

УДК 551.584.2(571.513)

Влияние климатических факторов на клеточную структуру годичных колец хвойных, произрастающих в различных топоэкологических условиях лесостепной зоны Хакасии

Е.А. Бабушкина*,

Е.А. Ваганов, П.П. Силкин

Сибирский федеральный университет,

Россия 660041, Красноярск, пр.Свободный, 79¹

Received 4.06.2010, received in revised form 11.06.2010, accepted 18.06.2010

Влияние условий произрастания на строение древесины исследовали на трех видах хвойных из различных топоэкологических условий в лесостепной зоне Хакасии. На основании результатов корреляционного анализа климатических факторов (средних температур и сумм осадков по десятидневкам) сезонов роста и параметров структуры годичных колец древесины (ширины годичного кольца, максимальной плотности, радиального размера трахеид и толщины клеточной стенки) выявлено, что при разных условиях произрастания происходит значительная трансформация климатического сигнала, зависящая также и от специфики вида. Показано, что основной мишенью для внешнего сигнала является камбиальная зона, поскольку последующие процессы дифференцировки клеток и их результат в меньшей степени зависят от внешних условий. Тем не менее, гистометрические параметры, а особенно их сочетание у деревьев из разных условий, позволяют получить дополнительную и более детальную информацию об условиях сезона роста и выявить «ключевые» интервалы сезона, климатические факторы которых можно количественно оценить.

Ключевые слова: ширина годичного кольца, гистометрические параметры древесины, климатический сигнал.

Известно, что динамика изменения структуры годичных колец, с одной стороны, находится под гормональным и генетическим контролем (внутренние факторы), а с другой – зависит от прямого и косвенного влияния внешних условий (Fritts, 1976, 1992; Denne, Dodd, 1981; Шиятов, 1986; Schweingruber, 1988, 1996; Ваганов, Шашкин, 2000).

Прямое действие на структуру годичных колец оказывают, как правило, факторы катастрофического характера – пожары, механические воздействия, радиация (Schweingruber, 1996; Мусаев, 1996; Арбатская, Ваганов, 1997). Влияние других факторов внешней среды опосредованно и определяется зависимостью интенсивности физиологических

* Corresponding author E-mail address: babushkina70@mail.ru

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

процессов, содержания гормонов и водного баланса в древесине от степени воздействия фактора. К этой группе относятся физико-географические особенности места произрастания, почвенные и климатические факторы (Лобжанидзе, 1961; Битвинскас, 1974; Ловелиус, 1979; Tranquillini, 1979; Антанайтис, Загреев, 1981; Поздняков, 1986; Ефремов, 1987; Spieker, 1987, 1991; Larson, 1994; Schulze et al., 1995).

Годичные кольца являются интеграторами влияния внешних условий, и их характеристики регистрируют зависимость скорости роста от этих условий, изменяющихся со временем. Различные характеристики структуры годовых колец отражают условия разных промежутков сезона роста и по-разному регистрируют изменения в окружающей среде (Ваганов и др., 1985, 1996; Vaganov et al., 2006).

Согласно представлениям о формировании ксилемы древесных растений (Ваганов и др., 1985; Ваганов, Шашкин, 2000; Deslaurier et al., 2003), сезонный рост годовых колец хвойных представляет собой сочетание взаимодействующих между собой основных процессов дифференцировки клеток: 1) деления камбиальной инициали и ксилемных материнских клеток в камбиальной зоне; 2) рост клеток ксилемы растяжением; 3) формирование вторичной клеточной стенки с последующим аутолизом цитоплазмы.

Очевидно, что каждая клетка годового кольца последовательно проходит все вышеперечисленные этапы дифференцировки. Для каждого этапа можно определить сроки начала и окончания, которые зависят от климата района произрастания и видовых особенностей (Vaganov et al., 2006; Rossi et al., 2007). Так, для сосны в условиях лесостепной зоны (например, Хакасия и юг Красноярского края) приводятся следующие сроки: деления

клеток в камбиальной зоне наблюдаются со второй половины мая (устойчивое повышение температуры выше 6 °С) и до конца июля (Ваганов, Шашкин, 2000). Каждая клетка последовательно переходит в зону радиального роста растяжением, и этот процесс занимает от 20-30 дней для клеток ранней древесины до 8-10 дней для поздней. Длительность формирования вторичной клеточной стенки в течение сезона может изменяться от 10 суток для трахеид ранней древесины до 40 суток для трахеид поздней древесины (Whitmore, Zahner, 1966; Wodzicki, 1971; Vaganov et al., 2006). В целом, формирование годового кольца завершается, когда средняя температура падает ниже 10 °С (Буторина, 1979), в Хакасии это происходит в конце августа – начале сентября.

Характеристиками древесины, отражающими интенсивность процессов дифференцировки трахеид, являются число клеток в годовом кольце N (процесс деления), радиальный размер клеток D (процесс роста растяжением) и толщина клеточной стенки CWT (процесс формирования вторичной стенки) (Wodzicki, 1971; Denne, Dodd, 1981; Larson, 1994; Antonova, Stasova, 1997). Также для количественной оценки структуры годового кольца используется максимальная плотность MXD (Kirilyanov et al., 2007).

Эти характеристики – важный источник информации об особенностях отдельных сезонов роста деревьев (Larson, 1994; Gartner, 1995), они используются для более качественной реконструкции климатических условий (Vaganov et al., 2006).

В ряде ранее опубликованных работ (Ваганов и др., 1994; Андреев и др., 2001; Магда, Зеленова, 2002; Kirilyanov et al., 2003) проведен анализ влияния климатических факторов на сезонный рост и структуру годовых колец в условиях, жестко лимитированных

по одному из климатических факторов – температуре или осадкам. Показано, что лимитирующий климатический фактор оказывает доминирующее влияние не только на ширину, но и на характеристики годичных колец, и чтобы выявить особенности влияния условий отдельных интервалов сезона на ширину и плотность годичных колец, необходимо применять особые способы стандартизации (Kirilyanov et al., 2007). Однако влияние климата на рост деревьев при менее жестком лимитировании нестабильно, зависит от вида древесного растения и конкретного местообитания (Schweingruber, 1996; Ваганов, Шашкин, 2000; Tardif et al., 2003; Wilson, Elling, 2003). В лесостепной зоне Хакасии (юг Сибири) наблюдается значимое влияние на рост годичных колец как температуры, так и количества осадков. В этих условиях взаимосвязь между климатом и структурой годичных колец носит более сложный характер.

Представляло интерес: 1) рассмотреть изменчивость характеристик анатомического строения древесины разных видов хвойных (как конечного результата процессов дифференцировки клеток) в зависимости от климатических факторов и топоэкологических условий местопроизрастания; 2) выявить особенности клеточной структуры годичных колец, которые потенциально могут быть использованы для дендроклиматических реконструкций.

Объекты и методы исследований

Исследования проводили в лесостепной зоне Ширинского района Республики Хакасия [54°24'с.ш., 89°57'в.д.]. Климат района умеренно холодный континентальный, среднегодовая температура воздуха составляет 1,1 °С, средняя сумма осадков за год 260 мм, режим осадков характеризуется хорошо выражен-

ным летним максимумом (72-90 % в апреле-октябре). В работе использованы средние за 10 дней значения температуры и суммы осадков, рассчитанные на основе суточных данных, по метеостанции Ширы за 1989 – 2008 гг.

