

122. sēj.

OT K.

Латвийский ордена Трудового Красного Знамени
государственного университета им. П. Стучки

Моделирование в ботанике

[Уч. зап. т. 122.]

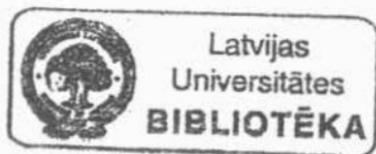
Рига-1970

Латвийский ордена Трудового Красного Знамени
государственный университет имени Петра Стучки

МОДЕЛИРОВАНИЕ В БОТАНИКЕ

Ученые записки

Том 122



Гига 1970

Утверждено
на кафедре ботаники
Биологического факультета
ЛатВУЗ ГУ им. П.Стучки

УДК 510.95 : 58

Моделирование в ботанике.

Ученые записки ЛГУ им. П.Стучки, т.

Рига, 1969. 103 стр.

В сборнике обобщены результаты исследований сотрудников кафедры ботаники Латвийского госуниверситета в области математического моделирования ботанических объектов. Объекты моделирования рассматриваются на разных уровнях /биоценоз, популяция, растение, орган, ткани/. Отдельные статьи посвящены методическим вопросам и использованию этого метода для решения частных вопросов /прогнозирование семеношения и запаса древостоя, оценка эффекта воздействия на лесной биоценоз и активности деления клеток, определение диагностической ценности признаков/.

Редакционная коллегия:

д-р биол. наук А.М.Мауринь /ответственный редактор/,
канд. биол. наук И.Я.Лиэпа, канд. биол. наук М.А.Авена

П р е д и с л о в и е.

Значение моделирования как метода познания и объяснения исследуемых явлений общеизвестно. Особенно перспективным является математическое моделирование. Однако в биологии и, в частности, в ботанике применение математического моделирования сталкивается с большими трудностями теоретически-методического порядка. Поэтому обобщение даже небольшого опыта в этой области представляет, на наш взгляд, определенный интерес. Все статьи этого сборника, посвященного математическому моделированию в ботанике, написаны ботаниками. Необходимую для этого смелость авторам придало высказанное И.А.Полетаевым /1968/ мнение о том, что построение математической модели биологического объекта — это область деятельности биологов и требует от них лишь знакомства с применением математических методов^{I/}. Это тем более правомерно, если учитывать, что никакая модель не может быть построена без достаточного знания фактического материала о моделируемом биологическом объекте и что составление мате-

I/ И.А. Полетаев. Некоторые математические задачи биогеоценозов и замечания о моделировании. В кн. "Математическое моделирование жизненных процессов" М., 1968.

матической модели должен предшествовать содержательный и качественный анализ этого материала.

Предлагаемые вниманию читателя статьи охватывают лишь узкий круг вопросов этого все расширяющегося направления в современной ботанике. При этом тематика сборника определялась направлением исследований кафедры ботаники Латвийского ордена Трудового Красного Знамени государственного университета им. Петра Стучки, куда и просим адресовать замечания, возникшие при чтении этого сборника.

Редколлегия.

И. Лица, А. Мауринь

ОБ ОСНОВНЫХ ЭТАПАХ МАТЕМАТИЧЕСКОГО
МОДЕЛИРОВАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ

Моделирование как метод исследования является эффективным средством, позволяющим кратчайшим и сравнительно малотрудоемким путем проанализировать изученные системы для раскрытия новых закономерностей их структуры и функционирования. Неслучайно, что интерес к этому методу исследования непрерывно возрастает. Однако, несмотря на все возрастающее количество и объем таких исследований, в области моделирования, особенно биологических систем, достигнуты пока еще весьма скромные успехи. Каковы же причины, тормозящие развитие моделирования, в частности, математического моделирования, в биологии?

Таких причин, по видимому, несколько. Так, например, одной из таких причин является то, что разные авторы вкладывают различный смысл в понятие "модель". Часть авторов /Весткотт, 1963; Эдвардс, 1963; Чавчандзе, Гельман, 1966 и др./ термином "модель" оперируют очень широко, включая сюда такие понятия как теория, гипотеза, представление, закон. При такой интерпретации этого термина следует, что все исследователи, мыслители с древнейших времен и до настоящего времени занимались моделированием. Другие ученые /Веников, 1961, 1966; Штофф, 1966/

под "моделью" понимают вспомогательный объект / квази-объект/, который в процессе исследования способен замещать объект-оригинал так, что его изучение дает нам новую информацию об объекте-оригинале. Это представление термина "модель" разделяется и нами. Математической называется модель, построенная на основе принципов математической теории и описываемую с помощью математических средств / Акчурин, Ваденов, Сачков, 1968/.

В значительной мере развитие моделирования тормозится отсутствием единой классификации моделей и единой терминологии. Нет еще даже достаточно разработанной общей теории моделирования, в особенности математического моделирования биологических объектов. Из-за отсутствия единого понимания модели, единой классификации и терминологии ученые не всегда понимают друг друга, говоря даже об относительно несложных вещах. Созданы разные классификации моделей, из которых более разработанными являются классификации И.А.Полетаева /1966, 1968/ и В.А.Веникова /1961, 1966/. Особенно необходимо отметить четкую классификацию моделей, предложенную В.А.Вениковым, хотя как он отмечает, эта классификация не является еще окончательно разработанной. Думаем, что на основе идей и общей схемы В.А.Веникова можно разработать классификацию моделей, охватывающую все их разнообразие.

Немало трудностей вызывает и отсутствие общей теории самого моделирования. Начиная заниматься этим

вопросом, мы даже в общих чертах недостаточно представляем себе с чего начинать. Упомянутые трудности имеют всеобщий характер. Но моделирование биологических объектов помимо этого имеет целый ряд особенностей, осложняющих применение рассматриваемого метода, обзор которых дает Г.Н.Зубенко и АС.Карлачева /1966/, и другие авторы /Веденов, Кремянский, 1965/.

С чего же начинается математическое моделирование? На наш взгляд, с серьезного содержательного и качественного анализа моделируемого объекта. Здесь мы можем применить богатый арсенал классических и новейших биологических методов. Недооценка предварительного качественного анализа может в дальнейшем привести к абсурдным выводам.

Следующим этапом моделирования является выбор предмета и уровня моделирования. Ведь предметом моделирования может явиться как поведение /функциональный аспект/, так и строение /структурный аспект/ исследуемого объекта /системы/. Всякую систему можно подразделить на подсистемы, подсистему - на субподсистемы и т.д. Модель можно разрабатывать для каждого из этих уровней. Выбор предмета и уровня моделирования зависит от цели исследования. Так, например, для лесного фитоценоза возможно построение геоботанической, физиологической, таксационной, эволюционной и других математических моделей, позволяющих исследовать его в разных аспектах. Комплекс

этих моделей явится комплексной математической моделью лесного фитоценоза или его математической теорией.

Третьим этапом является выбор характеристик и параметров модели. Характеристики - это те переменные признаки, изучение которых является нашей целью. К параметрам модели следует относить только те факторы, которые существенно влияют на изучаемые характеристики объекта. Существенность влияния факторов, в зависимости от конкретных особенностей исследуемых объектов, проверяется разными методами /качественный анализ, дисперсионный анализ, корреляционный анализ, графический анализ и др./.

Выбор параметров - дело очень ответственное. Малопараметрические модели не могут с достаточной точностью отражать особенности изучаемого объекта-оригинала. С другой стороны, чрезмерное увеличение числа параметров также не оправдывается. Это вызывает сильное увеличение трудоемкости как по разработке самой модели, так и по практическому применению ее. Как справедливо отмечает Н.Д.Нюберг /1966/, отсутствие в модели параметров несущественных не менее важно, чем присутствие всех существенных. В зависимости от цели исследования один и тот же параметр того же объекта может быть существенным и несущественным.

Следующий этап - это составление формализованного описания. На математическом языке формулируются задачи и цели исследования, а также в общем виде соотношение между параметрами и характеристиками модели. С это-

го этапа уже необходим "симбиоз" между биологом и математиком.

Пятый этап - это преобразование первоначальной модели, так как описание соотношения между параметрами и характеристиками модели в общем виде еще не допускает ни аналитического, ни численного изучения модели. Поэтому взаимосвязи между параметрами и характеристиками модели необходимо описать в виде конкретных формул. На этом этапе используются разные математические дисциплины. В биологических исследованиях в настоящее время больше всего применяется вариационная статистика, так как многие связи в биологических системах имеют стохастический характер. Конечно, применимы и другие разделы математики, как классические, так и новые /Мальцев, 1965/.

Следующий этап - проверка адекватности модели. Необходимо подчеркнуть, что речь идет не о выявлении тождественности ее моделируемому объекту-оригиналу. Это проверка лишь наличия однозначных соответствий по изучаемым признакам. На конкретном биологическом материале с необходимым числом повторностей проверяется, с какой степенью точности модель отражает изучаемые признаки объекта-оригинала. Если при многократном повторении, пишет Н.Д.Нюберг /1968/, исход воспроизводится в пределах оговоренной точности, то описание эксперимента считается достаточно полным, включающим необходимые параметры, существенные для поставленной цели, а высказывание - истин-

ным. В случае недостаточной точности следует усовершенствование модели.

И, наконец, последний этап - изучение модели. Математическая модель может дать не только представление о количественной стороне изучаемых связей биологической системы. Она может служить и средством выявления тех связей и закономерностей исследуемой системы, которые недоступны для других методов, а также как способ синтеза самой обширной информации об исследуемом объекте /Акчурин, Ведынов, Сачков, 1968/.

Несмотря на значительные трудности, стоящие на пути математического моделирования, этот метод применен в биоценологии /Александрова, 1961, 1963, 1969; Эман, 1966; Полетаев, 1968/ и таксономии /Jardine a. Sibson, 1968/, для изучения эволюции и генетики организмов /Шмальгаузен, 1958; Ляпунов, 1963, 1968; Кулагина, Ляпунов, 1966; Кэксер, 1963; Ратнер, 1966, 1968/, в нейрофизиологии /Вернштейн, 1962, 1968; Амосов, 1965; Гельфанд, Цетлин, 1966; Коган, 1968/ и других областях биологии /Зубенко, Кардашева, 1966/.

Особенный интерес представляет метод математического моделирования для научного прогнозирования - достаточно надежного предсказания поведения интересующей нас биологической системы в будущем.

Математическое моделирование биологических объектов - это одна из наиболее результативных форм взаимодействия биологии и математики. На стыке этих ком-

лексов наук возникают новые подходы и направления, дающие возможность более углубленного и точного познания биологических явлений.

Литература

1. Александрова В.Д. Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики. Бюлл.МОИП. Отд.биологии, т.66, 1961.
2. Александрова В.Д. Опыт анализа явлений саморегуляции в фитоценозе с точки зрения некоторых идей кибернетики. В сб. "Применение математических методов в биологии", II. Л., 1963.
3. Александрова В.Д. О методе моделирования в фитоценологии. В сб. "Количественные методы анализа растительности". Тарту, 1969.
4. Амосов Н.М. Моделирование мышления и психики. Киев, 1965.
5. Акчурин И.А., Веденов М.Ф., Сачков Ю.В. О методологических проблемах математического моделирования в биологии. В сб. "Математическое моделирование жизненных процессов". М., 1968.
6. Бернштейн Н.А. Новые линии развития в физиологии и их соотношение с кибернетикой. - Вопросы философии, 1962, № 8.
7. Бернштейн Н.А. Проблемы моделирования в биологии

- активности. В сб. "Математическое моделирование жизненных процессов". М., 1963.
8. Веденов М.Ф., Кремьянский В.И. О специфике биологических систем. - Вопросы философии, 1965, № 1.
 9. Веников В.А. Теория подобия и моделирование применительно к задачам электроэнергетики. М., 1966.
 10. Веников В.А. К вопросу о классификации моделей и методов моделирования. - Изв. высших учебных заведений. Энергетика. 1961, 10.
 11. Весткотт Дж. Оценка параметров модели. В сб. "Моделирование в биологии". М., 1963.
 12. Гельфанд И.М., Цетлин М.Л. О математическом моделировании механизмов центральной нервной системы. В сб. "Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем" М., 1966.
 13. Зубенко Г.Н., Кардашева А.С. Математическое моделирование в биологии. - Природа, 1966, № 7.
 14. Коган А.Б. О моделировании процессов нервной деятельности. В сб. "Математическое моделирование жизненных процессов". М., 1968.
 15. Кулагина О.С., Ляпунов А.А. К вопросу о моделировании эволюционного процесса. В сб. "Проблемы кибернетики", 16, М., 1966.
 16. Кэксер Г. Кинетические модели развития и наследственности. В сб. "Моделирование в биологии". М., 1963.
 17. Ляпунов А.А. Об управляющих системах живой природы

- и обшем понимании жизненных процессов. В сб. "Проблемы кибернетики". Ю.М., 1963.
18. Ляпунов А.А. О математическом подходе к изучению жизненных явлений. В сб. "Математическое моделирование жизненных процессов". М., 1968.
19. Мальцев А.И. Алгоритмы и рекурсивные функции. М., 1965.
20. Нюберг Н.Д. О познавательных возможностях моделирования. В сб. "Математическое моделирование жизненных процессов". М., 1968.
21. Полетаев И.А. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах. В сб. "Проблемы кибернетики", 16. М., 1966.
22. Полетаев И.А. Некоторые математические модели биогеоценозов и замечания о моделировании. В сб. "Математическое моделирование жизненных процессов". М., 1968.
23. Ратнер В.А. Генетические управляющие системы. Новосибирск, 1966.
24. Ратнер В.А. Информационные модели молекулярно-генетических систем управления. В сб. "Математическое моделирование жизненных процессов". М., 1968.
25. Чавчандзе В.В., Гельман О.Я. Моделирование в науке и технике. Кибернетические аспекты моделирования. М., 1966.
26. Шмальгаузен И.И. Контроль и регуляция в эволюции. - Бюлл. МОИП. Отд. биологии, т. 63, вып. 5, 1958.
27. Штоф В.А. Моделирование и философия. М.-Л., 1966.

28. Эдвардс А. Модели в генетике. В сб. "Моделирование в биологии". М., 1963.
29. Jardine N. and Sibson R. A Model for Taxonomy.- Mathematical Biosciences, 2, 1968.

И. Лиєпа, О. Баранов

ПРОГРАММА СОСТАВЛЕНИЯ ЛИНЕЙНЫХ РЕГРЕССИОННЫХ
МОДЕЛЕЙ

Изучение взаимосвязей двух статистических признаков при помощи линейной корреляции и регрессии является действительным средством статистического анализа. Однако в биологических исследованиях часто необходимо проанализировать взаимосвязи не двух, а трех и более взаимосвязанных признаков. Изучение взаимосвязи всех признаков попарно с применением метода линейной регрессии в этом случае может оказаться недостаточным. При исследовании взаимосвязи между одним факториальным и одним результативным признаком, например, между текущим приростом по объему древостоя и возрастом древостоя, взаимосвязь не выявляется в чистом виде, а отражает одновременно также влияние всех тех факторов, которые имеют положительную или отрицательную корреляционную взаимосвязь с исследуемым результативным фактором. В нашем примере такими факторами являются сумма площадей сечений, средний диаметр, средняя высота, текущий прирост по диаметру и высоте насаждения, климатические и эдафические условия. Ввиду этого попарные взаимосвязи, если их толковать только как чистые, т.е. как не зависящие от других факторов, всегда окажутся сильно искаженными.

Чтобы устранить вышеуказанный весьма существен-

ный недостаток парной регрессии, при организации эксперимента или отбора единиц наблюдений в натуре исследователи руководствуются принципом комбинированной группировки.

По этому принципу вначале все единицы наблюдения распределяются по одному признаку и после этого в пределах уже выделенных групп производится группировка по другому признаку, потом в пределах групп второго признака единицы наблюдения группируются по третьему признаку и т.д.

