

УДК 519.95:630

**ИМИТАЦИОННАЯ МОДЕЛЬ ФОРМИРОВАНИЯ ГОДИЧНОГО КОЛЬЦА  
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ**

**К. К. Джансеитов, А. Б. Ивановский,  
Ю. К. Джансеитов, В. В. Яковлев\***

*В настоящей работе предлагаются три варианта имитационной модели формирования годичного кольца древесного растения, содержащая, как и положено имитационной модели, достаточно большое число параметров, уровней и темпов, чувствительных к внутренним и внешним (локальным и глобальным) факторам роста и развития этого растения. Эта чувствительность должна оказаться чрезвычайно полезной при решении задач дендрохронологии, дендроклиматологии и дендроэкологии, связанных с реконструкциями хронологических рядов различных событий в прошлом и прогнозировании (конструировании) таковых в будущем.*

Клетка формирующегося годичного кольца за сезон роста древесного растения проходит три этапа роста и развития, участвует в трех условно выделяемых последовательных процессах *деления, растяжения и одревеснения* (см. рис. 1,2).

---

\* © К.К.Джансеитов, А.Б. Ивановский, Красноярский государственный университет, Ю.К. Джансеитов, Институт леса СО РАН, В.В. Яковлев, Красноярский государственный университет, 2005.

На этапе деления клетка функционирует как стволовая, т.е. некоторое число раз осуществляет симметричное деление, в результате которого образуются две клетки, сохраняющие способность делиться и далее. В результате постепенной дифференцировки наступает момент асимметричного деления, когда одна из “дочерних” клеток (иногда и обе) теряет способность делиться и переходит в следующую стадию своего существования – этап растяжения.

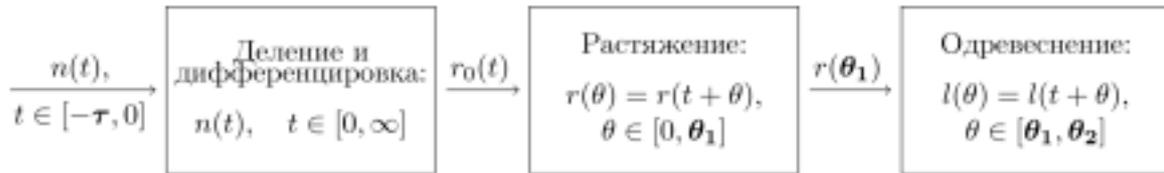


Рис. 1: Блок-схема модели

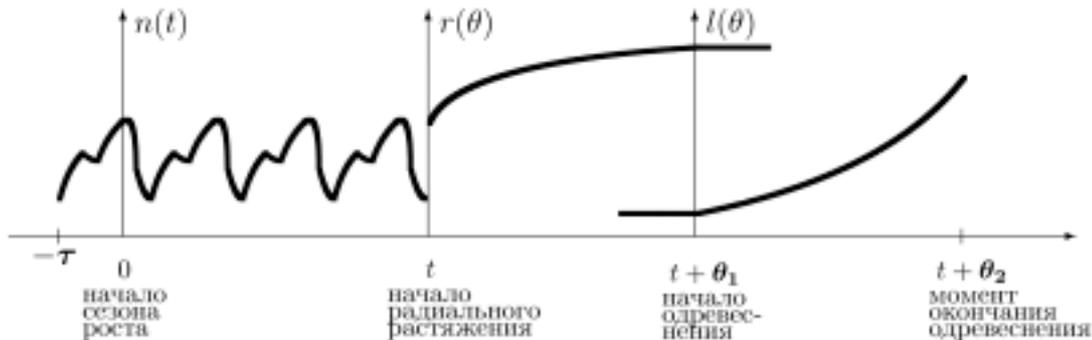


Рис. 2: Диаграмма модели

На этапе растяжения клетка увеличивает свои размеры, заполняя существующее межклеточное пространство и вытягиваясь одновременно вдоль радиуса ствола, после чего начинается следующая стадия существования клетки — этап одревеснения.

На этапе одревеснения все энергетические и материальные ресурсы клетки идут на утолщение стенок, чем и завершается сезон роста и развития для данной клетки и самого древесного растения.

Все эти тонкие и сложные процессы формирования на всех трех этапах существования клеток в течение сезона роста, естественно, не могут быть не чувствительными ко всем внутренним и внешним (локальным и глобальным) факторам роста и развития древесного растения.

