

МОДЕЛИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВА РАСТЕНИЙ: ИНДИВИДУАЛЬНО-ОРИЕНТИРОВАННЫЙ ПОДХОД. I. МОДЕЛЬ РАСТЕНИЯ*

© 1999 г. В. В. Галицкий

Институт фундаментальных проблем биологии РАН, 142292 Пущино Московской обл.

Поступила в редакцию 16.02.98 г.

Обсуждается подход к моделированию динамики растительного покрова, основанный на учете того, что этот покров состоит из индивидуальных взаимодействующих растений, т.е. является сообществом. Подобный подход в соответствии с приведенным принципом “минимального угла зрения” может трактоваться как “приближение” к объекту, рассмотренному ранее рядом авторов с энергетических позиций. Элемент модели сообщества – балансовая модель динамики растения – учитывает локальную геометрическую структуру сообщества и различает активную и пассивную составляющие полной массы растения. Модель растения основана на представлении о свободно растущем растении. Приводятся некоторые результаты разработки и анализа модели – возможность немонотонной динамики активной части массы индивидуального растения, причины и условия эффекта отавы. Двумерный индивидуально-ориентированный подход в моделировании может оказаться эффективным инструментом для анализа влияния многих “микроскопических” особенностей устройства сообществ растений на макроскопическое поведение сообществ.

Моделирование растительного покрова, т.е. попытка описать его динамику с помощью уравнений, можно считать, началось в 50-х годах с работ Монси и Саеки (Monsi, Saeki, 1953) и Хильми (1957), технически различающихся, но посвященных одному объекту. Объектом исследования принимался именно растительный покров, образом которого может служить поглощающая световую энергию, фотосинтезирующая пленка растительного вещества или, другими словами (Бихеле и др., 1980, с. 70), одно “абстрактное отдельно стоящее растение”. Этот подход развивался и расширялся на протяжении последующих сорока лет, включая в себя описания разнообразных и достаточно тонких понятий и механизмов экологии, физиологии, биохимии, фотосинтеза, архитектоники растений. Он явился теоретической основой довольно многочисленных практических разработок, объединяемых термином “программирование урожая”, и стал несомненно существенным этапом в исследовании и описании этого весьма сложного и столь важного для биосферы и людей биологического объекта.

Однако образ растительного покрова в виде пленки растительного вещества довольно груб и

противоречив. Наиболее существенное – отсутствие в моделях взаимодействия растений друг с другом и влияния его на сообщество и, соответственно, на судьбу индивидуумов, некоторые из которых отмирают в ходе развития сообщества. На этом фоне учет тонкостей отдельных физиологических процессов представляется излишеством.

Естественной альтернативой и развитием является т.н. индивидуально-ориентированный подход (Hodgeweg, Hesper, 1990), когда (применительно к экологии растений) имеют в виду образ растительного покрова более реальный и более естественный для учета физиологических и других деталей, так как в действительности физиологические, биохимические и ростовые процессы протекают в индивидуальном растении, а не в сообществе. В качестве такого образа может выступать сообщество индивидуальных растений, описываемых моделью, учитывающей взаиморасположение и взаимодействие растений.

По многим причинам моделирование леса как сообщества индивидуальных растений было более продвинуто, чем, например, травянистого покрова. Обзор таких попыток может быть найден в (Munro, 1974; Dale *et al.*, 1985). Однако эти модели леса, состоящего из деревьев, изначально слишком привязаны к исходным данным и способам их обработки, к представлениям, сформированным в

* Статья подготовлена по материалам доклада на Международном совещании “Individual-Based Approach in Ecology”, Миколайки, Польша, 27–31 мая 1996.

результате непосредственных наблюдений за объектом в природе. Это существенно ограничивает возможности моделей как инструмента построения теории объекта, так как результаты, полученные с их помощью и выходящие за рамки того, что было заложено в них при создании, довольно трудно отличить от артефактов. Проблема состоит в том, что во многих случаях при построении модели объекта экологической природы используют так называемый перечислительный подход и, следуя (во многом описательным) представлениям об объекте, имеющимся у натуралистов, стараются механически отразить возможно больше представлений, понятий, данных, известных к моменту разработки модели, не всегда принимая во внимание ни условия их получения, ни необходимости согласования как их содержания, так и формы (математической) их выражения друг с другом и с положениями соответствующих законов природы. Выполнить такое согласование для подобной эклектически сконструированной модели практически нереально, что и определяет бесперспективность подобного подхода для достижения понимания механизма функционирования изучаемого объекта.

