

Научная статья
УДК 582.475:581.45:57.087(470.13)
DOI: 10.37482/0536-1036-2024-3-73-91

Иглоподобные листовые органы хвойных. Часть I. Моделирование периметра поперечного сечения иглы

С.И. Тарасов, канд. биол. наук; *ResearcherID*: [A-7112-2016](https://orcid.org/0000-0003-2081-5090),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2081-5090>

Н.В. Герлинг[✉], канд. биол. наук; *ResearcherID*: [Q-2273-2015](https://orcid.org/0000-0001-5224-8452),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5224-8452>

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, ул. Коммунистическая, д. 28,
г. Сыктывкар, Россия, 167982; tarasov@ib.komisc.ru, gerling@ib.komisc.ru[✉]

Поступила в редакцию 14.07.22 / Одобрена после рецензирования 10.10.22 / Принята к печати 12.10.22

Аннотация. Несмотря на наличие измерительных систем, позволяющих оценивать площадь поверхности листовых органов высших растений, потребность в простых стандартных методах определения этого показателя остается для физиологов растений актуальной. В основе построенных на геометрии отдельной хвоинки методов оценки площади поверхности иглоподобных листовых органов хвойных лежит общий принцип – вычисление площади поверхности хвоинки как произведения ее длины на периметр ее поперечного сечения. Это делает периметр поперечного сечения одним из наиболее важных параметров, необходимых для характеристики площади поверхности хвоинки. Сильная изменчивость данного параметра от вида обуславливает необходимость разработки индивидуальных моделей поперечного сечения отдельных хвоинок. Цель исследования – создать универсальную модель оценки периметра поперечного сечения иглы, не зависящую от видовой принадлежности дерева. Для практической реализации поставленной цели был предложен метод оценки периметра поперечного сечения иглы, основанный на известном факте, что любая замкнутая линия трансформируема в эквивалентную окружность, при этом длина замкнутой линии не изменяется. Периметр эквивалентной окружности может быть связан с параметрами геометрической фигуры до трансформации. Такой подход позволяет связать ширину и толщину поперечного сечения иглы с его периметром. Разработанная универсальная модель поперечного сечения иглы была верифицирована на поперечных срезах хвои пихты сибирской (*Abies sibirica* L.) и можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.). Образцы хвои указанных древесных растений отобраны в чернично-сфагновом ельнике в бореальной зоне северо-востока европейской части России (Княжпогостский район, Республика Коми). Статистический анализ показал значимость и адекватность модели. Она может применяться для оценки периметра игл хвойных независимо от их видовой принадлежности. При этом точность оценки сравнима с точностью непосредственного измерения периметра методом кусочно-линейной аппроксимации.

Ключевые слова: хвойные, площадь поверхности иглы, периметр поперечного сечения иглы, эквивалентный радиус, моделирование

Благодарности: Работа выполнена в рамках темы НИР «Зональные закономерности динамики структуры и продуктивности первичных и антропогенно измененных фитоценозов лесных и болотных экосистем европейского Северо-Востока России» (№ госрегистрации – 122040100031-8).

Для цитирования: Тарасов С.И., Герлинг Н.В. Иглоподобные листовые органы хвойных. Часть I. Моделирование периметра поперечного сечения иглы // Изв. вузов. Лесн. журн. 2024. № 3. С. 73–91. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-3-73-91>

Original article

Needle-Like Leaf Organs of Conifers. Part I. Modeling the Needle Cross-Section Perimeter

Sergey I. Tarasov, Candidate of Biology; ResearcherID: [A-7112-2016](https://orcid.org/0000-0003-2081-5090).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2081-5090>

Natal'ya V. Gerling[✉], Candidate of Biology; ResearcherID: [Q-2273-2015](https://orcid.org/0000-0001-5224-8452).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5224-8452>

Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, ul. Kommunisticheskaya, 28, Syktyvkar, 167982, Russian Federation; tarasov@ib.komisc.ru, gerling@ib.komisc.ru[✉]

Received on July 14, 2022 / Approved after reviewing on October 10, 2022 / Accepted on October 12, 2022

Abstract. Despite the availability of measuring systems for estimating the surface area of leaf organs of higher plants, the need for simple standard methods for determining this indicator area remains relevant for plant physiologists. The methods for estimating the surface area of needle-like leaf organs of conifers, based on the geometry of an individual needle rest on the general principle of calculating the needle surface area as the product of its length by the perimeter of its cross-section. This makes the cross-section perimeter one of the most important parameters needed to characterize the needle surface area. The strong variability of this parameter depending on the species necessitates the development of individual models of the cross-section of individual needles. The aim of this study has been to create a universal model for estimating the needle cross-section perimeter, irrespective of the tree species. For the practical implementation of the aim, a method was proposed for estimating the perimeter of the needle cross-section, based on the well-known fact that any closed line is transformable into an equivalent circle, while the length of the closed line does not change. The perimeter of the equivalent circle can be related to the parameters of the geometric figure before the transformation. This approach allows us to relate the width and thickness of the needle cross-section to its perimeter. The developed universal model of the needle cross-section has been verified on cross-sections of Siberian fir (*Abies sibirica* L.) and common juniper (*Juniperus communis* L.) needles. The samples of needles of these woody plants have been collected from a bilberry-sphagnum spruce forest in the boreal zone of the north-east of the European part of Russia (Knyazhpogostkiy district, the Komi Republic). Statistical analysis has shown the significance and adequacy of the model. It can be used to assess the perimeter of coniferous needles, irrespective of their species. In this case, the accuracy of perimeter estimation is comparable to the accuracy of direct perimeter measurement by the piecewise linear approximation method.

Keywords: conifers, needle surface area, needle cross-section perimeter, equivalent radius, modelling

Acknowledgements: The work was carried out within the framework of the research topic “Zonal Patterns of the Dynamics of the Structure and Productivity of Primary and Anthropogenically Modified Phytocenoses of Forest and March Ecosystems of the European North-East of Russia” (state registration no. 122040100031-8).



For citation: Tarasov S.I., Gerling N.V. Needle-Like Leaf Organs of Conifers. Part I. Modeling the Needle Cross-Section Perimeter. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2024, no. 3, pp. 73–91. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-3-73-91>

Введение

Анализ поперечных срезов игл хвойных разных видов показывает, что форма плоских фигур, которые соответствуют поперечным сечениям игл, в большинстве случаев отличается от формы фигур, изучаемых в геометрии, т. е. соответствующие поперечным сечениям игл фигуры не могут быть описаны конечным числом прямых линий, как, например, ромб, или плавной кривой, как эллипс. Разнообразие форм игл хвои в зависимости от видовой принадлежности, морфологической структуры, экологических условий и возраста детерминирует существенную вариабельность формы их сечений [13, 14].

В основе методов оценки площади поверхности отдельной хвоинки, построенных на ее геометрии, лежит общий принцип – определение площади как произведения длины хвоинки на периметр ее поперечного сечения. В то же время поперечное сечение – наиболее изменчивая характеристика иглы по видам. Многообразие форм иглоподобных листовых органов голосеменных [4] обуславливает многообразие методик оценки поперечного сечения игл [1].

