
ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*561.24:582.632.2

**ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ
НА АНАТОМИЧЕСКУЮ СТРУКТУРУ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ
ЛИСТВЕННОЙ ГМЕЛИНЫ НА СЕВЕРЕ СРЕДНЕЙ СИБИРИ***

© 2014 г. М. В. Брюханова¹, А. В. Кирдянов¹, И. В. Свищерская², Н. П. Почебыт²

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок, 50

² Сибирский федеральный университет

660041 Красноярск, просп. Свободный, 79

E-mail: bryukhanova@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 16.08.2013 г.

Проведен сравнительный анализ анатомических параметров годичных колец лиственной Гмелины (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), произрастающей в зоне сплошного распространения многолетне-мерзлых грунтов Средней Сибири, в разные по климатическим условиям годы. Диаметр трахеид и толщина клеточных стенок измерены для периода с 2000 по 2009 г. Плотность древесины как показатель механической прочности оценивалась через отношение площади клеточных стенок к общей площади поперечного сечения клеток в кольце. Параметр эффективности транспорта воды был рассчитан как площадь люмена во второй степени. Результаты показали, что погодные условия существенно влияют на формирование колец, структура которых определяет гидравлические и механические свойства ксилемы. Анализ анатомической структуры годичных колец является ключевым для понимания возможных изменений плотности древесины и адаптации гидравлической архитектуры ксилемы в условиях климатических изменений. Это становится особенно важным для зоны распространения многолетней мерзлоты при ее возможной деградации.

Larix gmelinii, анатомические параметры древесины, водопроведение, климатические факторы, многолетняя мерзлота.

Изменчивость численности водопроводящих элементов ксилемы и их размеров содержит информацию о механизмах адаптации деревьев к погодичным и внутрисезонным колебаниям климатических условий. Детальные исследования связи анатомической структуры ксилемы древесных растений и водного транспорта, которые были проведены в течение последних десятилетий [2, 6, 9, 10, 12–14, 17, 18], показали, что сосуды (трахеиды) древесины являются важной и пластичной составляющей транспортной системы, определяющей водный баланс растений. Недостаточно адаптированная структура для водного транспорта в определенных условиях может привести к серьезным последствиям для дерева,

например, к понижению гидравлической проводимости – кавитации (образованию воздушных полостей) и, впоследствии, имплозии (разрыв трахеиды). Поэтому в условиях избыточного или недостаточного увлажнения деревьям необходимо формировать трахеиды с соответствующими размерами, чтобы гарантировать эффективный и безопасный транспорт воды. Поскольку для дерева в целом, помимо гидравлической, большое значение имеет и механическая функция, то оптимизация структуры ксилемы происходит за счет увеличения или уменьшения площади поперечного сечения стенок трахеид и соотношения ранней и поздней древесины в кольце (увеличение или уменьшение ее плотности и изменение механических свойств).

В нашем исследовании, на основе анализа структуры ксилемы лиственной Гмелины, произрастающей в зоне сплошного распространения многолетней мерзлоты в северной тайге Средней

* Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президента РФ (МК-5498.2012.4), КГАУ ККФПН и НТД (индивидуальный проект молодого ученого) и РФФИ (проект № 12-04-00542-а).

Сибири, внимание было сосредоточено на изменениях анатомических параметров древесины, вызванных различными погодными условиями последних десяти лет роста. Целью работы являлось определить степень влияния погодных условий на водопроводящие и механические свойства ксилемы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Исследования лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) проводились в Средней Сибири (пос. Тура Эвенкийского района Красноярского края, 64°17' с.ш. 100°13' в.д.). Климат территории резко континентальный, годовая амплитуда колеблется от 40 °С до минус 53 °С, среднегодовая температура минус 9 °С (по данным метеорологической станции пос. Тура). Осадков выпадает менее 400 мм в год. Более 80% территории занимает лиственничная тайга [1].