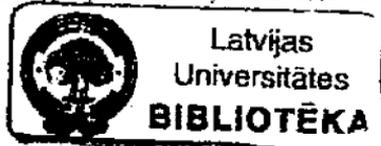
Пример. Было исследовано влияние температуры воздуха и продолжительность освещения на фотосинтез трех видов растений. Сначала все растения /единицы наблюдения/ были распределены на 5 групп в зависимости от температуры. В пределах каждой из этих групп растения в зависимости от продолжительности освещения были разбиты на 4 группы, а каждая из этих групп еще на 3 группы, так как исследовалось влияние указанных двух факторов на 3 вида растений. В результате такой группировки получилось всего $5 \cdot 4 \cdot 3 = 60$ элементарных групп. В составе каждой элементарной группы наблюдались по 10 растений. Общее число исследуемых растений 600.

Комбинированная группировка единиц наблюдения имеет ряд существенных недостатков:

I/ практически очень трудно, а в полевых условиях невозможно, эксперимент провести так, чтобы в течение всего эксперимента все элементарные группы имели только такие числовые характеристики исследуемых

факторов, какие предусмотрены экспериментатором;
2/ приходится обследовать огромное число единиц наблюдения. В данном примере получилось 600 таких единиц. Но сколько же их получится в случае комбинированной группировки по четырем, пяти или даже пятнадцати, двадцати взаимосвязанным признакам! Такой объем работы по силам только большому коллективу исследователей. Информация, полученная в результате эксперимента, оказывается слишком громоздкой, сложной и плохо обозримой, в ней трудно или невозможно увидеть каких-либо закономерностей. Это осложняет ориентацию и координацию исследовательских работ в пределах всей проблемы, в результате чего получается необоснованный параллелизм и малоэффективное использование времени и средств.

Вышеуказанные недостатки устраняются при изучении взаимосвязей между признаками с помощью метода множественной регрессии. Здесь учитывается комплексное влияние на результативный признак всех факториальных признаков, а в случае необходимости также неискаженное влияние отдельных факториальных признаков /частная регрессия/. Отсутствует требование группировать единицы наблюдения и удерживать факториальные признаки /кроме исследуемого/ на ранее предусмотренном /заданном/ уровне. Наоборот, чем более разнообразными и соответствующими природным условиям являются комбинации числовых значений факториальных и результативных признаков, тем адекватнее



регрессионная модель описывает /отражает/ особенности изучаемого объекта-оригинала.

В зависимости от характера взаимосвязи между результативным и факториальными признаками эта зависимость выражается при помощи уравнения регрессии линейного или нелинейного типа. Уравнение множественной регрессии отличается от уравнения простой регрессии дополнительными коэффициентами регрессии. В случае линейной множественной регрессии число этих коэффициентов определяется числом факториальных переменных. Для k факториальных признаков /результативный признак считаем нулевым переменным/ имеем уравнение

$$x_0 = a + b_1 x_1 + b_2 x_2 + \dots + b_{k-1} x_{k-1} + b_k x_k$$

В биологических исследованиях подобное уравнение множественной регрессии достаточно точно отражает лишь определенное число интересующих нас закономерностей. При изучении ряда других явлений потребуются уравнения более сложного типа. Как и при регрессии между двумя признаками, характер взаимосвязи и выбор типа уравнения следует обосновать до начала расчетов коэффициентов регрессии. В дальнейшем мы будем говорить только о линейной множественной регрессии. Определение коэффициентов даже линейной множественной регрессии представляет собой огромное количество операций вычисления, объем которого резко возрастает с увеличением числа факториальных признаков. Практически эту задачу можно решить только с по-

мощью быстродействующих электронно-вычислительных машин. Нами составлена программа для БЭСМ-4. По этой программе определяются не только коэффициенты регрессии, но и вычисляются характеристики регрессионного уравнения, в частности, стандартное отклонение и ошибка репрезентативности уравнения регрессии, а также коэффициент множественной корреляции.

Подобно уравнению простой регрессии, уравнение множественной регрессии не выражает функциональной зависимости, при которой для каждой комбинации факториальных признаков соответствовала бы строго определенная величина результативного признака. Значение результативного признака, определенное по уравнению множественной регрессии, при любой комбинации факториальных признаков является лишь лучшей оценкой, наиболее вероятной величиной ожидаемого результата. Фактически наблюдаемые величины всегда в известной степени отклоняются от вычисленных. Мерой оценки величины этих отклонений и является стандартное отклонение уравнения регрессии. Ошибка репрезентативности позволяет судить о том, в какой мере регрессионное уравнение, составленное на основе данных конкретной выборки, отражает изучаемое явление всей генеральной совокупности, а коэффициент множественной корреляции указывает на степень тесноты комплексной взаимосвязи между результативным и факториальными признаками.

Исходные данные для определения коэффициентов

регрессии и характеристик уравнения Вычислительному центру задаются в виде таблицы чисел размерности $n \times (k + 1)$.
/таблица I/.

Таблица I.

Таблица исходных данных

x_0	x_1	x_2	...	x_k
1				
2				
3				
.				
.				
n				

k - число факториальных признаков,

n - число наблюдений каждого признака.

Наша программа имеет следующие ограничения: $n \leq 100$,
 $k \leq 23$ и порядок исходных данных p - должен удовлетворять неравенство $-9 \leq p \leq 7$. Числа таблицы I вводятся в машину по столбцам.

Наличие такой программы значительно облегчает работу биолога, поскольку для получения линейного уравнения множественной регрессии и характеристик уравнения следует лишь заполнить таблицу I результатами наблюдений и отправить ее в вычислительный центр. Если при этом информация передается с помощью телетайпа, то получение результатов возможно через несколько минут.

А. Маурян, И. Лица, А. Дриже

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ДЛЯ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ
СЕМЕНОШЕНИЯ ТСУГИ КАНАДСКОЙ И ЕЛИ СЕРБСКОЙ

Целью данной работы является построение математической модели прогноза, отражающей взаимосвязь между наиболее существенными климатическими факторами и биологическими показателями семян маточников - с одной стороны - и количеством, и качеством урожая шишек и семян хвойных интродуцентов - с другой стороны. Интродуцированные виды являются хорошими модельными объектами для изучения биологических закономерностей семеношения. Они обычно более чувствительны к воздействию метеорологических факторов, оказывающих существенное влияние на количество и качество урожая семян. В качестве модельных объектов нами использованы представители двух видов - тсуга канадская / *Tsuga canadensis* Carr. /, произрастающая группой в дендрарии "Тимуки" и группа деревьев ели сербской / *Picea omorika* Rydb. /, произрастающая в саду хутора "Граши" /Баусский район/. Оба модельных вида принадлежат к группе хвойных, цветение и последующее за ним семеношение у которых проходят в один вегетационный период. У другой же группы хвойных /например, у видов сосны/ созревание шишек происходит на следующий год после цветения.

Анализ результатов наших /Мауринь, 1967/ 17-летних исследований и литературных данных /Гиргидов, 1961; Holmgaard, Olsen, 1960/ показал, что судьба будущего урожая семян и плодов многолетних древесных растений в значительной степени определяется метеорологическими факторами и физиологическим состоянием маточника уже почти за год до цветения, на основе чего возможно строить прогнозирование. Прогнозируемыми показателями мы выбрали количество урожая шишек в баллах /0-5/ по шкале В.Г. Каппера /1930/ - y_1 , увязывая баллы с числом шишек на I пог. м и качество семян прогнозируемого урожая, характеризуемое их полнозернистостью - y_2 . Для обоих видов взаимосвязь прогнозируемых и факториальных показателей выражается в следующей общей форме:

$$y_i = f(x_1, x_2, \dots, x_k); \quad i = 1, 2$$

x_1 - индекс характеристик модели,
 x_k - число параметров модели.

Руководствуясь литературными данными /Тольский, 1950; Нестерович, 1955; Корчагин, 1960; Гиргидов, 1961; Matthews, 1963; Мауринь, 1967/, в начальном этапе разработки математической модели мы выбрали в качестве параметров следующие факториальные показатели, якобы существенно влияющие на количество и качество будущего урожая:

- x_1 - показатель обеспеченности физиологически активной температурой /в 1000 градус-часах/;
 x_2 - число переходов температуры в зимний и ран-

невесенний период через 0° /оттепели/;

x_3 - показатель морозоопасности /в 1000 градус-часах/

x_4 - критерий угрозы весенних заморозков /в градус-сах/;

x_5 - средний дефицит влажности воздуха /в миллибарах/;

x_6 - нагрузка маточника урожаем текущего года.

Предложенный нами показатель обеспеченности физиологически активной температурой / x_1 / выражается площадью, ограниченной уровнем "физиологического нуля" / 10°C / и кривой хода температуры выше этого уровня. Мы этот показатель определяли по формуле:

$$x_{ij} = 0,001 \int_{t_1}^{t_2} f(t) dt - 0,24m \approx 0,006 \left(\frac{\sum t_1 + \sum t_2}{2} + \sum t_3 + \sum t_4 \right) - 0,24m$$

где m - число суток в декаде /10 или 11/,

t_1, t_5 - температура воздуха в 01^{00} /начало и конец ежесуточного периода/,

t_2 - температура воздуха в 07^{00} ,

t_3 - температура воздуха в 13^{00} ,

t_4 - температура воздуха в 19^{00} ,

j - индекс декады / $j = 1, 2, \dots, 18$ / - с последней декады апреля до последней декады октября

Конечно, в данном случае "физиологический ноль" принят за 10°C условно. Истинный "физиологический ноль", необходимый для определения показателя обеспеченности физиологически активной температурой, очевидно, у разных видов будет различным. Для упрощения алгоритма вычисления этого показателя / x_1 / в случаях замеров температуры

ниже "физиологического ноля" добавлялась соответствующая разница /доводя результат каждого такого измерения до 10°C/.

Предложенный нами показатель морозоопасности $/x_3 /$ определялся по методике, аналогичной выше описанной, только вместо уровня "физиологического ноля" взят уровень морозоопасности, принятый нами за -25°C . Показатель морозоопасности выражается площадью, ограниченной уровнем морозоопасности и кривой хода температуры ниже этого уровня.

Физиологически активная температура как фактор оказывает воздействие в течение всего вегетационного периода /в условиях Латвийской ССР -около 18 декад/. Поскольку почки деревьев на протяжении вегетационного периода проходят разные этапы развития, то естественно предположить, что в отдельные этапы органогенеза внешние факторы воздействуют с различной интенсивностью. Если это так, то для математической модели прогноза семеношения в качестве параметра x_1 следует брать сумму градус-часов лишь за период, в течение которого влияние этого метеорологического фактора проявляется наиболее существенно. Это не только значительно снизит трудоемкость по сбору необходимой исходной информации и ее обработке, но и повысит адекватность модели.

В первой строке таблицы I представлены коэф-

коэффициенты парной корреляции между результативным показателем / y_1 - ожидаемым количеством урожая пшеницы в баллах / и факториальным показателем / x_1 / по отдельным декадам. Во второй строке - коэффициенты парной корреляции между y_1 и x_1 по двум смежным декадам, в третьей строке - по трем смежным декадам и т.д. В последней /восемнадцатой/ строке приводится коэффициент парной корреляции между y_1 и x_1 за весь вегетационный период. Как видно из рассматриваемой таблицы, этот коэффициент парной корреляции для тсу-ги канадской за весь вегетационный период / $r = 0,32$ / значительно ниже, чем за ряд отдельных промежутков времени. Период наиболее существенного влияния показателя обеспеченности физиологически активной температурой / x_1 / для тсу-ги канадской длится с третьей декады июля по вторую декаду августа / $r = 0,57$ /, а для ели сербской - с третьей декады июля по вторую декаду августа / $r = 0,66$ /, что также значительно выше коэффициента корреляции за весь вегетационный период / $r = 0,30$ /. Линейность взаимосвязи между рассматриваемыми показателями была предварительно проверена графическим и аналитическим методами.

Критерий угрозы весенних заморозков определялся по предложенной нами формуле:

$$x_4 = \frac{\sum_{i=1}^m t_i \cdot r}{\sum_{i=1}^m r} \cdot t_r < 0$$

где r - ранг /порядковый номер/ суток /даты/ с начала вегетационного периода,

Матрица коэффициентов корреляции между

Дек.	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
I	0,52	0,29	0,49	-0,08	-0,04	0,12	0,27	0,3
2	0,58	0,51	0,18	-0,07	0,04	0,22	0,38	0,5
3	0,49	0,52	0,08	-0,06	0,06	0,25	0,40	0,5
4	0,43	0,52	0,03	-0,06	0,08	0,26	0,40	0,4
5	0,40	0,52	0,01	-0,06	0,08	0,26	0,40	0,4
6	0,39	0,51	-0,01	-0,05	0,09	0,26	0,40	0,4
7	0,36	0,51	-0,02	-0,05	0,09	0,27	0,40	0,4
8	0,36	0,51	-0,03	-0,05	0,09	0,27	0,40	0,4
9	0,35	0,51	-0,03	-0,05	0,10	0,27	0,39	0,4
10	0,34	0,51	-0,03	-0,05	0,10	0,27	0,39	0,4
11	0,34	0,51	-0,04	-0,05	0,10	0,27	0,39	0,4
12	0,34	0,50	-0,04	-0,05	0,10	0,27	0,39	
13	0,33	0,50	-0,05	-0,04	0,10	0,27		
14	0,33	0,50	-0,05	-0,04	0,10			
15	0,33	0,50	-0,05	-0,04				
16	0,32	0,50	-0,05					
17	0,32	0,50						
18	0,32							

t_r - отрицательная температура в соответствующие сутки,

m - ранг /порядковый номер/ последней даты заморозка.

Наша формула может представить определенный интерес и для плодоводства, поскольку она включает три важнейших показателей - число заморозков и интенсивность каждого заморозка, а также физиологическую эффективность заморозка в зависимости от его даты.

Для разработки математической модели необходимо в качестве параметров лишь существенно влияющие показатели. Для отбора таких показателей мы применили корреляционный анализ. В результате этого были оставлены в числе параметров только следующие показатели, коэффициенты парной корреляции которых с характеристиками модели оказались существенными: x_1 /показатель обеспеченности физиологически активной температурой/, x_5 /средний дефицит влажности воздуха/ и x_6 /нагрузка маточника урожаем текущего года/. Влияние дефицита влажности воздуха на количество урожая будущего года также наиболее существенно проявляется лишь в течении определенного периода /табл.2/.

Таблица 2 построена по такому же принципу, как и предыдущая таблица. В последней /восемнадцатой/ строке приводится коэффициент парной корреляции между u_1 и x_5 за весь вегетационный период. Из таблицы видно.

что этот коэффициент парной корреляции для тсуги канадской за весь вегетационный период / $r = 0,42$ / значительно ниже, чем за период со второй декады июля по первую декаду августа / $r = 0,80$ /, который и следует считать критическим по влиянию этого фактора. Для ели сербской этот "критический период" длится с третьей декады июля по вторую декаду августа / $r = 0,76$ /, а за весь вегетационный период $r = 0,26$.

Понятие о "критическом периоде" по отношению к определенному фактору в развитие растений было выдвинуто П.И.Броуновым /1912/. Отыскание этого периода - периода наиболее существенного влияния изучаемого фактора представляет немалый теоретический интерес для биологии развития /Новиков, 1955; Маурина, 1956, 1965/. Определение "критического периода" чисто биологическими методами требует постановки специальных довольно трудоемких исследований. Математические методы значительно облегчают эту работу.

В общей форме уравнение множественной линейной регрессии для прогноза количества урожая шишек и семян будущего года / y_1 / принимает следующий вид:

$$y_1 = a + b_1x_1 + b_5x_5 + b_6x_6$$

Значение коэффициентов регрессии представлены в таблице 3.