Например, для сосны (*Pinus sylvestris* L.) поперечное сечение отдельной иглы аппроксимируется полукругом [16]. Исходя из этого предположения, периметр поперечного сечения хвоинки оценивается как

$$P = 2r + \pi r,$$

где r – радиус иглы (половина ширины).

В [5] принимается, что поперечное сечение хвои черной ели (*Picea mariana* Mill.) представляет собой ромб с отношением диагоналей $r = 1,5$; поперечное сечение хвои сосны обыкновенной (*Pinus banksiana* Lamb.) – гемизэллипс (эллипс, разделенный пополам вдоль длинной оси a) с отношением осей $r = 1,5$. Соответственно, периметр ромба определяется как $P = \sqrt{r^2 + 1}$, гемизэллипса – как $P = r + \frac{\pi}{2} \left(\frac{r^2 + 1}{2} \right)^{0,5}$. Периметр поперечного сечения хвоинки сосны в [2] оценивается по формуле $P = \frac{\pi}{2}(1,137b + a)$, ели – по формуле $P = 2\sqrt{a^2 + b^2}$, где a, b – толщина и ширина хвои соответственно.

Если поперечное сечение хвоинки непостоянно по ее длине, то хвоинку разделяют на несколько частей, площади поверхностей которых затем суммируются [3, 12]. Например, для периметра сечения хвоинки лиственницы в [3] предлагается несколько вариантов расчета в зависимости от формы поперечного сечения хвоинки:

$$P = 2,1\sqrt{a^2 + b^2}; P = 2,06\sqrt{a^2 + b^2}.$$

Следует отметить, что для игл, форма поперечного сечения которых близка к геометрической фигуре, например *Cedrus libani* или *P. cembroides* var. *monophylla* [14], необходимости в разработке специальных методов оценки периметра нет. Периметр поперечного сечения таких игл вычисляется по известным формулам.

При значительном разнообразии форм игл хвойных разработка методов оценки периметров поперечного сечения игл, зависящих от вида, непродуктивна, что обуславливает актуальность разработки общего универсального метода. Цель данной работы – создать универсальную модель оценки периметра поперечного сечения иглы, не зависящую от видовой принадлежности дерева.

Объекты и методы исследования

Отбор образцов хвои пихты сибирской (*Abies sibirica* L.) с целью оценки площади поверхности листовой пластинки проводили в чернично-сфагновом ельнике, расположенном в бореальной зоне северо-востока европейской части России (Княжпогостский район, Республика Коми; 62°16'03" с. ш. 50°41'07" в. д.). Из побегов 1–3-го годов развития из средней части кроны 10 деревьев пихты сибирской, входящих в 1-й ярус древостоя, было отобрано 30 экземпляров хвои.

Взятие образцов хвои можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) проводили в чернично-сфагновом ельнике, расположенном там же. 30 образцов хвои отбирали из побегов 1–3-го годов развития из средней части кроны 10 здоровых кустов можжевельника обыкновенного. Хвою 2-го года развития для препарирования выбирали случайным образом.

В рамках разработанной методики для оценки площади поверхности единичной хвоинки измеряли ширину в средней части W , толщину T и длину L хвоинок. Ширину – измерительной лупой ЛИ-3-10× (ГОСТ 25706–83), длину – измерительной линейкой (ГОСТ 427–75), погрешность в обоих случаях – $\pm 0,5$ мм. Далее каждую хвоинку разрезали на сегменты, поперечные срезы хвои готовили на микротоме МЗП-01 («Техном», Россия). Длина сегмента равнялась толщине гистологического среза (50 мкм). Каждый 10-й сегмент отдельной хвоинки для можжевельника и 20-й сегмент для пихты использовали при дальнейших измерениях: всего было отобрано 457 гистологических срезов хвои можжевельника и 686 – пихты. Готовые препараты просматривали в световом микроскопе Axiovert 200 M (Karl Zeiss, Германия) и фотографировали. Фото съемку производили цифровой камерой AxioCam ERc 5s (Carl Zeiss, Германия). Измерение морфометрических параметров (ширины W_i , толщины T_i и периметра P_{ri} сегмента проводили на полученных фотоснимках с использованием программы Carl Zeiss Vision (Carl Zeiss, Германия), погрешность измерения длины – $\pm 0,05$ мкм. Периметр поперечного сечения иглы аппроксимировался кусочно-линейной функцией.

Теоретические предпосылки. В биологии изменения формы, связанные с размерами изучаемого объекта (или зависимость формы от размера), рассматриваются в рамках общей теории переменных размера и формы. Изменения формы, сопровождающие изменение размеров, происходят у многих видов организмов и являются предметом аллометрии. Форма всегда связана с различными переменными размера [18]. Эта связь выражается зависимостью некоторой переменной формы от некоторой переменной размера. Любая форма сечения иглы может быть описана в терминах выбранных переменных формы и размера. Соответственно, выбор переменных размера и формы является важной частью аллометрического исследования.

Переменная размера. Будем называть формой поперечного сечения иглы (или просто формой сечения) геометрическую фигуру, описываемую замкну-

той кривой, являющейся границей (контуром) плоской фигуры, совпадающей с этим сечением. Фигура, имеющая замкнутый контур, однозначно определяется формой и длиной периметра либо формой и ее площадью [20]. Поскольку в контексте поставленной проблемы интерес представляет длина периметра поперечного сечения иглы, то в качестве переменной размера естественно выбрать периметр.

Плоская кривая, описывающая периметр поперечного сечения иглы произвольной формы, путем жесткой трансформации (т. е. при неизменном периметре (длине) контура) может быть преобразована в окружность с эквивалентным радиусом (рис. 1) [20].

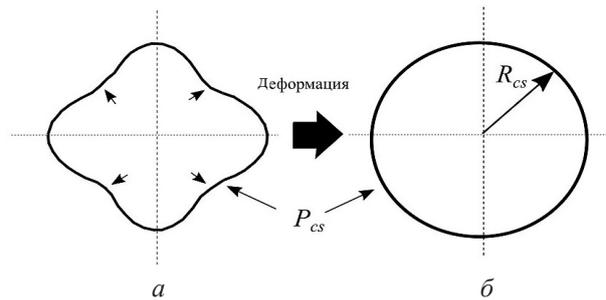


Рис. 1. Модель поперечного сечения иглы до и после трансформации: *a* – условное поперечное сечение хвоинки до трансформации, короткими стрелками внутри поперечного сечения обозначено направление деформации; *б* – круг, полученный в результате трансформации, с длиной окружности, равной периметру поперечного сечения иглы (P_{cs} – периметр поперечного сечения иглы; R_{cs} – эквивалентный радиус поперечного сечения)

Fig. 1. The model of the needle cross-section before and after transformation: *a* – conventional cross-section of the needle before transformation, short arrows inside the cross-section indicate the direction of deformation; *б* – circle obtained as a result of transformation, with the circumference equal to the needle cross-section perimeter (P_{cs} – needle cross-section perimeter; R_{cs} – cross-section equivalent radius)

Если периметр равен P_{cs} , то эквивалентный радиус поперечного сечения

$$R_{cs} = \frac{P_{cs}}{2\pi}. \quad (1)$$

Из (1) следует, что эквивалентный радиус, так же как и периметр, является однозначной характеристикой любой кривой – границы сечения иглы – и может быть выбран в качестве переменной размера сечения иглы.