В качестве альтернативы можно сформулировать (Галицкий, Тюрюканов, 1981) концепцию “минимального угла зрения” и рядов моделей как средства избежать эклектичности моделей и осознанно двигаться в направлении построения теории объекта. Коротко, речь идет о следующем. Изучение и описание объекта, направленное на достижение понимания его устройства и принципов функционирования, т.е. на построение его теории, целесообразно основывать на построении последовательного ряда моделей, начинающегося с возможно более общей модели, обладающей минимальной структурой и учитывающей лишь тот минимум свойств объекта, без которого рассмотрение объекта теряет смысл. Создаваемый ряд моделей соответствует последовательному “приближению” к объекту – увеличению “угла зрения”, производимому таким образом, что на каждом “шагу” (в каждой модели некоторого ряда) учитываются только те свойства объекта, которые “видны” с данного “расстояния”. По мере “приближения” к объекту число возможных направлений для следующего шага, вообще говоря, возрастает и в действительности появляется возможность построения сети из организованных подобным образом рядов моделей. Наличие такой возможности, во всяком случае, связано с тем, что оценка “видимости” с данного “расстояния” тех или иных свойств объекта в определенной степени определяется искусством модельера.

Мысль о необходимости последовательного “приближения” к объекту при его изучении высказывалась и ранее, например, в работе Л.Г. Раменского (1971). В некоторых случаях процесс

“приближения” к объекту можно трактовать буквально. В других ситуациях ответ на вопросы, что считать “расстоянием” до объекта и как сравнивать эти “расстояния”, какие свойства объекта и на каком “расстоянии” различимы и другие – должен представлять самостоятельную и, возможно, методологическую задачу. На наш взгляд, даже если доля интуиции при решении этих задач будет значительной, планомерная разработка рядов моделей позволит существенно сократить возможные при этом ошибки и избежать упомянутой эклектичности многих моделей, не укладывающихся в какую-либо иерархию моделей, построенных согласно принципу “минимального угла зрения”. Эклектичность моделей, в которых смешиваются свойства объекта, “видные”, вообще говоря, с различных расстояний, затрудняет осмысление и использование этих моделей (в частности, из-за чрезмерно большого числа одновременно вводимых при этом разнородных параметров), а также в значительной мере снижает эффективность использования экспериментальных данных. При построении же рядов моделей модели разных “углов зрения” в общем случае требуют для своей идентификации данных разных иерархических уровней, и поэтому при переходе к следующему “шагу” можно ожидать добавления относительно небольшого и однородного массива параметров.

Широко распространенная практика экологического моделирования состоит в попытке строить модель, которую можно было бы соотнести с группой моделей, возможно, принадлежащих к нескольким разным рядам. Естественно, при таком подходе теряется та информация о механизмах функционирования объекта, которая могла бы быть получена в процессе построения рядов его моделей и заведомо не менее важная для понимания объекта, чем его количественная модель – обычная цель моделирования. Существенным методологическим преимуществом рядов моделей перед одной комплексной моделью можно считать то, что для каждой следующей модели из данного ряда мы уже знаем поведение моделируемого объекта на более общем уровне рассмотрения, что само по себе делает более основательной процедуру построения и анализа модели данного “шага”.

Количественная модель, если не принимать во внимание сумму представлений о механизмах функционирования объекта, использованных при ее построении, представляет собой по сути лишь более или менее сложный инструмент для интерполяции по набору экспериментальных точек (Шмальгаузен, 1935). Так как через конечное число точек можно провести линии множеством способов и многие из графиков не будут практически отличаться друг от друга, то единственное, что может выделять данный инструмент – коли-

чественную модель – из множества, в этом смысле аналогичных, – это структурированный набор представлений о механизмах функционирования объекта, использованный при создании этого инструмента. Лишь осмысленность этого набора позволяет надеяться, что данная количественная модель может адекватно описывать ситуации, отличающиеся от тех, для которых были получены экспериментальные данные, т.е. надеяться хоть на какую-то степень предсказательности модели.