Начало вегетации (когда среднесуточная температура поднимается выше 5 °С) приходится на последнюю декаду апреля – первую декаду мая. К концу сентября температура понижается до 5-7 °С, поэтому длительность периода роста для клеток древесины можно оценить в 145-150 суток (рис. 1). Поскольку процессы формирования древесины проходят при температуре выше 6-8 °С (Смирнов, 1964; Острошенко, 2002), в работе использованы климатические данные с последней декады мая по первую декаду сентября. Самый жаркий месяц – июль (во второй декаде средняя температура 19,4±1,6 °С). Климат засушливый, наибольшее количество осадков выпадает с 10 июля по 20 августа, то есть во второй половине сезона роста. На диаграмме Госсена-Вальтера видно, что практически весь сезон роста дефицитен по количеству осадков (рис. 1).

Исследовали два участка: южный склон (ЮС) и пойму ручья (ПР), находящиеся на расстоянии около 1 км друг от друга. Несмотря на близость, эти участки различаются по микроэкологическим условиям: участок ЮС расположен на склоне южной экспозиции, получающем большее количество солнечной радиации и имеющем хороший дренаж; участок ПР равнинного характера и имеет дополнительные источники увлажнения: близкие грунтовые воды, весенний паводок ручья Тунгузюль и скатывающиеся со склона осадки. Механический состав почв также отличается: горная серая лесная каменистая почва неполноразвитого профиля на склоне быстрее прогревается и иссушается, чем лугово-черноземная почва оподзоленного ряда в пой-

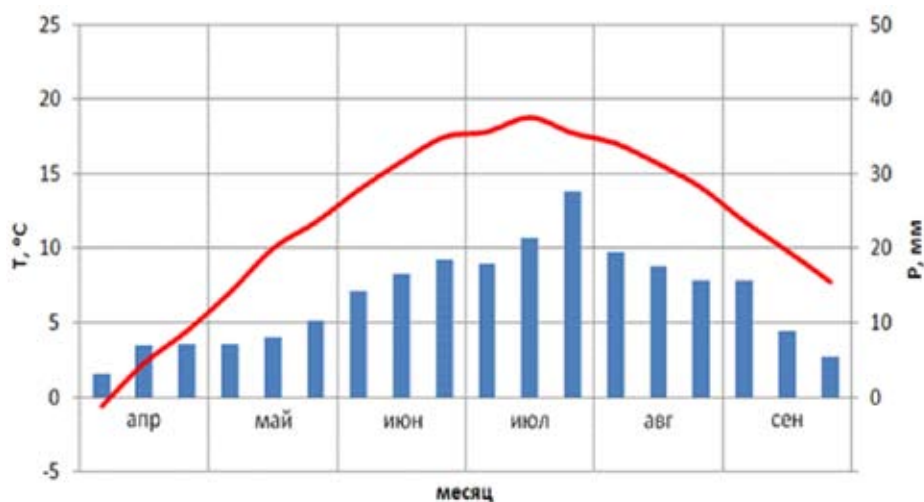


Рис. 1. Средние температуры (линия) и суммы осадков (столбцы) по декадам вегетационного сезона (с апреля по сентябрь), по данным метеостанции Ширы за 1989-2008 гг.

ме. Таким образом, наиболее важным различием участков является влажность.

Исследовали образцы древесины трех видов хвойных: лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) (участки ЮС и ПР), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (участок ЮС) и ели обыкновенной (*Picea obovata* Ledeb.) (участок ПР). Образцы древесины (керна) отбирали посредством шведского возрастного бурава на высоте 1,3 м. Сбор, транспортировка, первичная обработка кернов и измерение ширины годичных колец TRW проводили по стандартным методикам, принятым в дендрохронологии (Шиятов и др., 2000). В работе использовали хронологии ширины годичного кольца, индексированные (стандартные) в программном пакете DPL (Holmes, 1998). Для исследования клеточной структуры годичных колец керны (по 5 образцов каждого вида) размягчали кипячением в воде. Затем с помощью микротомы были получены тонкие (20 мкм) поперечные срезы древесины, включающие не менее 20 годичных колец последних лет роста. Окраска срезов проводилась раствором метиленового синего в течение 2-3 мин (Фурст, 1979; Ваганов

и др., 1985). Окрашенные и промытые срезы помещали в каплю глицерина на предметное стекло. Качество срезов проверяли под микроскопом. Окантовка препаратов лаком была завершающей стадией подготовки качественных окрашенных срезов древесины, годных для длительного исследования.

Анатомические клеточные характеристики древесины деревьев были измерены на полученных срезах при помощи системы анализа изображений (Image System, Carl Zeiss, Germany), в состав которой входит пакет специально разработанных программ “Super-Moment”, “Lineyka”, “ProcessorKR” (Силкин, 2009) (рис. 2). В каждом годичном кольце измеряли радиальные размеры и толщину стенки 5 рядов клеток от внутренней границы к внешней, затем измерения усреднялись.

Поскольку годичные кольца как в одном, так и в разных деревьях содержат разное число клеток и имеют разную ширину, для того, чтобы провести сравнительный анализ их анатомической структуры, необходимо было нормировать исходные трахеидограммы (ряды измерений D и CWT в пределах годичного кольца) к единому стандартному числу

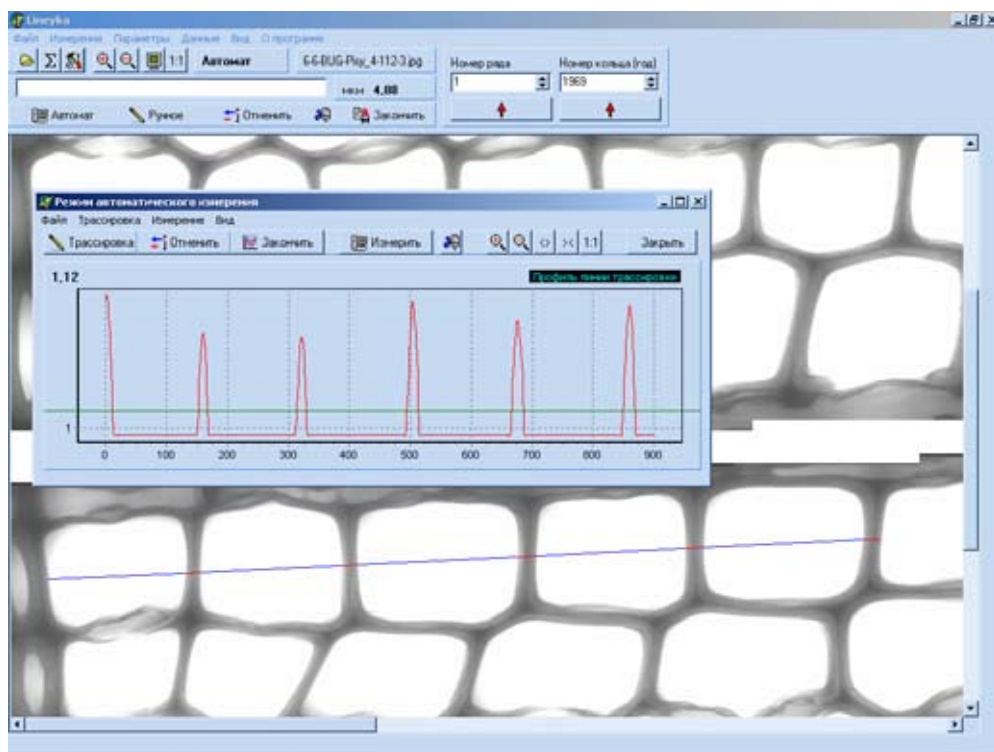


Рис 2. Пример измерения клеточных параметров с помощью программы Lineyka.exe

клеток, в данном случае к 15 (Ваганов и др., 1985; Vaganov, 1990), так как среднее количество клеток в исследованных годовичных кольцах составляло 15,3. Нормирование “сжимает” или “растягивает” исходную трахеидограмму по абсциссе до 15 клеток. Детали структуры кольца при этом не испытывают нарушений.

