биол. — 2016. — Т. 77, № 4 (в печати).
- Галицкий В. В., Комаров А. С. О моделировании роста растения // Известия АН. Сер. Биол. — 1979. — № 5. — С. 714–723.
- Галицкий В. В., Мироненко Е. В. Мозаика Вороного на плоскости. Алгоритм построения. — Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР. — 1981. — 26 с.
- Галицкий В. В., Тюрюканов А. Н. О методологических предпосылках моделирования в биогеоэкологии // В кн.: Тюрюканов А. Н. Избранные труды. — М.: Изд-во РЭФИА. — 2001. — С. 94–108.
- Гильдерман Ю. И., Кудрина К. Н., Полетаев И. А. Модели Л-систем (систем с лимитирующими факторами) // Исследования по кибернетике. — М.: Советское радио, 1970.

- Зотин А. И. Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения. — М.: Наука, 1974. — 184 с.
- Казимиров Н. И. Ельники Карелии. — Л.: Наука, 1971. — 139 с.
- Крамер П. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. Пер. с англ. — М.: Лесн. промышленность, 1983. — 463 с.
- Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. — М.: Наука, 1976. 646 с.
- Либих Ю. Химия в приложении к земледелию и физиологии. — М.—Л.: Огиз-Сельхозгиз, 1936 (Liebig J. V. Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur und Physiologie. 5. — Aufl. Braunschweig. — 1843).
- Полетаев И. А. О математических моделях биогеоценотических процессов // Проблемы кибернетики. — М.: Наука, 1966. — Вып. 16. — С. 175–177.
- Полетаев И. А. Использование принципа Либиха в математических моделях метаболизирующих систем // Имитационное моделирование и экология. — М.: Наука, 1975. — С. 60–64.
- Рожков В. А., Кузнецова И. В., Рахматуллоев Х. Р. Методы изучения корневых систем растений в поле и лаборатории. — М.: ГОУ ВПО МГУЛ. — 2008.
- Сукачев В. Н. Основы лесной геоботаники // Избранные труды, Т. 1. — Л.: Наука, 1972. — С. 194–200.
- Тимирязев К. А. Жизнь растения. — М.: Изд-во М. и С. Сабашниковых. — 1914. — 360 с.
- Трескин П. П. Закономерности морфогенеза скелетной части кроны взрослой ели // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. — Л.: Наука, 1973. — С. 222–240.
- Цельникер Ю. Л. Структура кроны ели // Лесоведение. — 1994. — № 4. — С. 35–44.
- Bella I. E. A new competition model for individual trees // For.Sci. 1971. — Vol. 17, No. 3. — P. 364–372.
- Bertalanffy Von L. A quantitative theory of organic growth // Human Biolog. — 1938. — Vol. 10. — P. 181–213.
- Galitskii V. V. The 2D modeling of tree community: from “microscopic” description to macroscopic behavior // For. Ecol. & Manag. — 2003. — Vol. 183, No. 1–3. — P. 95–111.
- Galitskii V. V. Dynamics of competition in uniform communities of trees // Community ecology. — 2006. — Vol. 7, No. 1. — P. 69–80.
- Koch G. W., Sillett S. C., Jennings G. M., Davis S. D. The limits to tree height // Nature. — 2004. — Vol. 428. — P. 851–854.
- Pütter A. Studien über physiologische Ähnlichkeit. VI. Wachstumsähnlichkeiten // Pflüger Arch. Ges. Physiol. — 1920. — Vol. 180. — P. 298–340.
- Ryan M. G., Yoder B. J. Hydraulic limits to tree height and tree growth // Bioscience. — 1997. — P. 235–242.
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. A quantitative analysis of plant form—the pipe model theory. I. Basic analyses // Jap. J. Ecol. — 1964. — Vol. 14. — P. 97–105.
- Tomlinson P. B., Hagggett B. A. Partial shoot reiteration in *Wollemia nobilis* (Araucariaceae) does not arise from 'axillary meristems' // Ann. Bot. — 2011. — Vol. 107. — P. 909–916.
- Weigelt A., Jolliffe P. Indices of plant competition // J. Ecol. — 2003. — Vol. 91. — P. 707–720.
- Weiner J. Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals // J. Ecol. — 1984. — Vol. 72. — P. 183–195.