

On the evolution of the tree form with the fractal parameter

Valerii V. Galitskii

Institute of Physico-Chemical and Biological Problems in Soil Science, the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russia, email: galvv@rambler.ru

Abstract

Modeling peculiarities of evolution of the tree's branches system on allometric (fractal) parameter μ which connects a green biomass of a tree with its height, are considered, basing on the sectional model of a branches system presented earlier. It is shown that the initial stage of the (endo)symbiotic growth of the first dot "plants" ($\mu < 1$) must be characterized by a group placement of photosynthesizing points and growth of μ with the increasing the number of points in group, i.e. with increasing the efficiency of the use of light. Value μ not depends on type of a groups' allocation, but depends on a kind of the points' distribution in group. Thus, in an early ontogenesis of such "protoplants" there should be a stage of gradual growth μ from 0 which may be manifested in the form (usually observable) initial slowdown of growth and in the recapitulation phenomenon.

Key words: sectional model of system of tree's branches; green biomass vs. height; fractal parameter; group dot pattern at line segment; endosymbiose of cyanobacteria and protists; origin of "protoplant"; initial slowdown of growth; recapitulation;

Об эволюции формы дерева по фрактальному параметру

Валерий В. Галицкий

Исходя из представленной ранее секционной модели системы ветвей дерева, обсуждаются модельные особенности эволюции системы ветвей по аллометрическому (фрактальному) параметру μ , который связывает зеленую биомассу дерева с его высотой. Показано, что начальный этап (эндо)симбиотического роста первых точечных "растений" ($\mu < 1$) должен характеризоваться групповым размещением фотосинтезирующих точек и ростом μ с увеличением числа точек в группах, т.е. увеличением эффективности использования света. Значение μ не зависит от характера размещения групп, но зависит от вида распределения точек в группе. Таким образом, в начале онтогенеза такого "проторастения" должен был существовать этап постепенного роста μ начиная с ≈ 0 , который может проявляться в форме (обычно наблюдаемого) начального замедления роста и в феномене рекапитуляции.

Ключевые слова: секционная модель системы ветвей дерева; зеленая биомасса в зависимости от высоты; фрактальный параметр; групповое точечное размещение на отрезке; эндосимбиоз цианобактерий и протистов; появление "проторастений"; начальное торможение роста; рекапитуляция;

1. Введение

В работах (Галицкий, 2006; 2010) была выделена секционная структура дерева и описана модель динамики биомассы секции как разность зеленых биомасс¹ смежных виртуальных деревьев, вложенных друг в друга. С использованием предположения о монотонности и ограниченности динамики зеленой биомассы дерева модель продемонстрировала как ряд свойств, имеющих аналоги в реальности, и так и возможность получения варьированием трех параметров модели распределения биомассы по высоте (секциям) дерева, которые могут

¹ Биомасса понимается как физиологически активная часть полной массы дерева, часть биомассы является фотосинтезирующей (зеленой), последняя и фигурирует в приводимых формулах; фитомасса – физиологически пассивная часть полной массы.

ассоциироваться с довольно далекими друг от друга видами деревьев. Полагая динамику фотосинтезирующей биомассы дерева известной, для описания динамики биомассы секции, было использовано представление о *виртуальном дереве* – верхней части реального дерева, которая начинается с рассматриваемой секции. Каждой i -секции, таким образом, сопоставляется свое виртуальное i -дерево с биомассой B_i . В результате динамика биомассы i -секции дерева может быть представлена как разность биомасс смежных виртуальных деревьев, вложенных друг в друга

$${}^0b_i(T) = B_i(T) - B_{i+1}(T), \quad (1)$$

а динамика биомассы дерева соответственно может быть разложена на сумму динамик биомассы секций, составляющих дерево.

Если секции и виртуальные деревья появляются с шагом по времени ΔT , то i -секция, которая появилась в момент T_i , будет иметь зависимость биомассы 0b_i от возраста дерева T

$${}^0b_i(T - T_i) = B_i(T - T_i) - B_{i+1}(T - T_i - \Delta T), \quad (2)$$

где $B_i(x)$ – динамика виртуального i -дерева ($i=0, 1$) и любая из функций равна нулю, когда её аргумент $x \leq 0$.

В работе И.А. Полетаева (1966) для изометрического дерева была получена простая балансовая модель увеличения его высоты H_{pit} :

$$H_{\text{pit}}(T) = H_m \text{th}(T/A_1), \quad (3)$$

где $\text{th}(\dots)$ – гиперболический тангенс, а H_m и A_1 параметры. При аллометрическом росте биомасса дерева связана с линейным размером дерева:

$$B(T) = B_m (H(T)/H_m)^\mu, \quad (4)$$

где μ – аллометрический параметр. Выражение (4) используется далее с заменой B_m на $B_{m,i}$ для виртуальных i -деревьев. При моделировании акропетального оголения ствола дерева использовалась функция $f_0(x)$

$$B_{m,i} = B_m, x = H_i / H_m, f_0(0) = 1, f_0(1) = 0, \quad (5)$$

имитирующая зависимость биомассы виртуального i -дерева от высоты его появления $H_{\text{ар},i}$, для ели $f_0(x) = (1 - x)^r$ (Галицкий, 2010).

2. Система ветвей дерева

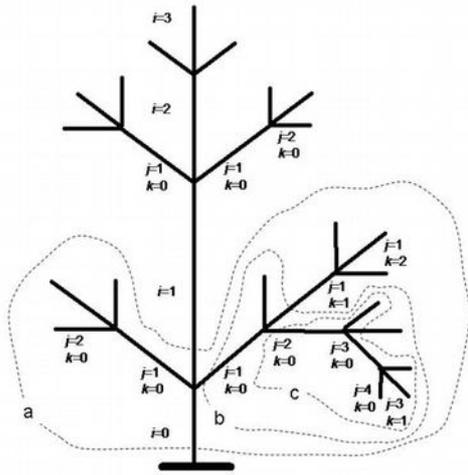
В работе (Галицкий, 2012) секционная модель дерева была распространена на систему ветвей дерева, которые несут зеленую биомассу соответствующих секций. Приложение этой модели к натурным данным (Цельникер, 1994) о временах жизни ветвей имеющих четырех порядков ели обыкновенной показало, что в этом случае кроме системы *регулярных* ветвей, описываемой этой моделью, необходимо учитывать также две особенности роста ели.