Матрица коэффициентов корреляции между

Дек.	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
1	0,29	0,43	-0,02	-0,12	0,45	0,46	0,55	0,54
2	0,42	0,25	-0,09	0,15	0,58	0,51	0,63	0,77
3	0,44	0,16	-0,11	0,28	0,58	0,56	0,62	0,80
4	0,45	0,10	-0,11	0,35	0,56	0,57	0,60	0,82
5	0,45	0,07	-0,12	0,37	0,56	0,57	0,58	0,80
6	0,45	0,05	-0,12	0,37	0,56	0,55	0,58	0,82
7	0,44	0,03	-0,13	0,39	0,55	0,55	0,56	0,82
8	0,44	0,02	-0,13	0,40	0,51	0,55	0,57	0,82
9	0,44	0,02	-0,13	0,41	0,51	0,55	0,56	0,82
10	0,44	0,01	-0,13	0,42	0,50	0,55	0,56	0,82
11	0,43	0,01	-0,13	0,42	0,50	0,55	0,56	0,82
12	0,43	0,00	-0,12	0,43	0,49	0,54	0,56	
13	0,43	0,00	-0,12	0,44	0,50	0,55		
14	0,44	-0,002	-0,12	0,44	0,50			
15	0,44	-0,001	-0,12	0,44				
16	0,43	-0,003	-0,12					
17	0,42	-0,004						
18	0,42							

Таблица 3.

Значения коэффициентов регрессии

Наименование вида	Коэффициенты регрессии			
	a	b ₁	b ₅	b ₆
Ель сербская	-2,85	0,55	0,37	-0,22
Тсуга канадская	-2,60	0,11	0,45	-0,12

Числовые значения коэффициентов регрессии /табл.3/ показывают, что одни и те же параметры по-разному влияют на количество ожидаемого урожая исследованных видов. Однако в их действии проявляются и общие тенденции. Так, например, с повышением показателя обеспеченности физиологически активной температурой в "критический период" на I единицу /1000 градус-часов/ количество урожая у тсуги канадской повышается на 0,11 баллов, а у ели сербской - на 0,55 баллов.

Взаимосвязь между характеристиками и всеми параметрами модели является существенной, так как коэффициент множественной корреляции для тсуги канадской 0,68, для ели сербской 0,69. Существенность коэффициентов множественной корреляции проверена с помощью критерия Стьюдента, используя показатель Фишера z /Weber, 1967/.

В общей форме уравнение регрессии для прогноза качества урожая семян /%полнозерности/ будущего года / y₂/ выражается в следующем виде:

$$y_2 = b_1 y_1 + b_2 y_1^2$$

Значения коэффициентов регрессии представлены в таблице 4.

Таблица 4.

Наименование вида	Значения коэффициентов регрессии	
	Коэффициенты регрессии	
	b_1	b_5
Тсуга канадская	3,5	2,5
Ель сербская	2,5	2,5

Средние календарные сроки продолжительности "критического периода", когда условия формирования почек наиболее существенно влияют на количество и качество урожая шишек и семян будущего года, несколько различаются не только у обеих исследованных видов, но и по влиянию различных факторов на маточники одного и того же вида. Так, например, у тсуги канадской "критический период" по влиянию обеспеченности физиологически активной температурой / x_1 / на судьбу урожая будущего года в Латвии продолжается в среднем с третьей декады июля по вторую декаду августа, а по влиянию дефицита влажности воздуха - со второй декады июля по первую декаду августа. Объединяя общую продолжительность "критических периодов" для каждого вида получаем средние календарные сроки периода детерминации генеративных почек, который у ели сербской продолжается в среднем с третьей декады июля по вторую декаду августа, а у тсуги канадской - со второй декады июля по вторую декаду августа. Конец периода.

детерминации совпадает с началом заложения зачатков будущих соцветий /стробил/, а в начале этого периода обнаруживаются некоторые физиолого-биохимические изменения состояния протоплазмы клеток в конусе нарастания почки /Мауринь, 1967/. Таким образом, данные о календарных сроках периода детерминации, определенные с помощью корреляционного анализа, вполне адекватны результатам чисто биологических исследований.

Как показывает стандартное отклонение уравнения регрессии для прогноза количества будущего урожая /для тсуги канадской 1,4 балла и ели сербской 1,3 балла/ и коэффициент множественной корреляции /соответственно 0,68 и 0,69/, на судьбу ожидаемого урожая оказывают существенное влияние также и другие показатели, не включенные нами в число параметров модели. Основными из них, по нашему мнению, являются условия цветения, оплодотворения и формирования семян. Однако включение этих показателей в число параметров математической модели долгосрочного прогноза невозможно, так как они проявляются в год семеношения, когда уже теряется смысл долгосрочного прогнозирования. Несмотря на это, разработанная нами математическая модель позволяет установить практически достаточно точный прогноз, необходимый для своевременного планирования мероприятий по сбору, обработке и использованию ожидаемого урожая семян.

Тсуга канадская и ель сербская в наших исследова-

ниях использованы как модельные объекты. Возможно, что для прогноза семеношения других видов окажутся существенными еще некоторые показатели, которых надо будет включить в качестве параметров математической модели. Особый интерес в этом отношении представляют виды, семена которых созревают на следующий год после цветения /виды сосны, кипарисовых нутканский, дуб красный и др./. Однако осуществленный нами методический подход, по-видимому, будет плодотворным и в прогнозе семеношения других древесных видов.

Литература

1. Броунов П.И. Полевые культуры и погода. СПб, 1912.
2. Гиргидов Д.Я. Метеорологический метод прогноза урожая семян сосны. В сб. "Тр. Ин-та лесохоз. проблем и химии древесины АН Латв.ССР", 22. Рига, 1961.
3. Каппер В.Г. Об организации ежегодных систематических наблюдений над плодоношением древесных пород. Л., 1930.
4. Корчагин А.А. Методы учета семеношения древесных пород и лесных сообществ. В кн. "Полевая геоботаника", т.2. М.-Л., 1960.
5. Мауринь А.М. Семеношение древесных экзотов в Латвийской ССР. Рига, 1967.
6. Мауриня Х.А. О развитии озимой ржи после световой

- стадии. В сб. "Записки Ленинград. с.-х. ин-та", II. Л., 1956.
7. Мауриня Х.А. Физиологические особенности роста, развития и органогенеза кукурузы в условиях Латвийской ССР. Автореферат докторской диссертации. Рига, 1965.
8. Нестерович Н.Д. Плодоношение интродуцированных древесных растений и перспективы разведения их в Белорусской ССР. Минск, 1955 .
9. Новиков В.А. Повышение устойчивости растений к снижению интенсивности света в критический период. В сб. "Записки Ленингр. с.-х. ин-та", 9. Л., 1955.
10. Тольский А.П. Лесное семеноводство. М.-Л., 1950.
11. Holmsgaard E., Olsen H.C. Vejrets indflydelse paa bogens frugtsaetning.- Fortl. forsogsvaesen Danm., 26, 1960, Nr. 3.
12. Matthews J.D. Factors Affecting the Production of Seed by Forest Trees.- Forestry Abstracts, 24, 1963, Nr. I.
13. Weber E. Grundriss der biologischen Statistik. Jena, 1967.

М.Авена, Г.Поспелова

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ КОЭФФИЦИЕНТА ДИВЕРГЕНЦИИ

Для определения степени различия внутри комплекса таксонов мы пользовались техникой коэффициента дивергенции, разработанной и впервые примененной П.Кларком /Clark, 1952/, а позднее Дж.Андресеном /Andresen, 1966/:

$$с.д._{AB} = \frac{\sqrt{\left(\frac{A_1 - B_1}{A_1 + B_1}\right)^2 + \left(\frac{A_2 - B_2}{A_2 + B_2}\right)^2 + \dots + \left(\frac{A_n - B_n}{A_n + B_n}\right)^2}}{n}$$

где A_1, A_2, \dots, A_n - средние арифметические значения n признаков первого /а/ вида,

B_1, B_2, \dots, B_n - средние арифметические значения n признаков второго /в/ вида,

n - количество признаков.

Пределы с.д. : $0 < с.д. < 1$

Для вычисления коэффициента дивергенции старшим инженером Вычислительного центра Латвийского государственного университета им. П.Стучки У.Борманьсом была составлена соответствующая программа. Вычисления проводились на БЭСМ-2М. Для проверки правильности результатов использовался дублированный ввод и двойной пересчет. При отсутствии признака у одного или обоих видов число признаков / n / автоматически уменьшалось на единицу и признак не учитывался. Количество вычисленных коэффициентов дивер-

генции / n / для исследованных 26 таксонов жимолости

равно

$$N_1 = \frac{26 \cdot / 26 - I /}{2} = 325 ,$$

а для исследованных II таксонов клена

$$N_2 = \frac{II \cdot / II - I /}{2} = 55 .$$

Все результаты округлены до третьего знака после запятой. Для просчета 325 коэффициентов дивергенции у жимолости было затрачено 6 минут машинного времени. Для сравнения укажем, что вычисления лишь одного коэффициента дивергенции по 17 признакам с помощью таблиц или логарифмической линейки требует около часа времени.

Коэффициенты дивергенции вычислены по количественным морфологическим признакам, обладающим наибольшей диагностической ценностью /перечень признаков и их обозначения приведены в таблице 1, а обозначения таксонов - в таблице 2/. Были использованы заранее вычисленные средние арифметические значения этих признаков /таблица 3/.

Вычисленные коэффициенты дивергенции представлены в виде матрицы /таблица 4/. Отмечены только первые три цифры после запятой, опуская ноль и запятую. Так как матрица симметрична, в одну таблицу помещены как коэффициенты дивергенции, определенные по всем отобранным количественным морфологическим признакам, так и коэффициенты, определенные только по признакам генеративных органов

Таблица I

Признаки для вычисления коэффициентов дивергенции

№	П р и з н а к
	Ц в е т о к :
I	длина венчика
2	диаметр венчика
3	длина цветоножки
	Л и с т :
4	длина пластинки
5	ширина пластинки на самом широком месте
6	ширина пластинки в I см от вершины
7	число жилок на правой стороне пластинки
8	число жилок на левой стороне пластинки
9	длина черешка
	З и м н ы е п о ч к и :
10	длина конечной почки
11	длина боковой почки
	П л о д :
12	длина плодоножки
13	длина плода
14	ширина плода
15	количество семян в плоде
	С е м я :
16	длина
17	ширина

Таблица 2

Обозначения таксонов жимолости в матрицах коэффициентов
дивергенции

ТАКСОНЫ	Обозначения
<i>L. syringantha</i> Maxim.	A
<i>L. albertii</i> Rehd.	B
<i>L. kamschatica</i> (Sevast.) Pojark.	C
<i>L. pallasii</i> Ldb.	D
<i>L. baltica</i> Pojark.	E
<i>L. edulis</i> Turcz.	F
<i>L. turczaninowii</i> Pojark.	G
<i>L. altaica</i> Pall.	H
<i>L. stenantha</i> Pojark.	I
<i>L. buschiorum</i> Pojark.	J
<i>L. coerulea</i> L.	K
<i>L. iliensis</i> Pojark.	L
<i>L. iberica</i> M.B.	M
<i>L. involucrata</i> Banks.	N
<i>L. ledebourii</i> Eschsch.	O
<i>L. alpigena</i> L.	P
<i>L. maximowiczii</i> Rgl.	Q
<i>L. sachalinensis</i> Nakai	R
<i>L. chamissoi</i> Bge.	S
<i>L. caucasica</i> Pall.	T
<i>L. tatarica</i> L.	U
<i>L. xylosteum</i> L.	V
<i>L. ruprechtiana</i> Rgl.	W
<i>L. morrowii</i> Gray	X
<i>L. demissa</i> Rehd.	Y
<i>L. maackii</i> (Rupr.) Maxim.	Z

Средние арифметические значения морфологических признаков таксонов рода жимолость

Признаки	Таксоны							
	A	B	C	D	E	F	G	H
1	0,25	0,91	6,98	6,64	5,92	6,89	5,64	7,75
2	0,20	1,12	3,63	3,04	2,82	5,65	3,48	3,78
3	2,52	1,22	2,87	4,31	4,74	4,24	3,56	4,58
4	18,32	24,54	40,94	46,06	43,30	43,44	39,64	49,23
5	9,00	3,10	17,98	22,45	22,23	16,86	13,88	22,06
6	8,56	3,00	14,43	17,11	16,50	13,15	14,40	16,27
7	5,20	7,21	6,30	6,20	4,84	6,35	5,60	6,64
9	2,42	6,04	3,83	3,20	4,27	3,66	4,46	4,08
10	12,06	14,56	11,92	12,22	13,36	11,04	11,52	10,55
11	6,84	8,92	8,08	6,65	8,37	7,01	7,29	6,67
12	2,70	5,60	5,41	4,95	4,99	5,95	4,01	5,76
13	6,98	9,23	10,07	10,08	8,67	12,36	10,46	11,51
14	5,75	9,61	7,24	7,67	6,55	7,25	7,97	8,25
15	1,64	2,56	10,70	9,12	8,60	11,85	8,21	8,84
16	3,83	2,52	2,10	2,36	2,33	2,00	2,23	2,33
17	2,77	1,69	1,47	1,57	1,56	1,40	1,45	1,48

Примечания: 1/ "-" -признак не измерялся

2/признаки, обозначенные под номерами 1 -6, 9-14, 16 и 17 измерялись в миллиметрах остальные - подсчитывались.