Участок исследования расположен на береговой кромке р. Кочечум (участок 1 [7]). Тип леса бруснично-зеленомошный, древостой одновозрастный (около 60 лет), высота деревьев около 17 м со средним диаметром ствола 22 см. Почвы аллювиальные гумусовые, глубина деятельного слоя в августе около 160 см, недостаточное увлажнение почвы наблюдается в течение второй половины вегетационного периода. Образцы древесины были взяты из стволов деревьев возрастным буром на высоте 1.3 м от уровня почвы. На основе дендрохронологического анализа 18 доминантных деревьев [15] для проведения гистометрических измерений выбраны 5 деревьев, характеризующихся наивысшими коэффициентами корреляции с обобщенной хронологией (0.60–0.78) и общим ходом роста в течение всех лет жизни. Каждый образец древесины (кern) размягчали кипячением в воде, затем с помощью микротомы были получены тонкие (20 мкм) поперечные срезы древесины. Окраска срезов проводилась раствором метиленового синего в течение 2–3 мин [5, 8] Все клеточные характеристики препаратов древесины для периода с 2000 по 2009 г. измерены при помощи системы анализа изображений (Carl Zeiss, Jena, Германия), которая позволяет определить размеры клеточных структур и просветов в разных частях годичного кольца в автоматическом режиме по изображению поперечного среза древесины [16].

В каждом годичном кольце выбраны 5 рядов клеток с наибольшей площадью поперечного сечения. Измерялись радиальные (D) и тангентальные (T) размеры трахеид, толщина клеточной стенки (CWT), по которым затем рассчитывалась

площадь клеточной стенки (CWA) и площадь люмена (LUM) [4]. Эффективность выполнения водопроводящей функции (CON) оценивалась по объемной скорости потока жидкости в трахеиде [6]. По уравнению Хагена – Пуазейля объемная скорость ламинарного потока жидкости пропорциональна четвертой степени его радиуса, или второй степени площади поперечного сечения. Таким образом, эффективность водопроведения CON пропорциональна второй степени площади люмена $CON \sim LUM^2$. При расчетах мы не рассматривали сопротивление концевых пор, влияющих на величину водопроведения [18].

Согласно индексу Морка [11], на основе соотношения ширины двойной клеточной стенки ($2CWT$) и диаметра люмена (LD), в каждом кольце установлены размеры зон ранней ($2CWT < LD$) и поздней ($2CWT > LD$) древесины, для каждой из которых рассчитаны средние значения линейных и площадных параметров трахеид. Соотношение между шириной ранней и поздней древесины, а также плотность древесины рассматривались нами как показатели механической прочности. Плотность древесины оценивалась как отношение площади клеточной стенки к общей площади поперечного сечения клетки [3], причем для упрощения расчетов форма клетки была принята прямоугольной:

$$DEN = 2CWT (D + T - 2CWT) D^{-1} T^{-1},$$

где D – радиальный размер клетки, CWT – толщина клеточной стенки, T – тангентальный размер клетки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ влияния климатических факторов (температуры воздуха и количества осадков) на радиальный прирост лиственницы за период с 1975 по 2010 г. показал, что осадки июня оказывают положительное воздействие на ширину годичных колец ($R = 0.58$, $p < 0.0005$), также как и суммарное количество зимних осадков (с октября предыдущего года по апрель текущего, $R = 0.36$, $p < 0.05$). Значимой корреляции между температурой воздуха и радиальным приростом не обнаружено [7].

Рассматривая особенности анатомической структуры годичных колец в разные по климатическим условиям годы, с 2000 по 2009 г. были построены климатодиаграммы Госсена – Валтера и установлены годы с избыточным увлажнением (2001, 2007), засушливыми периодами (2005, 2006, 2009) и холодным сезоном роста (2004). Погодные условия всех сезонов роста представлены

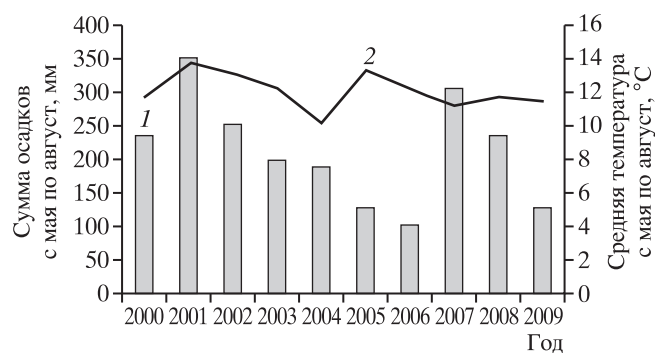


Рис. 1. Климатические параметры сезонов роста с 2000 по 2009 г. (для четырех месяцев с мая по август): 1 – сумма осадков, 2 – средняя температура.

