

Федеральное государственное автономное  
образовательное учреждение

высшего образования

«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии  
институт

Кафедра водных и наземных экосистем  
кафедра

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

\_\_\_\_\_ В.И. Колмаков  
подпись      инициалы, фамилия

« \_\_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 20 \_\_\_\_ г.

## ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

020400.62 Биология

код и наименование специальности

Влияние климатических факторов на сезонное развитие клеточной структуры  
годовых колец *Abies sibirica*  
тема

Научный руководитель \_\_\_\_\_ п-р, доктор биол. наук П.П. Силкин  
подпись, дата      должность, ученая степень      инициалы, фамилия

Выпускник \_\_\_\_\_ А.Ф. Кайгородова  
подпись, дата      инициалы, фамилия

Красноярск 2016г.

## Содержание

Введение .....	3
1. Обзор литературы .....	5
1.1. Экологическая характеристика пихты сибирской .....	5
1.2. Сезонный рост годичных колец хвойных .....	5
1.3. Вегетационный период и его пределы .....	6
1.4. Гистометрические характеристики и связь между ними .....	6
1.5. Гистометрические данные как показатели условий произрастания древесных растений .....	9
2. Материалы и методы .....	11
2.1. Образцы древесины .....	11
2.2. Приготовление микротомных препаратов .....	11
2.3. Измерение гистометрических данных .....	12
3. Результаты и обсуждения .....	14
3.1. Связь толщины клеточной стенки с радиальным размером трахеиды в годичных кольцах .....	14
3.2. Влияние климатических факторов на изменчивость радиального прироста .....	16
3.3. Влияние климатических факторов на формирование клеточной структуры .....	19
3.4. Образование ложных колец в период засухи .....	26
Заключение .....	30
Список источников и литературы .....	32

## Введение

В течение вегетационного периода на рост и формирование годичных слоев прироста оказывают влияние различные внутренние (генетическая природа растения и возраст), внешние (температурный и гидрологический режим, ветер, пожары) и физико-географические факторы (влияние климата района обитания древесных растений и рельефа местности) [4]. Особый интерес представляют хвойные виды растений, поскольку они отзывчивы на изменение внешних условий среды, широко распространены в районах холодного и умеренного климата, долговечны и имеют хорошо различимые годичные кольца [5].

Хронологии клеточных параметров интересны тем, что представляют собой отражение процессов развития ксилемы годичного кольца в течение вегетационного периода, т.е. сам процесс развёрнут во времени этого периода. В течение жизни древесное растение накапливает информацию о том, что происходило на данной территории много лет назад. Это делает клеточные хронологии уникальным инструментом для решения задач в дендроклиматологии и дендроиндикации. Изменения во внешней среде отражаются в клеточных размерах трахеид, и представляется возможным не только оценить степень воздействия, но и примерное календарное время наступления события [18].

В качестве индикатора изменения состояния окружающей среды используются хронологии ширины годичных колец (ШГК) и хронологии клеточных параметров. Радиальный размер клетки ( $D$ ) и ширина клеточной стенки ( $W$ ) позволяют получить большое количество информации, которая необходима при исследовании изменения состояния окружающей среды с высоким временным разрешением в пределах вегетационного периода. В случае использования этих параметров в задачах дендроиндикации возникает вопрос о связи между ними.

Целью обработки хронологий клеточных параметров является

установление корреляции между отдельными внешними факторами и различным приростом деревьев, реконструкции и прогноза динамики климатических и других воздействий, выявления ведущих факторов в формировании ширины годичных колец деревьев [12].

На сегодняшний день многие лесообразующие породы остаются малоизученными. Например, к таким видам относится пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.).

*Целью* работы является определить влияние климатических факторов на сезонное развитие клеточной структуры годичных колец *Abies sibirica*.

Для достижения поставленной цели необходимо решить следующие исследовательские задачи:

1. Определить вид связи между радиальным размером (D) и толщиной клеточной стенки (W) годичных колец пихты;
2. Установить влияние факторов внешней среды на формирование клеточной структуры годичных колец пихты;
3. Определить параметры клеточной структуры при аномальном развитии годичного кольца.

## **1. Обзор литературы**

### **1.1. Экологическая характеристика пихты сибирской**

Пихта сибирская (*Abies sibirica*) принимает участие в образовании лесов северо-восточных районов европейской части страны и Западной Сибири. Это дерево до 30 м высотой и до 0,5 м в диаметре, в естественных условиях доживающее до 200-250 лет.