Плотность древесины оценивали как отношение площади клеточной стенки к общей площади поперечного сечения клетки (Ваганов, 1996), причем для упрощения расчетов форму клетки принимали прямоугольной:

$$DEN = 2 \cdot CWT \cdot (D + T - 2 \cdot CWT) / (D \cdot T), \quad (1)$$

где D – радиальный размер клетки (мкм), CWT – толщина клеточной стенки (мкм), T – тангенциальный размер клетки (мкм), относительно постоянный (Боровиков, Уголев, 1989). Из всех полученных для годовичного

кольца значений относительной плотности затем выбирали максимальное MaxDEN.

В итоге для каждого вида на исследованных участках были получены локальные (усредненные) хронологии по следующим параметрам: TRW, MaxDEN, D1...D15, CWT1...CWT15. Хронологии гистометрических параметров имеют длину 20 лет, а ширины годовичного кольца – 122-198 лет (в зависимости от возраста модельных деревьев).

Для оценки изменчивости хронологий и наличия в них общего сигнала использовали следующие статистические характеристики: среднее значение Mean, стандартное отклонение SD, коэффициенты вариации V и чувствительности K_г, средний межсерийный коэффициент корреляции R (средний из коэффициентов корреляции индивидуальных хронологий с локальной), отношение сигнала к шуму SNR, а также автокорреляция первого порядка AR (Methods..., 1990). Отношение

сигнала к шуму есть величина, характеризующая отношение изменчивости, общей для всех хронологий (то есть общего внешнего сигнала), к индивидуальной изменчивости, различной для каждой хронологии:

$$\text{SNR} = n \cdot R / (1 - R), \quad (2)$$

где $n = 5$ – объем выборки (количество индивидуальных хронологий). Поскольку объем выборки одинаков для всех хронологий, их сравнение по этому параметру вполне правомерно.

Анализ связей климата с параметрами древесины хвойных проводили на основе поиска статистически значимых коэффициентов корреляции между древесно-кольцевыми хронологиями и климатическими факторами. Инструментом для проведения вычислений был выбран программный пакет STATISTICA 6.0 (www.statsoft.ru; Боровиков, 2001).

Результаты

Статистические характеристики хронологий. Основные статистические характеристики хронологий по ширине годичного кольца, максимальной плотности и анатомическим параметрам представлены в таблице. Изменчивость и чувствительность к внешним условиям для всех хронологий по ширине годичного кольца больше, чем по плотности и анатомическим параметрам. Тем не менее, межсерийный коэффициент корреляции достигает высоких значений как для радиальных размеров клеток, так и для толщины клеточных стенок, свидетельствуя о том, что изменения этих параметров структуры годичных колец достаточно синхронны у разных деревьев. Исключение составляют годичные кольца ели в пойме ручья, показывающие меньшие, но, тем не менее, значимые величины. Отношение сигнала к шуму также

коррелирует с коэффициентами вариации, чувствительности и межсерийным коэффициентом корреляции. Автокорреляция, как правило, выше для размеров и толщины клеточных стенок клеток поздней древесины, чем ранней в годичных кольцах деревьев южного склона. Но в годичных кольцах деревьев поймы такой тенденции не прослеживается. У деревьев на склоне в годичных кольцах сосны и лиственницы коэффициенты чувствительности выше, чем у деревьев в пойме, а коэффициенты вариации выше у лиственницы. Максимальная чувствительность и изменчивость анатомических параметров у всех видов наблюдается для клеток поздней древесины, причем у сосны и лиственницы она выше для радиального размера клеток, а у ели – для толщины клеточной стенки.

Межсерийные коэффициенты корреляции и отношение сигнала к шуму на склоне в целом выше, чем в пойме. При этом хронологии TRW показывают наличие значимого общего сигнала во всех случаях, для максимальной плотности древесины межсерийная корреляция наиболее высока у лиственницы, особенно на склоне. По анатомическим параметрам корреляция индивидуальных клеточных хронологий может быть как выше, так и ниже, чем по ширине годичного кольца. Однако даже при наименьшей межсерийной корреляции (радиальный размер клеток ранней древесины в пойме) отношение сигнала к шуму является значимым.

Автокорреляция, показывающая влияние условий предыдущего сезона, наиболее велика у лиственницы. У хронологий ели положительная автокорреляция менее выражена, у сосны наблюдается отрицательная автокорреляция.

Характер изменения радиальных размеров и толщины клеточных стенок внутри годичных колец. Рассматривая средние трахе-

идограммы годовых колец исследованных видов хвойных из контрастных местообитаний, можно отметить такие их особенности (рис. 3, справа). Радиальный размер клеток в годовых кольцах сосны в зоне ранней древесины (с 1 по 8-ю клетки нормированной трахеидограммы) изменяется незначительно и мало варьирует по годам. Однако в переходной зоне (8-11-я клетки) он начинает уверенно уменьшаться, а варьирование по годам возрастает. В зоне поздней древесины (12-15-я клетки) радиальный диаметр клеток достигает минимальных размеров (12-15 мкм), а толщина клеточной стенки – максимальных (на уровне 12-13-й клеток равна 4,75 мкм). Толщина клеточной стенки показывает обратную зависимость от радиального размера для клеток ранней и переходной зоны, но в поздней древесине связь меняется на положительную.

Несколько иная динамика внутрисезонных изменений радиальных размеров клеток наблюдается у лиственницы. В самом начале годового кольца размер клеток немного увеличивается (к 3-4-й клеткам), а затем сначала резко (в переходной зоне), а потом более плавно уменьшается, достигая минимума (11-12 мкм) к границе годового кольца. Толщина клеточной стенки показывает обратную картину для клеток ранней и переходной зоны (от 1 до 10-й клетки нормированной трахеидограммы), а после достижения максимума уменьшается параллельно уменьшению радиального диаметра клеток. При этом годовое варьирование радиальных размеров клеток в годовых кольцах лиственницы, растущей на склоне, выше в зоне ранней древесины, а у лиственницы из поймы – у клеток переходной зоны. Толщина клеточных стенок у лиственницы поймы достигает максимальных размеров в начале зоны поздней древесины (10-11-я клетки) и заметно превышает таковую для годовых колец лиственницы

южного склона (8,94 и 6,80 мкм соответственно). Годовые вариации толщины клеточной стенки поздней древесины лиственницы значимо больше, чем ранней.

Поведение трахеидограмм годовых колец ели очень сходно с сосной, но годовые вариации как радиальных размеров, так и толщины клеточной стенки значительно меньше, чем у сосны, тем более у лиственницы. Максимальных размеров толщина клеточных стенок в годовых кольцах ели отмечается у последних клеток, сформированных в годовом кольце в течение сезона.