на рис. 1. Самое широкое кольцо (более 2.5 мм) за период с 2000 по 2009 г. было сформировано деревьями лиственницы в 2002 г. (Таблица). В связи с высокой корреляцией между шириной кольца и численностью клеток, его образующих ($R = 0.998$, $p < 0.01$), максимальное число клеток (61) также соответствует 2002 г. При этом трахеиды имеют максимальный радиальный размер (D) как в 2002, так и в 2001 г. Максимальный прирост в год, следующий за оптимальным по метеословиям, подтверждает значительное влияние условий предшествующего сезона роста на прирост в текущем году [15].

Минимальная ширина годовых колец отмечена в 2006 г. В среднем было сформировано 14 клеток ксилемы, тогда как среднее число клеток в год за рассматриваемый период (10 лет) равно 34. Количество осадков в 2006 г. с мая по август было в два раза меньше среднего за весь период метеонаблюдений (102 мм по сравнению

с 203 мм), а повышенная температура (примерно на 1°C) для летнего периода по сравнению со средней усилила иссушение почв. Так как деревья на данном участке испытывают водный дефицит практически во время всего сезона роста (исключая самое начало вегетационного периода, когда вследствие оттаивания мерзлоты доступна почвенная влага, накопленная за предшествующий осенне-зимний период), то очевидно негативное влияние отсутствия осадков и высоких температур летних месяцев текущего сезона роста на радиальный прирост лиственницы. При средних показателях диаметра люмена для ранней и поздней древесины следует отметить минимальные значения остальных параметров трахеид (D , CWT , CWA , LUM) (таблица). Влияние условий предыдущего года отразилось на размерах кольца и его структуры в 2007 г. Несмотря на то, что условия 2007 г. можно считать оптимальными (при высоких температурах воздуха в течение сезона роста наблюдалось большое количество осадков, вследствие чего не было дефицита влаги), деревья лиственницы сформировали узкое годовичное кольцо с минимальными размерами диаметра трахеид.

Влияние условий 2004 г., одного из самых холодных лет за десятилетие (средняя температура с апреля по сентябрь была ниже на 2 °C), было не столь критично для деревьев, произрастающих в данных условиях, и размеры сформированных трахеид соответствовали средним значениям за весь период наблюдений. Отсутствие значимого влияния температуры воздуха как холодного (2004), так и жаркого (2008) сезонов роста на размеры трахеид подтверждает полученный ранее результат, когда величина радиального прироста

Таблица. Среднеарифметические показатели параметров годовичных колец и трахеид лиственницы Гмелина

Год	TRW , мкм	Число клеток в кольце	LD , мкм	D , мкм	CWT , мкм	CWA , мкм ²	LUM , мкм ²	EW/LW %
2000	1185	31	25	38	6	591	514	72/28
2001	2129	51	30	42	6	613	645	75/25
2002	2591	61	28	42	7	681	585	69/31
2003	1498	39	26	39	6	597	569	77/23
2004	1293	32	27	40	7	657	540	71/29
2005	1067	27	30	40	5	549	653	84/16
2006	515	14	28	36	4	440	650	87/13
2007	745	20	22	36	7	624	467	55/ 45
2008	1259	32	23	39	8	704	460	64/36
2009	1128	28	29	40	5	570	631	83/17
Среднее	1341	34	27	39	6	603	571	75/25

Примечание. TRW – ширина годовичного кольца; LD – радиальный размер люмена; D – радиальный размер трахеиды; CWT – ширина клеточной стенки; CWA – площадь клеточной стенки; LUM – площадь люмена; EW/LW – соотношение ранней и поздней древесины. Жирным выделены максимальные значения, курсивом – минимальные значения ($p < 0.01$).

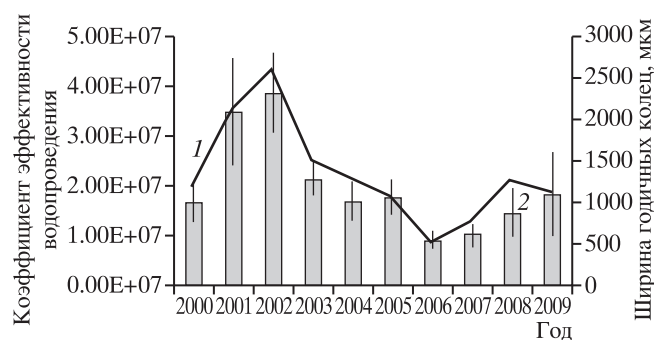


Рис. 2. Изменения ширины годичных колец лиственницы Гмелина (1) и коэффициенты эффективности водопроведения (2) за период с 2000 по 2009 г. Планками погрешности показано стандартное отклонение.