Настоящая работа посвящена построению трех вариантов имитационной модели формирования годичного кольца древесных растений в предположении, что инициальные (стволовые) и образующиеся из них клетки годичного кольца имеют формы шара, прямоугольного параллелепипеда и “веретена” (прямоугольного параллелепипеда с присоединенным к нему в радиальном направлении ствола растения двух правильных четырехугольных пирамид).

### Процессы в зоне деления

Рассмотрим процессы, протекающие в зоне деления.

Основным параметром состояния этой зоны будет служить  $n(t)$  — среднее вдоль кольца суммарное количество инициалей и материнских клеток, участвующих в формировании одной единицы линейного (радиального) ряда клеток формируемого годичного кольца в момент  $t$ , равное  $\frac{N(t)}{2\pi R(t)}$ , где  $N(t)$  — общее количество инициалей и материнских клеток в формируемом кольце радиуса  $R(t)$  в момент  $t$ .

**Модельная предпосылка 1.** Параметр состояния  $n(t)$  зоны деления зависит только от времени  $t$  и не изменяется вдоль формируемого годичного кольца, причем его радиус  $R(t)$  предполагается достаточно большим относительно ширины формируемого годичного кольца.

Эта модельная предпосылка, как и большинство последующих предпосылок, носит временный характер и исключает возможность изучения автоволновых процессов [9,11] вдоль формируемого кольца (пространственно-временных волн), наличие которых мы не только не исключаем, а наоборот, предполагаем исследование их в будущем.

Одновременно эта предпосылка пока исключает и возможность изучения особенностей формирования годичных колец малого радиуса (молодых древесных растений).

Предположение о неизменности рассматриваемых параметров вдоль годичного кольца означает временное желание изучить интересующие нас процессы как протекающие не в распределенных, а в соответствующих сосредоточенных, не зависящих от пространственных координат, точечных системах [9-11].

“Популяция” инициалей и материнских клеток в процессе пролиферации и дифференцировки постоянно находится в состоянии конкуренции за необходимые субстраты и вещества сигнального характера (типа ауксинов и т.п.), способствующие активации этого процесса, которая усиливается, естественно, с ростом  $n(t)$ . С ростом  $n(t)$  усиливается и ингибирующее влияние продуктов их метаболизма. Возможны и явления ретроингибирования со стороны клеток, находящихся в зонах растяжения и одревеснения, которые пока вынуждены исключить их рассмотрения.

Очевидно также, что численность  $n(t)$  инициалей и материнских клеток существенно зависит от их численности в предшествующие моменты. Часто зависимости численности  $n(t)$  от численностей  $n(t - \tau)$  в

предшествующие моменты  $t - \tau$  (см. табл. 1) выражаются в виде интегралов вида  $n(t) = \int_a^b f(n(t - \tau), t) d\tau$ ,

которые, благодаря известной теореме анализа о среднем, могут быть заменены выражениями вида:  $n(t) = f(n(t - \tau_0(t)), t) \cdot (b - a)$ . Это позволяет говорить о зависимости численности  $n(t)$  от численности  $n(t - \tau_0(t))$  в какой-то усредненный момент  $t - \tau_0(t)$  при фиксированном  $t$ .

Таблица 1

**Параметры, требующие оценки, и их семантика**

Параметр	Физический смысл параметра
$\tau$	Запаздывание
$a$	Интенсивность размножения инициалей и материнских клеток
$\lambda$	Интенсивность выхода клеток в растяжение
$n_0$	Среднее количество стволовых клеток в радиальном ряду
$\bar{r}$	Средний радиус клеток, вышедших на растяжение
$k_B$	Доля биомассы
$k_D$	Коэффициент диффузии субстрата через стенку
$k_1$	К.п.д. образования биомассы
$l_0$	Средняя толщина стенки клетки в зоне растяжения
$\theta_1$	Среднее время пребывания клетки в зоне растяжения
$\theta_2$	Характеризует среднее время на этапе одревеснения, т.е. $(\theta_2 - \theta_1)$

**Модельная предпосылка 2.** Существует запаздывание  $\tau(t)$ , связанное с генерационным временем инициалей и материнских клеток, неизменное вдоль формируемого кольца и часто рассматриваемое как постоянное во времени, если не оговорено обратное.

Время, необходимое для образования клеток зоны растяжения из соответствующих им инициалей (стволовых клеток-предшественников), предполагается равным порядка 10 суток, указанное же время запаздывания в МП.2 для совокупности инициалей и материнских клеток, скорее всего, представляет собой величину меньшую, чем 10 суток (порядка 5-10 суток).