Переменная формы. Наиболее эффективным способом количественного описания форм биологических объектов считается метод опорных точек, которые располагают на изучаемом объекте в соответствии с каким-либо его свойством [7, 18]. Для сечений игл опорными точками удобнее выбрать точки, наиболее удаленные от других [7], или экстремальные, поскольку наличие экстремальных точек прослеживается для любой формы сечения. Однако выбор таких точек для сечений игл хвойных неоднозначен.

Наиболее просто определяются опорные точки для симметричных форм сечения (рис. 2, *a*, *б*).

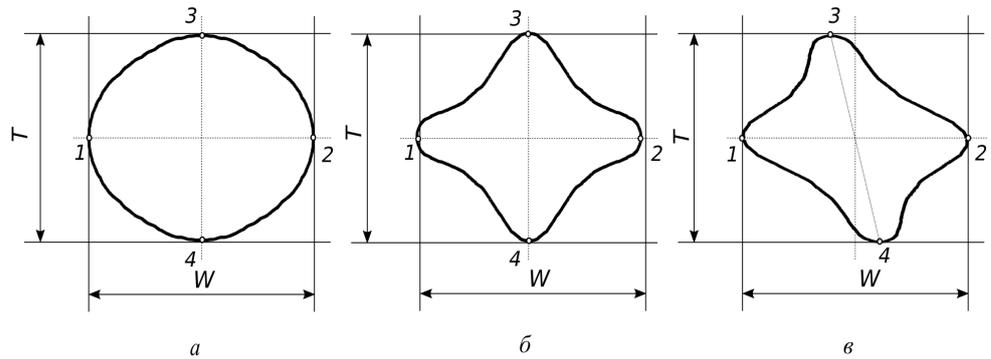


Рис. 2. Выбор опорных точек поперечного сечения иглы в зависимости от формы сечения: а, б – соответственно выпуклая и невыпуклая, симметричные относительно большой оси; в – невыпуклая, симметричная относительно центра тяжести

Fig. 2. The selection of reference points of the needle cross-section depending on its shape: а, б – convex and non-convex, respectively, symmetric with respect to the major axis; в – non-convex, symmetric with respect to the centre of gravity

Как правило, у сечения иглы симметричной формы можно выделить 4 экстремальных точки (рис. 2). Расстояние между наиболее удаленными точками 1 и 2 будем называть шириной иглы. Прямую, соединяющую данные точки, рассмотрим как большую ось. Параллельно большой оси можно провести 2 касательные прямые так, что весь контур сечения иглы будет располагаться между этими прямыми и иметь с ними, по крайней мере, по 1 общей точке. Общие точки пересечения контура сечения иглы с касательными прямыми выберем в качестве 2-й пары опорных точек (точки 3, 4 на рис. 2). Прямую, перпендикулярную большой оси и соединяющую данные точки, будем рассматривать как малую ось, расстояние между этими точками – толщина иглы.

На практике возможна ситуация, когда прямая, соединяющая 2-ю пару опорных точек, неперпендикулярна большой оси [14]. В таких случаях за толщину будем принимать расстояние между касательными (рис. 2, в).

Специальный случай представляют ладьеобразные сечения, характерные для игл с рельефной центральной жилкой внизу, вверху или по обе стороны, например у *Abies nordmaniana*, *A. arizonica*, *A. amabilis*, *Sciadopitys verticillata*, *Sequoiadendron giganteum* [14]. У сечений игл этих видов хвойных касательная, параллельная большой оси, имеет 2 общие точки с контуром и, соответственно, 2 опорные точки, т. е. вогнутость контура делает неопределенным понятие толщины сечения (рис. 3, б). В таких случаях трансформируем вогнутую часть контура сечения путем ее зеркального отражения относительно касательной, проведенной к опорным точкам исходной фигуры (рис. 3, в). Расстояние между крайними точками (точки 5, 6 на рис. 3, в) получившейся в результате трансформации фигуры будем считать толщиной.

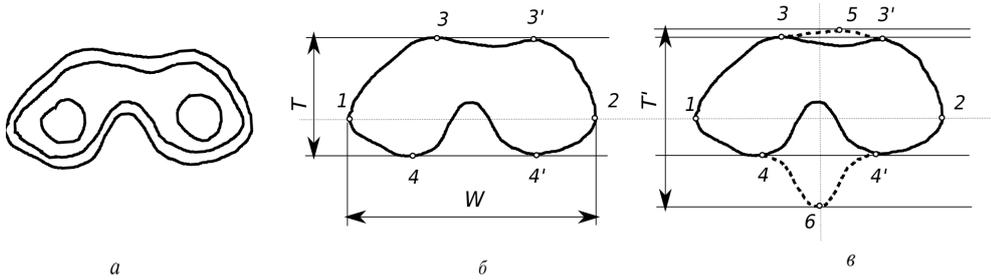


Рис. 3. Выбор опорных точек у видов хвойных, имеющих ладьеобразную форму поперечного сечения иглы: *a* – схематичное изображение сечения иглы *Sciadopitys verticillata* [14]; *б, в* – расположение опорных точек до и после трансформации соответственно
 Fig. 3. The selection of reference points for conifer species having a boat-shaped needle cross-section: *a* – schematic representation of a *Sciadopitys verticillata* needle cross-section [14]; *б, в* – location of reference points before and after transformation, respectively

Еще один специальный случай представляют формы сечений игл, симметричные относительно малой оси (рис. 4): у сечений такой формы опорные точки располагаются на одной прямой, которая совпадает с большой осью. Подобную форму сечения игл можно наблюдать у хвои некоторых видов сосны [15]. Наиболее удаленными в этом случае будут экстремальные точки *1* и *2*, расстояние между ними соответствует ширине иглы, а также точки *3* и *4*, расстояние между которыми – это толщина (рис. 4, *б*).

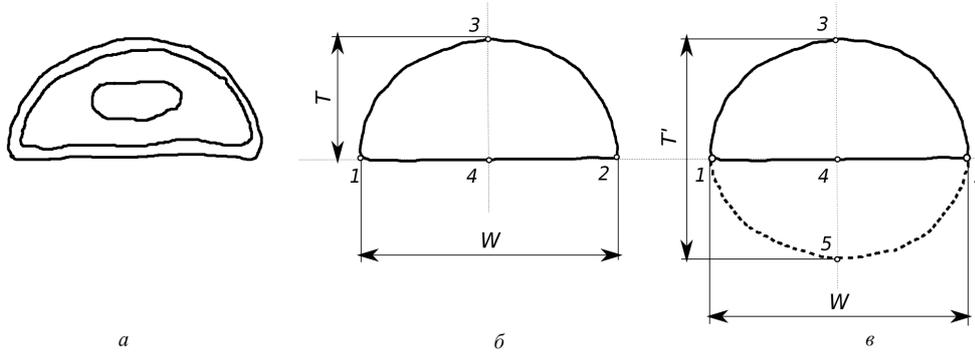


Рис. 4. Выбор опорных точек сечения игл у хвои некоторых видов сосны: *a* – схематичное изображение сечения иглы *Pinus sylvestris* [14]; *б, в* – расположение опорных точек до и после трансформации соответственно
 Fig. 4. The selection of reference points for the cross-section of needles in the needles of some pine species: *a* – schematic representation of a *Pinus sylvestris* needle cross-section [14]; *б, в* – location of reference points before and after transformation, respectively

Для того, чтобы оценка периметров таких сечений проводилась на основании общей модели, необходима следующая трансформация: кривая *1–3–2* зеркально отражается относительно большой оси, полученная фигура рассматривается как сечение иглы (рис. 4, *в*). Прямую, перпендикулярную большой оси и соединяющую опорные точки *3, 5*, будем рассматривать как малую ось, расстояние между этими точками – толщина иглы *T'*. Из построения следует, что $T' = 2T$. Если толщина трансформированной формы сечения меньше

ширины ($T' < W$), то переменная формы определяется по общей методике ($T'/W = 2T/W$), если больше, то как $W/T' = W/2T$. Эквивалентный радиус в этом случае находится по формуле

$$R_{cs} = \frac{P_{cs} - W}{\pi},$$

где P_{cs} – периметр фигуры 1–3–2–5.