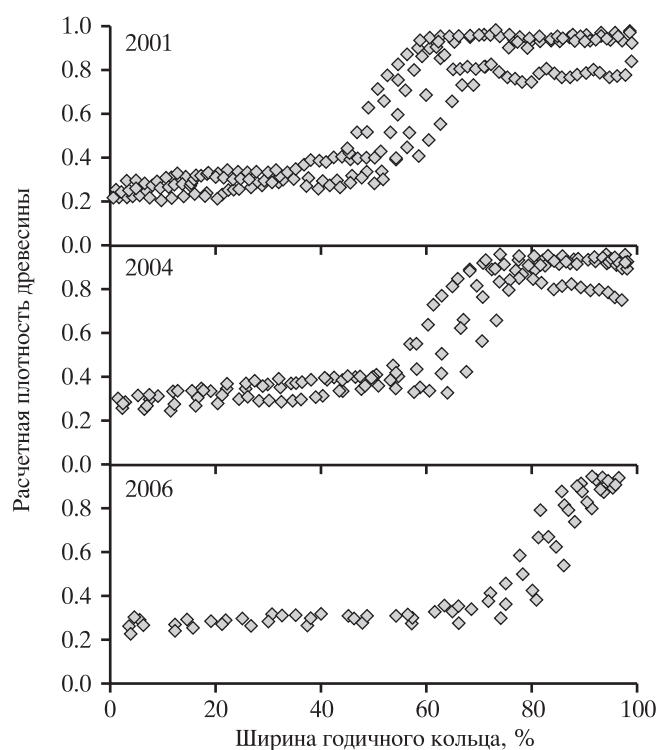


Рис. 3. Профили плотности древесины для годичных колец, сформированных в контрастные по метеоусловиям годы (2001, 2004, 2006). Данные представлены для 5 деревьев.

деревьев зависит в большей степени от количества осадков [7].

Данные эффективности водопроведения, полученные в результате расчетов (рис. 2), показывают высокую корреляцию с изменчивостью ширины годичных колец ($R = 0.97$, $p < 0.05$). В то время как общая расчетная плотность древесины не связана с величиной радиального прироста ($R = 0.15$, $p < 0.05$).

Профили плотности древесины для контрастных по метеоусловиям лет (2001 — влажный,

2004 — холодный, 2006 — засушливый) указывают на значительные изменения как абсолютной величины плотности, так и доли поздней древесины в кольце (рис. 3). Как было отмечено ранее, холодный сезон роста не оказывает экстремально негативного влияния на структуру формирующегося кольца, тогда как засушливые условия не только сокращают долю поздней древесины до 13%, но и влияют на величину максимальной плотности древесины. Значимые корреляции ширины годичных колец с CWT и CWA ($R = 0.71 - 0.81$, $p < 0.05$), подтверждающие, что увеличение радиального прироста происходит при увеличении ширины и площади клеточной стенки трахеид, тем самым увеличивая механическую прочность древесины.

Заключение. Данные, полученные в результате нашего исследования, показали возможное увеличение радиального прироста лиственницы Гмелина, плотности древесины и уменьшение эффективности водопроведения в результате прогнозируемого потепления климата и связанных с ним изменений гидротермического режима почв в зоне сплошного распространения многолетней мерзлоты.