Согласно работам [9-11], динамика численности  $n(t)$  популяций инициалей и материнских клеток может быть описана квазилинейным 1-го порядка дифференциально-разностным уравнением запаздывающего типа:

$$\frac{dn(t)}{dt} = an(t - \tau) - bn^2(t - \tau) - \lambda n(t), \quad (1)$$

где коэффициенты  $a$ ,  $b$ ,  $\lambda$ , (см. табл. 1) в общем случае зависящие от времени  $t$ , характеризуют соответственно: интенсивность “размножения” при отсутствии конкуренции и взаимного ингибирования; коэффициент конкуренции за “жизненное пространство”, равный при определенных условиях  $\frac{a - \lambda}{n_0}$ , где  $n_0$  (см.

табл. 1) — “стационарное” (среднее), должное значение численности популяции; интенсивность гибели популяции, в нашем случае — ухода в зону растяжения.

Теоретический анализ этого уравнения [10,11] показывает возможность существования автоколебаний с периодом в пределах  $3\tau \div 6\tau$  при определенных значениях  $a$ ,  $b$ ,  $\lambda$  и амплитудой в пределах  $\pm(20 - 40)\%$ .

Можно утверждать, что справедливо некоторое эвристическое правило, которое утверждает, что в любой реально существующей точечной системе с “рождаемостью”, “гибелью”, запаздыванием и конкуренцией возникают автоколебания с периодом в пределах от  $3\tau$  до  $6\tau$  [9].

Итак, в уравнении (1) член  $\lambda n(t)$  представляет собой количество клеток, выходящих в единицу времени в зону растяжения в пределах одной единицы радиального ряда клеток формируемого кольца в момент  $t$ .

### *Процессы в зоне растяжения*

Рассмотрим процессы, протекающие в зоне растяжения.

Заметим, что уравнения, описывающие процессы в зонах растяжения и одревеснения, зависят от предполагаемых форм образующихся клеток: шарообразной, параллелепипедной и “веретенообразной”.

В настоящей работе содержится полное построение, со всеми промежуточными выкладками, имитационной модели для случая шарообразных клеток. Для двух других выводы соответствующих уравнений аналогичны.

Итак, пусть образующиеся клетки при формировании годичного кольца имеют шарообразную форму со средним начальным радиусом  $r_0(t)$ , объемом  $\frac{4}{3}\pi r_0^3(t)$ , то есть в момент  $t$  начала роста  $r(t) = r_0$ ,

$$V(t) = \frac{4}{3}\pi r_0^3(t) \text{ и } S(t) = 4\pi r_0^2(t).$$

Основным параметром состояния этой зоны будет служить функция  $t(t + \theta)$ , определенная на интервале  $\theta \in [0, \theta_1]$ , причем величина  $r(t + 0) = r_0(t)$  является средним радиусом клеток, оказавшихся в момент  $t$  в зоне растяжения.

**Модельная предпосылка 3.** *Величина начального среднего размера  $r_0(t)$  клеток, вступивших в процесс радиального растяжения в момент  $t$  (или  $\theta = 0$ ), не меняется вдоль формирующегося кольца и может быть приравнена величине  $\frac{n_0}{n(t)} \bar{r} = r_0(t)$ , где  $\bar{r}$  — средний как по времени, так и вдоль кольца размер клетки, вступившей в зону растяжения, например, в исследуемый сезон роста.*

В процессе роста клетка обменивается со средой через свою стенку, получая, главным образом, диффузионным путем извне необходимый для формирования своей живой биомассы субстрат и выделяя аналогичным путем вовне продукты распада.

Пусть соответствующие живой биомассе клетки “потребители” субстрата пропорциональны объему растущей клетки:  $B(\theta) = k_B V(\theta) = k_B \frac{4}{3}\pi r^3(\theta)$ . Если предположить, что эти потребители распределены внутри клетки равномерно, и их “плотность” (концентрация) в процессе роста постоянна (в процессе радиального растяжения), то это будет означать, что коэффициент  $k_B = const$  (см. табл. 1).

