

УДК 630*114.67+582.475.2

ГЕОМЕТРИЧЕСКИЙ СПОСОБ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ФОРМЫ ШИШЕК ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ

© 2004 г. П. Б. Юрасов, А. И. Лобанов

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

Поступила в редакцию 22.06.2000 г.

Геометрическая форма шишек, лиственница сибирская, изменчивость.

Размеры, геометрическая форма и число метамеров шишек лиственницы сибирской изменяются сопряженно. Многие исследователи [3, 4, 8] в качестве комплексного оценочного критерия формы шишек используют соотношение длины (Л) и ширины шишки (Ш). По исследованиям В.С. Онучина [8], наиболее характерны соотношения Л/Ш у раскрытых шишек - 1 : 0.90; 1 : 0.95; 1 : 1.00; у закрытых шишек - 1 : 0.45; 1 : 0.50. Исходя из этих соотношений у нормально развитых неповрежденных шишек он установил следующие формы: у закрытых шишек - яйцевидная и яйцевидно-продолговатая; у раскрытых - ширококонусовидная, шаровидно-яйцевидная и реже - яйцевидная. По данным Н.В. Дылиса [3], помимо соотношения Ш/Л шишек в раскрытом состоянии 1 : 1.00 и близких к нему, у шишек лиственницы возможны соотношения 1 : 1.10 (равно 0.91), 1 : 1.30 (0.77), 1 : 1.50 (0.67) и даже 1 : 1.85 (0.54). С учетом этих соображений он считает, что в общем плане форма шишек у лиственницы сибирской бывает: шаровидно-яйцевидной, широкояйцевидной, яйцевидной, овальной и продолговатой.

Следует заметить, что названные авторы не увязывали соотношения ширины шишек и длины с обозначенными ими формами, что значительно затрудняет определение в натуре

разнообразие формы шишек. М.В. Круклис и Л.И. Милютин [5] сделали попытку увязать отношения ширины шишек к их длине в раскрытом состоянии с формами шишек. При этом все отношения, близкие к 0.66, охарактеризованы ими как узкие шишки, а отношения, близкие к 1.03, как широкие шишки, при среднем значении у переходных форм отношения Ш/Л, равном 0.81. К широким шишкам авторы отнесли шаровидную, шаровидно-яйцевидную, яйцевидную и округлую формы, а к узким шишкам - овальную, продолговатую и продолговато-овальную формы. При этом четких градаций Ш/Л, позволяющих разграничить разные формы шишек в раскрытом состоянии, указанные авторы тоже не приводят.

Несоответствие формы шишек лиственниц разных видов в раскрытом и закрытом состоянии заставило некоторых исследователей [8, 9] определять форму шишек через отношение длины (Л) к ее максимальной ширине (Ш) в более стабильном (не зависящем от влажности) закрытом состоянии, замачивая их в воде. На наш взгляд, такой подход позволяет точнее отразить наблюдающиеся в природе вариации формы шишек лиственницы сибирской. Сравнивая между собой разные по длине в сочетании с шириной шишки лиственницы в закрытом и раскрытом состоянии, мы пришли к заклю-

чению, что все разнообразие их форм можно свести к ряду геометрических фигур: шар, эллипсоид, усеченный конус и конус [1].

Исходя из изложенного, мы поставили задачу геометрической оценки визуально наблюдаемых в природе форм шишек лиственницы сибирской, установления существующих взаимосвязей их геометрической формы с другими морфологическими признаками шишек и числом семян, выявления уровня варьирования формы шишек в кроне дерева по годам исследований.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

