

О морфологическом источнике дивергенции (хвойных) пород деревьев. Модельный анализ

Галицкий В.В.

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН

galvv@rambler.ru

Секционная модель динамики зеленой биомассы системы ветвей всех порядков прото-ели была распространена на диапазон μ (0, 3) фрактального параметра модели. Анализ траекторий времен жизни ветвей показал наличие разрывов 1-го рода у ветвей 2-го и 3-го порядков при значениях $\mu \approx 1.45$ и 2.9 соответственно. Исследование полной модели ели, включающей субмодель межмутовочных ветвей и параметризованной на реальных данных о временах жизни ветвей, показал исчезновение разрывов. Наличие разрывов у прото-ели и их отсутствие у ели интерпретируется как триггер, запускающий морфологическую дивергенцию ели и возможную в других формах у других видов хвойных.

Ключевые слова: секционная модель ели, траектории в пространстве параметров, разрывы 1-го рода, дивергенция видов, структура пространства параметров.

On the morphological source of divergence of (coniferous) tree species. Model analysis

Galitskii V.V.

Institution of Physical-Chemical and Biological Problems of Soil Science RAS

The sectional model of the dynamics of the green biomass of the branches system of all orders of the proto-spruce was extended to the range μ (0, 3) of the fractal parameter of the model. Analysis of the trajectories of the branch lifetimes showed the presence of discontinuities of the 1st kind in the branches of the 2nd and 3rd orders for values $\mu \approx 1.45$ and 2.9 , respectively. The study of the complete model of spruce, including a submodel of inter-verticillate branches and parameterized on real data on lifetimes, showed the disappearance of discontinuities. The presence of ruptures in proto-spruce and their absence in spruce is interpreted as a trigger which starting the morphological divergence of spruce and possible in other forms in other species of conifers.

Key words: sectional model of spruce, trajectory in the parameter space, discontinuities of the 1st kind, divergence of species, structure of the parameter space.

1. Введение

Представление о секционной структуре дерева и основанная на нем секционная модель динамики фотосинтезирующей биомассы системы ветвей всех порядков [1] позволили объяснить ряд известных натуралистам фактов. Среди которых, применительно к данной теме, можно отметить: акропетальное оголение ствола у многих видов, врожденность свойства замедленного роста в молодом возрасте, появление и “убийственная” роль межмутовочных ветвей ели, как реакция на увеличение освещенности [2–4]. Секционная модель, включающая, как элемент, изометрическую модель роста дерева Полетаева И.А. [5] и фрактальную связь $B \sim H^{\mu}$ зеленой биомассы B и размера H дерева, показала невозможность

появления ветвей высших порядков (кроме первого) у дерева без учета начального торможения роста [1]. А распространение модели на диапазон (0, 1) фрактального параметра μ продемонстрировало фрактальные особенности появления проторастения в ходе эндосимбиоза протиста и цианобактерий [6] и, в частности, наличие начального торможения роста размера фотосинтезирующей системы, как следствие группового характера размещения цианобактерий [7]. В диапазоне μ (1, 3) была обнаружена другая особенность траектории эволюции системы ветвей дерева в пространстве параметров модели, по-видимому, имеющая важное значение для дивергенции древесных. Её обсуждению посвящен остальной текст.

В [1] было показано, что ветви высших порядков ели могут появляться, только если модель Полетаева [5] дополнить небольшим начальным

торможением роста дерева. При этом одновременно становится очевидным, что ветви 1-го порядка (скелетные) могут в рамках модели существовать неопределенно долго, тогда как регулярные ветви высших порядков должны иметь ограниченные времена жизни, уменьшающиеся с порядком, и количество порядков ограничено. Для ели Подмосковья времена жизни ветвей были определены Цельникер Ю.Л. [2], что позволило параметризовать модель и выявить относительные роли начального торможения и межмутовочных ветвей [1] в эволюции морфологии кроны ели.

2. Разрывы траектории системы ветвей ели

2.1. Траектории времен жизни ветвей кроны ели

На рисунке 1 представлены модельные зависимости (траектории) времен жизни $t_{D,j}(\mu)$ регулярных ветвей всех порядков в модели кроны ели с учетом только начального торможения роста при всех остальных параметрах полной модели ели. С ростом μ величины $t_{D,j}(\mu)$ плавно растут везде, кроме окрестностей около $\mu \approx 1.45$ и $\mu \approx 2.9$ для ветвей 2-го и 3-го порядков соответственно, где имеют место разрывы непрерывности 1-го рода.