Количество субстрата, поступающего в клетку извне диффузионным путем в единицу времени, пропорционально площади поверхности клетки:  $P(\theta) = k_D S(\theta) = k_D 4\pi r^2(\theta)$ , где  $k_D$  связан с коэффициентом диффузии, характеризующимся количеством субстрата, поступающего через единицу площади стенки в единицу времени при перепаде концентрации на единицу субстрата на единичном отрезке, перпендикулярном стенке клетки. При постоянстве концентрации субстрата вовне и изнутри клеток и постоянстве пропускной способности стенки в процессе роста (радиального растяжения), коэффициент  $k_D$  (см. табл. 1) тоже может рассматриваться постоянным. Ясно, что на этапе одревеснения  $k_D$  для субстрата необходимого, например, для поддержания (регенерации) существующей в клетке живой биомассы, может изменяться в сторону уменьшения из-за утолщения стенок клетки.

Из соображения необходимости соблюдения баланса мы можем пока не рассматривать процесс выделения продуктов распада вовне, хотя понятно, что уменьшение выделения приведет к увеличению их содержания внутри клетки, а значит, и к уменьшению (ингибированию) роста клетки, хотя к концу этапа роста и на этапе одревеснения это может оказаться существенным.

Учитывая все изложенные предпосылки, перейдем к построению модели роста клетки на этапе радиального растяжения.

Количество субстрата, который поступает в единицу времени на единицу живой биомассы клетки, будет равно

$$p(\theta) = \frac{P(\theta)}{B(\theta)} = \frac{k_D S(\theta)}{k_B V(\theta)} = \frac{3k_D}{k_B r(\theta)}, \quad 0 \leq \theta.$$

Следовательно, в процессе роста клетки, увеличение ее радиуса  $r(\theta)$ , количество субстрата, необходимого как для регенерации, так и для роста общего количества живой биомассы, будет уменьшаться, то есть при  $r(\theta) \rightarrow \infty$ ,  $p(\theta) \rightarrow 0$ . Этот процесс, естественно, не может продолжаться долго: наступит момент, когда рост прекратится, например, в момент  $t + \theta_1$  (см. табл. 1) при радиусе  $r(\theta_1) = r_1$ , и начнется следующий этап развития клетки годичного кольца — одревеснение. Кстати, это рассуждение служит классическим доказательством того, что практически все клетки растительного и животного мира имеют размеры одного порядка (хотя возможны клетки нитевидного характера значительной длины).

Итак, рассмотрим этап роста клетки на интервале времени  $0 \leq \theta \leq \theta_1$  с радиусом  $r_0 \leq r(\theta) \leq r_1$ . Можно предположить, что средние значения  $\theta_1$ ,  $r_0$ ,  $r_1$  для клеток данного дерева в данный сезон постоянны.

Прирост живой биомассы клетки в момент  $t$  за время  $\Delta t$  может быть выражен следующим образом:

$$\Delta B = k_B V(\theta + \Delta\theta) - k_B V(\theta) = k_1 p(\theta) \Delta\theta = k_1 \frac{3k_D}{k_B r(\theta)} \Delta\theta,$$

где  $k_1$  — коэффициент утилизации субстрата, поступающего извне (к.п.д. образования живой биомассы клетки).

Так как  $V(\theta) = \frac{4}{3}\pi r^3(\theta)$ , то  $r(\theta) = \sqrt[3]{\frac{3}{4\pi}V(\theta)}$ . Далее:

$$\begin{aligned} \Delta V(\theta) &= \frac{3k_D k_1}{k_B^2 \sqrt[3]{\frac{3}{4\pi}V(\theta)}} \Delta\theta, \\ \int_{V_0}^V \sqrt[3]{V(\theta)} dV &= \frac{k_D k_1 \sqrt[3]{36\pi}}{k_B^2} \int_0^\theta d\theta, \\ \frac{3}{4} V^{\frac{4}{3}}(\theta) \Big|_{V_0}^{V(\theta)} &= a\theta \Big|_0^\theta, \end{aligned}$$

где  $a = \frac{k_D k_1 \sqrt[3]{36\pi}}{k_B^2}$ ;

$$\begin{aligned} \frac{3}{4} V^{\frac{4}{3}}(\theta) - \frac{3}{4} V_0^{\frac{4}{3}} &= a\theta, \\ V^{\frac{4}{3}}(\theta) &= \frac{4}{3} a\theta + V_0^{\frac{4}{3}}. \end{aligned}$$