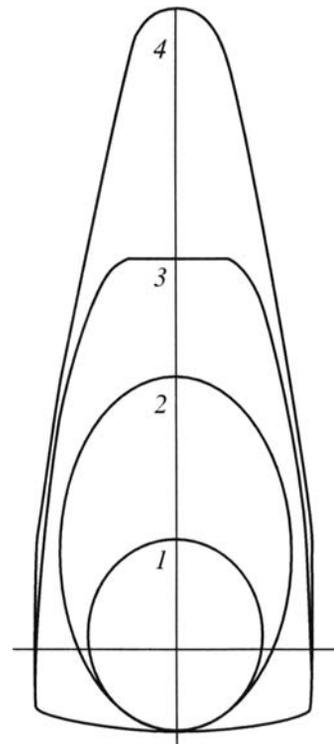
Объектами исследований явились культуры лиственницы сибирской в возрасте 22-25 лет, произрастающие в пригородной зоне Красноярска, по лесорастительному районированию относящиеся к югу Средней Сибири [11]. Они находятся в лесостепном равнинном округе Западно-Сибирской равнинной провинции с резко континентальным климатом, характеризующимся холодной зимой (средняя температура воздуха в январе -14.6°C) и жарким летом (средняя температура воздуха в июле $+18.9^{\circ}\text{C}$). Среднегодовая температура воздуха близка к 0°C . Годовое количество осадков составляет 430 мм, 42% которых приходится на летние месяцы (июль-август). За зимний период (январь-март) выпадает всего 7% осадков от их годового количества. Продолжительность периода вегетации - 153 дня со 2 мая по 3 октября. Почвы, характерные для района исследований, - серые лесные, легкосуглинистые, слабоподзоленные [13].

Изучали форму спелых женских шишек отдельных деревьев лиственницы сибирской главным образом в закрытом состоянии (для сравнения же с данными других исследователей - и в раскрытом состоянии), а также связь формы шишки с другими ее морфологическими признаками (длина и максимальная ширина шишки, общее число семенных чешуй и семян). Было обследовано 13 деревьев и собрано за три года наблюдений более 10000 закрытых шишек. У каждой закрытой шишки измеряли длину, максимальную ширину, подсчитывали число семенных чешуй, а после их удаления - число семян в шишке, и находили средние показатели. Вычисляли средние величины Л/Ш у отдельных деревьев по годам наблюдений. Эндогенную изменчивость отношений Л/Ш оценивали с помощью коэффициента вариации (C , %) и определяли уровень варьирования [7]. Форму шишек оценивали по отношению длины шишки к ее максимальной ширине и сравнивали с эталонами геометрических форм шишек. Результаты исследования обрабатывали методами математической статистики [6].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для суждения о геометрических формах шишек лиственницы сибирской были построены типичные геометрические фигуры проекций шишек на плоскость, параллельную их оси: шара - круг, эллипсоида - эллипс, усеченного конуса - трапеция, конуса - треугольник, принятые нами в качестве эталонов геометрических форм шишек и построенные на основе представлений об универсальности соотношений "золотого сечения" в морфогенезе [2, 10]. Интерпретация полученных нами морфометрических материалов с учетом представлений о поэтапном морфогенезе [12, 14] подтверждает, что этап сферического роста женского стробила (1), сменяется этапом удлинения его оси (2), затем следует рост и выравнивание размеров всех семенных чешуй (3), затем второй период удлинения и дифференциации метамеров вершины стробила (4) (рисунок). При этом на первом этапе роста женского стробила характерна шаровидная геометрическая форма, на втором - эллипсоидная, на третьем - усеченно-конусовидная и, наконец, на четвертом этапе - конусовидная.

Оценка природных форм зрелых шишек лиственницы сибирской с учетом геометрических эталонов формы шишек позволила дать их классификацию по параметрам отношений длины шишек к их максимальной ширине, или, наобо-



Этапы роста женского стробила лиственницы сибирской при полном цикле развития и изменения его геометрической формы: 1 - шаровидная, 2 - эллипсоидная, 3 - усеченно-конусовидная, 4 - конусовидная.

рот, отношений максимальной ширины шишек к их длине (табл. 1). Помимо четырех основных геометрических форм у лиственницы сибирской наблюдаются и шишки переходных форм.