Определив в соответствии с вышеизложенным опорные точки сечения иглы, можно для каждой формы сечения сопоставить толщину и ширину. Отношение толщины к ширине выберем в качестве безразмерной переменной формы [18].

Пределы изменчивости формы поперечного сечения иглы. Большинство форм сечения игл имеет 2 перпендикулярные оси симметрии. Частота встречаемости таких форм выше, чем асимметричных. В каждую симметричную форму сечения может быть вписан 4-угольник (ромб), в свою очередь, каждая симметричная форма сечения может быть вписана в эллипс (рис. 5).

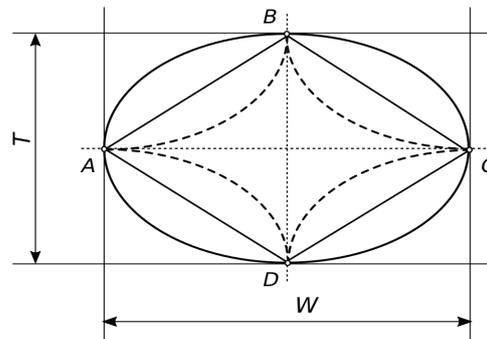


Рис. 5. Границы варибельности размеров периметра симметричных форм поперечного сечения игл хвойных

Fig. 5. The limits of variability of the perimeter dimensions of symmetric cross-sectional shapes of coniferous needles

Очевидно, что периметр ромба $ABCD$ является минимальным из периметров 4-угольников, которые можно вписать в эллипс так, чтобы их вершины совпадали с его опорными точками. С другой стороны, периметр эллипса является верхним пределом для периметров фигур, которые можно в него вписать. Если периметр вписанной фигуры превысит периметр эллипса, то это приведет к изменению положения экстремальных точек, размеров соответствующих им осей и, следовательно, периметра описанного эллипса. Почти все возможные контуры сечений игл будут ограничены периметром эллипса и фигуры, образованной симметричным отражением его дуг AB , BC , CD и DA относительно соответствующих ребер ромба (на рис. 5 данная фигура обозначена пунктирной линией). Пусть периметр эллипса равен P_e , а периметр ромба – P_r , тогда для периметра P_s симметричной формы сечения иглы справедливо:

$$P_r < P_s < P_e. \quad (2)$$

Так как длина полуосей выбрана произвольно, данное неравенство справедливо при любом отношении полуосей (при любом значении переменной формы).

Для форм поперечного сечения игл, не обладающих осевой симметрией, возможны 2 случая. Первый, когда оси сечения смещены относительно друг друга и симметрия формы сечения наблюдается относительно одной из них (рис. 6, а). В результате этого 4-угольник $ABCD$, вершины которого совпадают с

опорными точками, не является ромбом. Второй, когда одна из осей «разорвана» (рис. 6, в). Это также приводит к тому, что 4-угольник $ABCD$, вершины которого совпадают с опорными точками, не является ромбом. Нас интересует, как соотносятся периметры данных 4-угольников с периметрами ромба и эллипса.

Из построения очевидно, что оба случая тождественны, и достаточно рассмотреть периметры треугольников ABD и $A'BD$ – рис. 6, б (или ABC и $AB'C$ – рис. 6, з).

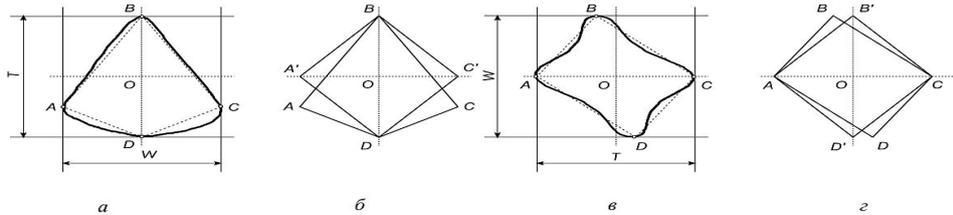


Рис. 6. Границы variability периметра асимметричных форм поперечного сечения хвои

Fig. 6. The limits of variability of the perimeters of asymmetric cross-sectional shapes of coniferous needles

Все треугольники, построенные на одном основании (в нашем случае – BD (AC)) и имеющие одну высоту – $A'O$ ($B'O$), будут равновеликими (характеризоваться одной и той же площадью) (рис. 6, б, з). Равносторонний треугольник характеризуется наименьшим периметром по сравнению со всеми другими равновеликими треугольниками [8]. Следовательно, периметр треугольника ABD будет больше периметра треугольника $A'BD$ (рис. 6, б), так же соотносятся периметры треугольников ABC и $AB'C$ (рис. 6, з). Получается, что периметр 4-угольника $ABCD$ превышает периметр ромба $A'BC'D$ ($AB'CD'$). Таким образом, неравенство (2) выполняется для вариантов форм сечения игл с различным типом симметрии.

Используя полученные универсальные переменные P (или R) и T/W , однозначно описывающие любую форму сечения иглы, можно построить модель, отражающую зависимость переменной размера от переменной формы, т. е. зависимость периметра (или эквивалентного радиуса) сечения от отношения малой и большой осей. Соответственно, зная толщину и ширину хвоинки, можно оценить периметр сечения иглы.

Выбор модели. Из неравенства (2) следует, что значение переменной размера для заданной переменной формы не превышает значений этой переменной для эллипса и ромба. Можно предположить, что функция, описывающая зависимость размера от формы для поперечного сечения иглы, будет подобна в некотором смысле таким же функциям для эллипса и ромба. Действительно, эллипс и ромб могут быть описаны теми же переменными размера и формы, которые мы определили для формы сечений игл, и, кроме того, периметры данных фигур просто рассчитываются по известным формулам.

Для ромба периметр связан с длиной большой полуоси a и малой полуоси b формулой [21]

$$P_{rh} = 4\sqrt{a^2 + b^2} = 4(a^2 + b^2)^{1/2}, \quad (3)$$

где $a = W/2$; $b = T/2$.