Основываясь на принципах дендрохронологии (перекрестное датирование, чувствительность к внешним изменениям, постоянство реакции на климатические изменения), данные анатомических характеристик годичных колец (размер люмена трахеид, толщина клеточной стенки, плотность древесины) являются подробным и достоверным источником информации о внутри- и погодических изменениях условий среды. Такие знания представляют уникальную основу как для реконструкции, так и для прогноза изменчивости водопроводящих и механических параметров ксилемы под воздействием климатических изменений. Исследуя влияние погодных условий на анатомическое строение древесины, становится возможным оценить структурную адаптацию вторичной ксилемы и ее функциональное значение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абаимов А.П., Бондарев А.И., Зырянова О.А., Шитова С.А. Леса Красноярского Заполярья. Новосибирск: Наука, 1997. 208 с.
2. Бенькова В.Е., Бенькова А.В. Особенности строения древесины северных популяций сибирских видов лиственницы // Лесоведение. 2006. № 4. С. 28–36.
3. Ваганов Е.А. Механизмы и имитационная модель формирования структуры годичных колец у хвойных // Лесоведение. 1996. № 1. С. 3–15.
4. Ваганов Е.А., Скомаркова М.В., Шульце Э.-Д., Линке П. Влияние климатических факторов на прирост

- и плотность древесины годичных колец ели и сосны в горах Северной Италии // Лесоведение. 2007. № 2. С. 37–44.
5. Ваганов Е.А., Шапкин А.В., Свидерская И.В., Высоцкая Л.Г. Гистометрический анализ роста древесных растений. Новосибирск: Наука, 1985. 108 с.
 6. Свидерская И.В., Суховольский В.Г., Радостева Е.Ю., Кирдянов А.В. Модельная оценка оптимального соотношения между толщиной клеточной стенки и размером люмена у трахеид хвойных // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2011. Т. 2. № 4. С. 183–196.
 7. Табакова М.А., Кирдянов А.В., Брюханова М.В., Прокушкин А.С. Зависимость прироста лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири от локальных условий произрастания // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2011. Т. 4. № 4. С. 314–324.
 8. Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979. 156 с.
 9. Choat B., Cobb A.R., Jansen S. Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function // New Phytologist. 2008. V. 177. P. 608–625.
 10. Comstock J.P., Sperry J.S. Theoretical considerations of optimal conduit length for water transport in vascular plants // New Phytologist. 2000. V. 148. P. 195–218.
 11. Denne M.P. Definition of latewood according to Mork (1928) // IAWA Bulletin. 1988. V. 10. P. 59–62.
 12. Fonti P., Jansen S. Xylem plasticity in response to climate // New Phytologist. 2012. V. 195. P. 734–736.
 13. Hacke U.G., Sperry J.S., Wheeler J.K., Castro L. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency // Tree Physiology. 2006. V. 26. P. 689–701.
 14. Hacke U.G., Sperry J.S., Pockman W.T., Davis S.D., McCulloch K.A. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure // Oecologia. 2001. V. 126. P. 457–461.
 15. Kirilyanov A.V., Prokushkin A.P., Tabakova M.A. Tree-ring growth of Gmelin larch under contrasting local conditions in the north of Central Siberia // Dendrochronologia. 2013. V. 31. P. 114–119.
 16. Munro M.A.R., Brown P.M., Hughes M.K., Garcia E.M.R. Image analysis of tracheid dimensions for dendrochronological use // Tree Rings, Environment & Humanity Radiocarbon. 1996. P. 843–853.
 17. Pitterman J., Sperry J.S., Wheeler J.K., Hacke U.G., Sikkema E.H. Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem // Plant, Cell & Environment. 2006. V. 29. P. 1618–1628.
 18. Sperry J.S., Hacke U.G., Pittermann J. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels // American Journal of Botany. 2006. V. 93. P. 1490–1500.

Weather Controls of the Tree Rings Anatomical Structure of *Larix gmelinii* in North of Central Siberia

M. V. Bryukhanova, A. V. Kirilyanov, I.V. Sviderskaja, N. P. Pochebyt

Dahurian larch (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) growing in the continuous permafrost zone of Central Siberia was studied. The anatomical parameters of the tree rings formed during various years under different weather conditions were compared. Tracheide diameter and cell wall thickness were measured for the 2000–2009 period. The timber density as an indicator of mechanical stability was estimated with cell wall area to total cell cross-section area ratio within the ring. The efficiency of water transport was estimated with the squared lumen area. The results implied the weather set controls on the ring formation. Their structure constitutes hydraulic and mechanical properties of the xylem. Analysis of the tree-ring anatomical structure is the key to understanding of possible stem wood density alterations and adaptation of xylem hydraulic texture under changing climate. It is increasingly important in permafrost zone due to the probable degradation.

Larix gmelinii, anatomical parameters of timber, water transport, climatic factors, permafrost.