Анализ материалов табл. 2 показывает, что раскрытые шишки имеют в основном шаровидную, эллипсоидную и эллипсоидно-усеченно-конусовидную формы, а закрытые шишки - эллипсоидную, эллипсоидно-усеченно-конусовидную, и конусовидную формы. Как правило, открытые шишки шаровидной формы после замачивания их в воде трансформируются в эллипсоидную, эллипсоидно-усеченно-конусовидную, усеченно-конусовидно-конусовидную и усеченно-конусовидную. Раскрытые шишки, имеющие эллипсоидно-усеченно-конусовидную форму, после замачивания их в воде превращаются в усеченно-конусовидно-конусовидную форму, а усеченно-конусовидные - в конусовидные. Особенности превращения разных форм раскрытых шишек при их замачивании в воде в шишки иных форм в закрытом состоянии, связаны с морфометрическими признаками шишек: их

Таблица 1. Амплитуда средних отношений Л/Ш и Ш/Л геометрических форм закрытых шишек лиственницы сибирской

Форма эталона	Л/Ш	Ш/Л
Шар (шаровидная)	0.9-1.2	1.1-0.8
Эллипсоид (эллипсоидная)	1.2-1.8	0.8-0.6
Усеченный конус (усеченно-конусовидная)	1.5-2.1	0.6-0.5
Конус (конусовидная)	1.8-2.4	0.6-0.4

Таблица 2. Геометрические формы шишек лиственницы сибирской в раскрытом и закрытом состоянии

Номер шишки	Раскрытая шишка		Закрытая шишка	
	отношение Л/Ш	геометрическая форма шишки	отношение Л/Ш	геометрическая форма шишки
1	0.97	Шаровидная	1.32	Эллипсоидная
2	1.10	»	1.75*	Эллипсоидно-усеченно-конусовидная
3	1.11	»	2.03*	Усеченно-конусовидно-конусовидная
4	1.12	»	1.55*	Эллипсоидно-усеченно-конусовидная
5	1.13	»	1.79*	Эллипсоидно-усеченно-конусовидная
6	1.17	»	2.01*	Усеченно-конусовидно-конусовидная
7	1.22	Эллипсоидная	1.71*	Эллипсоидно-усеченно-конусовидная
8	1.33	»	2.14*	Усеченно-конусовидно-конусовидная
9	1.39	»	1.82	Усеченно-конусовидная
10	1.62*	Эллипсоидно-усеченно-конусовидная	2.04*	Усеченно-конусовидно-конусовидная
11	1.85	Усеченно-конусовидная	2.39	Конусовидная

* Переходные геометрические формы шишек.

Таблица 3. Изменчивость средних значений морфологических параметров закрытых шишек лиственницы в связи с их геометрической формой

Геометрическая форма шишки	Число шишек, шт.	Длина шишки, мм	Максимальная ширина шишки, мм	Отношение Л/Ш	Число чешуй в шишке, шт.	Число семян в шишке, шт.
Шаровидная	790	12.1 ± 0.05	11.4 ± 0.04	1.06 ± 0.002	15.6 ± 0.11	19.4 ± 0.19
Эллипсоидная	2470	20.6 ± 0.07	14.0 ± 0.05	1.47 ± 0.003	25.3 ± 0.10	42.1 ± 0.26
Усеченно-конусовидная	5060	26.8 ± 0.06	15.0 ± 0.03	1.79 ± 0.002	30.7 ± 0.08	47.7 ± 0.15
Усеченно-конусовидно-конусовидная	1680	32.3 ± 0.09	15.5 ± 0.04	2.08 ± 0.004	36.1 ± 0.15	55.3 ± 0.28

Таблица 4. Средние значения отношений Л/Ш шишек в закрытом состоянии и их эндогенная изменчивость у отдельных деревьев лиственницы по годам исследований

Номер дерева	Отношение Л/Ш шишек			Коэффициент эндогенной изменчивости (С, %) Л/Ш		
	1996 г.	1997 г.	1998 г.	1996 г.	1997 г.	1998 г.
1	1.96	1.92	1.96	8.8	9.0	8.8
2	1.76	1.72	1.76	7.9	8.0	7.9
3	2.05	1.97	2.00	5.9	6.1	6.1
4	1.82	1.78	1.80	8.6	8.7	8.7
5	1.80	1.83	1.80	6.7	5.7	6.7
6	1.54	1.57	1.55	6.7	6.6	6.7
7	2.12	2.02	2.00	6.5	6.8	6.9
8	1.65	1.65	1.65	6.3	6.3	6.3
9	1.60	1.62	1.60	5.4	5.3	5.4
10	1.52	1.50	1.50	8.0	8.1	8.1
11	1.74	1.72	1.74	8.9	9.1	8.9
12	1.98	2.03	2.00	10.5	10.2	10.4
13	1.72	1.73	1.73	6.0	6.0	6.0

длиной, максимальной шириной, числом чешуй и семян, степенью отклонения семенных чешуй при созревании.