Таблица 3
/ продолжение/

	I	J	K	L	M	N	O	P
I	5,72	5,77	7,91	4,24	0	1,14	1,51	6,78
2	3,01	2,93	4,20	2,05	2,89	1,40	1,42	0
3	3,51	3,12	3,80	2,80	2,72	7,36	3,84	8,28
4	30,87	39,94	39,38	32,09	18,88	79,84	83,76	72,68
5	14,86	21,98	24,81	11,50	14,90	30,96	33,88	43,16
6	12,16	16,68	21,44	8,81	14,70	9,78	8,80	25,24
7	7,10	6,68	6,12	6,92	4,12	8,04	7,91	7,16
9	4,31	4,44	4,53	6,20	-	20,32	29,68	28,70
10	12,89	12,71	12,19	12,64	16,72	11,56	16,36	10,40
11	7,29	7,36	7,90	7,18	9,42	5,38	9,56	8,28
12	4,12	5,10	4,46	4,76	-	27,74	26,45	36,83
13	9,90	8,84	9,81	7,44	7,78	9,16	9,07	9,48
14	8,83	7,52	8,35	6,50	9,13	9,00	8,19	9,06
15	5,00	5,12	4,92	4,11	1,72	2,88	3,20	3,88
16	2,09	2,31	2,67	2,32	3,26	2,55	3,13	6,72
17	1,42	1,44	1,90	1,40	2,66	1,63	2,22	4,64

Таблица 3
/ продолжение/

	Q	R	S	T	U	V	W	X
I	5,37	3,77	2,98	6,28	1,83	5,66	1,45	2,08
2	3,43	2,24	1,56	4,46	1,24	2,58	1,22	1,26
3	4,56	5,44	1,81	4,44	3,68	6,82	4,88	5,56
4	77,04	46,88	30,68	52,16	32,74	55,08	45,28	35,38
5	33,44	22,70	19,56	20,96	18,52	34,62	24,10	18,12
6	5,68	12,70	16,18	10,72	12,12	21,84	11,92	14,04
7	8,24	7,88	5,48	10,40	4,24	4,96	5,76	5,24
9	18,76	28,76	6,84	7,35	13,38	10,24	9,04	5,10
10	8,92	9,28	8,58	9,08	14,28	10,18	8,64	11,93
11	6,32	7,84	7,26	6,04	14,18	7,98	7,60	11,87
12	13,81	24,73	9,21	8,18	14,31	10,01	12,56	13,67
13	8,66	8,94	8,33	8,13	5,38	6,34	6,42	7,28
14	9,47	9,79	11,32	10,52	6,22	8,40	6,79	7,67
15	3,84	5,24	8,32	3,52	3,44	4,00	2,72	1,56
16	3,88	4,59	2,84	4,49	2,33	3,50	3,45	3,05
17	2,41	2,87	2,12	3,02	1,73	2,62	2,63	2,29

МАТРИЦА КОЭФФИЦИЕНТОВ

	ПО ПРИЗНАКАМ ГЕНЕРАТИВНЫХ										
	А	В	С	Д	Е	Р	Г	Н	І	Ј	К
А	-	455	535	559	552	541	533	570	569	541	572
В	354	-	538	569	565	551	540	588	504	538	593
С	428	396	-	101	129	077	063	107	099	074	115
Д	430	413	080	-	058	082	079	055	236	073	091
Е	428	404	096	067	-	104	085	099	146	100	124
Р	440	411	064	080	104	-	065	077	096	105	125
Г	418	388	070	075	076	088	-	101	090	066	118
Н	447	420	085	058	092	070	085	-	155	110	081
І	392	351	121	127	129	136	087	136	-	109	175
Ј	410	371	106	097	096	134	083	109	082	-	112
К	420	404	133	113	117	154	109	107	126	078	-
Л	371	294	186	202	184	204	163	213	114	141	202
М	501	525	495	497	491	507	488	504	473	477	477
Н	475	405	385	364	354	375	365	359	357	342	267
О	469	395	383	373	361	387	372	374	364	345	370
Р	561	571	466	446	442	465	457	436	466	441	422
Q	488	418	308	299	296	305	296	281	295	274	283
В	488	439	323	310	302	321	310	304	311	296	305
С	418	338	210	223	213	234	206	230	215	195	235
Т	436	403	236	227	232	238	223	206	211	199	189
U	411	340	318	323	286	331	306	330	291	277	314
В	468	430	261	231	208	264	242	224	254	210	199
W	386	341	323	309	287	326	304	311	294	273	299

ПО ПРИЗНАКАМ ВЕГЕТАТИВНЫХ И ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ

Ц И В Е Р Г Е Н Ц И И

о р г а н о в

Л	М	Н	О	Р	Q	R	S	Т	У	V	W	
475	52I	540	523	676	599	542	483	570	443	606	468	A
423	573	508	473	732	555	528	444	569	436	6I2	458	B
193	4I4	387	36I	472	257	198	240	152	306	234	334	C
23I	433	340	333	430	236	146	258	15I	295	144	30I	D
228	427	332	33I	435	250	144	248	185	268	129	283	E
199	426	360	353	457	232	166	275	120	304	208	320	F
185	412	358	340	462	245	160	229	153	273	200	30I	G
259	444	358	355	427	232	176	299	128	332	165	33I	H
127	406	369	35I	492	265	169	226	164	27I	256	308	I
194	419	352	327	454	250	154	206	164	276	192	297	J
282	494	3999	387	434	278	22I	29I	179	343	182	355	K
-	42I	355	323	537	292	202	194	244	23I	325	284	L
474	-	532	515	652	520	456	419	473	427	483	464	M
332	5I4	-	122	486	302	234	345	344	260	312	158	N
334	498	134	-	506	278	243	304	335	24I	332	163	O
475	580	37I	366	-	466	444	526	453	53I	394	592	P
285	5II	234	230	35I	-	215	365	178	369	266	340	Q
304	490	210	197	310	177	-	237	174	23I	18I	212	R
20I	488	32I	318	443	292	265	-	326	180	31I	244	S
228	49I	31I	320	38I	177	234	250	-	352	246	34I	T
239	473	243	224	429	293	253	233	308	-	320	119	U
26I	482	273	288	34I	203	21I	239	183	249	-	302	V
252	48I	200	218	399	253	234	226	248	157	21I	-	W

В матрице таксоны жимолости расположены в порядке, соответствующем их систематическому положению по сводке "Деревья и кустарники СССР" /Зайцев, 1962/ и по "Флоре СССР" /Пояркова, 1968/. Верхний треугольник матрицы образует коэффициенты дивергенции, вычисленные по признакам только генеративных органов, нижний треугольник - коэффициенты, вычисленные по признакам вегетативных и генеративных органов, вместе взятых.

В матрице коэффициентов дивергенции выделяются зоны, образованные таксонами подсекции *Coerculea* Rehd. / в матрице обозначены буквами с, d, e, f, g, h, i, j, k/. Зоны характеризуются сравнительно небольшими значениями коэффициентов. Это указывает на большое морфологическое сходство таксонов данной подсекции как по признакам генеративных, так и по признакам вегетативных органов. Следовательно, трудно согласиться с разделением подсекции *Coerculea* Rehd. на 10 самостоятельных видов. Чрезмерное дробление видов не облегчает труд систематика и явно противоречит обоснованным концепциям вида выдающихся ботаников В.Л. Комарова, Н.И. Вавилова и др. В пределах матрицы ясно выраженных закономерностей установить нам не удалось.

Необходимо отметить, что низкие значения коэффициента дивергенции могут быть и у таксонов одного рода, но систематически отдаленных, например, у пары видов

L. ledebourii Eschsch. /O/ и *L. ruprechtiana* /W/. Поэтому к применению коэффициента дивергенции следует подходить с большой осторожностью. Наиболее целесообразно его применение для выяснения близко родственных таксонов низкого ранга / виды одной подсекции, подвиды и популяции одного вида/.

Необходимо усовершенствование взвешивания, а также определение необходимого количества признаков, используемых для вычисления коэффициента дивергенции. Только при соблюдении этих условий применение коэффициента дивергенции оправдано.

Литература

1. Зайцев Г.Н. Род 8. Жимолость - *Lonicera* L.
В кн. "Деревья и кустарники СССР", 6, 211-299. М.-Л., 1962.
2. Пояркова А.И. Род 1401. Жимолость - *Lonicera* L.
В кн. "Флора СССР", 23, 467-573. М.-Л., 1958.
3. Andresen J.W. A multivariate analysis of the *Pinus chiapensis-monticola-strobus* phylad.
"Rhodora", 68, 1966, No 773.
4. Clark P.J. An extension of the coefficient of divergence for use with multiple characters.
"Sereia", 2, 1952.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ДИАГНОСТИЧЕСКОЙ ЦЕННОСТИ
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Вопрос о признаках привлекает особое внимание в исследованиях по морфологии. Под понятием "морфологический признак" мы подразумеваем частные морфологические особенности растений, служащие для их различения и способные варьировать в определенной для данного таксона амплитуде.

Много дискуссий уже вызывал и продолжает вызывать вопрос о значимости морфологических признаков. Большинство видных систематиков справедливо считают, что признаки неравнозначны в диагностическом отношении /Терентьев, 1952, Смирнов, 1960, 1963, Шмидт, 1962 и др./ Ряд зарубежных исследователей, чрезмерно увлекающихся так называемой нумерической или численной таксономией, принимают, что все признаки имеют одинаковое значение для классификации. В таком случае привлекается большое количество разнообразных признаков, что требует больших усилий, затраты времени, и далеко не всегда приводит к правильным результатам.

В практической работе систематик различает признаки по их классификационной ценности и стремится постичь их взаимосвязь и соподчинение в целях выяснения исторического хода развития данной группы растений. Классификационная ценность признаков определяется на практике их из-

менчивостью в пределах одного и того же вида. Сильно изменчивые признаки являются менее ценными, поэтому необходимо изучение варьирования признаков в пределах вида или другого таксона.

Систематики предполагают, что растение можно представить выборкой признаков. Но критерии, по которым можно было бы дать оценку / или определение веса / различным признакам, еще недостаточно разработаны. В разрешении этого вопроса на объективной основе помогают математические методы, часто с применением электронно-вычислительных машин.

Для систематических исследований важно изучение таксонов по количеству морфологических признаков.

Для составления комплекса морфологических признаков мы проводили предварительный анализ признаков, взятых из литературных источников. В результате нами было выделено 26 признаков вегетативных и генеративных органов для таксонов рода *Lonicera* L. /рис. I, табл. I/

Таблица I.

Признаки подвергнутые биометрическому анализу
у рода *Lonicera* L.

Признаки	обозначения
Цветок:	
длина венчика	I
ширина трубки венчика	2

Признак	Обозначения
ширина зубцов венчика	3
диаметр венчика	4
густота опушения трубки венчика	5
длина столбика	6
длина тычинки	7
длина трубки венчика до места при- крепления тычинок	8
длина прицветника	9
длина цветоножки	10
Лист:	
густота опушения на нижней сторо- не пластинки /в цветущем состоянии/	11
Зимние почки:	
длина конечной почки	12
длина боковой почки	13
Лист:	
длина пластинки	14
ширина пластинки на самом широком месте	15
ширина пластинки в I см от вершины	16
число жилок на правой стороне плас- тинки	17
число жилок на левой стороне пластин- ки	18

Признак	Обозначения
длина черешка	19
густота опушения на нижней стороне пластинки /в плодоносящем состоянии/	26
Плод :	
длина плодоножки	20
длина плода	21
ширина плода	22
количество семян в плоде	23
Семя :	
длина	24
ширина	25

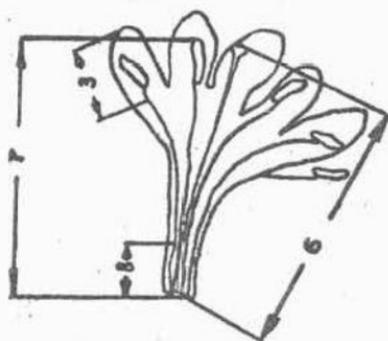


Рис. I. Измерение признаков цветка жимолости

Таксоны рода *Acer* L. исследовались по следующим признакам / рис. 2, табл. 2/.

Таблица 2.

Признаки подвергнутые биометрическому анализу у рода *Acer* L.

Признаки	Обозначения
Крылатка :	
высота семенного гнезда	I
длина семенного гнезда	2
длина срастания семенных гнезд	3
соотношение высоты и длины семенного гнезда	4
соотношение общей длины и длины срастания семенных гнезд	5
ширина крыла у семенного гнезда	6
ширина крыла	7
длина крыла	8
соотношение ширины и длины крыла	9
угол между крыльями	10
расстояние между крыльями в их самом широком месте	11
расстояние между концами крыльев	12
соотношение длины срастания семенных гнезд и длины крыла	13

Признак	Обозначения
толщина семенного гнезда	I4
ширина крыла в 0,5 см от вершины	I5
Лист:	
длина пластинки	I6
ширина пластинки	I7
соотношение длины и ширины пластинки	I8
угол между центральной и первой боковой жилкой	I9
длина центральной жилки	20
длина пластинки от основания до выемки между центральной и первой боковой жилкой	21
соотношение длины пластинки от основания до выемки между центральной и первой боковой жилкой и длины центральной жилки	22
ширина лопасти у основания	23
ширина лопасти у перехода в острие	24
расстояние от верхушки лопасти до перехода ее в острие	25
соотношение расстояния от верхушки лопасти до перехода ее в острие и ширины лопасти у перехода в острие	26

Признак	Обозначения
ширина лопасти в I см от вершины	27
расстояние между лопастями в I см от вершины	28

Примечание: признаки, обозначенные под номерами с 19 по 28 включительно, повторялись для каждой следующей лопасти листа.

Всего было исследовано 32 таксона жимолости и II - клена. Каждый таксон был представлен не меньше 30 гербарными экземплярами, с которых проведены измерения. Гербарий собран как в ареале естественного произрастания данных таксонов, так и с интродуцированных растений. По терминологии Н.А.Плохинского /1961/. выборки были случайными и неповторными. Пробы для анализа брались с побегов одноименных порядков и ярусов ветвления. Как показали предварительные исследования, количественная характеристика морфологических признаков существенно не зависит от ориентации побегов по сторонам горизонта.

Для определения диагностической ценности морфологических признаков были использованы принятые в вариационной статистике показатели: средняя арифметическая, среднее квадратическое отклонение, коэффициент вариации / с их ошибками/, показатель точности опыта, коэффициент корреляции. Для вычисления этих показателей

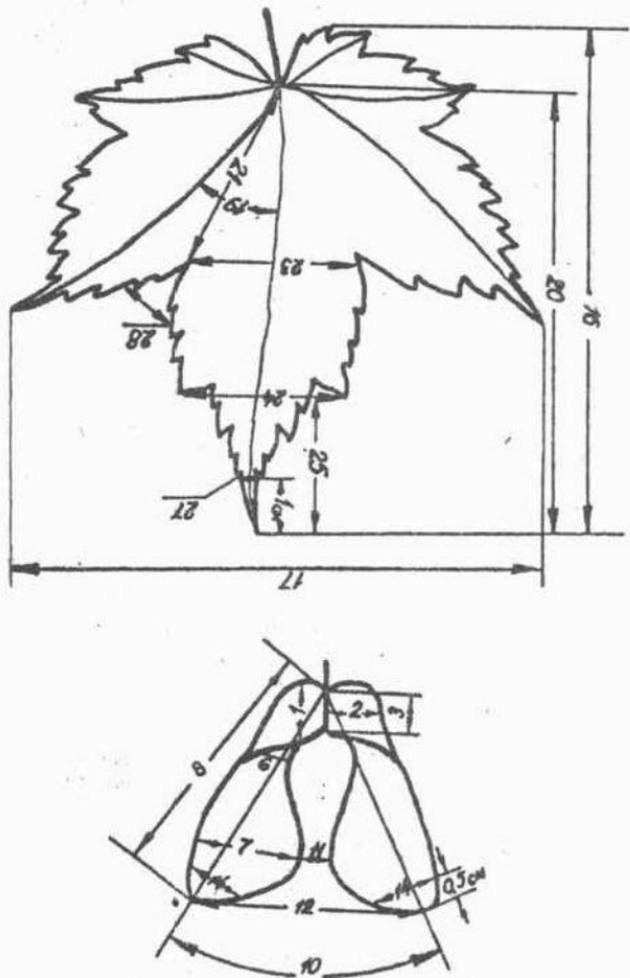


Рис.2. Измерение признаков листа и крылатки
клена

была составлена одна общая программа. Для вычисления коэффициента дискриминации была составлена отдельная программа. Все вычисления проводились на электронно-вычислительной машине БЭСМ-2М в Вычислительном центре ЛГУ им. П.Стучки. Всего было затрачено около 3 часов машинного времени, не считая времени отладки программы.