Но  $V(\theta) = \frac{4}{3}\pi r^3(\theta)$ ,  $V_0 = \frac{4}{3}\pi r_0^3 \Rightarrow$

$$\begin{aligned} \left(\frac{4}{3}\pi r^3(\theta)\right)^{\frac{4}{3}} &= \frac{4}{3} a\theta + \left(\frac{4}{3}\pi r_0^3\right)^{\frac{4}{3}}, \\ r^4(\theta) &= \frac{4}{3} a\theta \left(\frac{3}{4\pi}\right)^{\frac{4}{3}} + r_0^4 = \frac{a^{\frac{3}{4}} \sqrt[3]{3}}{\sqrt[3]{4\pi^{\frac{4}{3}}}} \theta + r_0^4, \\ r(\theta) &= \sqrt[4]{\frac{3k_D k_1}{k_B^2 \pi} \theta + r_0^4}, \quad 0 \leq \theta \leq \theta_1. \end{aligned} \tag{2}$$

Причем  $r(0) = r_0$ ,  $r(\theta_1) = \sqrt[4]{\frac{3k_D k_1}{k_B^2 \pi} \theta_1 + r_0^4} = r_1$ .

Функция  $r(\theta) = \sqrt[4]{k\theta + b}$ , где  $k = \frac{3k_D k_1}{k_B^2 \pi}$ ,  $b = r_0^4$ , — монотонно возрастающая, так как

$$r'(\theta) = \frac{k}{4\sqrt[4]{(k\theta + b)^3}} > 0$$

для  $\theta \in [0, \theta_1]$ . Функция  $r(\theta)$  выпуклая, так как

$$r''(\theta) = \frac{-3k^2}{16(k\theta + b)\sqrt[4]{(k\theta + b)^3}} < 0$$

для  $\theta \in [0, \theta_1]$ .

Кстати, можно записать закон изменения площади стенки в зоне растяжения:  $S(\theta) = 4\pi r^2(\theta)$ ,  $0 \leq \theta \leq \theta_1$ .

Упомянутое выше предположение о постоянстве  $k_D$  в зоне растяжения делает логичным и предположение о постоянстве толщины стенки клеток в этой зоне, равной, например,  $l_0$  (см. табл. 1).

Запишем закон изменения объема  $V(\theta)$  клетки на интервале  $\theta \in [0, \theta_1]$  и объема внутренней живой биомассы этой клетки  $W(\theta)$  на этом же интервале. Так как  $V^{\frac{4}{3}}(\theta) = \frac{4}{3}a\theta + V_0^{\frac{4}{3}}$ , то

$$V(\theta) = \left( 4\sqrt[3]{\frac{4\pi}{3} \frac{k_D k_1}{k_B^2} \theta + V_0^{\frac{4}{3}}} \right)^{\frac{3}{4}},$$

$$W(\theta) = V(\theta) - v(\theta),$$

где  $v(\theta) = \frac{4}{3}\pi r^3(\theta) - \frac{4}{3}\pi(r(\theta) - l_0)^3$  — объем стенки.

### Процессы в зоне одревеснения

Клетки в процессе растяжения, согласно предположению, дальше не могут увеличивать радиус. Субстрат, диффузионным путем поступающий извне, используется на регенерацию (поддержание уровня) живой биомассы внутри клетки.

Предположим, что субстрат необходимый на прирост общего объема стенки, продолжает поступать в том же количестве, что и было в момент  $\theta_1$ .

Из-за прекращения увеличения радиуса клетки  $r_1$ , стенка клетки будет утолщаться, диффузия субстрата для живой биомассы клетки будет затрудняться, и живая биомасса клетки начнет замещаться приростом объема стенок клетки.

Запишем модель изменения толщины стенки клетки  $l(\theta)$ , где  $\theta_1 \leq \theta$ ,  $l_0 < l(\theta)$ .

Динамика объема стенки в интервале  $\theta \in [0, \theta_1]$ :

$$v(\theta) = \frac{4}{3}\pi r^3(\theta) - \frac{4}{3}\pi(r(\theta) - l_0)^3 = 4\pi r^2(\theta)l_0 - 4\pi r(\theta)l_0^2 + \frac{4}{3}\pi l_0^3,$$

$$r(\theta) = \sqrt[4]{\frac{3k_D k_1}{k_B^2 \pi} \theta + r_0^4},$$

$$v(\theta) = 4\pi l_0 \sqrt{\frac{3k_D k_1}{k_B^2 \pi} \theta + r_0^4} - 4\pi l_0^2 \sqrt[4]{\frac{3k_D k_1}{k_B^2 \pi} \theta + r_0^4} + \frac{4}{3}\pi l_0^3,$$

$$v(\theta) = 4\pi l_0 \sqrt{k\theta + b} - 4\pi l_0^2 \sqrt[4]{k\theta + b} + \frac{4}{3}\pi l_0^3.$$