Возвращаясь к теме моделирования растительного покрова, можно сказать, что подход Хильми (1957) к описанию динамики запаса чистого одновозрастного насаждения с позиций энергетического баланса единицы территории, представляет собой начальный шаг в построении ряда моделей, описывающих этот объект. Пленочный образ древостоя, игнорирующий наличие в лесу собственно деревьев, очевидно, соответствует модели “минимального угла зрения”. Интерпретация “расстояния”, с которого “рассматривается” в этом случае объект – древостой, здесь может быть как буквальной – расстояние столь велико, что не видно деревьев, так и переносной – чисто энергетическое рассмотрение процесса выявляет наиболее общие аспекты, еще “видные” с такого большого “расстояния”, с которого уже “не видны” детали.

Ограниченность такого подхода, никак не учитывающего наличие структуры у объекта, отмечалось и самим Хильми, который применял его лишь для данных, взятых из таблиц хода роста древостоев, “развивающихся без активного вмешательства в их рост”. Известно также, что таблицы хода роста древостоев из-за самой методики их построения довольно редко отражают особенности динамики конкретного древостоя. Очевидно, что без учета многочисленных видов структур (геометрической, возрастной, генотипической, видовой и т.п.) нельзя понять и описать динамику сообщества, особенно на временных промежутках, на которых эти структуры интенсивно меняются из-за внутренних или внешних причин – отпад, смена поколений, сукцессии и т.д., а внешний энергетический баланс территории остается неизменным.

Таким образом, мы приходим к необходимости некоторого “приближения” к объекту и построения модели большего “угла зрения”, чем тот, который обеспечивает энергетический подход. В качестве одного из возможных мы далее рассмотрим начало построения ряда моделей, связанного с учетом геометрической структуры древостоя – наличием и расположением деревьев, т.е. с буквальным приближением к объекту. При этом начальная степень “приближения” должна определяться тем, чтобы “увидеть” лишь деревья, но не их более мелкую структуру.

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

Ниже, в части I, рассмотрена модель индивидуального растения, предназначенная для использования ее в качестве элемента модели сообщества.

МОДЕЛЬ РАСТЕНИЯ

Во многих моделях, описывающих сообщество растений (обычно древостой), рост массы или высоты индивидуального растения представляется в виде какой-либо S -образной функции возраста, описывающей рост в некоторых идеальных условиях и непосредственно не зависящей от условий существования. Затем эта функция модифицируется с помощью ряда множителей, каждый из которых отвечает за какой-либо внешний фактор, влияющий по данным биологов на рост и развитие растения. Этот путь конструирования модели отображает (имитирует – “имитационные модели”!) представления и данные биологов и экологов и позволяет напрямую описать поведение вполне измеримых и хозяйственно ценных признаков растения. Однако как говорил Н.В. Тимофеев-Ресовский, “природа делится на факультеты иначе, чем университеты”. То, что умеют и любят измерять натуралисты (лесоводы) – высота и, тем более, диаметр ствола на высоте груди не являются активными (ведущими) характеристиками дерева – живое и мертвое деревья вполне могут иметь одинаковые высоту и диаметр ствола. Это можно сказать (может быть в меньшей степени) и о полной массе растения. Дело в том, что основываясь на законе сохранения вещества – основном законе природы, мы должны описать баланс вещества в растении во времени в зависимости от физиологических и экологических параметров. Обращаясь к механизмам, ответственным за приходную и расходную статьи баланса общей массы, мы видим, что они (в модельных обстоятельствах) не зависят напрямую от массы ствола и ветвей (а следовательно, от высоты и диаметра ствола). Как известно, источником массы растения (приходная статья баланса) является процесс фотосинтеза, идущий в зеленой части растения, а расходная статья баланса также связана не с массой ствола и ветвей, а с относительно небольшой активной в этом смысле частью полной массы.