Пихта очень теневынослива, морозостойка, однако часто страдает от поздневесенних заморозков. Лучше всего она растет на хорошо дренированных дерново-подзолистых суглинках при близком залегании известняков. Сильно оподзоленных и застойно-увлажненных почв избегает, на бедных песчаных почвах не растет. Образует как чистые, так и смешанные (пихтово-еловые) насаждения. В горы заходит до 2000 м, где принимает кустовидную форму [2].

### **1.2. Сезонный рост годичных колец хвойных**

Каждая клетка годичного кольца последовательно проходит следующие этапы дифференцировки: 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. Для каждого этапа можно определить сроки начала и окончания, которые зависят от климата района произрастания и видовых особенностей. Например, для сосны в условиях лесостепной зоны приводятся следующие сроки: деления клеток в камбиальной зоне наблюдаются со второй половины мая (устойчивое повышение температуры выше 6 °С) и до конца июля. Каждая клетка последовательно переходит в зону радиального роста растяжением, этот процесс занимает 20-30 дней для клеток ранней древесины, 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. Формирование годичного кольца завершается, когда средняя температура падает ниже 10 °С [1].

### **1.3. Вегетационный период и его пределы**

Вегетационный период - это период года, в котором возможны рост и развитие (вегетация) растений в данных климатических условиях; время активной жизнедеятельности. Продолжительность вегетации зависит от природных условий, прежде всего географической широты и климата местности [11].

Средняя температура (или сумма температур) в течение вегетационного периода является одним из основных факторов, определяющих ширину годовых колец. Чем выше средняя температура вегетационного периода некоторого года, тем шире соответствующее этому году кольцо [6].

В лесоводстве начало вегетационного периода обычно связывают с ростом вегетативных органов, хотя имеются и другие мнения. Распускание почек и рост побегов, сосущих и ростовых окончаний корня, прирост ствола по диаметру начинаются почти одновременно и приблизительно совпадают с установлением среднесуточной температуры воздуха около  $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Лишь в притундровой полосе эти процессы начинаются раньше благодаря высокой продолжительности светового дня. Окончание вегетационного периода (пожелтение листвы) также совпадает со временем, когда среднесуточная температура воздуха снижается и переходит тот же рубеж  $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$  [9].

У пихты рост начинается в мае, иногда в конце месяца, а заканчивается в сентябре. Полный интервал прироста 3,5-4 месяца [14].

### **1.4. Гистометрические характеристики и связь между ними**

Основными измеряемыми структурными элементами трахеид годовых колец хвойных являются (рис. 1): радиальный размер люмена -  $L_u$ ; радиальный размер клетки -  $D$ ; тангентальный размер клетки -  $T$ ; толщина клеточной стенки -  $W$ ; толщина двойной клеточной стенки -  $WW$  [17].

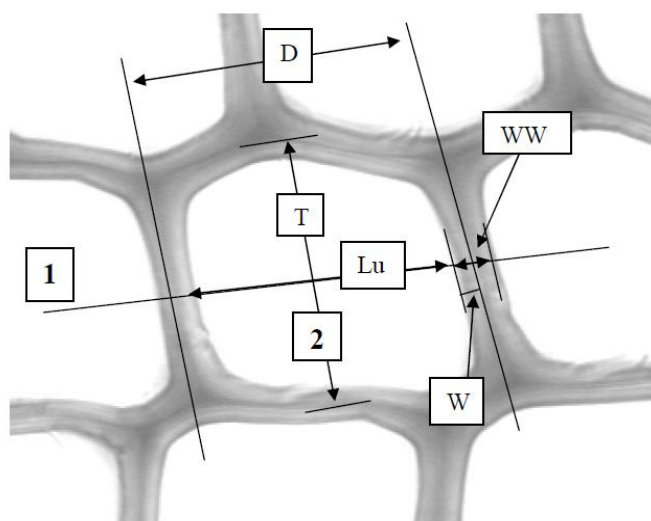


Рисунок 1 - Измеряемые структурные элементы трахеид хвойных  
(Силкин, 2010)

На изменение структурных элементов клеток оказывают влияние многие факторы: внутренние, внешние и физико-географические. Среди внутренних факторов можно отметить такие как генетическая природа растения и возраст. Так, например, клетки древесины, произведенные молодой боковой меристемой, имеют меньшие радиальные размеры и толщину клеточной стенки [4].

Внешними факторами являются температурный и гидрологический режим, ветер, пожары, вспышки массового размножения насекомых [16] индустриальные выбросы, лесохозяйственные мероприятия и др. Среди группы физико-географических факторов наибольшее влияние климата района обитания древесных растений и рельефа местности [4].