Для эллипса периметр может быть связан с величиной большой и малой полуосей следующей приближенной формулой [17]:

$$P_e \approx 4(a^x + b^x)^{\frac{1}{x}}, \quad (4)$$

$$x = \ln 2 / \ln \frac{\pi}{2} = 1,5349.$$

Следовательно, используя выражения (3), (4), для данных фигур можно построить графики зависимости переменной размера от переменной формы. Изменение переменной формы ограничено пределами от 0 до 1 ($0 \leq T/W \leq 1$), поскольку при $T > W$ ширина переходит в толщину и наоборот. Зададим максимальную длину большой оси равной 2 и будем изменять длину малой оси от 0 до 2. Зависимость переменной размера (эквивалентного радиуса) R_{cs} от формы (переменной формы T/W) для эллипса и ромба показана на рис. 7.

Для ромба в качестве модели зависимости переменной размера от переменной формы использовали формулу

$$R_{cs} = \frac{4(a^2 + b^2)^{1/2}}{2\pi},$$

для эллипса –

$$R_{cs} = \frac{4(a^{1,53} + b^{1,53})^{1/1,53}}{2\pi}.$$

Из рис. 7 видно, что при одном и том же отношении большой и малой осей эквивалентный радиус эллипса всегда больше, чем радиус ромба.



Рис. 7. Зависимость переменной размера от переменной формы для ромба (1) и эллипса (2)

Fig. 7. The dependence of the size variable on the shape variable for a rhombus (1) and an ellipse (2)

Анализируя полученные зависимости и учитывая, что размеры эквивалентных радиусов сечений игл хвойных занимают промежуточное положение между размерами эквивалентных радиусов ромба и эллипса (см. рис. 5), можно выдвинуть следующие априорные предположения:

1) зависимость переменной размера от переменной формы для поперечного сечения иглы является нелинейной;

2) кривые, описывающие зависимость эквивалентного радиуса от переменной формы сечения иглы, будут располагаться между кривыми для ромба и эллипса;

3) так как абсолютно плоских игл не существует, что связано с наличием у них внутренних структур, в частности проводящего цилиндра, отношение толщины иглы к ее ширине не может быть меньше некоторого значения, определяемого поперечными размерами проводящего цилиндра;

4) так как в области малых значений переменной формы эквивалентный радиус эллипса близок к эквивалентному радиусу ромба, эквивалентный радиус иглы в среднем будет превышать эквивалентный радиус ромба и эллипса, что, в свою очередь, обусловит сдвиг кривой по оси переменной размера, т. е. в области малых значений кривая, описывающая зависимость эквивалентного радиуса контура сечения иглы, будет иметь по крайней мере одну общую точку с кривой эллипса.

Формирование модельной выборки переменных размера и формы, наиболее полно характеризующей генеральную совокупность возможных поперечных сечений игл, производилось на основании литературных источников. Различные варианты сечений игл голосеменных видов растений представлены в книге G. Krüssmann [14]. Данные о параметрах поперечных сечений игл ели были взяты из работы [13]. Всего рассмотрено 117 поперечных сечений игл голосеменных видов растений и получено столько же пар параметров «ширина–толщина».

Для приведения всех данных к одному масштабу вместо переменной размера R_{cs} на практике использовали переменную размера R_{cs}/W . Диаграмма рассеяния полученных значений переменных и аппроксимирующие модели совместно с моделями для эллипса и ромба показаны на рис. 8.

Традиционная для аллометрии аппроксимация, полученная через степенную функцию, не дает хорошего результата. Однако степенная функция не является единственным средством описания аллометрических тенденций [11], более точные аппроксимации могут дать полиномы некоторой степени [6]. Аллометрическая зависимость формы и размера для эллипса и ромба хорошо описывается полиномами 3-й степени ($R^2 = 1$). Такая же аппроксимация может быть получена и для сечений игл ($R^2 = 0,87$).

Однако, принимая во внимание важность выбора простого функционального выражения с минимальным количеством неинтерпретируемых параметров [11], подберем для аппроксимации рассматриваемой зависимости более простую модель.

На практике проверили следующие модели:

модель 1

$$\frac{R_{cs}}{W} = \frac{b^a \left[(W/2)^a + (T/2)^a \right]^{1/a}}{2\pi W};$$

модель 2

$$\frac{R_{cs}}{W} = \frac{2 \left[(W/2)^a + (T/2)^a \right]^{1/a}}{2\pi W};$$

модель 3

$$\frac{R_{cs}}{W} = \frac{a + 2^2 \left[(W/2)^2 + (T/2)^2 \right]^{1/2}}{2\pi W}.$$

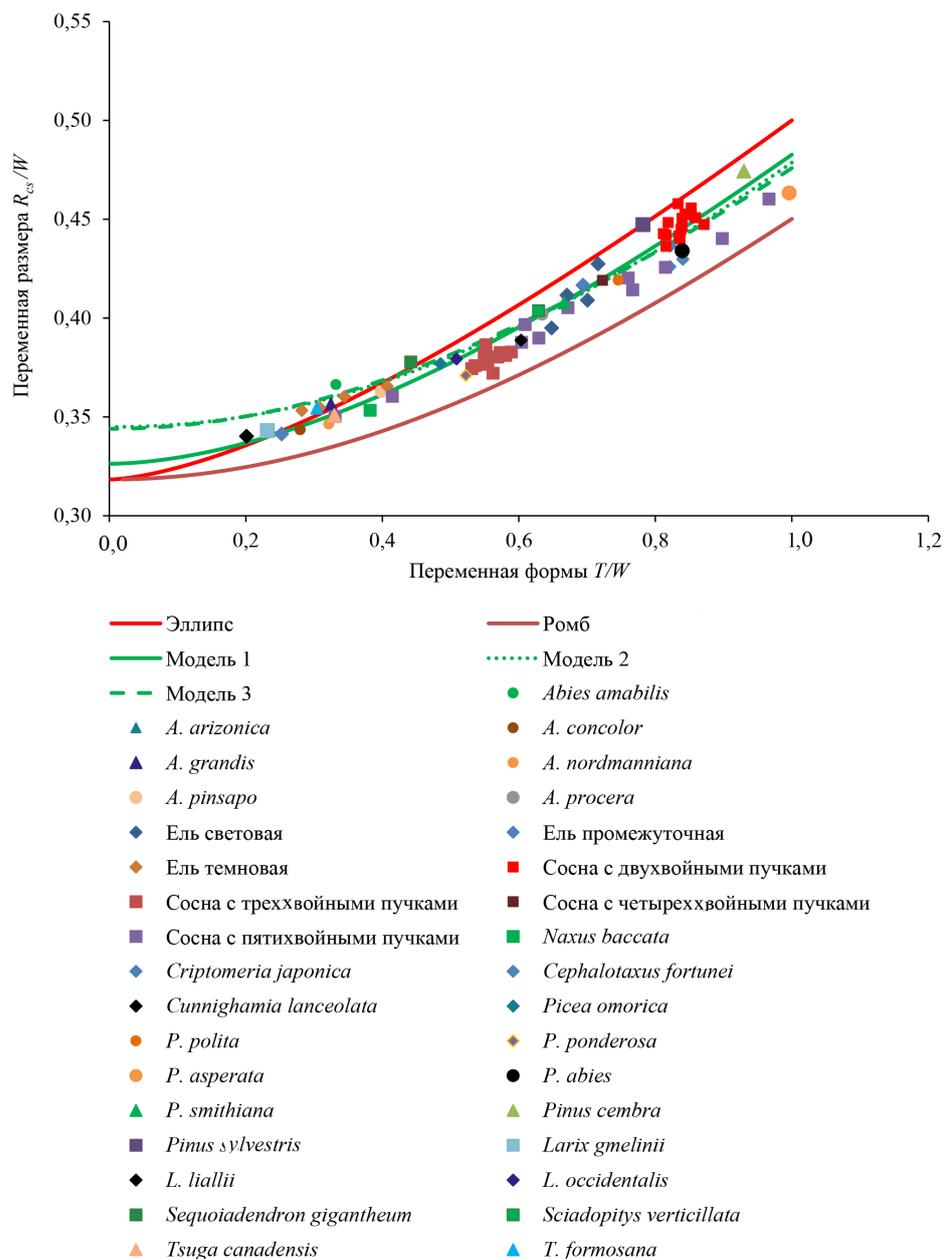


Рис. 8. Зависимость переменной размера от переменной формы для ромба, эллипса и сечений игл хвойных разных видов