Одна из них - начальное торможение роста - может быть связана с историей вида, вторая - наличие межмутовочных ветвей - с вариабельностью освещенности (Казимиров, 1971; Цельникер, 1994; Трескин, 1973; Kramer, Kozlowski, 1979). Модель показала хорошее соответствие натурным данным.

В данной статье рассматривается поведение модели системы ветвей дерева (число имеющих порядков ветвей и их времена жизни) при варьировании параметра μ и обсуждаются возможные интерпретации в связи с некоторыми известными данными о происхождении и эволюции растений.

3. Модель динамики биомассы системы ветвей дерева

Реальная секция дерева включает в себя (рис. 1) междоузлие (часть ствола) и мутовку ветвей 1-го порядка (для ели обычно из пяти ветвей). Структура ветви любого порядка, вообще говоря, такая же, как всего дерева – ветвь может быть представлена последовательностью



секций, каждая из которых порождается парой смежных виртуальных ветвей того же порядка и состоит из междуузлия и мутовки из двух (для ели) ветвей следующего порядка, появляющейся через год. Для простоты формул полагаем, что свойства виртуальных ветвей j -порядка ($j > 1$) и порожденных ими секций j -ветви не зависят от их положения на j -ветви (кроме сдвига по времени, т.е. индекса k , который далее принимаем $k = 0$).

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

Для виртуальных i -деревьев вид зависимости $B_{m,i}$ от высоты их появления (от i) (5) влияет явно на распределение биомассы дерева по высоте (Галицкий, 2010).

Модель динамики зеленой биомассы регулярной системы ветвей свободно растущего дерева пролептического типа может быть представлена в следующей форме (Галицкий, 2012):

$${}^1br_i(T - T_i - \Delta T) = ({}^0b_i(T - T_i) - {}^0bi_i(T - T_i))/5, \quad (6)$$

$${}^jb_i(T - T_i - (j + k)\Delta T) = {}^jbr_i(T - T_i - (j + k)\Delta T) - {}^jbr_i(T - T_i - (j + k + 1)\Delta T), \quad (7)$$

$${}^{j+1}br_i(T - T_i - (j + k + 1)\Delta T) = ({}^jb_i(T - T_i - (j + k)\Delta T) - {}^jbi_i(T - T_i - (j + k)\Delta T))/2, \quad (8)$$

где jb_i - биомасса k -секции ветви j -го порядка мутовки i -секции дерева, T_i - момент появления i -секции, ΔT - шаг по времени; ${}^{j+1}br_i$ - биомасса ветви порядка $j+1$, являющейся частью мутовки k -секции j -ветви и соответствующих ветвей i -секции дерева порядков от j до 1; jbi_i - биомасса междуузлия i -секции, если таковая (биомасса) имеется (далее везде левый верхний индекс - порядок ветви и 0 для ствола дерева, правый нижний - номер порождающей секции ствола). Все функции равны нулю для неположительных значений аргументов.

Динамика биомассы виртуальных деревьев, порождающих секции дерева и их мутовки, описывается σ -образной² функцией и, соответственно, динамика биомассы секции дерева, согласно формуле (1), описывается колоколообразной функцией, которая, уменьшаясь со временем, остается положительной. Соответственно, скелетные ветви (1-го порядка) мутовки этой секции дерева согласно (6) при достаточно малой межмутовочной биомассе, вообще говоря, весьма долгое время могут не отмирать (см. ниже). В отличие от динамики биомассы дерева (0-ветвь, σ -функция) динамика биомассы виртуальной ветви 1-го порядка, порождающая секции с ярусами ветвей 2-го порядка, описывается колоколообразной функцией. Поэтому ветви 2-го и следующих порядков, биомасса которых вычисляется по аналогичной формуле (7), принципиально имеют, в отличие от ветвей 1-го порядка, конечное и уменьшающееся с ростом j время жизни и соответственно возможный максимальный порядок ветвей невелик.

Заметим, что рекуррентные выражения (7) и (8) имеют физический и биологический смыслы в течение первых интервалов времени, когда эти выражения и члены в их правых частях положительны. Продолжение этих выражений после таких интервалов обычно знакопеременное и не должно приниматься во внимание (рис. 2, штриховые линии). В частности, если биомасса какой-либо j -ветви в какой-то момент после или при появлении ветви, стала меньше или равна нулю, то сама ветвь и все ветви высших порядков на этой ветви с этого момента отсутствуют, даже если при этом соответствующие выражения (7) и (8) для них положительны.

² Положительные, монотонно растущие ограниченные функции типа (3), (4). Термин предложен Д.О. Логофетом как обобщение S -образных функций.

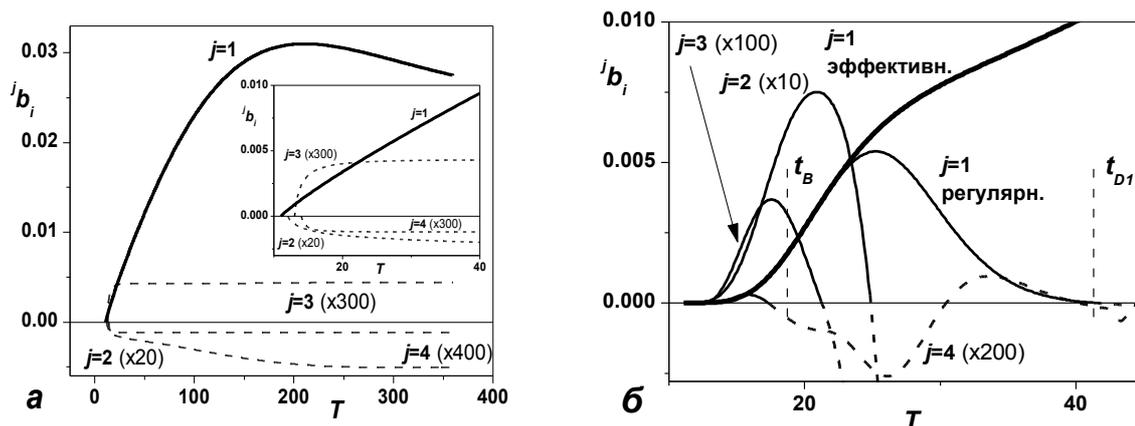


Рис. 2. Динамика биомассы j -ветвей модели ели (Галицкий, 2012); штриховые линии – фиктивные продолжения кривых (см. текст). На рисунке в скобках указаны масштабирующие множители для отдельных кривых, а – только регулярные ветви (выражения (6)–(8)). Параметры модели – A_1, r, μ ; б – модель регулярных ветвей (6)–(8) с учетом торможения начального роста (2 параметра) и межмутовочных ветвей (2 параметра). Показана *эффективная* (совместная) динамика регулярной и межмутовочной биомасс (жирная линия) секции из пяти 1-ветвей. После отмирания регулярных ветвей (момент t_{D1}) динамика продолжается новыми межмутовочными. На врезке начальный участок динамики;