Таким образом, мы должны различать (минимальный угол зрения) по крайней мере две фракции полной массы растения – одна (назовем ее биомассой) – активная (участвующая и в фотосинтезе и в обмене веществ) и другая (фитомасса) – в

этом смысле пассивная – доля которой в полной массе со временем обычно возрастает. Очевидно и описания их поведения (их модели) – для них должны быть различные, хотя оба – балансовые.

Конечно, балансовые модели организмов рассматривались неоднократно (Putter, 1920; Bertalanffy, 1938; Винберг, 1967). В качестве объекта обычно брались организмы животных (см., однако, Pienaar, Turnbull, 1973), для которых разработаны методики экспериментального исследования составляющих баланса. Эти модели не учитывают ни возможности взаимодействия организмов друг с другом, ни экологических условий существования, что для нашей проблемы весьма существенно.

Модель, которую мы здесь хотим рассмотреть, предназначена в первую очередь для изучения роли локальной организации взаимодействия членов сообщества друг с другом в динамике сообщества на фоне экологических условий, которые для взаимодействующих организмов могут считаться одинаковыми. Описание влияния взаимодействия индивидуумов в сообществе на поведение сообщества и учет влияния экологических условий – это две отдельных задачи. Во многих моделях эти две задачи, как мы говорили выше, смешиваются. В обсуждаемой ниже модели экологические условия учитываются с помощью представления о так называемом свободно растущем растении.

Процедура получения уравнения, описывающего динамику биомассы растения изложена в работе (Галицкий, Комаров, 1979). Ниже приводится современная форма модели. Индивидуальное растение описывается балансовым дифференциальным уравнением. Приходная часть баланса зависит от степени обеспечения растения площадью для роста сравнительно с соответствующим свободно растущим растением. Расходный член учитывает затраты на дыхание роста и переход биомассы в пассивное состояние с возрастом и/или при неблагоприятных экологических условиях

$$dB/dt = \kappa(t)(B/\tau(B, t) + f_1(B, t)dB_f/dt) - B/\tau(b, t), \quad (1)$$

где

$$\kappa(t) = \min(1, A(t)/A_f(t)) \quad (2)$$

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

$$\tau^{-1}(B, t) = (\alpha B^{k-1} + \tau_M^{-1})/(1 - c_G(1 - \kappa(t))) \quad (3)$$

– суммарная интенсивность процессов, составля-

ющих расходную часть баланса;

$$f_1(B, t) = (B(t)/B_f(t))^{\gamma}/(1 - c_G(1 - \kappa(t))) \quad (4)$$

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

Здесь B – биомасса растения, t – возраст, $A_f(t)$ и $B_f(t)$ – характеристики свободно растущего растения – площадь, необходимая растению для свободного роста в возрасте t и соответствующая биомасса, $A(t)$ – мера площади, приходящейся на индивидуальное растение в сообществе, γ , α , k – параметры модели растения (Галицкий, Комаров, 1979; Галицкий, 1984), c_G – коэффициент дыхания роста (Makela, Hari, 1986), τ_M^{-1} – интенсивность перехода биомассы в пассивное состояние, т.е. в P :

$$dP(t)/dt = B(t)/\tau_M \quad (5)$$

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

УСЛОВИЕ ОТМИРАНИЯ РАСТЕНИЯ

$$B(t) < \varepsilon_M B_f(t), \quad 0 < \varepsilon_M < 1.0. \quad (6)$$

Следует заметить, что отмирание из-за недостатка ресурсов является вполне естественным процессом в жизненной истории подавляющего большинства растений. Тем не менее, работ, посвященных этому процессу, механизмам и характеристикам отмирания, практически нет. Даже натуралисты проявляют неестественный оптимизм и продолжают изучать только живые и растущие растения, хотя известно, что подавляющее число деревьев, исходно росших на территории леса, отмирает задолго до так называемой стадии спелости леса. В результате в некоторых моделях (например, Botkin *et al.*, 1972) смертность учитывается в виде постоянной вероятности для растения отмереть, оцениваемой из условия получения некоторой заданной численности древостоя к определенному возрасту. Так что приведенное выше условие – модель отмирания (6), наверное, можно оценить как определенный шаг вперед.