Fig. 8. The dependence of the size variable on the shape variable for a rhombus, an ellipse and cross-sections of coniferous needles of different species

Задачу нелинейной оптимизации данных подходящей моделью решали с помощью метода наименьших квадратов. Оценка параметров проводилась для уровня значимости 0,05. В табл. 1–3 приведены результаты нелинейного регрессионного анализа для каждой модели.

Таблица 1

Результаты регрессионного анализа: описание моделей 1–3
The regression analysis results: the description of models 1–3

Модель	R	R ²	Нормированный R ²	AIC	Стандартная ошибка	Отношение Дурбина–Ватсона
1	0,950	0,903	0,902	–671,834	0,0135	0,566
2	0,944	0,891	0,891	–660,703	0,0142	0,497
3	0,941	0,885	0,885	–654,675	0,0146	0,481

Таблица 2

Результаты регрессионного анализа: ANOVA для моделей 1–3
The regression analysis results: ANOVA for models 1–3

Фактор	Модель 1				
	SS	df	MS	F-статистика	P-значение
Регрессия	20,437	2	10,219	529,060	0,001
Остаток	0,021	115	0,00018		
Итого	20,458	117			
Фактор	Модель 2				
	SS	df	MS	F-статистика	P-значение
Регрессия	20,435	1	20,435	941,878	0,001
Остаток	0,0234	116	0,0002		
Итого	20,458	117			
Фактор	Модель 3				
	SS	df	MS	F-статистика	P-значение
Регрессия	20,433	1	20,433	888,804	0,001
Остаток	0,0246	116	0,00021		
Итого	20,458	117			

Таблица 3

Результаты регрессионного анализа: параметры оценки, t (N–P; 0,05), для моделей 1–3
The regression analysis results: evaluation parameters, t (N–P; 0.05), for models 1–3

Модель	Коэффициент	Оценка	t-статистика	P-значение	95%-й асимптотический доверительный интервал	
					нижний	верхний
1	a	1,771	19,973	0	1,595	1,946
	b	2,219	33,292	0	2,087	2,351
2	a	2,116	377,715	0	2,105	2,127
3	a	0,161	19,073	0	0,145	0,178

Примечание: $t(N-P; 0,05) = 1,980808; 1,980626; 1,980626$ для моделей 1, 2 и 3 соответственно. Фактические значения t-критерия сравниваются с табличными (с учетом уровня значимости ($\alpha = 0,05$) и числа степеней свободы (N–P)).

В целом полученный результат подтверждает выдвинутые предположения. Сравнение итоговых данных показало, что модель 1 является лучшей среди рассматриваемых.

Результаты исследования и их обсуждение

Для верификации модели поперечного сечения использовали 968 гистологических срезов игл: 634 – пихты и 334 – можжевельника. Основные формы поперечных сечений игл пихты представлены на рис. 9, *a–з*, можжевельника – на рис. 9, *и–р*.

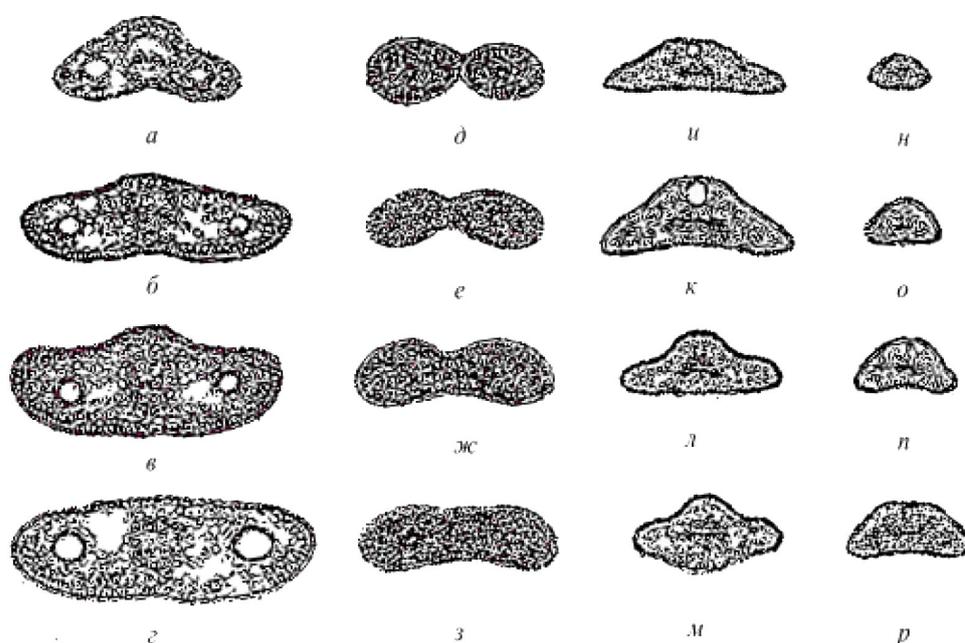


Рис. 9. Формы поперечных сечений игл пихты (*a–з*) и можжевельника (*и–р*)

Fig. 9. Cross-sectional shapes of fir (*a–z*) and juniper (*u–p*) needles

Измеряли периметр (P_{r_i}) (далее r означает принадлежность к эталонному значению, индекс m – к модели), ширину (W_i) и толщину (T_i) каждого поперечного сечения игл. Используя полученные значения, определяли эквивалентный радиус ($R_{r_i} = P_{r_i}/2\pi$), переменную размера (R_{r_i}/W_i) и переменную формы (T_i/W_i). Полученные данные объединяли в одну выборку. Зависимость переменной размера от переменной формы аппроксимировалась моделями 1–3. По результатам нелинейного регрессионного анализа модель 2 была признана лучшей, ее параметры приведены в табл. 4. Диаграмма рассеяния переменных и аппроксимирующая модель показаны на рис. 10.