На рис. 2 приведены примеры модельных динамик биомассы ели для системы только регулярных ветвей и для этой же системы, дополненной двумя субмоделями - начального торможения роста и межмутовочных ветвей. Значения семи параметров модели (б) подобраны так, что модельные и натурные длительности жизни ветвей имеющих 4-х порядков ели обыкновенной Подмоскovie (Цельникер, 1994) отличались на единицы процентов каждая. При этом было получено значение параметра $\mu \approx 1.8$. Более подробно - см. (Галицкий, 2012).

4. Эволюция модельной системы ветвей по параметру μ

На рис. 3а приведены зависимости продолжительностей жизни t_{Dj} от μ для регулярных ветвей всех существующих порядков ($1 \leq j \leq 4$) в диапазоне $0 \leq \mu \leq 3$ при значениях остальных параметров модели $A_1 = 102.69$ и $r = 1.1243$, исходно найденных для полной модели ели обыкновенной (подобно рис. 2б). Ветвь порядка 1 появляется при $\mu \approx 0.9952$, не отмирает за модельное время ($T \leq 360$) и, соответственно, не отображается на рисунке.

Рисунок 3а демонстрирует интересные особенности модели системы регулярных ветвей дерева. Во-первых, в интервале значений μ $[0, 0.9952)$ отсутствуют ветви любых порядков, что может означать, что биомасса размещается непосредственно на стволе дерева. Ветвь 1-го порядка имеется при всех $\mu \geq \approx 0.9952$. При $\mu \geq 0.9952$ и до $\mu \approx 1.0$ имеются ветви 2-го порядка, причем при $\mu \rightarrow \approx 1.0$ длительность жизни ветви 2-го порядка постепенно уменьшается и ветвь исчезает. В интервале μ $[\approx 1.0, \approx 1.9876)$ имеется только ветвь 1-го порядка, при $\mu > 1.9876$ есть также 2-ветвь, а в интервале $[1.9876, \approx 1.998]$ имеется ветвь и 3-го порядка. Продолжительность жизни ветви 3-го порядка при $\mu \rightarrow \approx 1.998$ постепенно уменьшается и она исчезает. Далее до $\mu \approx 2.9825$ имеются ветви только 1-го и 2-го порядков, при $\mu > 2.9825$ есть также 3-ветвь и в интервале $[2.9825, 2.9941]$ имеется также ветвь 4-го порядка, которая при $\mu \rightarrow \approx 2.9941$ исчезает. На рис. 3б показаны интервалы существования ветвей 1-го, 2-го, 3-го и 4-го порядков ($j = 1, 2, 3, 4$) и на врезках показаны в крупном масштабе их “эфемерные” версии вблизи целых значений параметра μ . При других наборах параметров A_1 и r регулярной модели эти зависимости могут несколько меняться, например, отсутствовать ветвь 4-го порядка, но характер зависимостей сохраняется.

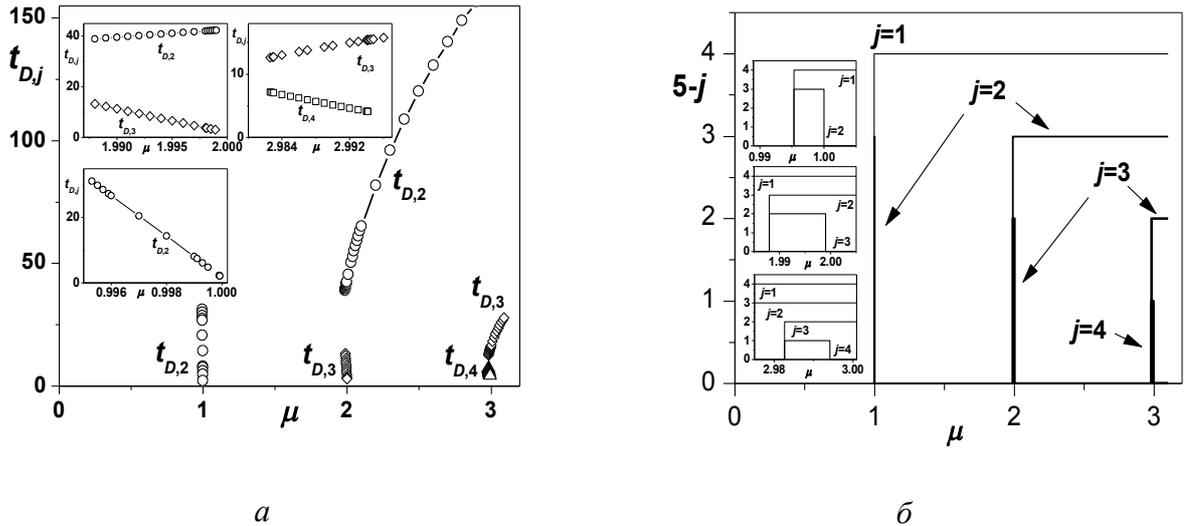


Рис. 3. *a* - Зависимости модельных длительностей жизни $t_{D,j}$ регулярных j -ветвей дерева от параметра μ , другие параметры получены для ели, (Галицкий, 2012); *б* - наличие ветвей j -порядка в интервале μ . На врезках в крупном масштабе “эфмерные” интервалы наличия j -ветвей вблизи целых значений μ .