Скорость прироста в интервале  $\theta \in [0, \theta_1]$  равна

$$v'(\theta) = \frac{2\pi l_0 k}{\sqrt{k\theta + b}} - \frac{\pi l_0^2 k}{4\sqrt[4]{(k\theta + b)^3}} = \frac{\pi l_0 k(2r(\theta) - l_0)}{r^3(\theta)},$$

так как  $l_0 < 2r(\theta)$ , то  $v'(\theta) > 0$ . Вторая производная

$$v''(\theta) = -\frac{\pi l_0 k^2}{(k\theta + b)^{3/2}} + \frac{3\pi l_0^2 k^2}{4(k\theta + b)^{7/4}} = \frac{\pi l_0 k^2(3l_0 - 4r(\theta))}{4r^7(\theta)}$$

отрицательна, так как  $l_0 < \frac{4}{3}r(\theta)$ .

Предположим, что в процессе одревеснения прирост объема стенки остается постоянным и равным (в единицу времени)  $v'(\theta_1) = \frac{\pi l_0 k(2r_1 - l_0)}{r_1^3}$ . Тогда на интервале  $t \in [t_1, t_2]$ , где момент  $t_2$  соответствует остановке физиологических процессов в клетке (возможно, конец сезона роста):

$$v(t) = v(t_1) + \frac{\pi l_0 k(2r_1 - l_0)}{r_1^3}(t - t_1),$$

$$v'(t) = \frac{\pi l_0 k(2r_1 - l_0)}{r_1^3} > 0,$$

так как  $\frac{l_0}{2} < r_1$ .

Итак, объем стенки растет по закону:

$$v(\theta) = \begin{cases} 4\pi l_0 \left( \sqrt{k\theta + b} - l_0 \sqrt[4]{k\theta + b} + \frac{l_0^2}{3} \right), & \theta \in [0, \theta_1], \\ v(\theta_1) + \frac{\pi l_0 k(2r_1 - l_0)}{r_1^3}(\theta - \theta_1), & \theta \in [\theta_1, \theta_2]. \end{cases}$$

Рассмотрим закон изменения толщины стенки  $l(t)$  при  $t \in [t_1, t_2]$ . На интервале  $[0, \theta_1]$   $l(\theta) = l_0 = const$ . Для этого учтем, что

$$v(t) = \frac{4}{3}\pi r_1^3 - \frac{4}{3}\pi(r_1 - l(t))^3,$$

где  $l_0 \leq l(t) < r_1$ . Раскрыв скобки, получаем:

$$v(t) = 4\pi r_1^2 l(t) - 4\pi r_1 l^2(t) + \frac{4}{3}\pi l^3(t).$$

Итак, при  $t \in [t_1, t_2]$  имеем:

$$\frac{4}{3}\pi r_1^3 - \frac{4}{3}\pi(r_1 - l(t))^3 = v(t_1) + \frac{\pi l_0 k(2r_1 - l_0)}{r_1^3}(t - t_1),$$

но  $v(t_1) = 4\pi l_0 r_1^2 - 4\pi l_0^2 r_1 + \frac{4}{3}\pi l_0^3 \Rightarrow$

$$\frac{4}{3}\pi(r_1 - l(t))^3 = \frac{4}{3}\pi r_1^3 - 4\pi l_0 r_1^2 + 4l_0^2 r_1 - \frac{4}{3}\pi l_0^3 - \frac{\pi l_0 k(2r_1 - l_0)}{r_1^3}(t - t_1),$$

$$\frac{4}{3}\pi(r_1 - l(t))^3 = \frac{4}{3}\pi(r_1 - l_0)^3 + \frac{\pi l_0 k(2r_1 - l_0)}{r_1^3}t_1 - \frac{\pi l_0 k(2r_1 - l_0)}{r_1^3}t,$$

$$l(t) = r_1 - \sqrt[3]{(r_1 - l_0)^3 + \frac{3l_0 k(2r_1 - l_0)}{4r_1^3}(t_1 - t)}, \quad t \in [t_1, t_2] \quad (3)$$

Положив  $c = \frac{3l_0 k(2r_1 - l_0)}{4r_1^3} > 0$ ,  $d = (r_1 - l_0)^3 + ct_1 > 0$ , получим, что

$$l(t) = r_1 - \sqrt[3]{d - ct},$$

$$l'(t) = \frac{c}{3\sqrt[3]{(d - ct)^2}} > 0.$$

При  $T = \frac{d}{c} = t_1 + \frac{(r_1 - l_0)^3 4r_1^3}{3l_0 k (2r_1 - l_0)}$  значение  $l(T) = r_1$  и  $l'(T) = \infty$ . Так как  $t_2 < T$ , то

$$l''(t) = \frac{2c^2}{9\sqrt[3]{(d - ct)^5}} > 0.$$

Таким образом,  $l(t)$  — возрастающая вогнутая функция.