СВОБОДНО РАСТУЩЕЕ РАСТЕНИЕ

Свободно растущее растение используется в модели в качестве некоторого идеала, относительно которого рассматривается поведение (угнетаемого) растения. Свободно растущее растение не испытывает влияния конкуренции за ресурсы с другими растениями сообщества, но находится в экологических условиях, существующих

щих в сообществе. Таким образом, функции $A_f(t)$ и $B_f(t)$, описывающие такое растение, должны учитывать экологическую ситуацию, влияющую на растения в конкретном сообществе. Термин “свободно растущее растение” (или открыто растущее) не является редкостью для натуралистов (см., например, Dale *et al.*, 1985). Однако в отличие от использованного выше применительно к модели, он применяется ими в буквальном смысле для обозначения растения, растущего вне сообщества, на открытом месте. Поле экологических условий в сообществе создается при участии “всех” растений и действует на все растения сообщества. Поэтому, используя термин из физики, можно назвать модельные функции $A_f(t)$ и $B_f(t)$ самосогласованными по сообществу.

Получение этих функций, связывающих физиологию, морфологию и т.п. внутренние аспекты жизнедеятельности растительного организма с экологическими условиями его существования, исключая конкурентное взаимодействие с соседними растениями, должно представлять собой предмет других моделей и поэтому лежит вне рассматриваемой здесь задачи. Собственно понятие свободно растущего растения и вводилось для замены этих многочисленных и разнородных данных, представлений некими формальными характеристиками, получение и изучение которых не должно обременять рассматриваемую проблему исследования взаимодействия растений в сообществе и влияния его на поведение сообщества. Возможно, подходы и методики, подобные использованным в работах (Kurth, 1994; Perttunen *et al.*, 1996; De Reffle *et al.*, 1995), могли бы быть полезными для получения используемых здесь характеристик свободно растущих деревьев.

Обсуждение общих контуров свойств функций $A_f(t)$ и $B_f(t)$ ставит вопросы, которые, наверно, давно не обсуждались биологами – ограничен ли рост растения и если да, то в каком смысле? Дело в том, что если зависимость от возраста фитомассы $P_f(t)$ (или полной массы $W_f(t)$) имеет S-образную форму (т.е. ограничена), то это значит, что согласно (5) зависимость $B_f(t)$ имеет колоколообразную форму – P-тип роста. Если же S-образную форму имеет зависимость $B_f(t)$, то зависимости $P_f(t)$ и $W_f(t)$ неограниченно возрастают с возрастом – B-тип роста. И.А. Полетаев (1966) показал с помощью несложной модели, основанной на вполне разумных предположениях, что рост дерева в высоту физически ограничен необходимостью подъема влаги. Если высота ограничена, то рост массы мог бы быть обеспечен соответствующим ростом диаметра ствола. Но это противоречит известным аллометрическим связям элементов геометрии ствола, установленным, впрочем, по данным натуральных наблюдений в сообществах, в которых собственно свободно растущих растений, по-видимому, практически

нет. Возможно, ближе к истине гипотеза ограниченности фитомассы (полной массы) свободно растущего растения. Однако достаточной ясности здесь нет, и при исследовании поведения модели мы используем ниже и то и другое предположения, тем более, что проблема эта, по-видимому, в значительной мере теоретическая – подавляющее большинство членов естественных сообществ не доживает до возрастов, при которых она могла бы стать практической.

Ниже, в соответствии с Полетаевым (1966), используется $A_f(t) = A_0 \text{th}^2(t/A_1)$, для B-типа роста – $B_f(t) = B_0 \text{th}^\mu(t/A_1)$ и для P-типа роста $P_f(t) = P_0 \text{th}^\mu(t/A_1)$. Здесь мы ввели параметры, из которых наиболее интересен аллометрический параметр μ , участвующий, в частности, в обсуждаемой далее (Галицкий, в печати) проблеме “правила $-3/2$ ”.

УЧЕТ ФОРМЫ ПЛОЩАДИ РОСТА

В выражение (2) для k входит величина $A(t)$ – площадь, которая определяет ресурсы, используемые данным растением. Если “рассматривать” растение под “минимальным углом зрения”, то в качестве величины $A(t)$ нужно взять всю площадь территории, сопоставленной растению, т.е. фактически принять, что растение растет сразу на всей этой территории и независимо от ее формы. В качестве образа растения в этом случае можно принять пленку биомассы, натянутую на эту территорию и толщина этой пленки изменяется с биомассой растения. В этом случае $A(t) = \text{const}$, пока не изменится по каким-либо причинам территория, занимаемая растением.