В таблицах 3 и 4 помещены средние арифметические, значения \bar{x} , средние квадратические отклонения σ , коэффициенты вариации v и их ошибками $\sigma_{\bar{x}}, \sigma_{\sigma}, \sigma_v$ отдельных видов, с помощью которых мы определяли диагностическую ценность морфологических признаков клена и жимолости. Коэффициент вариации выражается отвлеченным числом $v\%$ и очень удобен для сравнения разнообразия любых признаков. Из таблиц видно, что один и тот же признак у взятых нами разных видов может иметь различную изменчивость /10-й признак у клена - угол между крылатками, 3-й признак у жимолости - длина черешка листа/ или приблизительно одинаковую /19-й признак у клена угол между центральной и первой боковой жилкой, 10-й признак у жимолости - длина венчика/. Разные признаки одного вида обладают различной изменчивостью, так у *A.pseudoplatanus* L. коэффициент вариации колеблется от 9,5 до 95,8 %, у *A.platanoides* L. - от 7,5% до 85 % и у *A.ginnala* Maxim от 12,9% до 49,9% и т.д. Признаки, обладающие большой изменчивостью, мы считаем малопригодными. Для исследованных видов клена к ним

Количественные показатели некоторых признаков клена

<i>A. pseudoplatanus</i> L.			
Ном. призн.	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	$s \pm s_s$	$v \pm s_v$
8	42,5 ± 1,26	6,9 ± 0,9	16,3 ± 2,2
10	65,6 ± 5,2	28,5 ± 3,7	43,5 ± 6,6
16	124,3 ± 3,5	19,0 ± 2,4	15,3 ± 2,0
17	143,5 ± 5,2	28,3 ± 3,6	19,7 ± 2,64
19	42,2 ± 1,2	6,3 ± 0,8	15,0 ± 1,9
24	51,9 ± 1,6	8,8 ± 1,1	16,9 ± 2,2
27	10,5 ± 0,7	3,9 ± 0,5	37,8 ± 5,5
<i>A. platanoides</i> L.			
	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	$s \pm s_s$	$v \pm s_v$
8	48,3 ± 1,0	5,7 ± 0,4	11,8 ± 1,5
10	144,4 ± 2,9	16,3 ± 2,1	11,3 ± 1,5
16	130,1 ± 3,8	20,8 ± 2,7	15,9 ± 2,1
17	155,8 ± 4,1	22,6 ± 2,9	14,5 ± 1,9
19	44,0 ± 1,1	6,2 ± 0,8	14,2 ± 1,9
24	49,3 ± 1,6	8,9 ± 1,1	18,0 ± 2,4
27	5,0 ± 0,3	1,8 ± 0,2	35,2 ± 5,0

Таблица 3

/ продолжение/

A.ginnala Maxim.

	$\bar{x} \pm s_x$	$v \pm s_v$	$v \pm s_v$
8	$25,4 \pm 0,9$	$4,8 \pm 0,6$	$19,0 \pm 2,5$
10	$32,8 \pm 1,6$	$8,7 \pm 1,1$	$26,6 \pm 3,7$
16	$75,1 \pm 3,7$	$20,4 \pm 2,6$	$27,2 \pm 3,7$
17	$52,8 \pm 2,1$	$11,4 \pm 1,5$	$21,5 \pm 2,9$
19	$41,0 \pm 0,9$	$5,3 \pm 0,7$	$12,9 \pm 1,7$
24	$30,1 \pm 1,7$	$9,1 \pm 1,2$	$30,4 \pm 4,3$
27	$5,2 \pm 0,2$	$1,3 \pm 0,2$	$25,9 \pm 3,6$

Примечание. Признаки, обозначенные под номерами 8, 16, 24, 27 измерялись в миллиметрах, 19 - в градусах.

Таблица 4

Количественные показатели некоторых признаков жимолости

L. syringantha Maxim.

№ призн.	$\bar{x} \pm \sigma_{\bar{x}}$	$\sigma \pm \sigma_{\sigma}$	$v \pm \sigma_v$
3	$2,52 \pm 0,04$	$0,18 \pm 0,02$	$7,24 \pm 1,02$
4	$18,32 \pm 0,44$	$2,18 \pm 0,31$	$11,91 \pm 1,70$
5	$9,00 \pm 0,34$	$1,70 \pm 0,24$	$18,91 \pm 2,76$
6	$8,56 \pm 0,37$	$1,85 \pm 0,26$	$21,61 \pm 3,19$
9	$2,42 \pm 0,10$	$0,53 \pm 0,07$	$22,06 \pm 3,26$
10	$12,06 \pm 0,22$	$1,11 \pm 0,15$	$9,21 \pm 1,31$
11	$6,84 \pm 0,18$	$0,92 \pm 0,13$	$13,46 \pm 1,94$
12	$2,70 \pm 0,04$	$0,22 \pm 0,03$	$8,09 \pm 1,15$
13	$6,98 \pm 0,08$	$0,41 \pm 0,05$	$5,92 \pm 0,84$
14	$5,75 \pm 0,10$	$0,50 \pm 0,07$	$8,77 \pm 1,25$
16	$3,83 \pm 0,04$	$0,23 \pm 0,03$	$6,10 \pm 0,86$
17	$2,77 \pm 0,04$	$0,19 \pm 0,03$	$6,87 \pm 0,97$

Таблица 4
/ продолжение /

L.alpigena L.

	$\bar{x} \pm s_x$	$s \pm s_s$	$v \pm s_v$
3	8,28 ± 0,15	1,57 ± 0,22	18,94 ± 2,77
4	72,68 ± 1,47	7,35 ± 1,04	10,11 ± 1,44
5	43,16 ± 0,68	3,38 ± 0,48	7,85 ± 1,11
6	25,24 ± 1,05	5,27 ± 0,75	20,91 ± 3,08
9	28,70 ± 1,32	6,63 ± 0,94	23,10 ± 3,43
10	10,40 ± 0,21	1,05 ± 0,15	10,10 ± 1,44
11	8,28 ± 0,33	1,69 ± 0,24	20,41 ± 9,00
12	36,83 ± 0,98	4,91 ± 0,69	13,33 ± 1,92
13	9,48 ± 0,14	0,69 ± 0,09	7,36 ± 1,04
14	9,06 ± 0,13	0,65 ± 0,09	7,23 ± 1,02
16	6,72 ± 0,07	0,37 ± 0,05	5,58 ± 0,79
17	4,64 ± 0,06	0,32 ± 0,04	6,84 ± 0,97

Таблица 4

/ продолжение/

L. xylesteum L.

	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	$s \pm s_s$	$v \pm s_v$
3	$6,82 \pm 0,35$	$1,78 \pm 0,25$	$25,08 \pm 3,93$
4	$55,08 \pm 2,32$	$11,62 \pm 1,64$	$21,11 \pm 3,11$
5	$34,62 \pm 1,34$	$6,69 \pm 0,95$	$19,32 \pm 2,83$
6	$21,84 \pm 0,45$	$2,28 \pm 0,32$	$10,42 \pm 1,49$
9	$10,24 \pm 0,67$	$3,35 \pm 0,47$	$32,73 \pm 5,10$
10	$10,18 \pm 0,20$	$1,03 \pm 0,14$	$10,11 \pm 1,45$
11	$7,98 \pm 0,45$	$2,27 \pm 0,32$	$28,45 \pm 4,34$
12	$10,01 \pm 0,72$	$9,62 \pm 0,51$	$36,24 \pm 5,76$
13	$6,34 \pm 0,15$	$0,76 \pm 0,11$	$12,06 \pm 1,73$
14	$8,40 \pm 0,20$	$1,02 \pm 0,14$	$12,11 \pm 1,74$
16	$3,50 \pm 0,06$	$0,30 \pm 0,05$	$9,34 \pm 1,33$
17	$2,62 \pm 0,06$	$0,28 \pm 0,04$	$10,79 \pm 1,54$

Таблица 4
/ продолжение/

L. сапсависа L.

	$\bar{x} \pm S_x$	$s \pm S_s$	$v \pm S_v$
3	4,44 ± 0,10	0,52 ± 0,07	11,36 ± 1,63
4	52,16 ± 1,84	9,22 ± 1,30	17,67 ± 2,57
5	20,96 ± 0,32	1,63 ± 0,23	7,76 ± 1,10
6	10,72 ± 0,23	1,16 ± 0,16	10,86 ± 1,55
9	7,35 ± 0,19	0,99 ± 0,14	13,55 ± 1,95
10	9,08 ± 0,17	0,86 ± 0,12	9,49 ± 1,35
11	6,04 ± 0,26	1,30 ± 0,18	21,63 ± 3,19
12	8,18 ± 0,32	1,62 ± 0,23	10,84 ± 2,91
13	8,13 ± 0,14	0,71 ± 0,10	8,71 ± 1,24
14	10,52 ± 0,17	0,88 ± 0,12	8,37 ± 1,19
16	4,49 ± 0,06	0,29 ± 0,04	6,89 ± 0,90
17	3,02 ± 0,06	0,29 ± 0,04	9,79 ± 1,39

Примечание. Признаки, обозначенные под номерами 1-4, 6-10, 12-16, 19-22, 24 и 25 измерялись в мм-диаметрах, остальные подсчитывались.

относятся признаки **нижних** лопастей листа, выемки и остро-
конечия лопастей. Наименее изменчивы признаки крылатки.
Для жимолости наиболее изменчивыми признаками являются
длина черешка, длина цветоножки, а наиболее постоянными —
длина венчика, длина и ширина плода и семени.

По полученным средним арифметическим и ошибкам
средних арифметических значений для каждого из II видов
клена строилось графическое изображение листа и крылатки
/см. рис.3/. Левая сторона представляла собой графичес-
кие изображения крылатки и пластинки листа, построен-
ные по средним арифметическим значениям признаков с при-
бавлением удвоенной ошибки среднего арифметического зна-
чения / $\bar{x} + 2\sigma_{\bar{x}}$ / и с вычитанием удвоенной ошибки
/ $\bar{x} - 2\sigma_{\bar{x}}$ /. Правая сторона является отпечаткой сред-
него по размерам органа и одновременно передает особен-
ности оригинальной пластинки листа и крылатки /зубча-
тость и др./.

Из рисунка видно, что выбранных нами признаков до-
статочно для характеристики исследуемых органов растений.
Хорошо заметно различие в форме боковой лопасти листо-
вых пластинок. Таким образом, признаки, которые могут
быть диагностическими, для этих видов легко обнаружива-
ются с помощью графической проверки.

Корреляционные связи между признаками проанализиро-
ваны по методу корреляционных плеяд П.В.Терентьева /1959,
Для определения признаков-индикаторов /признаков, вокруг

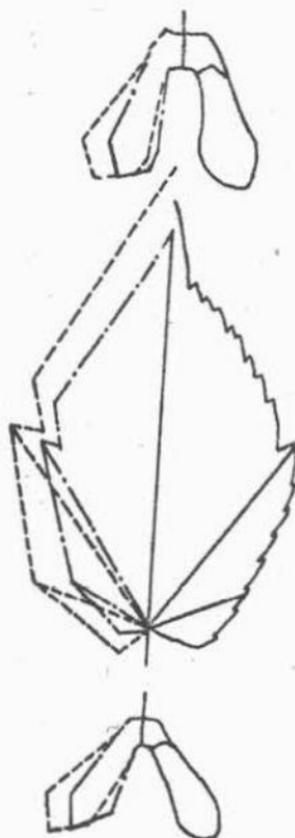


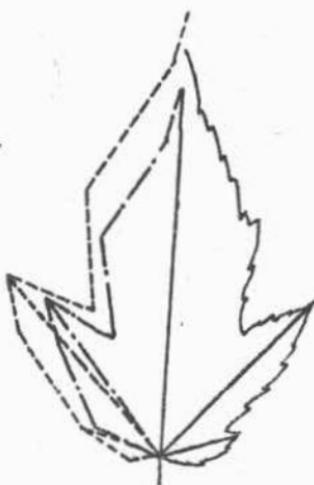
Рис.3. Графическая проверка правильности выбора существенных признаков крылатки и листа *Acer tataricum* L. /верхние/ и *A. ginnala* Maxim. /нижние/

Обозначения:

————— - оригинальный
лист или крылатка

- - - - $\bar{x} + 2\sigma_{\bar{x}}$

- . - . - $\bar{x} - 2\sigma_{\bar{x}}$



которых группируются другие, были построены развернутые корреляционные плеяды /рис. 4/. Цифрами обозначены признаки, а прямые, соединяющие их, обозначают корреляционную зависимость различной величины. Из рисунка видно, что наибольшая связь существует между 6-ым, 7-ым и 8-ым признаками /угол между крыльями и расстояния между ними по центру и концам; 7-ой или 8-ой признак может быть выбран в качестве индикатора.

Нами был использован и другой метод определения признаков-индикаторов - сечение корреляционных цилиндров на различных уровнях /рис. 5 и 6/. За уровни принимались корреляционные связи определенной величины. На рисунке 5 видно, что у *Aspilota mono Maxim.* коэффициенты корреляции

$r \geq 0,7$ имеются между многими признаками, а $r \geq 0,5$ лишь между пятью признаками. На рисунке 6 видно, что у *Leucospa edulis Turcz.* даже на уровне $r \geq 0,7$ корреляционных связей немного. Наиболее тесно между собой связаны признаки цветка /обозначены под номерами 1, 3, 6, 7 и 8/. Такие признаки являются наиболее ценными /в наших примерах для листьев *A. mono Maxim.* длина и ширина пластинки, длина центральной жилки, а для цветка *L. edulis Turcz.* - длина венчика/.

Анализ проведенных нами исследований показывает, что при определении ранга таксона не всегда достаточно лишь морфологических признаков. Для окончательного решения подобных вопросов необходимо исследование различных групп

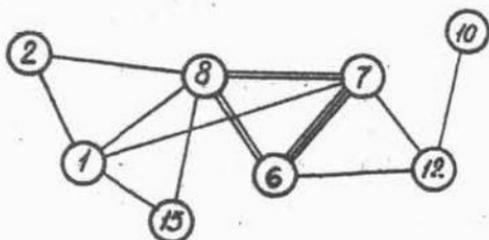


Рис. 4. Корреляционные плеяды у Асег моно Максим.

Обозначения:

- $0,7 \leq r < 0,8$
- = $0,8 \leq r < 0,9$
- ≡ $0,9 \leq r < 1,0$

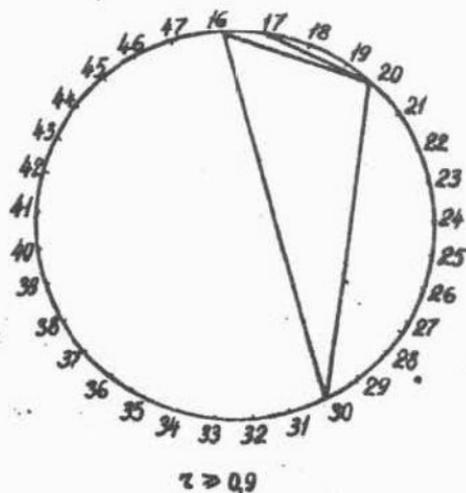
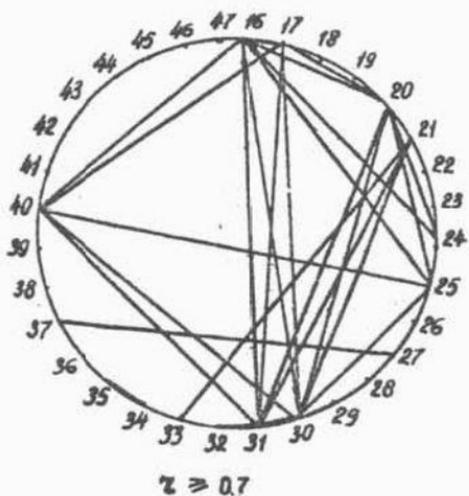
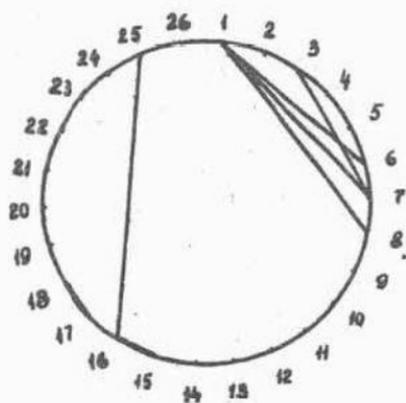


Рис. 5. Сечения корреляционного цилиндра признаков листа *Asar mono Maxim.* на различных уровнях



$r \approx 0,7$

Рис. 6. Сечение корреляционного цилиндра на уровне $r = 0,7$ у *Lonicera edulis* Turcz.

признаков, в том числе морфологических, химических, цитологических и др.

Литература

1. Плохинский Н.А. Биометрия. Новосибирск, 1961.
2. Смирнов Е.С. Таксономический анализ рода. "Журнал общей биологии", № 2, 1960.
3. Смирнов Е.С. Проблема таксономического сходства в систематике. "Журнал общей биологии", №3, 1963.
4. Терентьев П.В. Метод корреляционных плеяд. "Вестн. Ленингр. Унив.", сер. биол., № 2, 1959.
5. Шмидт В.М. О методе таксономического анализа Е.С.Смирнова и некоторых возможностях его применения в ботанике. "Ботанич. журнал", 47, № II, 1962.