Корреляция гистометрических характеристик с климатическими факторами. На основании климатических данных и длительности процессов дифференцировки ксилемы хвойных построены графики (рис. 3, слева), отражающие временные границы этих процессов для каждой клетки нормированной трахеидограммы (рис. 3, справа). Основа расчета первой кривой (даты формирования клеток) – сезонные изменения скорости продукции клеток. Как известно из литературных источников (Ваганов и др., 1985), камбиальная активность начинается при повышении средней температуры до 10 °С или несколько позднее (у листопадных видов), завершается в середине вегетационного сезона. Скорость деления клеток вначале относительно постоянна, а затем уменьшается. Таким образом, изменения относительной скорости продукции клеток хорошо отражаются в изменениях радиального размера этих клеток. Средняя скорость процессов дальнейшей дифференцировки клеток в течение сезона практически не меняется, поэтому длительность роста растяжением (расстояние между первой и второй кривыми) прямо пропорциональна среднемноголетнему значению D , длительность утолщения клеточной стенки (расстояние между второй и третьей кривыми) – CWT .

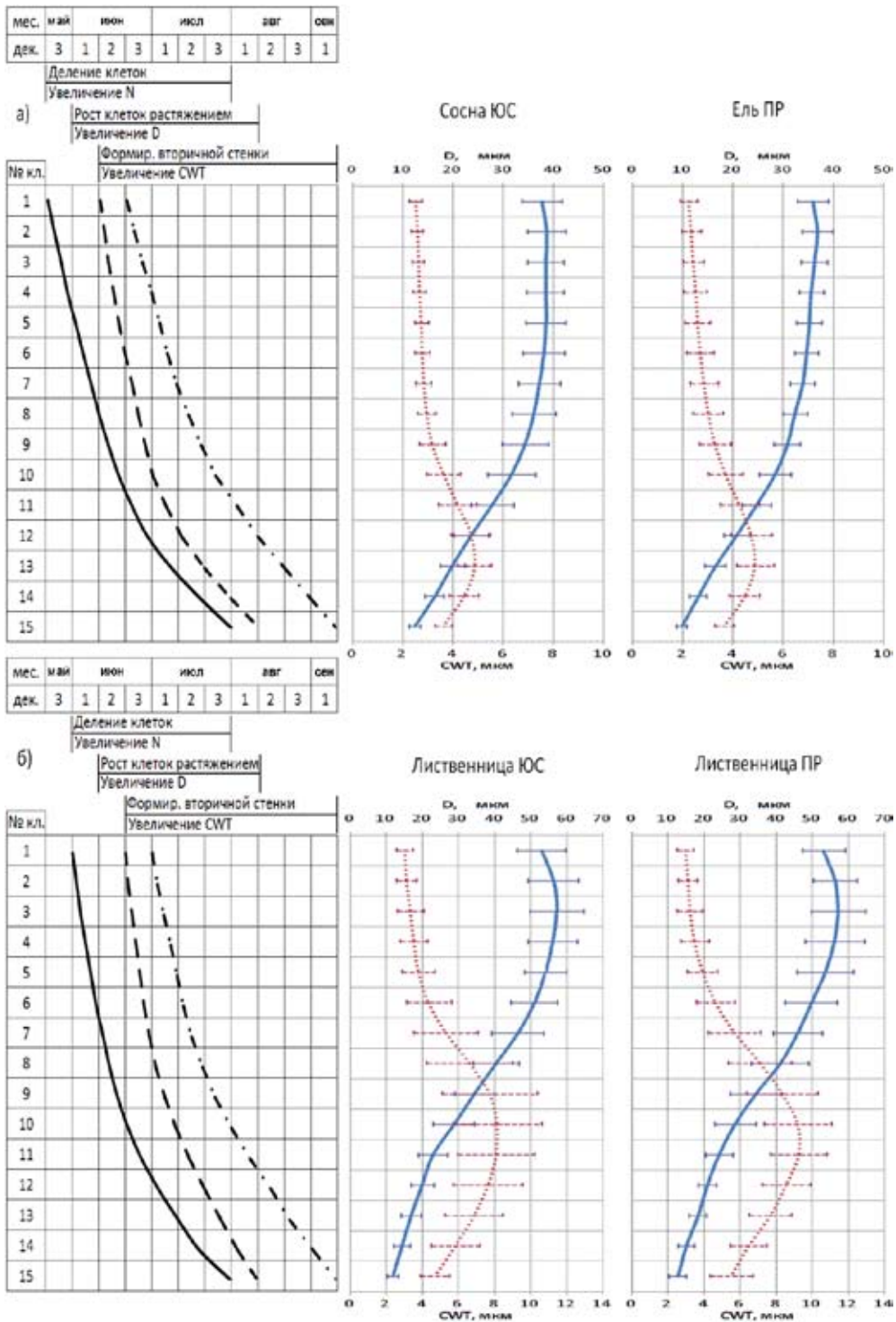


Рис. 3. Сезонная динамика процессов дифференцировки клеток ксилемы и среднееголетние нормированные трахеидограммы вечнозеленых (а) и листопадного (б) видов хвойных исследуемого района. Слева: сплошная линия – даты формирования клеток; штриховая линия – даты окончания роста клеток растяжением и начала утолщения клеточной стенки; штрихпунктирная линия – даты окончания дифференцировки клеток. Справа: синяя сплошная линия – D; красная штриховая линия – CWT; планками погрешности показаны стандартные отклонения SD

Эти соотношения подтверждаются и данными других исследований (Whitmore, Zahner, 1966; Wodzicki, 1971; Rossi et al., 2003; Vaganov et al., 2006). Учтено также, что формирование древесины лиственницы (рис. 3, б) как листопадного вида в условиях района исследования начинается на декаду позднее, чем сосны и ели (рис. 3, а), и протекает интенсивнее (Судачкова, 1977).

Итак, графики на левой части рис. 3 ограничивают временные интервалы влияния условий соответствующих периодов созревания клеток в соответствии с наблюдаемыми и полученными из публикаций оценками. Влияние более поздних периодов не рассматривается, так как на созревшие трахеиды внешние условия не влияют. Так, например, на радиальный размер 10-й клетки сосны или ели могут влиять внешние условия с третьей декады мая до конца июня, а на толщину ее стенки – до конца июля.

Рассчитанные коэффициенты корреляции климатических параметров (средних температур и сумм осадков) по декадам с измеренными гистометрическими характеристиками древесины приведены на рис. 4 (подписаны значения коэффициентов, значимые на уровне $p \leq 0,10$; выделены наиболее чувствительные к внешним условиям участки годовичного кольца). Так как климатические условия не влияют на анатомические параметры зрелых трахеид, коэффициенты корреляции соответствующей части сезона были исключены из рассмотрения. В связи с тем, что в структуре соседних клеток внешние условия отражаются сходным образом, на рисунке графики показаны выборочно.

Сосна, ЮС. Изменения ширины годовичного кольца и максимальной плотности отрицательно реагируют на температуру. Наибольшее подавление продукции отмечается в годы с высокими температурами конца мая и конца

июня, а максимальной плотности – в годы с высокими температурами первой декады августа. Осадки первой половины сезона роста показывают слабую положительную связь с продукцией клеток, но эта связь не значима.