Предположение о взаимосвязи размеров и формы шишек подтверждают экспериментальные данные, приведенные в табл. 3. Оказывается, что закрытые шишки, имеющие разную геометрическую форму, различаются по величине, числу чешуй и семян. Минимальные размеры (длина и ширина), число чешуй и семян наблюдаются у шаровидных шишек, прошедших по разным причинам неполный цикл поэтапного морфогенеза, а максимальные показатели данных признаков - у шишек усеченно-конусовидно-конусовидной и конусовидной формы, прошедших полный цикл развития. У преобладающих шишек усеченно-конусовидной формы (50,6% от изученных шишек) величины отмеченных признаков занимают среднее положение между показателями шишек крайних геометрических форм. Изменчивость, по шкале С.А. Мамаева [7], разных форм шишек по длине, ширине, отношению Л/Ш, числу семенных чешуй и семян характеризуется низким и средним уровнями ($C = 11.4-16.9\%$ - длины шишек, $C = 5.3-10.1\%$ - отношений Л/Ш, $C = 17.0-19.8\%$ - числа чешуй в шишках, $C = 20.7-30.7\%$ - числа семян в шишках). При этом установлено, что средние значения признаков шишек закономерно изменяются в связи с их геометрической формой, определяемой через отношение Л/Ш. Форма шишек, выраженная через отношение Л/Ш, тесно связана с их длиной ($r = 0.99 \pm 0.003$), диаметром ($r = 0.99 \pm 0.011$), числом чешуй ($r = 0.99 \pm 0.001$) и семян ($r = 0.99 \pm 0.006$). Очень высокий уровень связей позволил составить линейные уравнения регрессии, характеризующие длину, максимальную ширину, число чешуй и семян в шишке в зависимости от отношения Л/Ш.

По мнению авторов [3, 5], форма шишек лиственницы сибирской строго наследуема и имеет существенное значение для изучения внутривидовой изменчивости. По мнению Н.В. Дылиса [3], в пределах одного дерева эндогенная изменчивость формы шишек практически постоянна и сохраняет свое постоянство в течение всей жизни особи. Это лишь отчасти подтверждают наши данные, поскольку в кроне отдельного дерева, несмотря на слабую эндогенную изменчивость, может наблюдаться от одной до четырех геометрических форм с преобладанием одной из них. Доля преобладающей у дерева формы шишек может изменяться от 25 до 30-50%. Однако средний показатель отношения Л/Ш довольно стабилен во времени. Так, например, у деревьев № 8, 13 он оставался практически постоянным в течение трех лет наблюдений; у остальных деревьев - лишь незначительно (в среднем на ± 0.05) изменялся по годам (табл. 4).

По преобладающей геометрической форме шишек между деревьями одной популяции имеются существенные различия. Так, например, у дерева № 10 в кроне преобладают шишки эллипсоидной формы. Среднее значение Л/Ш по годам варьировало от 1.50 до 1.52 (табл. 4). У деревьев № 2, 6, 8, 9, 11 и 13 с шишками переходной эллипсоидно-усеченно-конусовидной формы среднее значение Л/Ш изменяется от 1.54 до 1.76. У деревьев № 4 и 5 с шишками усеченно-конусовидной формы величины Л/Ш колебались от 1.78 до 1.83. У деревьев № 1, 3, 7 и 12 имеются преимущественно переходные усеченно-конусовидные-конусовидные шишки при варьировании среднего отношения Л/Ш от 1.92 до 2.12. Коэффициент эндогенной изменчивости Л/Ш в кронах всех отмеченных особей варьировал в пределах 5.3-10.5% при среднем значении $7.4 \pm 0.23\%$, что соответствует очень низкому уровню изменчивости.