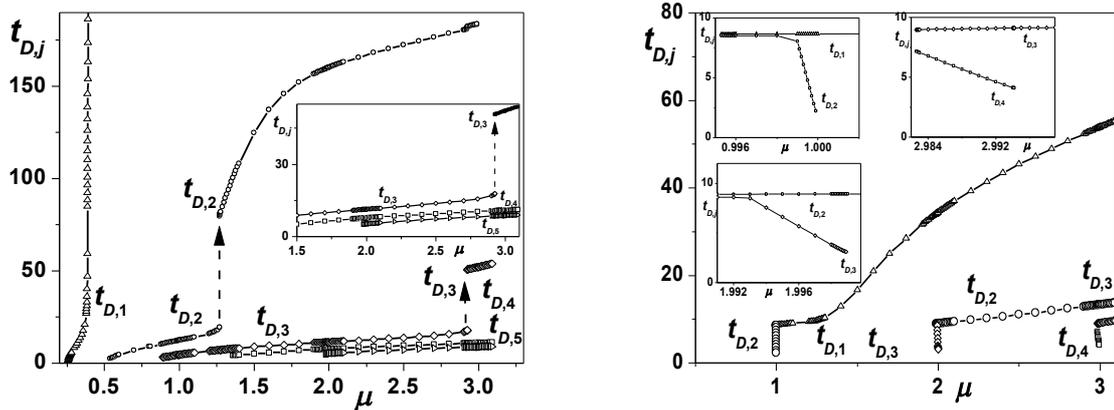


Рис. 4. Зависимости $t_{D,j}$ от μ при дополнении модели системы регулярных ветвей дерева субмоделью начального торможения роста дерева (Галицкий, 2012). Штриховыми стрелками показаны места резкого возрастания соответствующих $t_{D,j}$.

Рис. 5. Зависимости $t_{D,j}$ от μ при дополнении модели системы регулярных ветвей дерева субмоделью межмутовочных ветвей (Галицкий, 2012). На врезках увеличенный масштаб вблизи целых значений μ .

Представляет интерес рассмотреть, как может меняться эволюция по параметру μ длительностей жизни ветвей, если дополнить модель системы регулярных ветвей дерева субмоделями, использованными в модели ели (Галицкий, 2012) и упомянутыми выше. На рис. 4 представлен пример соответствующих зависимостей $t_{D,j}(\mu)$ для случая дополнения модели системы регулярных ветвей только субмоделью начального торможения роста дерева. В отличие от регулярного варианта модели теперь появляется 1-ветвь гораздо раньше ($\mu \approx 0.2595$) и не отмирает за модельное время (360 лет при $\mu > 0.3910$). Ветви порядков $j > 1$ также появляются существенно раньше. “Эфемерные” интервалы существования ($j > 1$)-ветвей отсутствуют, но при некоторых значениях μ длительность существования 2- и 3-ветвей весьма резко (возможно скачком) значительно увеличивается.

На рис. 5 приведен результат дополнения модели регулярных ветвей только субмоделью межмутовочных ветвей (Галицкий, 2012). “Эфемерные” интервалы сохраняются, а длительность жизни регулярной 1-ветви здесь ограничена на всем интервале значений μ и значительно меньше, чем в предыдущем (рис. 4) варианте модели. Собственно этот эффект

межмутовочных ветвей и использовался в модели системы ветвей ели обыкновенной (Галицкий, 2012; Цельникер, 1994).

Результат одновременного дополнения модели регулярных ветвей субмоделями начального торможения роста и межмутовочных ветвей представлен на рис. 6. В этом случае “эфемерные” интервалы отсутствуют и ветви всех возможных порядков появляются при значительно меньших значениях μ , а при $\mu > \approx 2.0$ появляется и 5-ветвь. Зависимости $t_{D,j}(\mu)$ монотонно растут с μ .

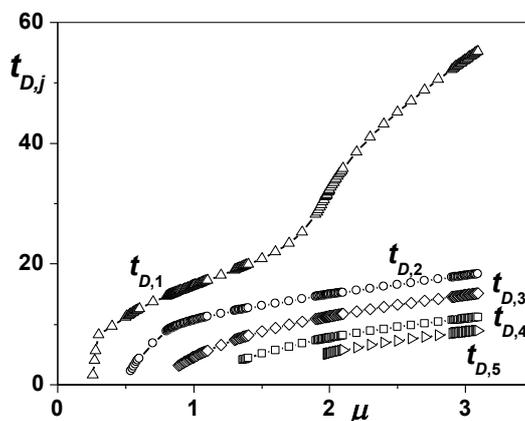


Рис. 6. Зависимости $t_{D,j}$ от μ при одновременном дополнении модели системы регулярных ветвей дерева субмоделями начального торможения роста и межмутовочных ветвей (Галицкий, 2012).

5. Аллометрия и фрактальность

Аллометрическая связь типа (4) – “простая формула аллометрического роста организмов” (Галл, 2001) – была использована около века назад при анализе биологических данных (Huxley, 1932). В статье (Кофман, 1982) были рассмотрены математические истоки и выполнен математический анализ, обсуждены необходимые и достаточные условия существования подобной зависимости. С другой стороны, в ряде работ Веста, Броуна, Энквиста и др. (West et al. 1997) была представлена довольно общая теория масштабирования (связи) большой группы отдельных характеристик организмов (животных и растений) с их общими характеристиками (линейный размер, биомасса). Теория, исходящая из идей фрактальной геометрии (Mandelbrot, 1983) и использующая некоторые известные биологические и физические факты, показывает, что степенная зависимость действительно реальна, и позволяет вычислить значения показателей, соответствующие экспериментальным данным (Enquist, 2002).

Математическими примерами из фрактальной геометрии могут служить геометрические множества, состоящие из точек, линий, элементов поверхностей в обычном евклидовом минимально одно-, двух- и трехмерном пространствах соответственно (Mandelbrot, 1983). Математически такие множества определяются как сохраняющие свои геометрические характеристики при любых масштабах рассмотрения. Особенностью таких множеств является их “дырявость” (“sieve dimensions”, Mandelbrot, 1983) в соответствующем евклидовом пространстве, в результате чего их действительный объем меньше, чем при полном заполнении геометрического объема всего множества. Соответственно показатель, связывающий реально занимаемый элементами множества объем с некоторым характерным размером для таких фрактальных множеств меньше, чем соответствующий показатель для вмещающего евклидова пространства, который для обычных объектов есть целое число. Переход к пределу при масштабировании этих множеств во все более мелких масштабах дает оценку фрактального параметра по наклону зависимости (4) в логарифмических координатах. Величина этого наклона (клеточная размерность) и используется для оценки μ (Федер, 1991).