В качестве следующего шага “приближения” к растению может быть рассмотрена модель, учитывающая форму территории роста. В этом случае в качестве образа свободно растущего растения можно представить круг радиуса $R_f(t) = 0.565 A_0^{-1/2} \text{th}(t/A_1)$ с натянутой на него пленкой соответствующей толщины. Если территория, в действительности сопоставляемая растению, не вмещает этот круг, то в качестве $A(t)$ берется пересечение круга и фигуры этой территории (рис. 1). Эта величина является переменной и она несколько возрастает на этапе отмирания растения (рис. 2б).

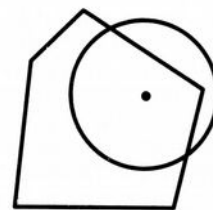


Рис. 1 Учет формы полигона при определении используемой растением части полигона.

Хотя выше учет формы территории интерпретировался как следующий “шаг” в построении ряда все более детальных моделей, возможно, что для некоторых видов растений модель без учета формы окажется более близкой. В то же время, однако, известно, что растение, растущее на длинном узком участке (например, в рядовой посадке с шагом в ряду существенно меньшим, чем между рядами) не использует всю приходящуюся на него территорию, даже если она мала для свободного роста.

НЕМОНОТОННАЯ ДИНАМИКА БИОМАССЫ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАСТЕНИЯ

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

Если до этого момента сопоставляемая растению территория увеличится, то, согласно (1) и (2), растение может снова начать увеличивать биомассу до тех пор, пока оно снова не ощутит недостаток территории. Такая ситуация может для растения повторяться не раз за его жизнь и динамика его биомассы будет немонотонной. Это может объяснить известные примеры, когда в лесу находят взрослые (70 лет) деревья, размерами и пропорциями подобные гораздо более молодым, начинавшие усиленно расти после вырубке их соседей. Характер возобновленного роста определяется в основном параметром γ . Оценки показывают (Галицкий, 1984), что в нестрессовых условиях существования $\gamma < k < 1$ и скорость возобновленного роста может быть близка скорости свободного роста.