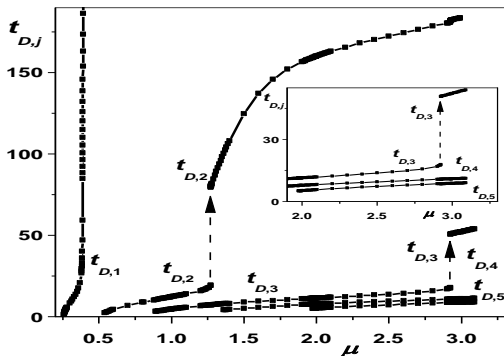


Рис. 1. Траектории $t_{D,j}(\mu)$ модели прото-ели.

2.2. Происхождение и кинематика разрывов

Как показано в [1] динамики зеленой биомассы ветвей всех порядков формально являются знакопеременными функциями и времена жизни определяются первыми интервалами их положительности.

На рисунке 2 показана деформация модельной динамики биомассы ветви 2-го порядка ели при изменении μ от 1.35 до 1.5 – время жизни увеличилось в 8 раз. Вычисления показывают, что разрыв происходил при $\mu \approx 1.45$. У современной ели $\mu \approx 1.8$ [1].

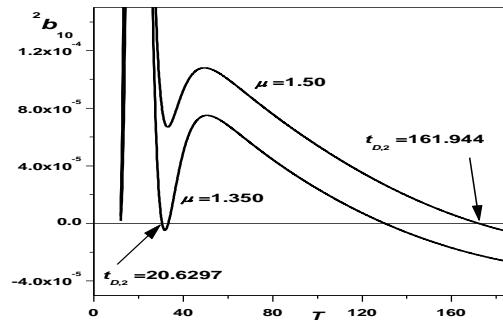


Рис. 2. Кинематика появления разрыва $t_{D,2}(\mu)$.

2.3. Морфологическое купирование разрывов у ели

Разрывы функций $t_{D,j}(\mu)$ возникли у предка ели в ходе эндогенного постепенного совершенствования фотосинтезирующей системы, выражающегося в росте μ , что в свою очередь привело к деформации виртуально знакопеременной динамики биомассы ветвей и внезапному увеличению времени жизни ветвей при некотором μ . Знакопеременный характер динамики является следствием врожденных свойств растения, в частности, модульного строения (секционная структура) и начального торможения роста, и потому разрывы тоже являются врожденными свойствами. В случае ели разрывы появились у ее не очень далекого (по μ) предка и были купированы [1] путем развития межмутовочных ветвей из спящих почек [8, 9]. На рисунке 3 представлены траектории $t_{D,j}(\mu)$ для полной модели (регулярные ветви + субмодель начального торможения + субмодель межмутовочных ветвей) – разрывы исчезли.

Многие другие деревья, не имея в настоящее время межмутовочных ветвей, либо прошли, либо должны будут пройти через подобное препятствие в ходе морфологической эволюции. Например, для сосны и некоторых других пород известны ситуации появления межмутовочных ветвей («ведьмины» метлы, [10] и [11]), и вполне представимы и другие (не морфологические) способы реагирования дерева на такие разрывы.

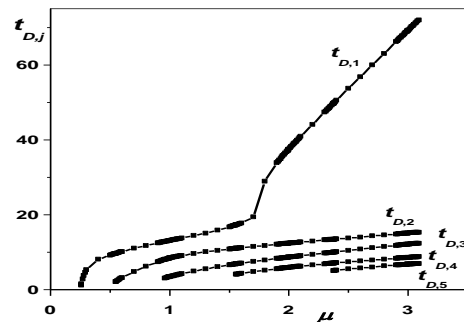


Рис. 3. Траектории $t_{D,j}(\mu)$ полной модели ели.

3. О структуре пространства параметров секционной модели дерева

Здесь нас интересует пространство параметров модели, включающей систему регулярных ветвей и начальное торможение роста, т.е. модели *прото-ели*, для которой оно пятимерное [1]. На рисунке 1 показано наличие разрыва $t_{D,2}(\mu)$ при движении вдоль оси μ при значениях остальных 4-х параметров из *полной* модели ели. Представляет интерес вопрос: разделяет ли разрыв $t_{D,2}(\mu)$ всю часть пространства в “хвойном” интервале μ (1, 3) или имеются “лазейки” без разрывов? В настоящее время прямого ответа на это вопрос нет, но некоторые косвенные результаты [12] могут быть полезны.