Напомним, что коэффициент  $k = \frac{3k_D k_1}{\pi k_B^2}$  может, в принципе, меняться со временем или в процессе физиологических изменений клетки на этапах растяжения и одревеснения:

$k_D$  — связан с коэффициентом диффузии через стенку клетки и может уменьшаться, тем самым “ингибировать” процессы образования (регенерации) живой биомассы внутри клеток и утолщения стенки;

$k_1$  — к.п.д. утилизации приходящего диффузионным путем субстрата как живой биомассой, так и веществом стенки;

$k_B$  — связан с концентрацией внутри клетки живой биомассы и веществ, формирующих стенку.

Пока же будем считать, что  $k = const$ .

Ранее мы предполагали форму клетки шарообразной. Аналогично выводятся уравнения имитационных моделей для случая, когда клетки имеют форму вытянутого параллелепипеда с длиной  $r(\theta)$  и квадратным поперечным сечением со стороной  $d_0$  или “веретенообразную” форму (см. табл. 2,3,4).

Таблица 2

**Сводка формул, полученных в предположении шарообразной формы клеток\***

<p>В зоне растяжения при <math>\theta \in [0, \theta_1]</math>:</p> $r_0(t) = \bar{r} \frac{n_0}{n(t)}$ $r(\theta) = \sqrt[4]{\frac{3k_D k_1}{k_B^2 \pi} \theta + r_0^4(t)}$
<p>В зоне одревеснения при <math>\theta \in [\theta_1, \theta_2]</math>:</p> $l(\theta) = r(\theta_1) - \sqrt[3]{(r(\theta_1) - l_0)^3 - \frac{9k_1 k_D l_0 (2r(\theta_1) - l_0)}{4\pi k_B^2 r^3(\theta_1)} (\theta - \theta_1)}$

\* Процессы в зоне деления во всех трех вариантах модели описываются одним и тем же уравнением (см. уравнение (1) в тексте).

Таблица 3

**Сводка формул, полученных в предположении параллелепипедной формы клеток\***

<p>В зоне растяжения при <math>\theta \in [0, \theta_1]</math>:</p> $r_0(t) = \bar{r} \frac{n_0}{n(t)}$ $r(\theta) = \sqrt{\frac{4k_D k_1}{k_B^2 d_0^2} \theta + r_0^2(t)}$
<p>В зоне одревеснения <math>l(\theta)</math> есть корень квадратного уравнения, <math>\theta \in [\theta_1, \theta_2]</math>:</p> $r(\theta_1) \left( (d_0 - 2l_0)^2 - (d_0 - 2l(\theta))^2 \right) = \frac{8k_1 k_D l_0 (d_0 - 2l_0)}{k_B^2 d_0^2 \sqrt{\frac{4k_D k_1}{k_B^2 d_0^2} + r_0^2(t)}} (\theta - \theta_1)$

\* Этот вариант требует оценки дополнительного параметра  $d_0$  (см. текст статьи).

Сводка формул, полученных в предположении “веретенообразной” формы клеток\*

<p>В зоне растяжения при <math>\theta \in [0, \theta_1]</math>:</p> $r_0(t) = \bar{r} \frac{n_0}{n(t)}$ $r(\theta) = \frac{1}{3} \sqrt{\left( \frac{36k_D k_1}{k_B^2 d_0^2} \sqrt{1 + 4 \frac{h_0^2}{d_0^2}} \right) \theta + (3r_0(t) - 4h_0)^2 + \frac{4}{3} h_0}$
<p>В зоне одревеснения <math>l(\theta)</math> есть корень кубического уравнения, <math>\theta \in [\theta_1, \theta_2]</math>:</p> $h_0 d_0^2 \left[ \left( 1 - \frac{l_0}{h_0} \sqrt{1 + 4 \frac{h_0^2}{d_0^2}} \right)^3 - \left( 1 - \frac{l(\theta)}{h_0} \sqrt{1 + 4 \frac{h_0^2}{d_0^2}} \right)^3 \right] +$ $+ (r(\theta_1) - 2h_0) [(d_0 - 2l_0)^2 - (d_0 - 2l(\theta))^2] =$ $= \frac{24k_D k_1 l_0 (d_0 - l_0) \sqrt{1 + 4 \frac{h_0^2}{d_0^2}}}{k_B^2 d_0^2 \sqrt{\left( \frac{36k_D k_1}{k_B^2 d_0^2} \sqrt{1 + 4 \frac{h_0^2}{d_0^2}} \right) \theta_1 + (3r_0(t) - 4h_0)^2}} (\theta - \theta_1)$