Осадки первой половины сезона повышают радиальный размер клеток как ранней, так и поздней древесины в годовичных кольцах сосны. Высокие температуры в середине июля приводят к формированию клеток меньших размеров в поздней древесине (пример – 14-я клетка). Для толщины клеточных стенок влияние климатических условий отдельных декад существенно отличается от такового для радиальных размеров клеток. Так, толщина клеточных стенок ранней древесины уменьшается в годы с высокими температурами первой декады июня, а клеток переходной зоны – увеличивается в годы с высокими температурами первой декады июля. Для толщины клеточной стенки поздней древесины значимое влияние имеют осадки последней декады июня.

Лиственница, ЮС. Хронология ширины годовичного кольца лиственницы, как и сосны, показывает отрицательную реакцию на повышение температуры первой половины сезона, однако при этом значимых связей с осадками не наблюдается. Высокие температуры июня уменьшают радиальный размер клеток ранней древесины лиственницы. Увеличение осадков в этом периоде более сказывается на размере последних клеток годовичного кольца. Толщина клеточных стенок и ранней, и поздней древесины уменьшается в годы с жарким июнем; осадки июня увеличивают толщину клеточной стенки ранней древесины и переходной зоны, но увеличение осадков в июле уменьшает толщину клеточных стенок поздней древесины. Интересно, что условия июля (температура – положительно, а осадки – отрицательно) значимо влияют на изменчивость

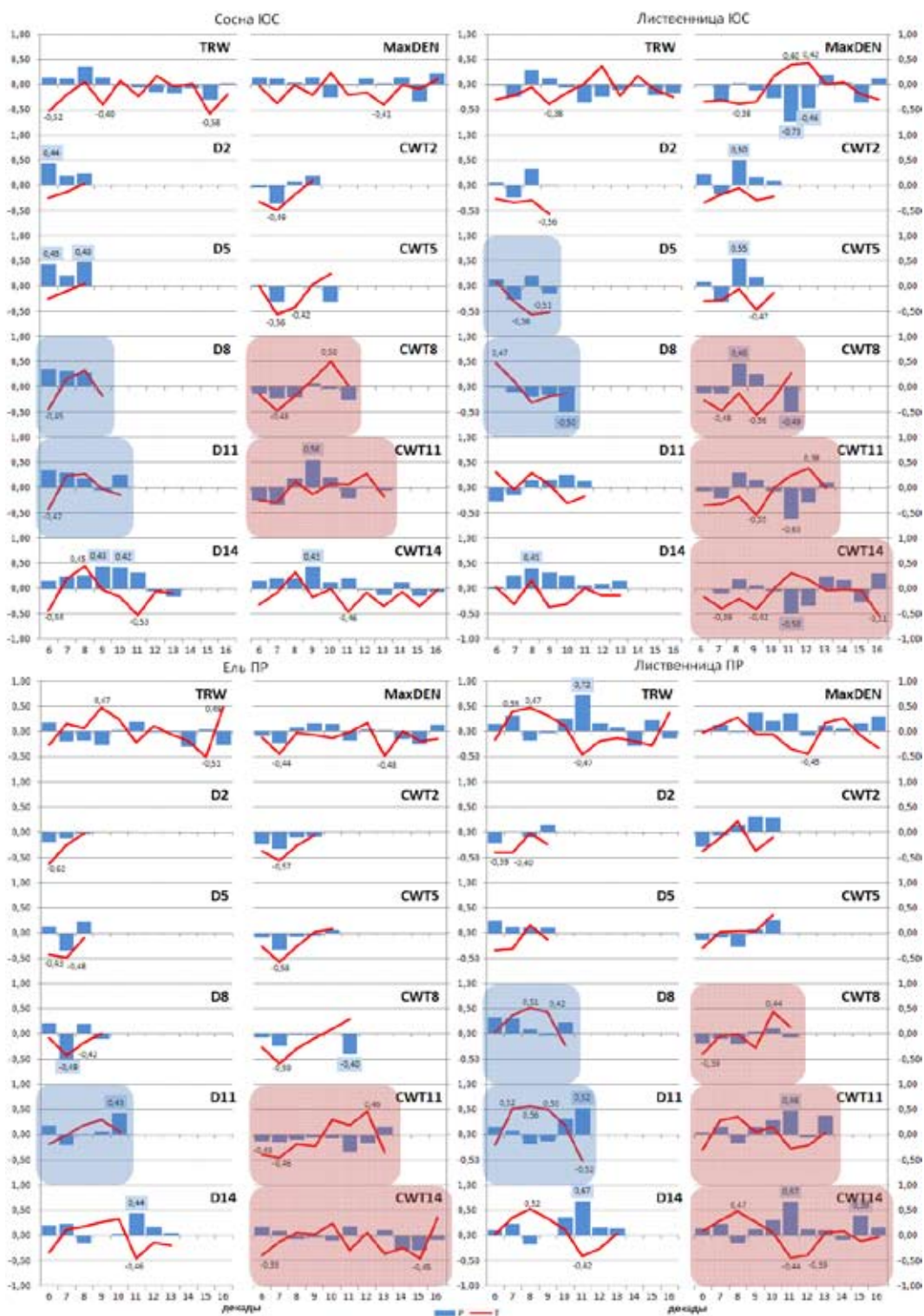


Рис. 4. Коэффициенты корреляции параметров древесины хвойных с температурами (линии) и осадками (столбцы) по декадам сезона роста. Подписаны значения коэффициентов корреляции, значимых при $p \leq 0,10$. Выделены участки, наиболее чувствительные к внешним условиям

максимальной плотности древесины в годовых кольцах лиственницы ЮС.

Лиственница, ПР. В начале сезона температура положительно влияет на увеличение продукции клеток древесины лиственницы в пойме. В середине сезона (наиболее жаркий период) температура угнетающе действует на хронологию ШГК и максимальной плотности, а осадки, наоборот, стимулируют продукцию клеток. Отметим слабый отклик радиальных размеров клеток на температуру первой половины сезона роста, только в переходной и поздней зонах клеточные параметры реагируют на изменения климатических факторов подобно продукции: температура начала сезона стимулирует процессы дифференцировки, в середине сезона – угнетает, осадки июля увеличивают радиальный размер и толщину вторичной стенки клеток.

Ель, ПР. У ели в целом корреляционные связи ширины годового кольца с климатом слабее, чем у лиственницы, однако продукция клеток увеличивается в годы с теплым июнем.

Высокие температуры конца мая – начала июня уменьшают радиальный размер клеток ранней древесины и переходной зоны. Для поздней древесины наиболее значимо влияние температуры (отрицательное) и осадков (положительное) июля. На толщину клеточной стенки повышение температуры также действует угнетающе в начале и в конце сезона. В итоге, отрицательное влияние температуры в начале августа отмечается и на максимальной плотности древесины годовых колец.

Обсуждение

Для гистометрических характеристик древесины все статистические характеристики хронологий ниже, чем для ширины годового кольца (продукции клеток), следовательно, они более консервативны, т.е. в большей

степени зависят от внутренних условий и в меньшей – от внешних. Тем не менее, в них фиксируется внешний сигнал, что подтверждается достаточно высокой межсерийной корреляцией и отношением сигнала к шуму.