В пределах зон умеренного и холодного климата в ксилеме четко выделяются годовые слои прироста, связанные с чередованием сезонов роста и покоя и неравномерностью ростовых процессов в течение сезона. Выделение годовых слоев прироста обусловлено неоднородностью клеточного строения ксилемы в радиальном направлении, которое определяется изменчивостью размеров трахеид, а не разнообразием их анатомии или пространственного

расположения. В наибольшей степени это касается изменчивости радиального размера трахеид, радиального размера люмена и толщины клеточной стенки, поскольку тангентальные и аксиальные размеры трахеид варьируют значительно меньше [16].

В начале сезона роста формируются трахеиды большего радиального размера с тонкими стенками и большими люменами - ранняя древесина. Ближе к концу сезона формируются трахеиды меньшего радиального размера с более толстыми стенками и меньшими люменами - поздняя древесина [16, 24]. Переход от ранней древесины к поздней связан с регуляцией синтеза вторичной стенки, на которую оказывают внешние и внутренние факторы (освещенность, водный дефицит, температура и др.) [8, 24].

Связь радиального размера клетки ( $D$ ) и толщины клеточной стенки ( $W$ ) носит нелинейный характер и различна в разных зонах годичного кольца. На рисунке 2 можно видеть пример такой связи для годичных колец лиственницы [18].

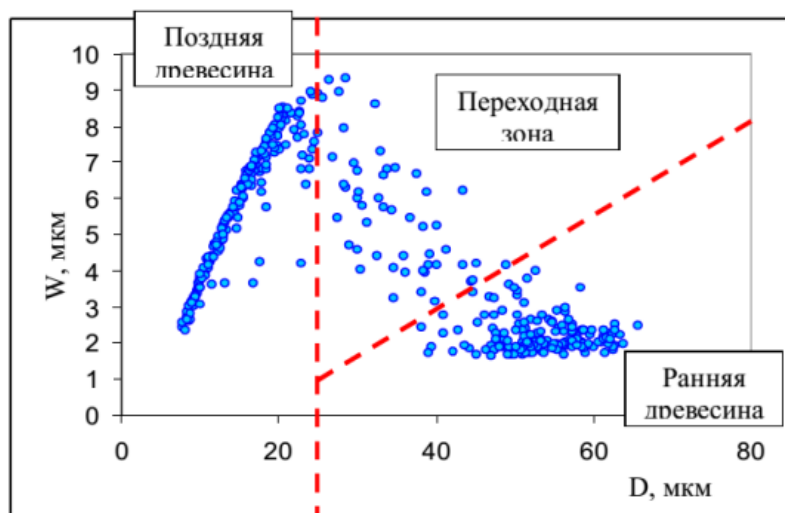


Рисунок 2 - Связь толщины клеточной стенки  $W$  с её радиальным размером  $D$  для годичных колец одного образца лиственницы (Силкин, 2007)

Связь  $W$  с  $D$  носит линейный или близкий к линейному виду связи в каждой зоне годичного кольца. Разница заключается в тангенсе угла наклона



этих связей. В зонах ранней и поздней древесины тангенс угла наклона положительный, а в переходной зоне годичного кольца - отрицательный. Если провести корреляционный анализ связи  $W$  с  $D$ , то получим отрицательный коэффициент корреляции даже, несмотря на то, что в разных зонах годичного кольца он будет разным по знаку и величине [18].

### **1.5. Гистометрические данные как показатели условий произрастания древесных растений**

Изменение строения клеточной структуры годичных колец хвойных деревьев под воздействием климатических факторов (температуры и осадков) позволяет использовать годичные кольца в качестве индикаторов окружающей среды [25], потому что они чувствительны к внешним воздействиям и имеют постоянство реакции на изменение климатических параметров среды. К достоинствам такого метода относится возможность реконструкции события с точностью до года при использовании ширины годичного кольца, а при использовании структуры годичных колец появляется возможность реконструкции в пределах вегетационного периода [17].

Сезонные изменения климата могут сильно влиять на рост деревьев. Так, например, засуха может привести к снижению роста дерева и его гибели, тенденции потепления влияют на дату весеннего цветения, штормы и сильные ветра приводят к листопаду [13].

Радиальный размер и толщина клеточных стенок трахеид позволяют регистрировать воздействие внешних факторов в течение вегетационного периода. Ярким примером являются ложные кольца (рис.3), которые могут ввести в заблуждение при определении возраста дерева [13].