\* Этот вариант требует оценки двух дополнительных параметров  $d_0$  и  $h_0$  (см. текст).

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

1. Ваганов Е.А. Гистометрический анализ роста древесных растений /Е.А. Ваганов, А.В. Шашкин, И.В. Свидерская, Л.Г. Высоцкая. — Новосибирск: Наука, 1985.
2. Ваганов Е.А. Рост и структура годичных колец хвойных /Е.А. Ваганов, А.В. Шашкин, — Новосибирск: Наука, 2000.
3. Ваганов Е.А. Динамика сезонного роста годичных колец сосен густоцветной и жесткой на корейском перешейке /Е.А. Ваганов, В.К. Пак //Лесоведение. — 1995. — №2. — С. 31-41.
4. Ваганов Е.А. Феноменологический подход к анализу кинетических характеристик камбиальной зоны в стволах хвойных деревьев /Е.А. Ваганов, Ю.К. Джансеитов //Успехи современной биологии. — 2000. — Т. 120. — №2. — С. 190-200.
5. Джансеитов Ю.К. Источник высокочастотных колебаний радиальных размеров трахеид в отдельных рядах годичных колец хвойных /Ю.К. Джансеитов, В.К. Пак, Е.А. Ваганов //Известия РАН, Сер. биол. — 2000. — Т. 27 — №6 — С. 51-59
6. Том Р. Динамическая теория морфогенеза /Р. Том //На пути к теоретической биологии /Под ред. К. Уолдингтона. — М.: Мир, 1970.
7. Джансеитов К.К. Морфогенез как проблема системного анализа /К.К. Джансеитов, Ю.К. Джансеитов, М.К. Арбатская //III-й Сибирский конгресс по прикладной и промышленной математике (ИНПРИМ-98): Сб. сообщений. /Институт математики. — Новосибирск, 1998. — С. 134.
8. Фейнман Р. Фейнмановские лекции по физике /Р. Фейнман, Р. Лейтон, М. Сендс. — М.: Мир, 1965.
9. Джансеитов К.К. Автоколебания и автоволны в организмоподобных системах /К.К. Джансеитов, Ю.К. Джансеитов //Математические модели и методы их исследования: Сб. тезисов междунар. Конф. /КрасГУ и ВЦ СО РАН. — Красноярск, 1997. — С. 79
10. Джансеитов К.К. Конкуренция и периодичность процесса прироста леса /К.К. Джансеитов, В.В. Кузьмичев, Ю.В. Кибардин //Доклады АН СССР. — 1976. — Т. 226. — №3. — С. 695-697.
11. Джансеитов К.К. Пространственно-временная изменчивость процесса прироста леса /К.К. Джансеитов, В.В. Кузьмичев, В.П. Черкашин //Доклады АН СССР. — 1978. — Т. 239. — №1. — С. 245-248.
12. Рубаник В.П. Колебания квазилинейных систем с запаздываниями /В.П. Рубаник. — М.: Наука, 1969.
13. Эльсгольд Л.Э. Введение в теорию дифференциальных уравнений с отклоняющимся аргументом /Л.Э. Эльсгольд, С.Б. Норкин. — М.: Наука, 1971.

## THE SIMULATION MODEL TO FORMING OF TREE'S RINGS

**K. K. Dzhanseitov, A. B. Ivanovskiy,  
Yu. K. Dzhanseitov, V. V. Yacovlev**

*This work is about three versions of simulation model to forming of wood plant's rings. It contains enough parameters, levels and rates sensitive to internal and external (local and global) growth and evolution factors are supposed to simulation model. This sensitivity should be very useful for solving problems of dendrochronology, dendroclimatology and dendroecology concerned with reconstruction of chronological series of events and prediction its for the future.*