Анализ показывает, что наиболее чувствительны к внутрисезонным изменениям температуры и осадков клетки переходной и поздней зон годовых колец, что соответствует и данным таблицы. При этом ответ на общие климатические изменения как видоспецифичен, так и зависит от топографии мест произрастания деревьев. Радиальный размер клеток в ранней и переходной зонах сосны прямо и косвенно (иссушение почвы при высоких температурах первой половины сезона роста) реагирует на изменения увлажнения, причем эта зависимость еще более значима при формировании клеток поздней древесины. Можно выделить «ключевые» интервалы в сезоне, условия которых влияют на радиальный размер и толщину клеточной стенки у сосны: начало июня – начало июля и увлажнение в конце июня, соответственно. Отметим, что в данном случае эти интервалы сезона практически совпадают со временем продукции соответствующих клеток камбием и перехода их в зону созревания (Vaganov et al., 2006). Значимость условий в этот период усиливается максимальной освещенностью (максимально возможные скорости фотосинтеза) (Rossi et al., 2006). Четкий ответ в изменчивости продукции клеток на температуру, например, отмечают и другие авторы, исследовавшие сезонное формирование годовых колец (Deslaurier, Morin, 2005; Rossi et al., 2007). Формирование клеточной структуры в годовых кольцах лиственницы на южном склоне имеет свои отличия от таковых для сосны. Так, если радиальный размер клеток откликается на увлажнение (или иссушение), то увеличение увлажнения с середины июля

Таблица. Статистические характеристики хронологий по ширине годичного кольца, максимальной плотности и анатомическим параметрам древесины хвойных за 1989-2008 гг.

| Параметр | Среднее значение Mean | Стандартное отклонение SD | Коэффициент вариации V | Коэффициент чувствительности Kr | Средний межсерийный коэффициент корреляции R | Автокорреляция 1-го порядка AR | Отношение сигнала к шуму SNR |
|-----------------|--------------------------|------------------------------|---------------------------|------------------------------------|---|-----------------------------------|---------------------------------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| сосна, ЮС | | | | | | | |
| TRW | 1,00 | 0,29 | 0,29 | 0,26 | 0,80 | 0,46 | 20,3 |
| MaxDEN | 0,70 | 0,04 | 0,06 | 0,07 | 0,54 | -0,13 | 6,0 |
| D2, мкм | 37,12 | 3,94 | 0,11 | 0,13 | 0,85 | -0,35 | 28,7 |
| D5, мкм | 37,01 | 4,43 | 0,12 | 0,16 | 0,86 | -0,37 | 30,0 |
| D8, мкм | 34,72 | 4,46 | 0,13 | 0,19 | 0,83 | -0,41 | 25,2 |
| D11, мкм | 26,09 | 4,60 | 0,18 | 0,26 | 0,80 | -0,56 | 20,1 |
| D14, мкм | 15,73 | 1,79 | 0,11 | 0,16 | 0,68 | -0,41 | 10,6 |
| CWT2, мкм | 2,50 | 0,22 | 0,09 | 0,08 | 0,60 | 0,46 | 7,4 |
| CWT5, мкм | 2,65 | 0,30 | 0,11 | 0,12 | 0,70 | -0,01 | 11,9 |
| CWT8, мкм | 2,90 | 0,37 | 0,13 | 0,14 | 0,60 | -0,05 | 7,5 |
| CWT11, мкм | 4,03 | 0,69 | 0,17 | 0,18 | 0,63 | 0,10 | 8,5 |
| CWT14, мкм | 4,43 | 0,53 | 0,12 | 0,15 | 0,61 | -0,16 | 7,7 |
| лиственница, ЮС | | | | | | | |
| TRW | 0,98 | 0,31 | 0,32 | 0,29 | 0,77 | 0,35 | 9,8 |
| MaxDEN | 0,85 | 0,12 | 0,13 | 0,07 | 0,85 | 0,70 | 16,6 |
| D2, мкм | 51,89 | 6,39 | 0,12 | 0,11 | 0,72 | 0,35 | 7,8 |
| D5, мкм | 51,37 | 8,05 | 0,16 | 0,14 | 0,82 | 0,21 | 13,9 |
| D8, мкм | 38,17 | 5,77 | 0,15 | 0,17 | 0,62 | 0,27 | 5,0 |
| D11, мкм | 22,75 | 4,47 | 0,20 | 0,17 | 0,70 | 0,38 | 7,0 |
| D14, мкм | 13,68 | 2,01 | 0,15 | 0,11 | 0,63 | 0,51 | 5,1 |
| CWT2, мкм | 2,74 | 0,32 | 0,12 | 0,10 | 0,71 | 0,30 | 7,3 |
| CWT5, мкм | 3,15 | 0,59 | 0,19 | 0,14 | 0,76 | 0,52 | 9,6 |
| CWT8, мкм | 5,09 | 2,16 | 0,42 | 0,21 | 0,84 | 0,63 | 16,2 |
| CWT11, мкм | 6,80 | 2,37 | 0,35 | 0,23 | 0,85 | 0,71 | 17,4 |
| CWT14, мкм | 5,15 | 1,21 | 0,23 | 0,15 | 0,73 | 0,72 | 8,0 |
| лиственница, ПР | | | | | | | |
| TRW | 0,95 | 0,42 | 0,44 | 0,22 | 0,86 | 0,82 | 17,9 |
| MaxDEN | 0,93 | 0,05 | 0,05 | 0,05 | 0,70 | 0,09 | 7,0 |
| D2, мкм | 55,46 | 3,81 | 0,07 | 0,04 | 0,48 | 0,69 | 2,7 |
| D5, мкм | 52,47 | 4,05 | 0,08 | 0,07 | 0,50 | 0,32 | 3,0 |
| D8, мкм | 37,50 | 6,96 | 0,19 | 0,15 | 0,72 | 0,55 | 7,7 |
| D11, мкм | 23,11 | 3,16 | 0,14 | 0,10 | 0,67 | 0,52 | 6,2 |
| D14, мкм | 15,59 | 2,13 | 0,14 | 0,10 | 0,75 | 0,53 | 9,1 |
| CWT2, мкм | 2,74 | 0,31 | 0,11 | 0,11 | 0,60 | 0,28 | 4,5 |
| CWT5, мкм | 3,66 | 0,68 | 0,19 | 0,17 | 0,59 | 0,18 | 4,4 |
| CWT8, мкм | 6,80 | 1,82 | 0,27 | 0,29 | 0,71 | 0,26 | 7,2 |
| CWT11, мкм | 8,94 | 1,78 | 0,20 | 0,18 | 0,74 | 0,29 | 8,4 |
| CWT14, мкм | 6,56 | 1,12 | 0,17 | 0,13 | 0,77 | 0,48 | 10,0 |

Продолжение таблицы

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | |
|------------|-------|------|---------|------|------|-------|------|--|
| | | | ель, ПР | | | | | |
| TRW | 0,98 | 0,35 | 0,36 | 0,14 | 0,82 | 0,80 | 22,3 | |
| MaxDEN | 0,78 | 0,04 | 0,05 | 0,05 | 0,44 | 0,32 | 4,0 | |
| D2, мкм | 34,69 | 1,67 | 0,05 | 0,05 | 0,49 | 0,21 | 4,8 | |
| D5, мкм | 33,79 | 1,34 | 0,04 | 0,03 | 0,42 | 0,30 | 3,7 | |
| D8, мкм | 31,01 | 1,59 | 0,05 | 0,06 | 0,46 | -0,16 | 4,3 | |
| D11, мкм | 22,74 | 2,31 | 0,10 | 0,09 | 0,54 | 0,33 | 5,9 | |
| D14, мкм | 12,19 | 1,35 | 0,11 | 0,07 | 0,54 | 0,66 | 6,0 | |
| CWT2, мкм | 2,03 | 0,15 | 0,07 | 0,06 | 0,45 | 0,50 | 4,1 | |
| CWT5, мкм | 2,21 | 0,26 | 0,12 | 0,10 | 0,58 | 0,22 | 7,0 | |
| CWT8, мкм | 2,60 | 0,43 | 0,16 | 0,12 | 0,64 | 0,19 | 9,0 | |
| CWT11, мкм | 3,74 | 0,47 | 0,12 | 0,11 | 0,45 | 0,31 | 4,0 | |
| CWT14, мкм | 4,04 | 0,45 | 0,11 | 0,09 | 0,61 | 0,48 | 7,7 | |

Примечание: поскольку гистометрические параметры соседних клеток сходны между собой, их статистические характеристики показаны выборочно, с шагом 3 клетки.