В отличие от математических фрактальных множеств для физических и биологических фракталоподобных множеств после некоторого мелкого масштаба (когда, например, для дерева в целом масштаб становится мельче листа) стремление к математическому пределу аналогично математическим множествам не имеет смысла. Однако в ходе такого процесса при остановке на физическом / биологическом пределе можно получить значение аллометрического показателя, объективно соответствующее морфологическим свойствам и особенностям рассматриваемого объекта. При этом следует иметь в виду, что перед подобным фрактальным анализом нужно выделить минимальный элемент и проанализировать его физические и биологические особенности, определяющие его эффективную математическую (эвклидову) размерность и соответствующий предельный мелкий масштаб. Таким образом, получаем образ (модель) элемента, относительно которого строится процедура фактически пространственной аппроксимации объекта, состоящего из таких элементов.

Например, в работе (Zeide, 1998), посвященной фрактальному анализу кроны сосны ладанной (*Pinus taeda* L.), такой минимальный элемент определен как некий трехмерный выпуклый объект - цилиндр, ограничивающий хвою ветви соответствующего порядка дерева. В результате было получено значение фрактального параметра, связывающего массу “хвои” кроны с размером кроны, равное ≈ 2.3 . Следует заметить, что зеленая биомасса многих хвойных деревьев (и сосны ладанной) реализуется в виде хвоинок, каждая из которых довольно адекватно может быть представлена цилиндром с фиксированной площадью сечения и массой, описываемой *линейной* зависимостью от длины хвоинки.

Строго говоря, в качестве минимального элемента зеленой биомассы хвойного дерева следует выбирать таким образом описываемую хвоинку, а это, очевидно должно привести к значению фрактального параметра в диапазоне 1.0 – 2.0.

6. “Точечные” растения

Выше была показана модельная зависимость (рис. 3) системы регулярных ветвей дерева (наличия ветвей разных порядков) от аллометрического (фрактального) параметра μ в диапазоне значений μ (0, 3). Интервалы значений μ (1,2) и (2,3) естественно отнести, по крайней мере, к хвойным (линейная форма элемента биомассы) и лиственным (плоская форма элемента биомассы) деревьям соответственно. Интервал (0,1) тогда нужно связывать с “точечной” формой существования биомассы деревьев, которая в природе в настоящее время непосредственно (визуально) не зафиксирована.

Учитывая сказанное, можно следующим образом интерпретировать начало эволюции регулярной системы ветвей по параметру μ : в интервале $0 < \mu \leq 1$ – зеленая биомасса представлена зелеными “точками”, некоторым образом размещенными сначала по секциям ствола, а потом и ветвей. В интервале значений μ [0, ≈ 0.9952) эти “точки” размещаются только по стволу. Затем, когда появляются 1- и 2-ветви “точки” размещаются также и по ветвям. При приближении μ к 1 время жизни 2-ветвей уменьшается и при некотором значении $\mu \leq 1$ они исчезают.

Не обсуждая здесь не являются ли артефактом “эфемерные” 2-ветви в интервале μ (0,1) и, соответственно, 3- и 4-ветви в интервалах (1,2) и (2,3), оценим особенности связи параметра μ с характером одномерного размещения точек по высоте “дерева” в юном возрасте, пренебрегая σ -образностью динамики высоты “дерева”, т.е. полагая его рост линейным.

Для этого генерировались наборы из разного количества точек как неструктурированные (т.е. размещенные однородно по Пуассону или с шагом) так и группами, также размещенными по Пуассону или с шагом. Внутри групп точки размещались случайно с разными распределениями.

Оценка фрактального параметра μ производилась по обычному алгоритму (например, Федер, 1991) путем разбиения множества точек равномерными сетками постепенно уменьшающегося шага и подсчета для каждой величины r шага количества N непустых (содержащих хотя бы одну точку) ячеек сетки. Шаг следующих друг за другом сеток

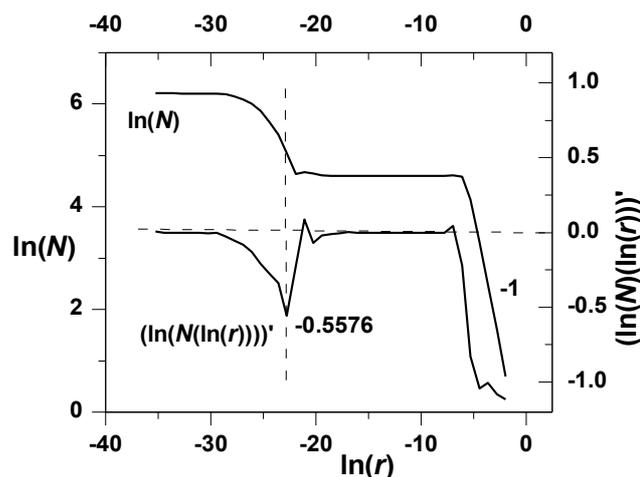


Рис. 7. Зависимость $\ln(N)$ от $\ln(r)$ и её производная, $\mu = -0.5576$.
 Размещение по 5 точек в 100 группах, размещенных пошагово, $A = 0.2941 \cdot 10^{-08}$, $r_{Div} = 2.3$. Распределение точек в группах с функцией $F(x) = 1 + \tanh(x)$.

уменьшался с делителем r_{Div} до величины, близкой к минимальному интервалу между точками в наборе. При вычислениях использовались пакет для работы с “длинными числами” (Smith, 1991) и подпрограммы из библиотеки подпрограмм (БЧА НИВЦ МГУ).

На рисунке 7 показан пример зависимости $N(r)$, полученной для множества точек, размещенных с заданным шагом 100 группами по 5 точек, распределенных по интервалу группы однородно. Там же приведена зависимость её 1-й производной от размера сетки r , показывающая значение $\mu = -0.5576$. Для достаточно больших шагов сетки r производная равна -1. Если точки по всей высоте дерева размещены по высоте достаточно равномерно (случайно или нет), то очевидно, что согласно алгоритму, μ имеет значение -1 независимо от шага вплоть до минимального.