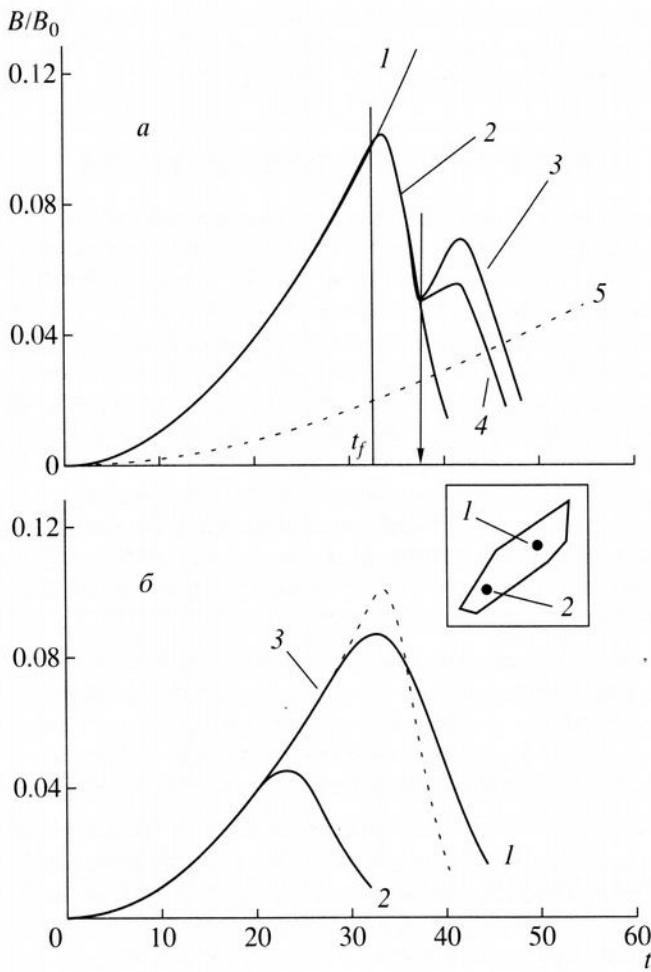


Рис. 2. Примеры динамики биомассы индивидуально-го растения, B -тип роста. $A_0 = 1.0$, $A_1 = 100.0$, $B_0 = 1.0$, $\mu = 2.0$, $\alpha = 1.0$, $k = 0.8$, $\epsilon_M = 0.1$, $\tau_M = 0.01$, $c_G = 0.1$, $A = 0.1$: a – влияние γ на возобновление роста отмирающего растения: 1 – свободный рост, 2 – отмирание из-за недостатка площади, 3 и 4 – возобновление роста (при $\gamma = 0.24$ и $\gamma = 1.5$ соответственно), когда площадь, используемая растением, увеличивается в 1.25 раза в момент, указанный стрелкой на оси абсцисс, 5 – уровень отмирания $\epsilon_M B_f(t)$ (см. выражение(6)), форма полигона не учитывается; b – влияние формы полигона и вариантов расположения (1 и 2) на нем растения на динамику биомассы, 3 – свободный рост. Штриховая линия – динамика биомассы без учета формы полигона, но с тем же значением t_f , что и в варианте 1.

ЭФФЕКТ ОТАВЫ

Этот привлекательный для практиков эффект заключается в том, что иногда после скармливания скоту или скашивания травянистые сообщества дают прирост больший, чем нетронутые участки. В некоторых, основанных на натуральных наблюдениях работах (например, Абатуров, 1979), эффект объясняют уменьшением затрат на дыхание поддержания в растениях после отчуждения части массы, но это половина правды.

Приведенная выше модель растения позволяет оценить причины и условия проявления этого эффекта (Галицкий, 1984). Непосредственно из уравнения (1) можно получить, что необходимым условием эффекта отавы является наличие интенсивной конкуренции в сообществе. На стадии отмирания ($dB/dt < 0$) при $k > \gamma$ отчуждением достаточно большой части биомассы можно добиться изменения знака производной и при любом отчуждении – замедления отмирания. При $k < \gamma$ положительной производной нельзя получить ни при каком отчуждении, а при достаточно сильном отчуждении отмирание замедляется. Анализ показывает, что эффект обеспечивается различием нелинейных зависимостей от биомассы приходной и расходной статей баланса биомассы растений и, следовательно, сообщества.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленная модель динамики биомассы растения предназначена для использования в качестве элемента модели сообщества индивидуальных растений, в котором ведущим является пространственно организованный процесс конкуренции (Галицкий, в печати). Этим определяются особенности модели растения – явное включение в модель геометрического индикатора обеспеченности растения ресурсами $k(t)$, использование представления о свободно растущем растении и характеризующих его зависимостях $A_f(t)$ и $B_f(t)$, балансовый характер модели и связанный с этим выбор активной части полной массы в качестве ведущей переменной модели. Используемый образ растения весьма упрощен – у него нет структуры (морфологической, компартментальной и других), в простейшем случае нет формы. Параметры модели (α , k , γ , τ_M , ϵ_M) учитывают в определенной степени необходимые физиологические и биологические процессы. Использование такого довольно упрощенного образа растения дает возможность выполнения реальных вычислений для сравнительно большого сообщества растений и, с другой стороны, имеет и некоторое методологическое значение, о котором говорилось в начале – в процессе последующего постепенного усложнения модели выявляется действительная роль элементов модели индивидуума в функционировании сообщества.