(в период формирования клеток переходной и поздней зон) отрицательно сказывается на толщине клеточных стенок. Если учесть, что период роста клеточной стенки у лиственницы значительно длиннее (при постоянной скорости ее отложения), то, как процесс, он более зависит от температуры, которая во влажные периоды снижается (Vaganov et al., 2006). Интегрированно такую тенденцию демонстрирует корреляция климатических факторов по декадам с максимальной плотностью древесины. Так, максимальная плотность древесины в годовых кольцах лиственницы ЮС увеличивается в годы с более высокими температурами июля и подавляется увеличением осадков в июле.

Сравнительный анализ структуры годовых колец лиственницы ЮС и ПР показывает, что радиальный размер клеток в годовых кольцах у деревьев в пойме более четко реагирует на температуру (положительно) в июне, но уменьшается, если осадки и температура растут в июле. А для толщины клеточной стенки влияние одних и тех же климатических факторов в сезоне у лиственницы, растущей на склоне и в пойме, прямо противоположное. При этом, как

и для лиственницы ЮС, условия середины июля оказываются самыми значимыми при формировании клеточной стенки у лиственницы ПР.

Для ели наибольшее влияние как на продукцию клеток, так и на их дифференцировку оказывают климатические условия самого начала сезона (конец мая – начало июня) и наиболее жаркого периода (первая половина июля). В относительно увлажненных условиях отрицательная реакция гистометрических параметров древесины ели на повышение температуры в начале сезона обусловлена тем, что при этом формирование древесины начинается раньше и на активную камбиальную зону негативно влияют перепады между дневной и ночной температурой, характерные в районе исследования. Чувствительность к температурным условиям весны является биоэкологической особенностью ели (Коропачинский, 1975).

Если суммировать рассмотренные связи гистометрических характеристик с климатическими условиями отдельных декад, то можно отметить, что значимое влияние факторов соответствует периодам продукции клеток и перехода их к созреванию. Влияние же более

поздних условий (в период завершения радиального роста или утолщения клеточной стенки) менее существенно. Такой результат еще раз подчеркивает значимость основной мишени внешнего контроля формирования ксилемы – камбиальной зоны, а также косвенно свидетельствует о том, что «камбиальная машина» работает в заданном наследственном режиме после запуска дифференцировки клеток (Uggla et al., 2001; Vaganov et al., 2006).

Используя сочетание гистометрических характеристик клеток разных частей годичного кольца у деревьев из разных топозкологических условий, можно дать качественную, а при увеличении длительности рядов и количественную характеристику климатических условий «узловых» интервалов сезона. Например, годы, в которые увеличивается радиальный размер клеток поздней древесины в годичных кольцах сосны и лиственницы ЮС и лиственницы ПР, отличаются увеличением увлажнения в июле, а годы, в которые отмечаются разнонаправленные изменения толщины клеточной стенки в годичных кольцах лиственницы ЮС по сравнению с лиственницей ПР, характеризуются высокими температурами в конце июня и увеличением осадков в середине июля.

Заключение

Дендроклиматический анализ древесно-кольцевых хронологий по ширине годичных

колец, максимальной плотности древесины и трахеидограммам годичных колец показал, что в условиях климата лесостепной зоны Хакасии рост древесных растений зависит от сезонного хода температуры, динамики осадков, а также от микроэкологических условий произрастания и специфики видов. Использование таких характеристик структуры годичных колец, как максимальная плотность и анатомические особенности клеток, позволяет выявить влияние климата более детально. Гистометрический анализ древесных растений, обитающих в различных топозкологических условиях, демонстрирует, что структура годичных колец может быть использована для экологического мониторинга, так как она регистрирует особенности климатических условий, трансформированных топогией мест произрастания, и динамические изменения в среде обитания, и изменения в ней могут служить основой для восстановления условий роста растений.

Изменчивость гистометрических характеристик годичных колец выявляет те интервалы сезона роста, климатические условия которых отражаются на размерах клеток и толщине их клеточных стенок. Используя выявленные связи, можно, в дополнение к ширине годичных колец, характеризовать отдельные периоды сезона по термическим и влажностным условиям, т.е. существенно расширять базу дендроклиматических реконструкций.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ 08-04-000296, проекта СФУ (№ 1.7.09) и НШ-65610.2010.4.

Список литературы

- Андреев С. Г. (2001) Региональные закономерности изменчивости прироста сосны в степной зоне Бурятии. География и природные ресурсы. 1:73-78.
- Антанайтис В. В., Загреев В. В. (1981) Прирост леса. М.: Лесная промышленность. 198 с.

Арбатская М. К., Ваганов Е. А. (1997) Многолетняя изменчивость частоты пожаров и прироста сосны в средней подзоне тайги Средней Сибири. *Экология*. 28(5):330-336.

Бабушкина Е. А., Кнорре А. А., Ваганов Е. А., Брюханова М. В. (2010) Трансформация климатического отклика в радиальном приросте деревьев в зависимости от топоэкологических условий их произрастания. *География и природные ресурсы* (в печати).

Битвинкас Т. Т. (1974) Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеиздат. 172 с.

Боровиков А. М. (1989) Справочник по древесине. М.: Лесн. пром-сть. 296 с.

Боровиков В. В. (2001) STATISTICA: искусство анализа данных на компьютере: для профессионалов. СПб: Питер. 656 с.

Буторина Т. Н. (1979) Биоклиматическое районирование Красноярского края. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 232 с.

Ваганов Е. А., Шашкин А. В., Свидерская И. В., Высотская Л. Г. (1985) Гистометрический анализ роста древесных растений. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 100 с.

Ваганов Е. А., Высотская Л. Г., Шашкин А. В. (1994) Сезонный рост и структура на северном пределе леса. *Лесоведение*. 5:3-15.

Ваганов Е. А. (1996) Механизмы и имитационная модель формирования структуры годовых колец у хвойных. *Лесоведение*. 1:3-15.

Ваганов Е. А., Шиятов С. Г., Мазепа В. С. (1996) Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука. 245 с.

Ваганов Е. А., Шашкин А. В. (2000) Рост и структура годовых колец хвойных. Новосибирск: Наука. 232 с.

Ефремов С. П. (1987) Пионерные древостои осушенных болот. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 249 с.

Коропачинский И. Ю. (1975) Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. 290 с.

Лобжанидзе Э. О. (1961) Камбий и формирование годовых колец древесины. Тбилиси: Изд-во АН СССР. 159 с.

Ловелиус Н. В. (1979) Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенного воздействия. Л.: Наука. 232 с.

Магда В. Н. (2002) Радиальный прирост сосны как индикатор атмосферного увлажнения в Минусинской котловине. *Известия Русского географического общества*. 134(1):73-79.