На компьютерной модели была выполнена оценка зависимости поведения μ от некоторых особенностей одномерных конечных множеств точек. Вычисления показывают, что величина μ практически не зависит (кроме некоторых специальных конструкций множеств, см. ниже) от относительной величины A интервала группы точек (отношение интервала, занимаемого группой к величине заданного шага S размещения групп) для групп различных типов (Рис. 8). Как видно, с помощью одного типа размещения можно подобрать множество точек для любого μ в интервале $(0, 1)$, хотя для значений $\mu \rightarrow 0$ и $\mu \rightarrow -1$, как видно из рис. 7, выделить такое значение μ достаточно трудно. Кроме того, естественно, флуктуация зависимости с ростом числа точек уменьшается.

Вычисляемое значение μ довольно устойчиво к отклонению центров групп от размещения с заданным шагом. Это видно из рисунка 9, который показывает влияние сближения центров каждой из пар смежных групп (по $n_{gr} = 90$ точек), четных и предыдущих нечетных, выраженного в долях q_6 от исходного шага S размещения групп. Величина q_6 изменяется от 0 и до значения $q_6 = 1$, соответствующего взаимнообмену этих групп в каждой паре. Значение $q_6 = (1-A)/2$ соответствует первому касанию (слиянию, объединению) пары соседних групп в одну в двойном интервале $(2A S)$, $q_6 = 0.5$ –совмещению обеих групп пары в одинарном интервале в середине исходного промежутка между группами. Значение $q_6 = (1+A)/2$ соответствует второму касанию (перед расхождением) групп в каждой паре. При $q_6 < (1-A)/2$ и $q_6 > (1+A)/2$ отклонения от исходных (с постоянным шагом) размещений групп точек практически не влияют на зависимость μ от A : $\mu \approx -0.92$. При $q_6 = 0.5$ (фактическое совмещение обеих соседних групп по 90 точек в одну группу из 180 точек в исходном интервале) зависимость целиком меняется на другую с $\mu \approx -0.96$. Эта последняя весьма близка

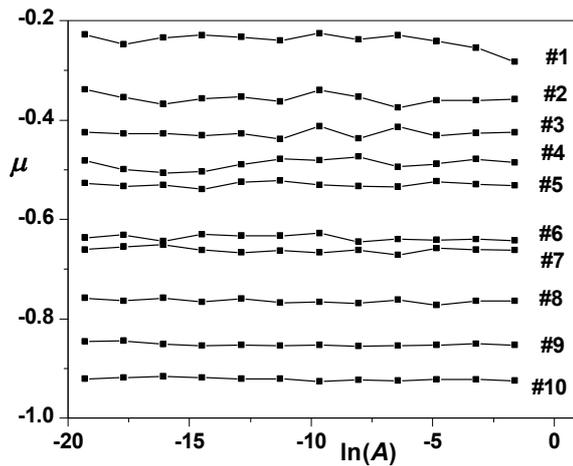


Рис.8. Зависимость μ от относительной ширины A группы точек при шаговом размещении центров 1000 групп равной ширины dx . ##1-6, 9, 10 – группы с равномерно случайным распределением точек по 2, 3, 4, 5, 6, 10, 40, 90 точек соответственно; #7 – группы с треугольной равносторонней плотностью распределения и #8 – группы с плотностью распределения точек $\cosh^{-2}(x/\tau_x)$, $\tau_x=dx/5$ по 90 точек в группе.

к зависимости μ от A , полученной для исходного размещения по 180 точек ($n_{gr}=180, q_6=0.0$), которая также представлена на рисунке. Это, как и рисунок 8, указывает на то, что величина μ при простом ($q_6=0.0$) шаговом размещении групп определяется количеством точек в группе и растет по модулю с его увеличением. Можно добавить также, что этот эффект имеет место и для ряда других тестируемых типов распределения точек в группах.

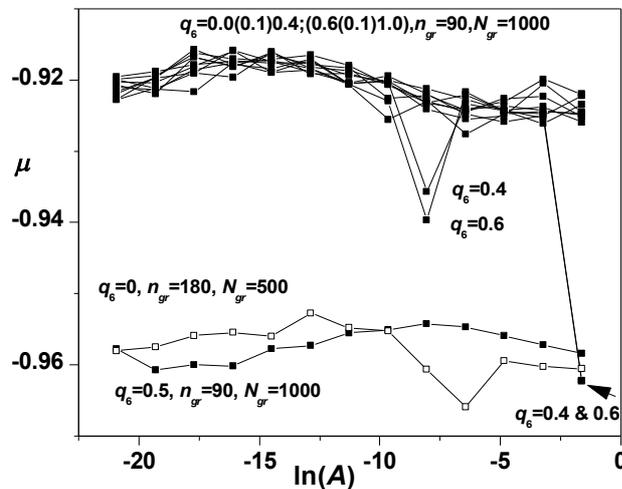


Рис. 9. К устойчивости зависимости $\mu(A)$ при изменении характера размещения точек, n_{gr} – количество точек в группе, N_{gr} – число групп, q_6 – параметр сближения центров смежных четных и нечетных групп, $q_6 = 0.5$ – полное совмещение обеих групп в паре (см. текст); в группах равномерное распределение точек. Пустые значки – зависимость $\mu(A)$ при исходном ($q_6=0$) размещении точек с удвоенным числом точек в группе. Точка $q_6=0.4 \& 0.6$ при $A=0.2$ соответствует первому и второму касанию групп (см. текст).

Выше был представлен искусственный пример отклонений от пошагового размещения групп случайно распределенных точек. Рассмотрим более реалистичный вариант, когда группы размещаются, случайным образом отклоняясь от шагового размещения. Это реализуется путем задания смещения центра каждой группы от исходного размещения с

заданным шагом S на величину $\Delta S = S q_6 (0.5 - rand)$, где q_6 относительная амплитуда смещения, $rand$ случайное число из диапазона $[0,1]$. На рисунке 10 показаны зависимости μ от q_6 для ряда значений $A = [0.2/(5)0.8192 \cdot 10^{-8}]$. Ситуация сходна с представленной на рис. 9. При изменении q_6 величина μ практически не меняется и вблизи (в зависимости от A) значения $q_6 = 0.5$ она довольно резко изменяется на значение, соответствующее удвоенному числу точек в группе.