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ ЗАПАСА
ДРЕВОСТОЯ

В последнее время проблема повышения продуктивности растительных сообществ стала одной из ведущих мировых проблем биологии. В частности, эта проблема решается в плане Международной биологической программы /МБП/, рассчитанной на несколько лет согласованных исследований во всех природных зонах. В общем балансе биомассы суши основная роль принадлежит лесным ландшафтам. Но, в свою очередь, основную биомассу лесных ландшафтов составляет масса или запас стволовой древесины. В.Г.Нестеров, В.Ф.Кашлев, Л.Н.Бобылев, Л.Б.Зданевич /1967/ получили следующие данные о сухой биомассе соснового древостоя Московской области: древесина ствола -84 %, кора-7,5 %, сучья и ветви-7,0 % и хвоя -1,5 %. Из этих данных видна особая роль изучения массы /запаса/ стволовой древесины и её текущего прироста, в результате которого происходит повышение древесных ресурсов лесных сообществ. В целях рационального пользования лесными богатствами, в частности древесиной, необходимо следить за динамикой запасов и текущего древесного прироста. Повышение этих показателей указывает на правильный, а понижение их - на неудачный подход к проведению хозяйственных мероприятий в лесу.

В разработке оптимальной стратегии пользования древесными ресурсами немалую роль играют прогнозы будущих древесных запасов за определенный период времени вперед. Для этой цели нами предлагается соответствующая математическая модель, исходя из теории дифференциальных уравнений /Рихтенгольц, 1955, Пискунов, 1964/.

Математическая модель прогнозирования запаса древостоя определяется следующим образом. Пусть в момент T был запас V , в момент $T + t$ - запас V_t . Простейшая модель упомянутой задачи получается, если считать, что текущий древесный прирост пропорционален запасу древостоя. Именно

$$\frac{dV}{dt} = kV \dots\dots/1/,$$

где k - коэффициент пропорциональности.

С математической точки зрения уравнение /1/ - это обыкновенное линейное дифференциальное уравнение с разделяющимися переменными. Это самая простая из возможных динамических моделей. Решая уравнение /1/, получаем

$$\frac{dV}{dt} = kV$$

$$\int \frac{dV}{V} = \int k dt$$

$$\ln V = kt + \ln C$$

$$V = C \cdot e^{kt} \dots\dots\dots/2/$$

Обозначим через V_t - запас древесины через период времени t лет вперед, а V_0 - запас древесины в настоящее время. Так как в настоящее время $t = 0$ и запас древесины V_0 , то c должно удовлетворять соотношению $V_0 = c e^{k \cdot 0} = c$.

Подставляя значение c в равенство /2/ получим зависимость запаса древесины как функцию времени :

$$V_t = V_0 e^{kt} \dots\dots\dots /3/$$

Коэффициент k определяется следующим образом. Пусть за время t запас древесины прирастает на $P_v\%$ от начальной величины. Следовательно, выполняется соотношение

$$V_0 e^{kt} = \left(1 + \frac{P_v}{100} \right) \cdot V_0,$$

откуда

$$kt = \ln \left(1 + \frac{P_v}{100} \right) .$$

или

$$k = \frac{1}{t} \ln \left(1 + \frac{P_v}{100} \right) .$$

Но так как в практике лесного хозяйства процент текущего прироста древесины P_v определяется за один год, то $t = 1$ и уравнение вычисления коэффициента k принимает следующий вид

$$k = \ln \left(1 + \frac{P_v}{100} \right)$$

Проверка адекватности модели /3/ указала на необходимость замены ее другой, более совершенной моделью, так как ход роста запаса древесины происходит сложнее, чем

Значения текущего прироста высоты

Средний диаметр древостоя в см			текущий		
Сосна	Ель	Береза	1	2	3
8,0-9,9			0,21	0,42	0,63
10,0-10,9			0,20	0,40	0,60
11,0-11,9			0,19	0,38	0,57
12,0-13,9			0,18	0,36	0,54
14,0-14,9			0,17	0,34	0,51
15,0-16,9			0,16	0,32	0,48
17,0-17,9			0,15	0,30	0,45
18,0-20,9		10,0-13,9	0,14	0,28	0,42
21,0-22,9		14,0-16,9	0,13	0,26	0,39
23,0-24,9	8,0-19,9	17,0-18,9	0,12	0,24	0,36
25,0-26,9	20,0-23,9	19,0-21,0	0,11	0,22	0,33
27,0-30,9	24,0-26,9	22,0-24,9	0,10	0,20	0,30
31,0-36,9	27,0-29,9	25,0-27,9	0,09	0,18	0,27
37<	30,0-32,9	28,0-31,9	0,08	0,16	0,24
	33,0-35,9	32,0-35,9	0,07	0,14	0,21
	36,0-39,9	36,0-40,9	0,06	0,12	0,18
	40<	41<	0,05	0,10	0,15

насаждений в м

прирост диаметра в мм

4	5	6	7	8	9
0,84	1,05	1,26	1,47	1,68	1,89
0,80	1,00	1,20	1,40	1,60	1,80
0,76	0,95	1,14	1,33	1,52	1,71
0,72	0,90	1,08	1,26	1,44	1,62
0,68	0,85	1,02	1,19	1,36	1,53
0,64	0,80	0,96	1,12	1,28	1,44
0,60	0,75	0,90	1,05	1,20	1,35
0,56	0,70	0,84	0,98	1,12	1,26
0,52	0,65	0,78	0,91	1,04	1,17
0,48	0,60	0,72	0,84	0,96	1,08
0,44	0,55	0,66	0,77	0,88	0,99
0,40	0,50	0,60	0,70	0,80	0,90
0,36	0,45	0,54	0,63	0,72	0,81
0,32	0,40	0,48	0,56	0,64	0,72
0,28	0,35	0,42	0,49	0,56	0,63
0,24	0,30	0,36	0,42	0,48	0,54
0,20	0,25	0,30	0,35	0,40	0,45

это отражает первичная модель. Поэтому в формуле определения коэффициента k введена коррекция, учитывающая особенности прироста стволовой древесины лесных сообществ. Как показали наши исследования, величина коррекции коэффициента k зависит от величины периода времени t , поэтому процент текущего древесного прироста P_v следует уменьшить на 0,9%. Следовательно

$$k = \ln \left(1 + \frac{P_v}{100} - \frac{0,9 P_v t}{10000} \right) =$$

$$= \ln \left[1 + \frac{P_v (100 - 0,9 t)}{10000} \right]$$

Итак,

$$k = \ln \left[1 + \frac{P_v (100 - 0,9 t)}{10000} \right] \dots\dots/4/$$

Для определения величины процента текущего древесного прироста используются множество разных способов. По нашему мнению целесообразно придерживаться следующей методики, в результате применения которой обеспечивается достаточная точность результатов, а затраты труда, времени и средств являются минимальными.

$$P_v = \frac{z_v \cdot 100}{v} \dots\dots\dots/5/$$

где z_v - текущий древесный прирост древостоя в м³

$$z_v = k_1 \cdot \sigma \left[\frac{z_D \cdot (H - 2z_H + 4)}{\frac{D}{2}} + z_H \right] \dots\dots/6/$$

k_I - коэффициент, зависящий от древесной породы:
для осины $k_I = 0,39$; для ели $k_I = 0,40$; для бере-
зы $k_I = 0,38$

Z_D - текущий прирост диаметра древостоя на высоте
груди в м ;

Z_H - текущий прирост высоты древостоя в м ;

D - средний диаметр древостоя в м ;

S - сумма площадей сечений в m^2 ;

H - средняя высота древостоя в м .

Обоснование модели /6/ опубликовано автором /Лиена, 1967/.

Таксационные показатели S , H и D для каж-
дого древостоя определяются вне зависимости от того, бу-
дут ли определены текущий древесный прирост и запас дре-
востоя за t лет вперед или нет.

Для вычисления средней высоты древостоя достаточно
измерить высоту 4-5 деревьев в центральной ступени тол-
щины /той ступени толщины, в которую входит средний
диаметр древостоя/, так как коэффициент вариации высоты
деревьев в ступени толщины в среднем составляет 5 % /Три-
рин, 1961/. Из 4-5 измерений берется среднее арифметичес-
кое с одним десятичным знаком.

Z_D - текущий прирост диаметра на высоте груди дре-
востоя определяется с помощью приростного бурава или
приростного молотка. Текущий прирост диаметра измеряется
у 25-30 деревьев в центральных ступенях толщины /в ин-
тервале $D \pm 3-4$ см/. Коэффициент вариации для Z_D в

указанном интервале в среднем составляет 30-35 %. Этот же коэффициент диаметра на высоте груди колеблется в пределах 20-25 % /Тюрин, 1961/ и поэтому указанное число деревьев достаточно также для определения среднего диаметра древостоя.

Z_H - текущий прирост высоты древостоя в натуре непосредственно не измеряется /речь идет о таксации без рубки модельных деревьев/. Поэтому по данным РР4 модельных деревьев нами составлена таблица I, по которой Z_H определяется как функция двух переменных : среднего диаметра и текущего прироста диаметра, т.е. $Z_H = f(D, Z_D)$

Для подсчета на современных вычислительных машинах таблица I выражена в виде уравнения

$$Z_H = 1000 Z_D (aD^3 + bD^2 + cD + d) \dots /7/$$

Значение коэффициентов a, b, c, d следующие.

Таблица 2.

Значения коэффициентов a, b, c, d

Древесная порода	Коэффициенты			
	a	b	c	d
Сосна	5,33	-2,60	-0,144	0,229
Ель	6,67	-5,60	1,18	0,051
Береза	0,00	0,35	-0,49	0,196

Реализация математической модели прогнозирования запаса /3/ и модели текущего древесного прироста древостоя /6/ предусмотрена двумя путями: с использованием

и без использования электронно-вычислительных машин. Программы реализации моделей составлены с таким учетом, чтобы наряду с текущим древесным приростом, запасом древостоя в настоящее время и за t лет вперед по тем же полевым данным, определялись бы также и другие важнейшие таксационные показатели древостоя /Лиена, 1962/.

Математическая модель /3/ отражает процесс прирастания любой биомассы, в частности биомассы микроорганизмов, биомассы корней, ветвей, листьев и хвои деревьев биоценоза. Только для каждого вида биомассы с помощью эмпирических данных следует уточнить формулу определения коэффициента k /4/, отражающего особенности прирастаний конкретного вида биомассы.

Литература

1. Лиена И.Я. Формула определения текущего древесного прироста насаждения. В кн. "Вопросы древесного прироста в лесоустройстве". Каунас, 1967.
2. Лиена И.Я. Математическое моделирование некоторых проявлений роста деревьев в лесных сообществах. Автореферат канд. дисс. Рига, 1968.
3. Нестеров В.Г., Камлев В.Ф., Бобылев Б.Н., Зданевич Л.Б. О биологической массе хвойных древесных пород. В сб. "Докл. Моск. с.-х. Академии им. К.А. Тимирязева". 124, 1967.

4. Пискунов Н.С. Дифференциальное и интегральное исчисления. М., 1964.
5. Тюрин А.В. Основы вариационной статистики в применении в лесоводстве. М., 1961.
6. Фихтенгольц Г.М. Основы математического анализа. М., 1955.

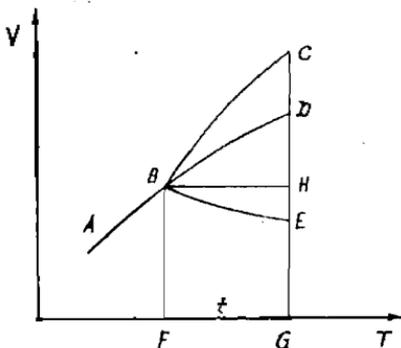
К ОЦЕНКЕ ЭФФЕКТА ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ЛЕСНОЙ БИОЦЕНОЗ

В связи с повышением интенсификации лесного хозяйства все более возрастает необходимость разных лесохозяйственных мероприятий. Несмотря на то, что год от года увеличиваются использования различных заменителей древесины, необходимость в ней не только не уменьшается, но наоборот резко возрастает. Но в то же время общая площадь лесов и ресурсы древесины не должны уменьшаться. Для удовлетворения этих требований деятельность лесоводов должна быть направлена на повышение качества и продуктивности насаждений. Правильно проводимая мелиорация, рубка, уход за лесом, удобрение, селекция и другие мероприятия бесспорно способствуют успешному выполнению вышеупомянутых задач. Но в результате необоснованных лесохозяйственных мероприятий, не только не оплачиваются вложенные средства, а даже уменьшается продуктивная способность древесины, т.е. текущий древесный прирост.

В настоящее время в Латвийской ССР для определения эффективности осушения используются т.н. таблицы дополнительного прироста, которые составлены из средних сглаженных результатов наблюдений. В практических целях для определения дополнительного прироста множества насаждений этими таблицами можно успешно пользоваться, так как в случае достаточно большого числа объектов ошибки

отдельных определений сглаживаются, в результате чего значение средней арифметической ошибки не выходит за допустимые пределы. В то же время при определении дополнительного прироста отдельных объектов эти таблицы не пригодны, так как в этом случае возможны погрешности, выходящие за допустимые пределы. Пока еще нет удобных, достаточно точных и научно обоснованных методов определения дополнительного древесного прироста. Именно по этой причине для определения эффективности лесохозяйственных мероприятий этот показатель не используется, хотя с точки зрения количественного анализа ему принадлежит основная роль.

Для количественного анализа хозяйственных мероприятий автор предлагает простой и удобный метод определения дополнительного древесного прироста. В основе его лежит использования математической модели прогнозирования запаса древостоя. Сущность метода показана на рисунке I.



Допустим, что кривая BC отражает ход роста запаса древостоя до применения хозяйственного мероприятия, которое производится в возрасте F лет. В это время запасу древостоя соответствует от-

Рис. I.

резок FV . Если хозяйственное мероприятие будет выполнено правильно, то в результате прирост древесины произойдет быстрее. На графике это отражает кривая BC . Напротив, в результате неправильной деятельности человека прирост запаса замедлится / кривая BE /. Отрезки CD и ED соответствуют дополнительному приросту запаса за промежутки времени t . При этом CD отражает положительный, а ED отрицательный дополнительный прирост /т.е. потери запаса, появляющиеся в результате непродуманных мероприятий/. $CD = CG - DG$ * и $ED = EG - DG$ т.е. дополнительный прирост определяется из запаса древостоя через t лет /действительный запас/ за вычетом запаса, получившегося также через t лет, но с условием, если хозяйственное мероприятие не было бы осуществлено. Если определение действительного запаса древостоя не вызывает трудности, то подсчет запаса древостоя, получившегося без применения мероприятия сложнее. Конечно, были попытки этот вопрос разрешить. Ни в коем случае нельзя согласиться с идентификацией DG и EG даже тогда, если промежуток времени t мал, так как игнорировать величину DH нельзя. Прогнозировать положение точки D при помощи таблиц хода роста насаждений или специальных таблиц также нельзя, потому что как одни, так и другие, отражают только средние данные, а не особенности данного древостоя. В результате этого в определении дополнительного запаса древостоя возможны недопустимые ошибки.

Вышеупомянутые недостатки возможно устранить, используя для определения положения точки D математическую модель прогнозирования запаса древостоя.

$$V_t = V e^{kt} \dots\dots\dots /1/$$

Подробное описание модели см. в статье "Математическая модель прогнозирования запаса древостоя" данного сборника.