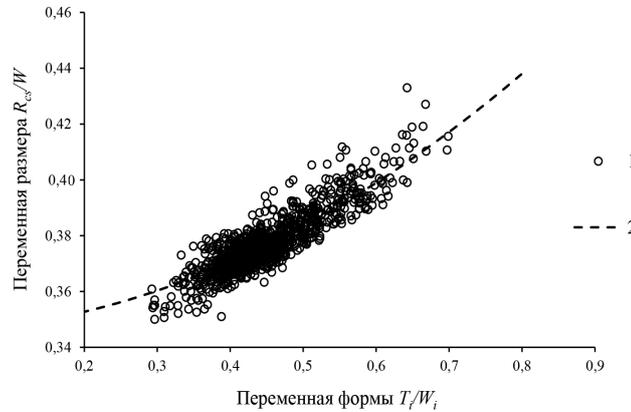
Таблица 4

**Результаты регрессионного анализа для модели 2
при аппроксимации натуральных данных пихты и можжевельника
The regression analysis results for Model 2 when approximating the physical data
of fir and juniper**

Описание модели					
R	R ²	Нормированный R ²	AIC	Стандартная ошибка	Отношение Дурбина–Ватсона
0,9991	0,9983	0,9983	-12524	0,00037	2,049
ANOVA					
Фактор	SS	df	MS	F-статистика	P-значение
Регрессия	137,921	1	137,921	575481,054	0,001
Остаток	0,00014	967	0,0000001		
<i>Итого</i>	137,921	968			
Параметры оценки, $t(N-P; 0,05) = 1,980626$					
Коэффициент	Оценка	t-статистика	P-значение	95%-й асимптотический доверительный интервал	
				нижний	верхний
a	2,12893	39930,267	0	2,12883	2,12904

Рис. 10. Зависимость переменной размера от переменной формы для поперечных сечений игл пихты и можжевельника: 1 – экспериментальные данные; 2 – модель 2

Fig. 10. The dependence of the size variable on the shape variable for cross-sections of fir and juniper needles: 1 – experimental data; 2 – model 2



Коэффициент a модели 2, полученный при аппроксимации натуральных данных пихты и можжевельника, статистически значимо отличается от коэффициента a, полученного при предварительной оценке модели. Однако, учитывая размер натурной выборки, основной моделью была выбрана модель 2 с коэффициентом $a = 2,12893$:

$$R_{cs} = \frac{2^{2,12893} \left[(W/2)^{2,12893} + (T/2)^{2,12893} \right]^{1/2,12893}}{2\pi};$$

$$P_{cs} = 2^{2,12893} \left[(W/2)^{2,12893} + (T/2)^{2,12893} \right]^{1/2,12893} \quad (5)$$

Из доступных нам методов метод аппроксимации длины произвольной кривой кусочно-линейной функцией является самым точным. Если принять значения периметров сечений игл, полученные в результате измерения с помощью программы обработки изображений, как истинные (эталонные) по отношению к значениям, рассчитанным с использованием уравнения (5), то, используя графический анализ Блэнда–Альтмана [9, 10, 19], можно оценить качество определения периметра поперечного сечения иглы с применением уравнения регрессии. Метод Блэнда–Альтмана предполагает наличие парных измерений, поэтому для выполнения анализа по (5) рассчитывали значения периметров P_m , которые сопоставлялись со значениями периметров, полученными непосредственным измерением P_{ri} . В результате была сформирована парная выборка (P_{ri}, P_{mi}) числом пар $n = 914$, которая анализировалась графическим методом: был построен график рассеяния XY (рис. 11), в котором по оси Y представлена разница между двумя парными оценками периметров $(P_{ri} - P_{mi})$, а на оси X показано среднее значение этих оценок $(P_{ri} + P_{mi})/2$. Результаты анализа сведены в табл. 5 и 6. Часть данных ($n = 54$) была исключена как выбросы. Данные отбрасывались, если отклонение $(|P_{ri} - P_{mi}| > 2\sigma)$ от среднего значения выборки превышало $2\sigma (P_{ri} - P_{mi})$.

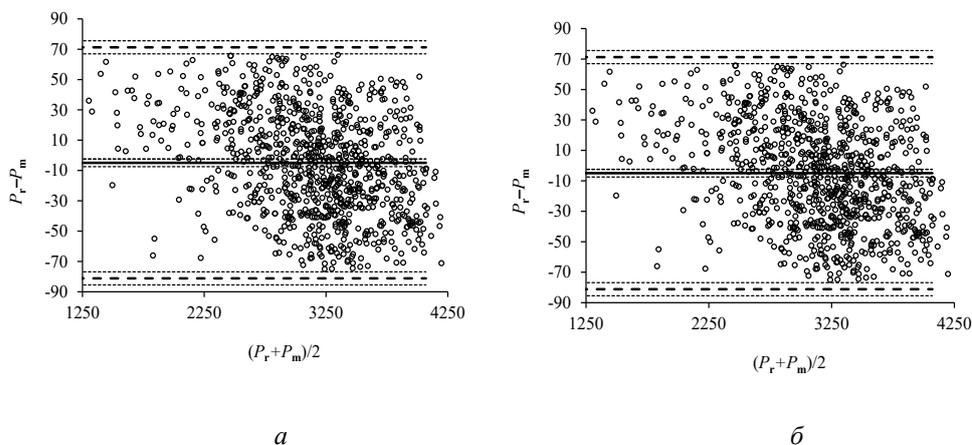


Рис. 11. График различий между методом аппроксимации периметра поперечного сечения иглы кусочно-линейной функцией (метод 1) и методом аппроксимации периметра поперечного сечения иглы модельной функцией (5) (метод 2): a – выраженных в абсолютных значениях; b – выраженных в процентах (кружки – исходные данные; сплошная линия – средняя разница; толстая пунктирная – верхний и нижний пределы согласия; тонкая пунктирная – границы 95%-го доверительного интервала)

Fig. 11. The graph of the differences between the method of approximating the needle cross-section perimeter by the piecewise linear function (method 1) and the method of approximating of the needle cross-section perimeter by the model function (11) (method 2): a – expressed in absolute values; b – expressed as a percentage (circles – initial data; solid line – mean difference; thick dashed line – upper and lower limits of agreement; thin dashed line – the limits of the 95 % confidence interval)

Таблица 5

Описательная статистика для методов 1 и 2
The descriptive statistics for methods 1 and 2

Параметр	n	Среднее	Стандартное отклонение	95%-й доверительный интервал	
				нижняя граница	верхняя граница
Метод 1	914	3117,780011	567,8250176	3080,919137	3154,640885
Метод 2		3122,726348	579,5509297	3085,104276	3160,34842
Разность		-4,946336856	33,94132996	-7,149668959	-2,743004754

Примечание: R = 0,998465419 (95%-й доверительный интервал, CI = 0,994864531–1,002066306, P < 0,001).

Таблица 6

Анализ Блэнда-Альтмана: смещение и пределы согласия для методов 1 и 2
Bland-Altman plot: bias and limits of agreement for methods 1 and 2

Параметр	n	Среднее значение	Стандартное отклонение	95%-й доверительный интервал	
				нижняя граница	верхняя граница
<i>Абсолютные значения</i>					
Смещение (разность)	914	-4,946	33,94132996	-7,150	-2,743
Нижняя граница согласия		-71,471	3,684054469	-75,237	-67,703
Верхняя граница согласия		61,579	3,684054469	57,811	65,3443
<i>Относительные значения</i>					
Смещение (разность)	914	-0,070	1,19	-0,158071775	0,018159612
Нижняя граница согласия		-2,734	0,0045	-2,884554881	-2,583260855
Верхняя граница согласия		2,594	0,0045	2,44	2,74

Результаты выборочного теста Колмогорова–Смирнова: расчетное значение критерия (D) – 0,038864793; P-значение (асимптотическое) – 0,1229; при вероятности 0,05 распределение разности является нормальным (P > 0,05).