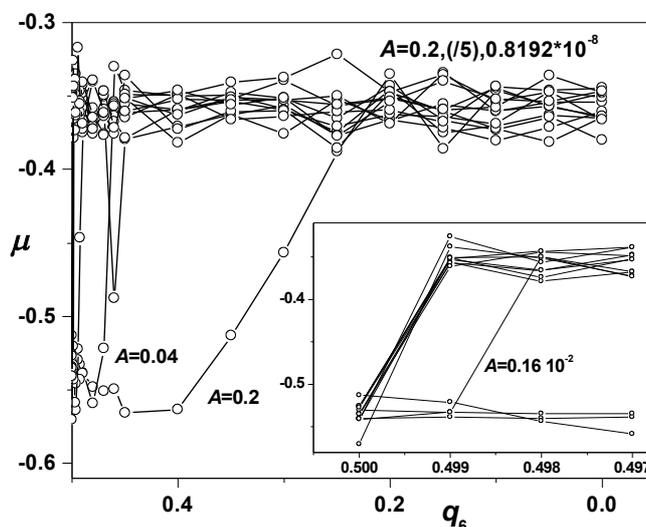


Рис.10. Изменение μ при случайных отклонениях с амплитудой q_6 от шагового размещения центров групп для набора величин $A_i = A_{i-1}/5$, $A_0 = 0.2$ (ср. с рис. 9). На врезке крупный масштаб вблизи $q_6 = 0.5$. Равномерное распределение точек в 1000 группах по 3 точки.

7. Обсуждение

Модель динамики системы ветвей дерева (Галицкий, 2012), давшая согласующиеся с натурными данными (Цельникер, 1994) результаты для ели обыкновенной, была формально распространена (Рис. 3) на весь реальный диапазон аллометрического (фрактального) параметра модели, связывающего динамики зеленой биомассы и высоты дерева. Фрактальная трактовка дает возможность структурировать возможный интервал изменения показателя μ аллометрической зависимости (4) на диапазоны, отличающиеся по геометрическим характеристикам и биологическим особенностям соответствующего дерева.

Общая картина модельной эволюции формы дерева (его системы ветвей) по фрактальному параметру μ на примере модели ели обыкновенной (рис. 3 – 5) показывает, что с увеличением μ для всех рассмотренных вариантов модели возможное число порядков ветвей возрастает и возрастает продолжительность жизни ветвей. Это соответствует кардинальному направлению эволюции растений – наиболее полное использование солнечного света, дающее при прочих равных условиях увеличение зеленой и полной биомасс и высоты растения, а следовательно, преимущество в конкуренции с соседями.

Это утверждение имеет исключение для регулярной системы ветвей (рис. 3а). В этом случае в каждом из интервалов фрактального параметра $[0,1)$, $[1,2)$ и $[2,3)$ вблизи правой его границы есть область возможного существования ветвей 2-го, 3-го и 4-го порядка соответственно, кроме меньших порядков. При этом время жизни этих “эфемерных” ветвей с ростом μ уменьшается, и они исчезают при некоторых значениях μ строго меньших, чем правая граница соответствующего интервала. Однако, от этого строгость утверждения не претерпевает большого ущерба, поскольку как будет видно из последующего, *регулярная* система ветвей в чистом виде скорее всего не реализовывалась, а всегда дополнялась начальным замедлением роста.

На рисунке 4 представлена эволюция системы ветвей дерева по параметру μ для модели регулярной системы ветвей, дополненной субмоделью начального торможения роста. Ветви всех возможных порядков появляются при величинах μ , существенно меньших, чем в предыдущем варианте модели. Эфемерные ветви отсутствуют, но есть резкие увеличения (скачки) времени жизни ветвей 2-го и 3-го порядков при некоторых значениях μ . Интерпретация этого модельного факта не ясна, и представляется, что было бы интересно, например, поискать представителей хвойных ($1.0 < \mu < 2.0$) со сходными системами ветвей и сильно отличающимися временами жизни ветвей 2-го порядка, и определить для них величины μ .

Рисунок 5 представляющий дерево, модельная система ветвей которого образована комбинацией регулярных ветвей и субмоделью межмутовочных ветвей, демонстрирует наличие эфемерных ветвей как и в рассмотренном выше случае только регулярных ветвей (рис. 4), и по той же обсуждаемой ниже причине, такая модель, по-видимому, не реализуется. Следует заметить, что такие деревья могли бы иметь только ветви 1-го порядка, начиная с $\mu \approx 1$, и 2-го порядка – с $\mu \approx 2$.

На рисунке 6, изображающем модельные зависимости продолжительностей жизни t_{Dj} от μ для j -ветвей современной ели обыкновенной, демонстрируется, что комбинация всех трех субмоделей дает монотонный рост t_{Dj} с μ для ветвей всех возможных порядков, причем все ветви появляются при существенно меньших значениях μ , чем в случае модели из только регулярных ветвей.

Интервал μ (0,1). В данной работе мы ограничиваемся рассмотрением (конструированием) зеленой массы растения в этом интервале. Такое рассмотрение может оказаться полезным и для анализа других двух интервалов.

Выше мы рассматривали математическую конструкцию – размещение разными способами множества точек на линейном отрезке и подсчет по известному алгоритму соответствующего фрактального параметра. Далее обсуждается физическая и биологическая интерпретация этого математического объекта и его свойств.

Сегодня общепризнано, что механизмы фотосинтеза в высших растениях и цианобактериях практически одинаковы. Это объясняется историей появления растений с использованием симбиоза и/или эндосимбиоза: “Согласно эндосимбиотической гипотезе, хлоропласты растений - несвободно живущие в теле растения цианобактерии ... Инвазия цианобактерий в эукариотические клетки, по этой гипотезе, заканчивается их локализацией в вакуолях. ... Гипотеза эндосимбиотического происхождения растений перешла в разряд окончательно установленных фактов” (Гамалей, 2009, с. 376; Introduction ...). Таким образом, фотосинтез в растениях и сейчас осуществляется множеством “точечных” элементов, некоторым образом размещенных в зеленой биомассе растения. Учет особенностей размещения точек множества в пространстве, как видно из приведенных выше примеров одномерных размещений существенен для определения величины фрактального параметра, в свою очередь определяющего эффективность использования растением солнечного света и ход роста растения.

Исходя из этого, можно предположить, что первые шаги в симбиотическом взаимодействии цианобактерий с каким-либо эукариотом или эндосимбиозе, начавшегося с их “поглощения протистами типа амёб или флагалятт” (Гамалей, 1997; 2009, с. 376) могли привести к “обнаружению” участниками (по-видимому, в первую очередь эукариотом) того, что групповое размещение бактерий дает большую эффективность сотрудничества. Это могло стать существенным стимулом для дальнейшей эволюции эукариота, в том числе и к эндосимбиозу (размещению бактерий внутри эукариота), т.е. к появлению первого растения.