На рисунках 4,а–с ниже представлены примеры результатов вычислений характеристик разрыва $\Delta t_{D,2}$ и μ_{jmp} – величина и положение разрыва при движении из точки современной ели вдоль прямых, коллинеарных соответствующим осям параметров модели кроме μ .

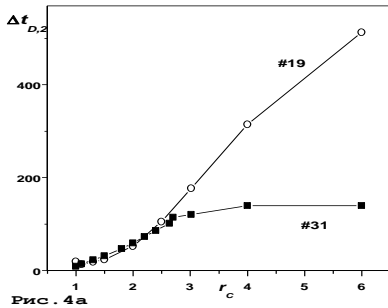


Рис. 4а

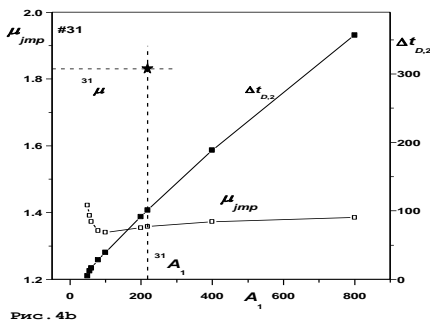


Рис. 4б

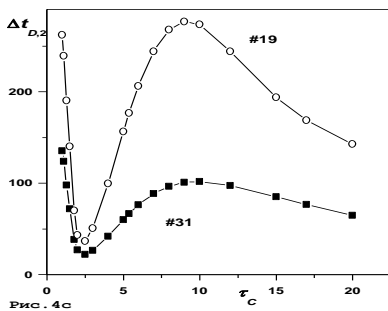


Рис. 4с

Зависимости $\Delta t_{D,j}(r_C)$ на рисунке 4,а и $\Delta t_{D,j}(A_1)$ на рисунке 4,б (черные квадраты) при небольших значениях аргумента показывают стремление к

нулю, при этом зависимость $\mu_{jmp}(A_1)$ начинает расти, демонстрируя увеличение эффективности фотосинтеза и позволяя предполагать возможность «лазейки» в 2D-область зеленой биомассы. Для исследования подобных предположений необходимы данные о временах жизни разных видов деревьев.

Таблица. Параметры модели прото-ели [1]

μ	$B \sim H^\mu$, фрактальный параметр
A_1	$H_{plt} = H_m \text{th}(T/A_1)$, модель Полетаева, [5]
r	$B_{m,i} = B_m(1-x)^r$, $x = H_i/H_m$, H_i – высота появления виртуального i -дерева
τ_C, r_C	$H = H_{plt} (\text{th}(T/\tau_C))^{r_C}$ – динамика высоты с начальным торможением роста

4. Список литературы

1. Галицкий В.В. Динамика биомассы ветвей высших порядков дерева. Модельный анализ. *Журнал общей биологии*. 2012. Т. 73. С. 442–452.
2. Цельникер Ю.Л. Структура кроны ели. *Лесоведение*. 1994. № 4. С. 35–44.
3. Трескин П.П. Закономерности морфогенеза скелетной части кроны взрослой ели. В: *Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги*. Л.: Наука, 1973. С. 222–240.
4. Kramer P.J., Kozlowski T.T. *Physiology of trees*. NY: Academic Press, 1979.
5. Полетаев И.А. О математических моделях биогеоценотических процессов. В: *Проблемы кибернетики*. М.: Наука, 1966. Т. 16. С. 171–190.
6. Margulis L. *Symbiosis in Cell Evolution. Life and its Environment the Early Earth*. San Francisco: W.H. Freeman, 1981.
7. Галицкий В.В. Траектории эволюции в пространстве параметров секционной модели кроны ели. Появление “проторастения”. *Журнал общей биологии*. 2016. Т. 77. С. 409–422.
8. Tomlinson P.B., Haggett B.A. Partial shoot reiteration in *Wollemianobilis (Araucariaceae)* does not arise from «axillary meristems». *Ann. Bot.* 2011. V. 107. P. 909–916.
9. Курсанов А.Л. *Транспорт ассимилятов в растении*. М.: Наука, 1976. 646 с.
10. Yamburov M.S., Titova K.G. Needle Anatomy of Mutational Witches’ Brooms of Siberian Fir. *World Appl. Sci. J.* 2013. V. 28. P. 909–913.
11. Коровин В.В., Курносков Г.А. Структурные аномалии: случайность или ... *Лесной вестник*. № 1. С. 26–31.
12. Галицкий В.В. Морфологические разрывы траектории эволюции ели по фрактальному параметру. В: *Морфогенез: устойчивость и вариабельность*. М.: ПИН РАН, 2015. С. 293–308.