Для практического использования модели при определении дополнительного прироста следует придерживаться ниже указанной методики. Перед проведением хозяйственного мероприятия в данном древостое измеряется сумма площадей сечений, средняя высота /из 4-5 измерений/, средний диаметр /из 25-30 измерений/ и текущий прирост диаметра /из 25-30 измерений/. Измерения проводятся по древесным породам, в средних ступенях толщины / в интервале $d \pm 3-4$ см, где d - средний диаметр древостоя/. Этих исходных данных достаточно, чтобы подсчитать не только важнейшие таксационные показатели древостоя перед применением хозяйственного мероприятия, но также и определить положение точки D через t лет. Через t лет в древостое измеряются сумма площадей сечений и средняя высота. Исходя из этих данных, определяется запас древостоя. Запас древостоя, сумму площадей сечений и среднюю высоту связывает следующее уравнение:

$$V = K_1 G (H + 4) \dots\dots\dots /2/$$

где v - запас древостоя, m^3 ,
 S - сумма площадей сечений на высоте груди, m^2 ,
 h - средняя высота, m ,
 k_1 - коэффициент, зависящий от древесной породы:
для сосны $k_1 = 0,39$; для ели $k_1 = 0,41$; для березы $k_1 = 0,38$ /Лица, 1968/.

Таким образом определен действительный запас в конце периода t и запас этого древостоя, получившийся, если бы хозяйственное мероприятие не было реализовано. Разность между этими запасами является дополнительным приростом. Вышеупомянутый принцип определения дополнительного прироста можно использовать при любом способе вычисления запаса древостоя.

Для определения дополнительного древесного прироста по вышеупомянутой методике измерения проводятся дважды, а именно: в начале периода t /определяется сумма площадей сечений, средняя высота, средний диаметр и текущий прирост диаметра древостоя/ и в конце периода /сумма площадей сечений и средняя высота древостоя/. Это требование не вызывает больших затруднений. Но все же с точки зрения лесного хозяйства удобнее проводить измерения один раз - в конце периода, так как в данный момент в Латвийской ССР имеется множество объектов, для которых целесообразно определить эффективность лесохозяйственных мероприятий, но измерений перед проведением этих мероприятий, т.е. в начале периода t , нет или они

неполны. Описанный в этой работе принцип определения дополнительного прироста применим также и для единичного замера в конце периода, только методика полевых работ и алгоритмы вычислений будут отличаться от вышеупомянутых.

В конце периода измеряется сумма площадей сечений σ_t , средняя высота h_t /из 4-5 измерений/, средний диаметр D_t /из 25-30 измерений/ и для определения текущего прироста диаметра приростным буравом берется 25-30 образцов. Для измерений выбираются деревья, относящиеся к средним ступеням толщины. При этом образцы сверливаются до такой глубины, чтобы можно было измерить не только общий прирост диаметра за период t , но также ширину годовых колец за последние десять лет перед выполнением хозяйственного мероприятия. Средний диаметр древостоя в начале периода D определяется из диаметра в данное время D_t , исключая среднюю ширину ΔD , образовавшуюся за период t . ΔD определяется как средняя арифметическая. Сумма площадей сечения древостоя в начале периода определяется по формуле

$$\sigma = \frac{\sigma_t D^2}{D_t^2} \dots\dots\dots /3/$$

- σ - сумма площадей сечения в начале периода, m^2 ,
- σ_t - сумма площадей сечения в конце периода, m^2 ,
- D - средний диаметр древостоя в начале периода, m .

D_t - средний диаметр древостоя в конце периода, м.
Средняя высота древостоя в начале периода H определяется как разность между средней высотой в данный момент и суммарным приростом высоты ΔH за период t .

ΔH берется из специальных таблиц /см. статью данного сборника "Математическая модель прогнозирования запаса древостоя"/ или рассчитывается по уравнению

$$\Delta H = 1000 \Delta D (aD_t^3 + bD_t^2 + cD_t + d) \dots /4/$$

ΔH - суммарный прирост высоты за период t , м;

ΔD - суммарный прирост диаметра за период t , м;

D_t - средний диаметр древостоя в конце периода t , м.

Значение коэффициентов a, b, c, d приведены в вышеупомянутой статье.

По сумме площадей сечений древостоя G и средней высоте H в начале периода по формуле / 2/ вычисляется запас в начале периода, необходимый для использования уравнения /1/.

Для определения процента текущего древесного прироста в начале периода необходим абсолютный текущий прирост, вычисляемый по уравнению

$$z_v = k_2 G \left[\frac{z_D (H - 2z_H + 4)}{\frac{D}{2}} + z_H \right] \dots /5/$$

где численные значения величин G, H, D известны из предыдущих вычислений, а для сосны $k_2 = 0,39$, для ели

$k_2 \neq 0,40$, для березы $k_2 = 0,38$. Текущий прирост диаметра перед выполнением хозяйственного мероприятия Z_D определяется вышеупомянутым образом, а прирост высоты за это время Z_H по таблице или по уравнению /4/, заменяя в уравнении ΔD на Z_D . После определения процента текущего древесного прироста перед выполнением хозяйственного мероприятия P_v и коэффициента k по уравнению /1/ определяется положение точки D , т.е. запас, который был бы при отсутствии хозяйственного мероприятия. Дополнительный древесный прирост получают отнимая этот запас от наличного запаса в конце периода.

Если обработка данных производится ручным способом, для прогнозирования точки D следует применить выражение

$$v_t = \alpha v \dots \dots /6/$$

α - коэффициент, зависящий от величины периода времени t и процента текущего древесного прироста в начале этого периода, определяется по таблице

I

В случае однократного обмера в конце периода методика полевых и вычислительных работ несколько сложнее, чем при двукратном обмере в начале и конце периода. Однако при использовании дискретных или аналоговых электронно-вычислительных машин эта разница незначительна.

Какую из вышеописанных методик выбрать для опре-

Таблица I

Значения коэффициента α

P_v	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9
1	1,0010	1,0020	1,0030	1,0040	1,0050	1,0059	1,0069	1,0079	1,0089
2	1,0020	1,0040	1,0060	1,0080	1,0100	1,0119	1,0139	1,0159	1,0179
3	1,0029	1,0059	1,0088	1,0117	1,0147	1,0176	1,0206	1,0235	1,0265
4	1,0038	1,0077	1,0116	1,0155	1,0194	1,0233	1,0273	1,0312	1,0352
5	1,0048	1,0096	1,0144	1,0192	1,0241	1,0299	1,0339	1,0388	1,0437
6	1,0057	1,0114	1,0172	1,0229	1,0287	1,0346	1,0404	1,0463	1,0522
7	1,0066	1,0132	1,0198	1,0265	1,0332	1,0400	1,0468	1,0537	1,0605
8	1,0074	1,0150	1,0225	1,0301	1,0377	1,0454	1,0532	1,0609	1,0688
9	1,0083	1,0167	1,0251	1,0336	1,0422	1,0507	1,0594	1,0681	1,0769
10	1,0091	1,0183	1,0276	1,0370	1,0464	1,0560	1,0656	1,0752	1,0850

Таблица I
/ продолжение/

P _v t	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	1,0099	1,0198	1,0297	1,0396	1,0496	1,0595	1,0694	1,0793	1,0892	1,0991
2	1,0197	1,0397	1,0598	1,0801	1,1006	1,1213	1,1422	1,1633	1,1846	1,2060
3	1,0295	1,0595	1,0902	1,1214	1,1532	1,1856	1,2186	1,2522	1,2864	1,3212
4	1,0391	1,0794	1,1208	1,1634	1,2072	1,2522	1,2985	1,3460	1,3949	1,4450
5	1,0487	1,0992	1,1517	1,2062	1,2627	1,3213	1,3821	1,4450	1,5103	1,5778
6	1,0583	1,1191	1,1828	1,2496	1,3196	1,3928	1,4692	1,5492	1,6327	1,7200
7	1,0675	1,1388	1,2142	1,2938	1,3778	1,4665	1,5600	1,6586	1,7625	1,8719
8	1,0767	1,1585	1,2457	1,3385	1,4374	1,5426	1,6545	1,7734	1,8998	2,0339
9	1,0858	1,1781	1,2773	1,3839	1,4983	1,6210	1,7526	1,8936	2,0446	2,2062
10	1,0948	1,1977	1,3091	1,4298	1,5604	1,7017	1,8544	2,0192	2,1972	2,3892

деления влияния соответствующего мероприятия на биоценоз, зависит от конкретных условий решаемой задачи.

Литература

Лица И.Я. Математическое моделирование некоторых проявлений роста деревьев в лесных сообществах.

Автореферат канд. дисс. Рига, 1968.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОЛИФЕРАТИВНОГО ПУЛА В АПИКАЛЬНОЙ
МЕРИСТЕМЕ КОРНЕЙ МАТЕМАТИЧЕСКИМ МЕТОДОМ

Пролиферативный пул — отношение числа клеток, находящихся в активном митотическом цикле, к общему числу клеток популяции. Это важнейший показатель пролиферативной активности ткани.

Клетки, находящиеся в интерфазе митотического цикла, морфологически не отличаются от клеток, которые вышли из цикла и находятся в начальных стадиях дифференцировки /Jensen, Kavaljian, 1958/. Поэтому непосредственно на препаратах подсчитать долю пролиферирующих клеток не представляется возможным.

Косвенно, методом радиоавтографии, пролиферативный пул можно установить в тканях животных. При введении в организм меченого предшественника синтеза ДНК, он включается только в те клетки, которые проходят S-период митотического цикла. Если достаточно продолжительное время вводить радиоактивный предшественник, у этих объектов метка включается во все те ткани, которые проходят митотический цикл и доля меченных клеток равняется пролиферативному пулу /Kisielowski, Baserga, Lisso, 1961; Mendelsohn, 1962/.

Для определения пролиферативного пула в популяции растительных клеток этот метод, однако, не всегда

применим. Дело в том, что у растений очень часто наблюдается синтез ДНК в клетках, которые вышли из митотического цикла и проходят полиплоидизацию, связанную с дифференцировкой / Woodstock, Skoog, 1962; Тицу, 1967 и др. /

В частоящей работе предлагается метод для определения пролиферативного пула в разных участках апикальных меристем корней, скорость растяжения и деления клеток которых не меняется во время эксперимента, т.е. в меристемах, которые представляют собой стационарные системы достаточно продолжительное время.

Методика и материал

Рост корней в длину осуществляется вследствие деления и растяжения клеток в апикальной меристеме и растяжения клеток в зоне растяжения. У самого кончика тела корня расположены инициальные клетки, которые делясь дают начало всем остальным клеткам корня. Клетки, возникшие от инициалей, постепенно удаляясь от них, проходят ряд митотических циклов, после чего вступают в фазу роста растяжением, т.е. начиная от кончика, вдоль продольной оси корня, можно проследить все стадии роста и развития клеток. Подобная организация процессов роста позволяет аналитически корень приравнять оси, начало которой / L_0 / находится на границе между чехликом и кончиком тела корня, и характеризовать каждую точку вдоль корня по ее расстоянию L от L_0 .

Любую точку вдоль продольной оси корня характеризу-

ет также время t , которое прошло с момента времени θ , когда эта точка находилась вблизи у кончика тела корня / понятно, что точка не передвигается вдоль продольной оси корня и отсчитывать время t от нее нельзя, поскольку оно равно бесконечности. Время t можно отсчитывать от любой другой точки, которая расположено базально от L . В данной работе за точку отсчета времени t мы выбрали расстояние $L = 100$ мк/.

Т.е. можно считать, что

$$L = f_1 (t, \theta) \quad / 1 /$$

Поскольку мы рассматриваем случай, когда процессы роста в меристеме не меняются с возрастом корня, допустимо отсчитывать время t для всех клеток меристемы от одного и того же момента времени $t_0 = 0$ /2/. При этом условии зависимость /1/ будет иметь вид

$$L = f_2 (t) \quad / 3 /$$

Правомерными при этом будут также зависимости

$$N = f_3 (L) = f_4 (t) \quad / 4 /$$

$$T = f_5 (L) = f_6 (t) \quad / 5 / .$$

где N - количество клеток в продольном ряду апикального участка L ;

T - продолжительность митотического цикла.

Зависимости /3/, /4/, и /5/ были вычислены ранее /Балодис, Иванов, 1969/ для эпидермиса, экзодермы. внешнего слоя мезодермы и перицикла корней кукурузы и пшеницы, характер роста у которых не менялся во время экспери-

мента.

При рассматриваемом, стационарном состоянии меристемы величина N постоянна в любом апикальном участке корня L . Это можно объяснить лишь тем, что каждая новая клетка, которая вследствие деления возникает в апикальном участке, вытесняет из него базальную клетку. Эта особенность деления клеток в рассматриваемых апикальных меристемах позволяет вычислить R - скорость выхода клеток из апикального участка L , или же скорость образования клеток за промежуток времени t_0, t :

$$R = \frac{dN}{dt} \quad / 6 /.$$

Если R известна, не трудно подсчитать, сколько клеток ΔN_t прошли точку L , соответствующую моменту времени t , за промежуток времени T , равный продолжительности митотического цикла:

$$\Delta N_t = R \cdot T \quad / 7 /.$$

Все клетки, которые в точке L находились в митотическом цикле, разделяется за время T . Вследствие деления клеток за это время произойдет увеличение скорости образования клеток на величину ΔR , т.е. к моменту времени $t + T$ она будет равна $R + \Delta R$. Количество клеток ΔN_t , которое образовалось за промежуток времени T будет

$$\Delta N_t = \Delta R \cdot T \quad / 8 /.$$

Поскольку N_t равняется и количеству клеток, которое

проходя точку L находились в митотическом цикле, можно высчитать пролиферативный пул /P/ для данной точки:

$$P = \frac{\Delta N_r}{\Delta N_t} = \frac{\Delta R}{R} \quad / 9 /$$

Результаты и обсуждение .

Результаты вычисления скорости образования клеток в зависимости от времени представлены на рис .I-2. Как видно по графикам, $\ln R$ у всех исследованных тканей практически находится в линейной зависимости от t в течение всего исследуемого времени нахождения клеток в зоне деления, т.е.

$$\ln R = \alpha t + \ln R_0 \quad / 10 /$$

где R_0 - скорость образования клеток в момент времени t_0 ,

α - коэффициент.

Рисунки I и2 показывают также, что после выхода клеток из зоны деления, скорость образования клеток становится постоянной и представляет собой скорость образования клеток во всей зоне деления.

Подобный характер зависимости $\ln R$ от t значительно облегчает вычисление пролиферативного пула. По зависимостям /9/ и /10/ видно, что для тех участков корня, где происходит вступление клеток в митотический цикл

$$P = \frac{R_0 e^{\alpha(t+T)} - R_0 e^{\alpha t}}{R_0 e^{\alpha t}} = e^{\alpha T} - 1 \quad / 11 /$$

Рис. I. Изменение логарифма скорости образования клеток в зависимости от времени / t / в корнях кукурузы. \circ - эпидермис; \bullet - экзодерма; \ominus - - - - внешний слой мезодермы; \bullet - - - - перицикл. Для более наглядного изображения по оси ординат передвинуты все точки экзодермы на + 30 единиц и все точки перицикла на -40 единиц.