Анализ показал, что средняя разница между оценками периметра по методам 1 и 2 составляет -0,07 процентных пункта с 95%-м доверительным интервалом (-0,158; 0,018), пределы согласия -2,734 и 2,594 % не превышают 3 %. Таким образом, метод оценки периметра поперечного сечения иглы, осно-

ванный на формуле (5), согласуется с методом кусочно-линейной аппроксимации и является хорошей альтернативой непосредственному измерению периметра поперечного сечения. Если принять метод непосредственного измерения периметра за эталонный, то можно считать, что относительная ошибка оценки периметра поперечного сечения иглы на основе предложенной модели не превышает 3 %.

Заключение

Предложена методика, которая позволяет на основе измерения параметров поперечного сечения иглы детерминировать переменную размера и переменную формы и сопоставить их. Методика рассчитана на формы поперечных сечений игл, отличающиеся от формы известных геометрических фигур, и ориентирована на аллометрический подход к изучению живых организмов. Методика была апробирована на хвое пихты сибирской и можжевельника обыкновенного, а также на иглоподобных листьях других видов хвойных, параметры которых получены из литературных источников.

Разработанная методика использована для создания модели, аппроксимирующей зависимость переменной размера поперечного сечения иглы от переменной ее формы. Модель позволяет оценивать периметр поперечного сечения иглы по ширине и толщине хвоинки. Достоинства предлагаемой модели: 1) универсальность – модель не является видоспецифичной, 2) точность – модель дает оценку периметра поперечного сечения иглы не хуже, чем метод кусочно-линейной аппроксимации, который в данном случае может рассматриваться как эталонный. Это является немаловажным преимуществом с учетом необходимости знания точных значений площади поверхности листовых органов растений во многих областях научных исследований земных систем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Уткин А.И., Ермолова Л.С., Уткина И.А. Площадь поверхности лесных растений: сущность, параметры, использование. М.: Наука, 2008. 292 с.
Utkin A.I., Ermolova L.S., Utkina I.A. *Surface Area of Forest Plants: Essence, Parameters, Use*. Moscow, Nauka Publ., 2008. 292 p. (In Russ.).
2. Цельникер Ю.Л. Упрощенный метод определения поверхности хвои сосны и ели // Лесоведение. 1982. № 4. С. 85–88.
Tsel'niker Yu.L. A Simplified Method for Determining the Surface of Pine and Spruce Needles. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 1982, no. 4, pp. 85–88. (In Russ.).
3. Цельникер Ю.Л., Ельчина Л.М. Упрощенный метод определения площади поверхности хвои лиственницы // Лесоведение. 1996. № 3. С. 86–91.
Tsel'niker Yu.L., El'china L.M. A Simplified Method for Determining the Surface Area of Larch Needles. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 1996, no. 3, pp. 86–91. (In Russ.).
4. Эзю К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Кн. 2. 400 с.
Esau K. *Anatomy of Seed Plants*. Moscow, Mir Publ., 1980, book 2. 400 p. (In Russ.).
5. Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S.T. The Use of Multiple Measurement Techniques to Refine Estimates of Conifer Needle Geometry. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, vol. 33, no. 1, pp. 101–105. <https://doi.org/10.1139/x02-166>

6. Bertalanffy von L. Basic Concepts in Quantitative Biology of Metabolism. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 1964, vol. 9, pp. 5–37. <https://doi.org/10.1007/BF01610024>
7. Bookstein F.L. *Morphometric Tools for Landmark Data. Geometry and Biology*. Cambridge University Press, 1992. 435 p. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511573064>
8. Courant R., Robbins H. *What is Mathematics? An Elementary Approach to Ideas and Methods*. Oxford University Press, 1996. 592 p. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195105193.001.0001>
9. Dewitte K., Fierens C., Stöckl D., Thienpont L.M. Application of the Bland-Altman Plot for Interpretation of Method-Comparison Studies: a Critical Investigation of its Practice. *Clinical Chemistry*, 2002, vol. 48, iss. 5, pp. 799–801. <https://doi.org/10.1093/clinchem/48.5.799>
10. Giavarina D. Understanding Bland Altman Analysis. *Biochemia Medica*, 2015, vol. 25, iss. 2, pp. 141–151. <http://dx.doi.org/10.11613/BM.2015.015>
11. Gould S.J. Allometry and Size in Ontogeny and Phylogeny. *Biological Reviews*, 1966, vol. 41, pp. 587–640. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1966.tb01624.x>
12. Katsuno M., Hozumi K. Needle Area Measurement by the Cut Method and Estimation of Specific Leaf Area in *Cryptomeria japonica*. *Ecological Research*, 1987, vol. 2, pp. 203–213. <https://doi.org/10.1007/BF02349774>
13. Kerner H., Gross E., Koch W. Structure of the Assimilation System of a Dominating Spruce Tree (*Picea abies* (L.) Karst.) of Closed Stand: Computation of Needle Surface Area by Means of a Variable Geometric Needle Model. *Flora*, 1977, vol. 166, iss. 5, pp. 449–459. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)32165-5](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)32165-5)
14. Krüssmann G. *Die Nadelgehölze. Eine Nadelholzkunde für die Praxis*. 3rd ed., revised. Berlin, Paul Parey Verlag, 1979. 264 p. (In Germ.).
15. Krüssmann G. *Handbuch der Nadelgehölze*. Berlin, Hamburg, Paul Parey Verlag, 1972. 366 p. (In Germ.).
16. Lin J., Sampson D.A., Deckmyn G., Ceulemans R. Significant Overestimation of Needle Surface Area Estimates Based on Needle Dimensions in Scots Pine (*Pinus sylvestris*). *Canadian Journal of Botany*, 2002, vol. 80, no. 9, pp. 927–932. <https://doi.org/10.1139/b02-081>
17. Maertens R., Rousseau R. Een Nieuwe Benaderde Formule voor de Omtrek van een Ellips. *Wiskunde & Onderwijs*, 2000, vol. 26, pp. 249–258. (In Dutch).
18. Mosimann J.E. Size Allometry: Size and Shape Variables with Characterizations of the Lognormal and Generalized Gamma Distributions. *Journal of the American Statistical Association*, 1970, vol. 65, iss. 330, pp. 930–945. <http://dx.doi.org/10.1080/01621459.1970.10481136>
19. NCSS Statisticf Software. Chapter 204. *Bland-Altman Plot and Analysis*. Available at: https://www.ncss.com/wp-content/themes/ncss/pdf/Procedures/NCSS/Bland-Altman_Plot_and_Analysis.pdf (accessed: 18.04.22)
20. Pólya G., Szegő G. *Isoperimetric Inequalities in Mathematical Physics*. Princeton, Princeton University Press, vol. 27, 1951. 279 p. <https://doi.org/10.1515/9781400882663>
21. Zwillinger D. *CRC Standard Mathematical Tables and Formulas*. Chapman and Hall/CRC Press, 2002. 928 p. <https://doi.org/10.1201/9781420035346>

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The authors declare that there is no conflict of interest

Вклад авторов: Все авторы в равной доле участвовали в написании статьи
Authors' Contribution: All authors contributed equally to the writing of the article