Как отмечалось выше, при равномерном (случайном или шаговом) размещении точек параметр $\mu \approx 1.0$. Если попытаться представить себе процесс образования симбиоза, то маловероятной, по-видимому, будет ситуация одновременной, массовой и равномерной посадки бактерий на/в хозяйский организм. При не слишком большой их концентрации в

окружающей среде сравнительно с концентрацией хозяев это будут штучные случаи, которые дадут начало организации групп “точек” при последующем делении бактерий и, соответственно, и приведут к постепенному росту параметра μ по мере увеличения числа n_{gr} точек в группах.

Вряд ли ситуация изменится принципиально при возникновении эндосимбиоза, хотя и возможны взаимные ограничения двух сожительствающих организмов, но поскольку выгоды при этом получают и те и другие, то и в эндосимбиотическом онтогенезе величина μ должна постепенно увеличиваться до некоторого значения, определяемого возможностями хозяина в этих обстоятельствах. Таким образом, можно полагать, что в начале онтогенеза таких “растений” (и/или в филогенезе) должен был существовать этап постепенного роста μ начиная с ≈ 0 .

Используя выражение (4) нетрудно показать, что наличие такого этапа функционально соответствует начальному замедлению роста дерева, о котором говорилось выше (см. Галицкий, 2012). Поскольку, как видно, такое замедление могло существовать практически с самого появления “растения”, то это объясняет почему ситуации чисто регулярных систем ветвей (без начального торможения роста), обсуждавшиеся выше и представленные на рис. 3 и 5 (в частности “эфмерные” ветви), являются, скорей всего, виртуальными и не могли реализоваться.

Такое начальное замедление роста, связанное с геометрическими обстоятельствами возникновения растений, должно быть присуще, по-видимому, большинству если не всем существующим растениям. Кроме того, в соответствии с современной эволюционной теорией (биогенетический закон): “в эмбриональном развитии иногда должны воспроизводиться этапы эволюционной истории” (Борисов и др. 2010), т.е. возможны рекапитуляции. Обсуждаемое здесь замедление, вообще говоря, не является альтернативой для начального замедления роста ели, рассматривавшегося в (Галицкий, 2012), которое может быть сравнительно большим и, возможно, связанным с экологическими условиями роста ели в сообществе.

Вычислительные ресурсы предоставлялись Межведомственным Суперкомпьютерным Центром РАН.

Литература

- Библиотека Численного Анализа (БЧА) НИВЦ МГУ.
http://numanal.srcc.msu.ru/lib_na/libnal.htm Последний доступ 26 августа 2013.
- Борисов Н.М., Воробьев Ф.Ю., Гиляров А.М., Еськов К.Ю., Журавлев А.Ю., Марков А.В., Оскольский А.А., Петров П.Н., Шипунов А.Б. (2010). Доказательства эволюции. Ред. А.В. Марков. <http://evolbiol.ru/evidence.htm> Последний доступ 06 октября 2013 г.
- Галицкий В.В. (2006). О динамике распределения по высоте биомассы свободно растущего дерева. Модельный анализ. *ДАН* **407**, № 4, 564-566.
- Галицкий В.В. (2010). Секционная структура дерева. Модельный анализ вертикального распределения биомассы. *Журн. общ. биологии* **71**, № 16, 19-29.
- Галицкий В.В. (2012). Динамика биомассы ветвей высших порядков дерева. Модельный анализ. *Журн. общ. биологии* **73**, № 6, 442-452.
- Галл Я.М. (2001). Джулиан Хаксли: творческий образ и эволюционная биология. *Вавиловский журнал генетики и селекции (Информационный вестник ВОГиС)* № 17.
http://www.bionet.nsc.ru/vogis/vestnik.php?f=2001&p=17_6 . Последний доступ 26 августа 2013.
- Гамалей Ю.В. (1997). Происхождение и локализация органелл растений. *Физиол. раст.* **44**, № 1, 115-137.

- Гамалей Ю.В. (2009). Природа пищевого тракта сосудистых растений. *ЦИТОЛОГИЯ* **51**, № 5, 375 – 387.
- Казимиров Н.И. (1971). *Ельники Карелии*. Л.: Наука. 139 с.
- Кофман Г.Б. (1982). Уравнения роста и онтогенетическая аллометрия. В: *Математическая биология развития*. М.: Наука. 49-55.
- Полетаев И.А. (1966). О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах. В: *Проблемы кибернетики*. Вып. 16. М.: Наука. 175-177.
- Трескин П.П. (1973). Закономерности морфогенеза скелетной части кроны взрослой ели. В: *Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги*. Л.: Наука. 222-240.
- Федер Е. (1991). *Фракталы*. М.: МИР. 260 с. Пер.с англ. Feder J. *Fractals*. NY: PLENUM PRESS.
- Цельникер Ю.Л. (1994). Структура кроны ели. *Лесоведение* №4, 35-44.
- Enquist B.J. (2002). Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiology* **22**, 1045–1064.
- Huxley J. (1932). *Problems of relative growth*. L.: Methuen, p. 296.
- Introduction to the Cyanobacteria. Architects of earth's atmosphere. UC Berkeley. 03 Feb. 2006. <http://www.ucmp.berkeley.edu/bacteria/cyanointro.html> Последний доступ 06 октября 2013 г.
- Kramer, P.J., Kozlowski, T.T. (1979). *Physiology of trees*. NY.: Academic Press.
- Mandelbrot, B. (1983). *The fractal geometry of nature*. NY: W. H. Freeman. (Мандельброт Б.Б., 2002. *Фрактальная геометрия природы*. М.: Институт компьютерных исследований. 656 с.)
- Smith, D.M. (1991). A Fortran Package for Floating-Point Multiple-Precision Arithmetic. *ACM Trans. Math. Softw.* **17**, 273-283.
- West, G. B., Brown, J. H. & Enquist, B. J. (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* **276**, 122-126 .
- Zeide, B. (1998). Fractal analysis of foliage distribution in loblolly pine crowns. *Can. J. For. Res.* **28**, 106-114.