Заключение. Для лесных культур лиственницы сибирской юга Средней Сибири выделены четыре основные геометрические формы шишек, увязанные с изменчивостью длины и максимальной ширины шишек и приведена их классификация. Преобладающие в районе исследований усеченно-конусовидные формы шишек лиственницы, занимают среднее положение между крайними формами шишек (шаровидными и конусовидными) по средней длине и максимальной ширине шишек, среднему числу чешуй и семян в шишках. Между основными геометрическими формами ши-

шек наблюдаются переходные формы. Число геометрических форм шишек в пределах одного дерева может варьировать от одной до четырех. Однако средняя величина отношения длины шишек к их максимальной ширине (Л/Ш) слабо изменяется в кроне и сравнительно стабильна во времени. Это позволяет предположить, что преобладающие формы шишек наследуемы, что соответствует общим представлениям Н.В. Дылиса [3], М.В. Круклис и Л.И. Милютин [5] и А.П. Абаимова [15]. Предлагаемую классификацию формы шишек лиственницы сибирской целесообразно использовать при изучении ее эндогенной и внутривидовой изменчивости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Выгодский М.Я.* Справочник по элементарной математике. М.: Наука, 1965. 423 с.
2. *Воробьев Н.Н.* Числа Фибоначчи. М.: Наука, 1978. 144 с.
3. *Дылис Н.В.* Сибирская лиственница. Материалы к систематике, географии и истории. М.: Изд. МОИП, 1947. 137 с.
4. *Косников Б.И.* Теоретические и практические основы организации сортового семеноводства и выращивания посадочного материала для агролесомелиоративного производства. Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1990. 208 с.
5. *Круклис М.В., Милютин Л.И.* Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 212 с.
6. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1992. 352 с.
7. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 284 с.
8. *Онуцин В.С.* О некоторых морфологических признаках лиственницы сибирской, произрастающей в Туве // Лиственница. Красноярск: СТИ, 1962. Т. 29. Вып. 1. С. 22-35.
9. *Пугач Е.А.* Индивидуальная изменчивость лиственницы Сукачева на Среднем Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: Свердловск: ЛТИ, 1964. 25 с.
10. *Реньи А.* Трилогия о математике. М.: Мир, 1980. 376 с.
11. *Сергеев Г.М.* Островные лесостепи и подтайга Приенисейской Сибири. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1971. 264 с.
12. *Синнот Э.* Морфогенез растений. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1963. 603 с.
13. *Усольцев В.А., Щерба Н.П.* Структура фитомассы кедровых сосен в плантационных культурах. Красноярск: СибГТУ, 1998. 134 с.
14. *Шмальгаузен И.И.* Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М.: Наука, 1964. 136 с.
15. *Abaimov A.P., Lesinski J.A., Martinsson O., Milyutin L.I.* Variability and ecology of Siberian Larch species. Umeå Swedish University of Agricultural Sciences (SLU), Department of Silviculture, 1997. Report 43, 123 p.

A Geometric Method for Determination of Cone Forms in Siberian Larch

P. B. Yurasov and A. I. Lobanov

A method for determination of cone forms in *Larix sibirica* Led. is proposed taking into consideration the concept of the universal character of the "golden section" in gradual morphogenesis and of geometric standards of cone forms (sphere, ellipsoid, truncated cone, and cone). Four main geometric forms of cones were distinguished (sphere-like, ellipsoid-like, truncated cone-like, and cone-like). They are related to the variability of the cone length and maximum width. The possibility to use the method for studying variability of cone forms and other morphological characteristics of cones is considered.

Сдано в набор 22.12.2003 г.	Подписано к печати 11.02.2004 г.	Формат бумаги 60 × 88 ¹ / ₈		
Офсетная печать	Усл. печ. л. 10.0	Усл. кр.-отт. 2.9 тыс.	Уч.-изд. л. 9.9	Бум. л. 5.0
	Тираж 274 экз.	Зак. 8099		

Учредители: Российская академия наук,
Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов, Институт лесоведения

Адрес издателя: 117997, Москва, Профсоюзная ул., 90
Оригинал-макет подготовлен МАИК "Наука/Интерпериодика"
Отпечатано в ППП "Типография "Наука", 121099, Москва, Шубинский пер., 6