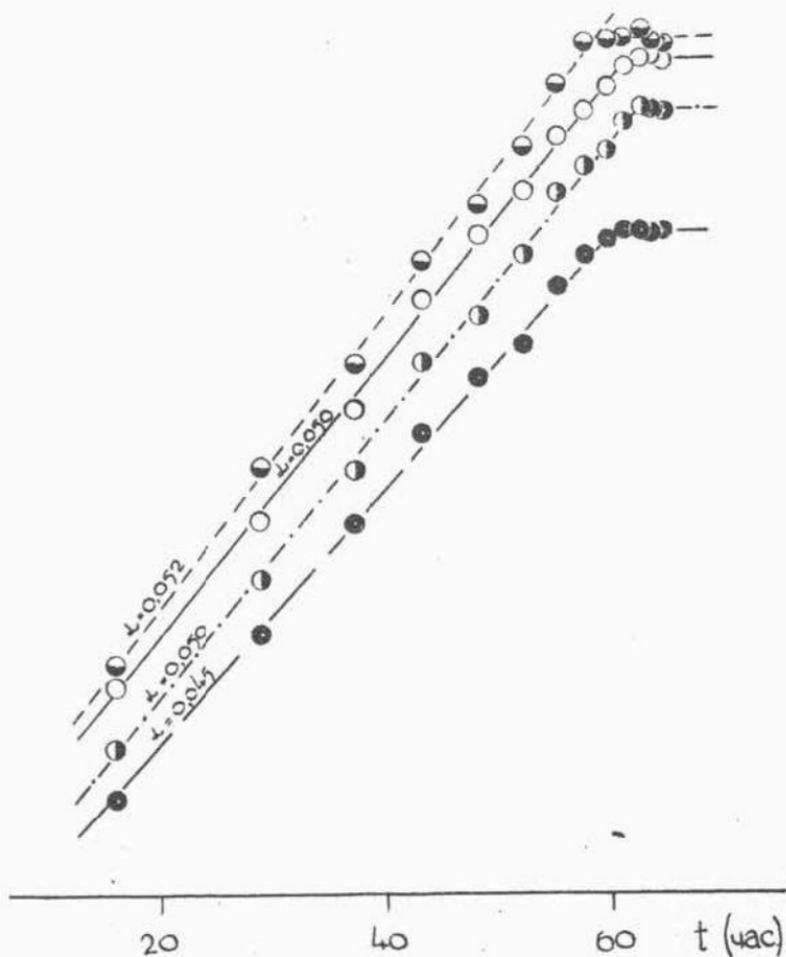
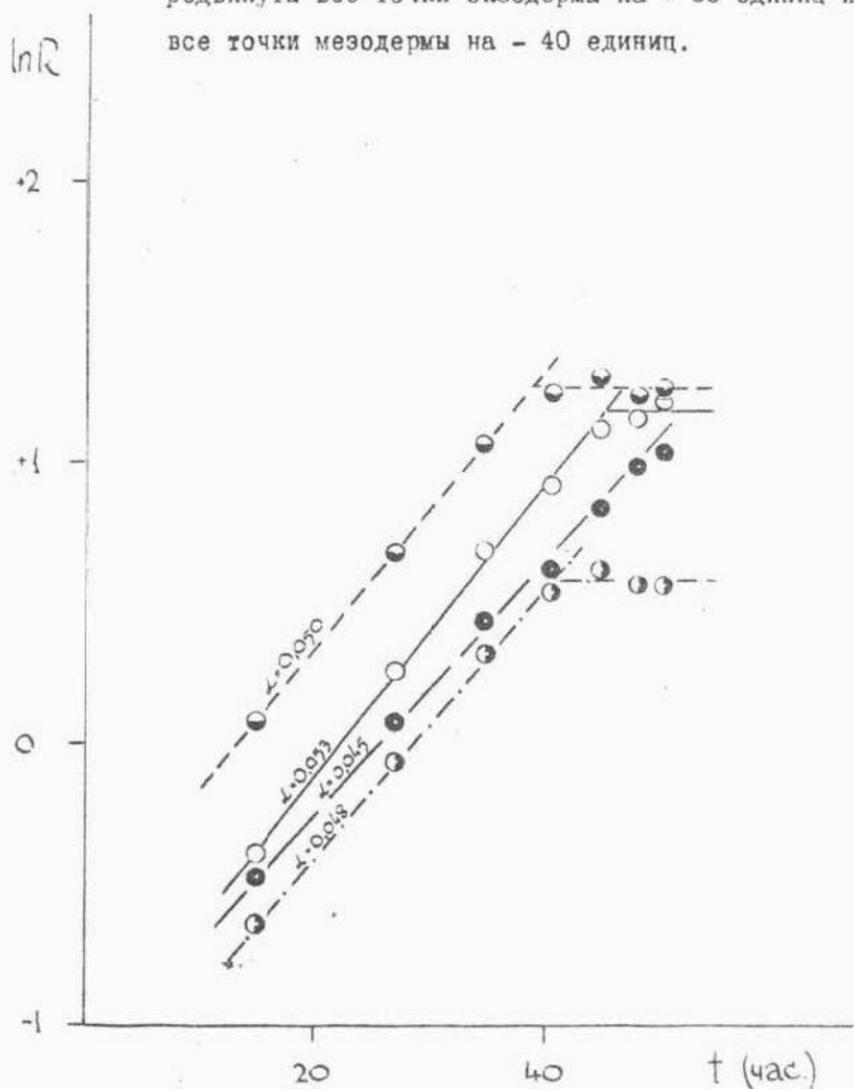


Рис.2. Изменение логарифма скорости образования клеток $\ln R$ в зависимости от времени t в корнях пшеницы. Обозначения те же, что на рис. I. Для более наглядного изображения по оси ординат передвинуты все точки экзодермы на + 30 единиц и все точки мезодермы на - 40 единиц.



а для участков, где клетки не вступают в митотический цикл

$$P = \frac{R_0 e^{\alpha t_0} R_0 e^{\alpha t}}{R_0 e^{\alpha t}} = e^{\alpha(t_0 - t)} - 1 \quad /12/$$

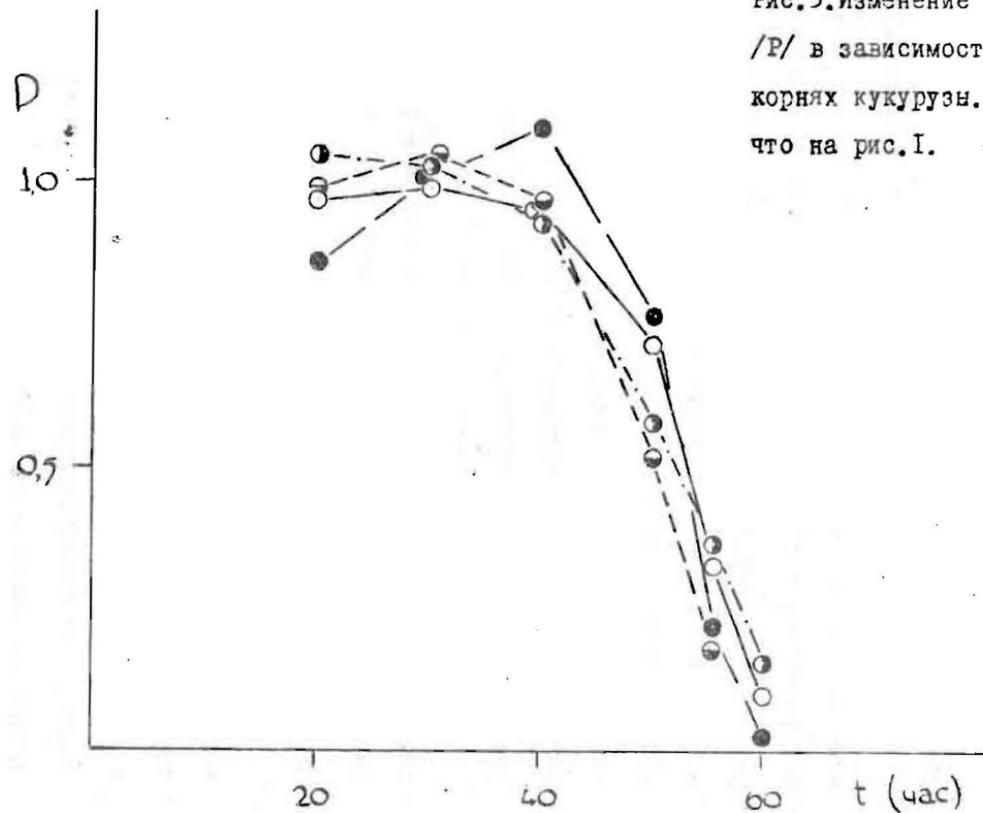
где t_0 - момент времени, когда скорость образования клеток становится постоянной.

Результаты вычисления пролиферативного пула представлены на рис. 3-4. Как показывают графики, во всех тканях корней кукурузы до $t = 40$ час. делится подавляющее большинство клеток. Далее, до 50 час. происходит некоторое падение P , которое объясняется небольшим уменьшением продолжительности митотического цикла при неменяющейся относительной скорости образования клеток. Дальнейшее уменьшение P происходит вследствие того, что прекращается вступление клеток в митотический цикл.

В корнях пшеницы P выше 0,85 во всех тканях до тех пор, пока происходит вступление клеток в митотический цикл; после того, как оно прекращается, наблюдается быстрое падение P до нуля.

Результаты расчетов, проведенные по изложенному методу, подтверждаются ранее опубликованными данными о том, что в средней части меристемы все клетки делятся, а в базальной области зоны митозов имеются клетки, которые вышли из митотического цикла. Эти данные были получены при анализе гистограмм длин клеток и митотических клеток в разных участках корней /Балодис, Иванов, 1969/

Рис. 3. Изменение пролиферативного пула /P/ в зависимости от времени /t/ в корнях кукурузы. Обозначения те же, что на рис. 1.



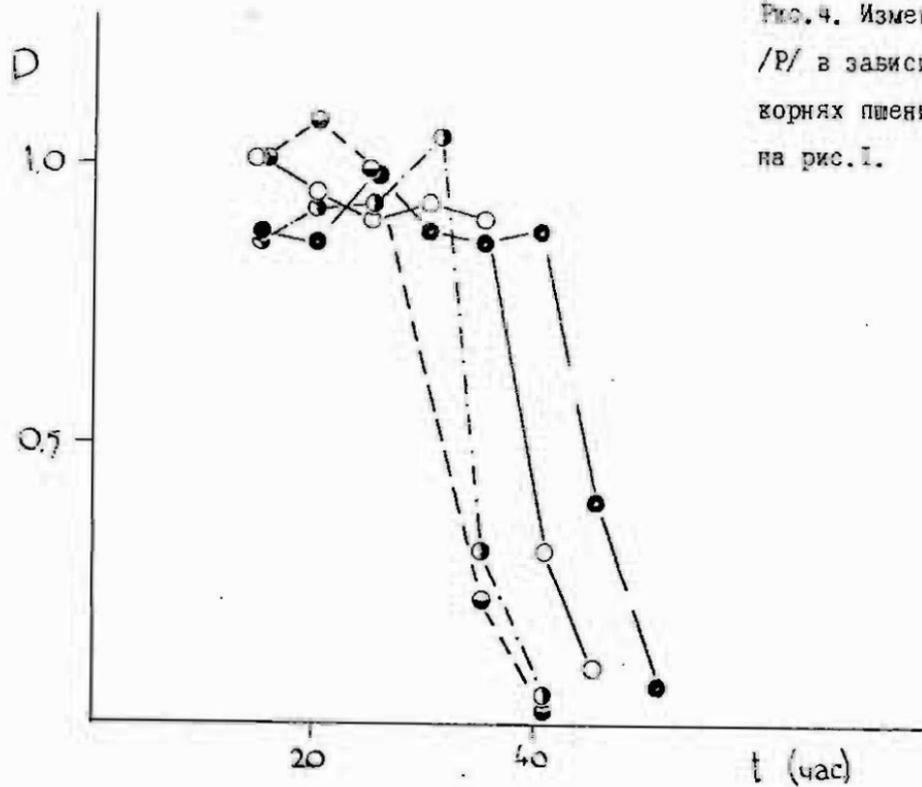


Рис. 4. Изменение пролиферативного пула P в зависимости от времени t в корнях пшеницы. Обозначения те же, что на рис. 1.

Ранее было показано, что в базальной половине зоны митозов тканей корней кукурузы и пшеницы происходит падение митотического индекса /Балодис, 1968/. Данные, полученные в настоящей работе позволяют сделать вывод, что причиной падения митотического индекса является выход клеток из митотического цикла.

Изложенные в настоящей работе принципы определения пролиферативного пула позволяют вычислить и долю клеток в разных периодах митотического цикла, если известна продолжительность периодов. Для примера рассмотрим определение доли клеток в S -периоде. Клетки, которые проходят точку будучи в этом периоде, начнут делиться после того, как разделится все клетки, которые были в митозе /обозначим продолжительность митоза буквой \tilde{t} / и клетки, которые были в G_2 -периоде / продолжительность этого периода - t_{G_2} /, т.е. в моменте времени $t + \tilde{t} + t_{G_2}$. Закончат деление эти клетки через время t_s , равное продолжительности S -периода. Аналогично зависимости /9/, доля клеток в S -периоде / P_s / будет равна

$$P_s = \frac{\Delta R_s}{R} \quad / 13 /.$$

где R_s - прирост скорости образования клеток за промежуток времени $t + \tilde{t} + t_{G_2}$; $\Delta + \tilde{t} + t_{G_2} + t_s$ и соответственно формуле /II/

$$P_s = e^{-\lambda(t + \tilde{t} + t_{G_2})} (e^{\lambda t_s} - 1) \quad / 14 /.$$

Подобным образом вычисляется и доля клеток в остальных периодах митотического цикла.

Литература

1. Балодис В.А. Некоторые закономерности распределения митозов в кончике корня.-Цитология, 10, 11, 1968.
2. Балодис В.А., Иванов В.Б. Изучение размножения клеток в корнях при переходе от меристемы в зону растяжения. -Цитология II / в печати/, 1969.
3. Тицу Х. Активность митоза и синтеза ДНК в корневой меристеме диплоидной ржи (*Secale cereale* L.).- *Studii si cercetari biol. Ser. bot.*, 19. 1967, Nr.1.
4. Jensen W.A. and Kavaljian L. An analysis of cell morphology and periodicity of division in the root tip of *Allium cepa*.-*Amer. Journ. Bot.*, 45, Nr.5, 1958.
5. Kisielewski W.E., Baserga R. and Lisco H. Trinitiated thymidine and the study of tumors.- *Atompraxis*, 7. 1961, Nr.3.
6. Mendelsohn M.L. Autoradiographic analysis of the proliferation in spontaneous breast cancer of C3H mouse. III. The growth fraction.- *Journ. Natl. Cancer Inst.*, 28, 1962, Nr.5.
7. Woodstock L.W., Skoog P. Distribution of growth, nucleic-acids, and nucleic-acid synthesis in seedling roots of *Zea mays*.-*Amer. Journ. Bot.*, 49. 1962, Nr.6.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
И.Лиєпа, А.Мауринь. Об основных этапах математического моделирования	5
И.Лиєпа, О.Баранов. Программа составления линейных регрессионных моделей	15
А.Мауринь, И.Лиєпа, А.Дрике. Математическая модель для прогнозирования семеношения тсуги канадской и ели сербской	21
М.Авена, Г.Поспелова. Опыт применения коэффициента дивергенции	37
Г.Поспелова, М.Авена. Определение диагностической ценности морфологических признаков	48
И.Лиєпа. Математическая модель прогнозирования запаса древостоя	71
И.Лиєпа. К оценке эффекта воздействия на лесной биоценоз	81
Э.Балодис. Определение пролиферативного пула в апикальной меристеме корней математическим методом	92

МОДЕЛИРОВАНИЕ В БОТАНИКЕ

Ученые записки, том 122

Редактор Г.Поспелова
Корректор А. Дрике

Подписано к печати 09. 01.70 ЯТ 12022 Зак. №183.
Ф/б. 60x84/16. Писчая № 1. Физ.п.л. 6,8. Уч. и.л. 4,5.
Тираж 300 экз. Цена 46 коп.

Отпечатано на ротапринте, г.Рига-Ц, бульв. Райнса, 19.
Латвийский государственный университет им.Петра Стучки.

32247

44 / 1368

ЦЕНА 48 коп.

LATVIJAS UNIVERSITĀTES BIBLIOTĒKA



0508044260