Мусаев Е. К. (1996) Сезонный рост и строение годовых колец сосны обыкновенной в зоне Чернобыльской катастрофы. *Лесоведение*. 1:41-49.

Острошенко В. В. (2002) Сезонный рост хвойных древесных пород в Приохотье. Лесной комплекс: состояние и перспективы развития: сб. науч. тр. Выпуск 3. Брянск: БГИТА. 50-53.

Поздняков Л. К. (1986) Мерзлотное лесоведение. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 192 с.

Силкин П. П. (2009) Анализ микроструктуры и химического состава годовых колец в дендрологических исследованиях. Проблемы современной дендрологии: м-лы междунар. конф., посв. 100-летию со дня рождения член-корр. АН СССР П. И. Лапина. М. 645-651.

Смирнов В. В. (1964) Сезонный рост главнейших древесных пород. М.: Наука. 167 с.

- Судачкова Н. Е. (1977) Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 230 с.
- Шиятов С. Г. (1986) Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука. 136 с.
- Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазепа В. С., Наурызбаев М. М., Хантемиров Р. М. (2000) Методы дендрохронологии. Ч. I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Красноярск: КрасГУ. 80 с.
- Фурст Г. Г. (1979) Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука. 156 с.
- Antonova G. F., Stasova V. V. (1997) Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems. *Trees*. 11:462-468.
- Denne M. P., Dodd R. S. (1981) The environmental control of xylem differentiation. *Xylem Cell Development*. Kent: Castle Haus Publ. 237-255.
- Deslauriers A., Morin H., Begin Y. (2003) Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada). *Can.J.For.Res.* 33:190-200.
- Deslauriers A., Morin H. (2005) Infra-annual tracheid production in balsam fir stem and the effect of meteorological variables. *Trees*. 19(4):402-408.
- Fritts H. C. (1976) *Tree-ring and climate*. London; New-York; San Francisco: Acad. Press. 567 p.
- Fritts H. C. (1992) *Reconstructing large-scale climatic patterns from tree-ring data*. Tucson; London: Univ. Arizona Press. 286 p.
- Gartner B. L. (1995) *Plain stems: physiological and functional morphology*. New York: Academic Press. 223 p.
- Holmes R. L. (1998) *Dendrochronology program library – users manual*. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona, USA.
- IPCC (2007). *Climate change 2007: impact, adaptation and vulnerability*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Jones P. D., Briffa K. R., Osborn T. J. (2009) High – resolution paleoclimatology of the last millennium: a review of current status and future prospects. *The Holocene*. 19:3-49.
- Kirilyanov A. B., Huges M., Vaganov E. A. (2003) The importance of early summer temperature and data of snow melt for tree growth in the Siberian Subarctic. *Trees*. 17:61-69.
- Kirilyanov A. V., Vaganov E. A., Huges M. K. (2007) Separating the climatic signal from tree-ring width and maximum latewood density records. *Trees*. 21:37-44.
- Larson P. R. (1994) *The vascular cambium. Development and structure*. Berlin: Springer-Verlag. 725 p.
- Methods of Dendrochronology. Application in Environmental Sciences (1990)* / eds. E. R. Cook, L. A. Kairiukstis. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ. 394 p.
- Munro, M. A., Broun P. M., Hughes M. K. (1996) Image analysis of tracheid dimensions for dendrochronological use. *Radiocarbon*. 843-853.
- Rossi S., Deslaurier A., Morin H. (2003) Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development. *Dendrochronologia*. 21/1:33-39.
- Rossi S., Deslaurier A., Anfodillo T., Morin H., Saracino A., Motta R., Borghetti R. (2006) Conifers in cold environment synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytol.* 170:301-310.

Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T., Carraro V. (2007) Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia*. 152:1–12.

Schulze E. D., Schulze W., Kellner F. M. (1995) Aboveground biomass and nitrogen nutrition in a chronosequence of pristine Dahurian *Larix* stands in eastern Siberia. *Can.J.For. Res.* 25:943-960.

Schweingruber F. H. (1988) *Tree-rings: Basics and Applications of Dendroecology*. Dordrecht: Reidel. Publ. 276 p.

Schweingruber F. H. (1996) *Tree-rings and Environment. Dendroecology*. Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Researches. Bern; Stuttgart; Vienna; Haupt. 609 p.

Spieker H. (1987) Dugung, Niederschlag und der jährliche Volumenzuwachs einiger Fichtenbestände Süwestdeutschlands. *Ergebnisse einer neuen Methode der Zuwachsvermittlung: allg. Forst. Jagdztg.* Bd. 158:70-76.

Spieker. H. (1991). Liming, nitrogen and phosphorous fertilization and the annual volume increment of Norway spruce stand on long-term permanent plots in Southwestern Germany. *Fertil. Res.* 27:87-93.

Tardif J., Camarero J. J., Ribas M. (2003) Spatiotemporal variability in tree growth in the Central Pyrenees: climatic and site influences: ecological monographs. 241-257.

Tranquilini W. (1979) Photosynthesis and dry matter production of trees at high altitudes. *Formation of Wood in Forest trees*. New York; London; San Francisco: Ed. Acad. Press. 505-518.

Ugglä C., Magel E., Moritz T., Sundberg B. (2001) Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in Scots pine. *Plant Physiol.* 125:2029-2039.

Vaganov E. A. (1990) The traheidogram method in tree-ring analysis and its application. *Methods of Dendrochronology. Appl. in the Environmental Sciences*. Cluwer Acad. Publ. 63-75.

Vaganov E. A., Hughes M. K., Shashkin A. V. (2006) *Growth dynamics of conifer-tree: images of past and future environments*. Berlin, Hiedelberg; New York: Springer-Verlag.

Whitmore F. W., Zahner R. (1966) Development of the xylem ring in stems of young red pine trees. *Forest Sci.* 12(2):198-210.

Wilson R., Elling W. (2003) Temporal instabilities of tree-growth climate response in the Lower Bavarian Forest Region: Implications for dendroclimatic reconstruction. *Trees.* 18(1):19-28.

Wodzicki T. (1971). Mechanism of xylem differentiation in *Pinus silvestris* L. *J. Expt. Bot.* 22.1:117-151.

www.statsoft.ru

Influence of Climatic Factors on Tree-Ring Cell Structure of Conifers Growing in Different Topoecological Conditions in Forest-Steppe Zone of Khakassia

**Elena A. Babushkina,
Eugene A. Vaganov and Pavel P. Silkin**
*Siberian Federal University,
79 Svobodny, Krasnoyarsk, 660041 Russia*

Influence of growth conditions to the wood structure was researched on three species of conifers from various topoecological conditions in forest-steppe zone of Khakassia. By correlation analysis of climatic factors (average temperatures and precipitation amounts on ten-day periods) of growth seasons and structure parameters of wood rings (tree ring width, maximum density, radial size of tracheids and thickness of cell walls) was revealed that at different conditions of growth significant transformation of climatic signal depending on the specific features of tree species takes place. It is shown also that the main target for external signal is cambial zone; subsequent processes of cells differentiation and their result are less depending on external conditions. Nevertheless, cells parameters and particularly their combination at trees from different topoecological conditions allow to receive additional and more detailed information about climatic features of growth season and to reveal "key" intervals of season, when climatic factors can be evaluated quantitatively.

Keywords: tree-ring width, cell parameters of wood, climatic signal