Статья подготовлена при содействии Российского фонда фундаментальных исследований и Министерства образования РФ (грант № 97-0-10.0-208).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д. Биопродукционный процесс в наземных экосистемах. М.: Наука, 1979.
- Бихеле З.Н., Молдау Х.А., Росс Ю.К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. Л.: Гидрометеоздат, 1980.
- Винберг Г.Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журн. общ. биологии. 1967. Т. 37. № 1. С. 56–70.
- Галицкий В.В. О влиянии отчуждения части фитомассы на рост растения // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1984. № 6. С. 823–833.
- Галицкий В.В. Моделирование сообщества растений: индивидуально-ориентированный подход. II. Модель сообщества // Изв. АН СССР. Сер. биол. (в печати).
- Галицкий В.В., Комаров А.С. О моделировании роста растений // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. № 5. С. 714–723.
- Галицкий В.В., Тюрюканов А.Н. О методологических предпосылках моделирования в биогеоценологии // Моделирование биогеоценологических процессов. М.: Наука, 1981. С. 29–47.
- Полетаев И.А. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах // Проблемы кибернетики. Вып. 16. М.: Наука, 1966. С. 175–177.
- Раменский Л.Г. К методике сравнительной обработки и систематизации списков растительности и других объектов, определяемых несколькими несходно действующими факторами // Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. С. 34–56.
- Хильми Г.Ф. Теоретическая биогеофизика леса. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 266 с.
- Шмальгаузен И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.: Л.: Биомедгиз, 1935.
- Bertalanffy L. von. A quantitative theory of organic growth // Human Biology. 1938. V.10. № 2. P. 181–213.
- Botkin D.B., Janak J.F., Wallis J.R. Some ecological consequences of a computer model forest growth // J. Ecology. 1972. V. 60. № 3. P. 849–872.
- Dale V.H., Doyle T.W., Shugart H.H. A comparison of tree growth models // Ecol. Modelling. 1985. V. 29. P. 145–169.
- De Reffle P., Houllier F., Blaise F., Barthelemy D., Dauzat J., Auclair D. A model simulating above- and below-ground tree architecture with agroforestry applications // Agroforestry Systems. 1995. V. 30. P. 175–197.
- Hodgweg P., Hesper B. Crowns crowding: an individual oriented model of the Acanthaster phenomenon // Acanthaster phenomenon / Ed. Bradbury R. Springer Lecture Notes in Math. Biol., 1990. P. 169–187.
- Kurth W. Growth Grammar Interpreter GROGRA 2.4. Berichte des Forschungszentrums Waldokosysteme, Reihe B. 1994. Bd. 38. 192 s.
- Makela A., Hari P. Stand growth model based on carbon uptake and allocation in individual trees // Ecol. Modelling. 1986. V. 33. P. 315–331.
- Monsi M., Saeki T. Uber den Lichtfaktor in den pflanzen-gesellschaften und seine bedeutung für die stoffproduction // Jap. J. Bot. 1953. V. 14. № 1. P. 22–52.
- Munro D.D. Forest growth models. A prognosis // Growth models for tree and stand simulation / Ed. Fries J. Res. Note 30. Department of Forest Yield Research, Royal College of Forestry Stockholm, 1974. P. 7–21.
- Perttunen J., Sievanen R., Nikinmaa E., Salminen H., Saarenmaa H., Vakeva J. Lignum: A tree model based on simple structural units // Annals of Botany. 1996. V. 77. P. 87–98.
- Pienaar L.V., Turnbull K.J. The Chapman-Richards Generalization of Von Bertalanffy's Growth Model for Basal Area Growth and Yield in Even-Aged Stands // Forest Sci. 1973. V. 19. № 1. P. 2–22.
- Putter A. Studien uber physiologische Ahulichkeit // Pflügers Arch. Ges. Physiol. 1920. № 180. P. 298–340.

**Modelling of the Plant Community:
An Individual-Oriented Approach. 1. A Model of the Plant**

V. V. Galitskii

Institute of Basic Biological Problems, Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow oblast, 142292 Russia

An approach to modelling of the plant cover dynamics is discussed, which takes into account that this cover consists of individual interacting plants, i.e., is a community. In accordance with the provided principle of "minimum angle of viewing", this approach may be treated as approaching the object earlier considered by some authors from the energy standpoint. An element of the model of community, balance model of plant dynamics, takes into account the local geometric structure of the community and distinguishes the active and passive components of the total plant mass. The plant model is based on the concept of a free growing plant. Some results of development and analysis of the model are given: possibility of nonmonotonous dynamics of the active part of the individual plant mass, causes and conditions of the effect of after-grass. Two-dimensional individual-based approach to simulation may be an effective tool for analysis of the influence of many "microscopical" features of plant communities on the macroscopical behavior of communities.