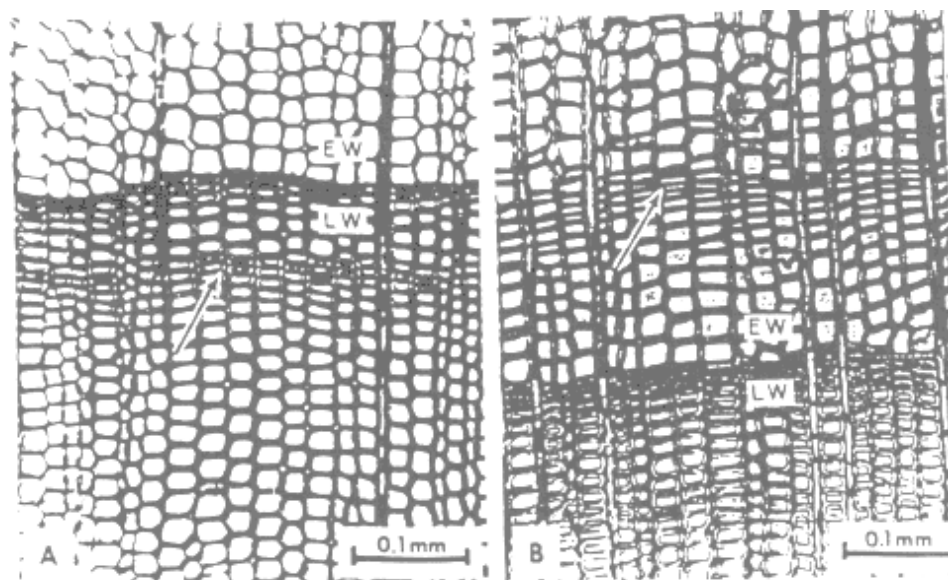


Рисунок 3 - Образование ложных колец (Chris Marion, 2011)

Ритм деятельности камбия соответствует смене климатических условий. В засушливые годы летом при раннем израсходовании почвенной влаги, деятельность камбия рано прекращается, и завершается формирование годичных колец. Потепление климата и увеличение почвенной влаги в осенний период вызывают развитие новой верхушечной почки и массы новых листьев. В результате повторного побегообразования наблюдается формирование двух и более ложных колец древесины. Следует отметить также, что в течение одного вегетационного периода годичные кольца древесины иногда совершенно не образуются, выпадают. Это наблюдается в лесу у угнетённых деревьев, когда ассимиляторов, вырабатываемых слаборазвитой кроной в процессе фотосинтеза, не хватает на прирост древесины в нижней части ствола, и здесь происходит выпадение годичного кольца древесины [13].

## **2. Материалы и методы**

### **2.1. Образцы древесины**

В данной работе использовались образцы пихты сибирской РН-11; РН-12; РН-13; РН-14, РН-15 (*Abies sibirica* Ledeb). Сбор дендрохронологического материала выполнен в Томской области вблизи деревни Халдеево (56° 37' 30" - 56° 39' 30" с.ш.; 85° 34' 30" - 85° 36' 30" в.д.) с высотой над уровнем моря 121 м., возле р. Большой Манган. Климат района исследования континентальный.

### **2.2. Приготовление микротомных препаратов**

Микротомный препарат - это тонкий срез древесины, заключённый между предметным и покровным стёклами в какую-либо оптически прозрачную среду. Перед заключением в среду, срез окрашивается, в зависимости от поставленной задачи тем или иным красителем. В качестве среды, в которую заключают окрашенный срез, выступают вода, глицерин, глицерин-желатин, различные прозрачные смолы (канадский бальзам) и т.п. В отдельных случаях срез оставляют в воздушной среде. В зависимости от характера проводимых исследований, готовят постоянные или временные микротомные препараты. Постоянный препарат характеризуется тем, что может храниться неограниченное время без изменения оптических и физических свойств среза. Для этих целей используют глицерин-желатин, и различные смолы. В большинстве гистометрических исследований можно ограничиться приготовлением временных препаратов. В этом случае в качестве среды, в которую заключают микротомный срез, является глицерин [18, 23].

В данном эксперименте вначале подготавливали материал для резки. Для этого использовали обычное кипячение древесины в течение нескольких часов в воде, с последующим переносом его в холодную воду или остыванием в том же сосуде, в котором производилось кипячение. При этом удается почти полностью избавиться от пузырьков воздуха и получить ту степень твердости древесины, которая позволяет вполне удовлетворительно работать с микротомом [3, 23]. Далее с помощью санного микротома подготавливали

срезы древесины толщиной 20-25 мкм. Срезы окрашивали нильским синим, затем помещали между предметным и покровным стеклом в глицериновую среду [3, 17].

### **2.3. Измерение гистометрических данных**

Для измерения гистометрических характеристик годичных колец использовали Систему Анализа Изображений (Image-System). В состав данного комплекса входят современный компьютер, световой микроскоп проходящего и отражённого света AxioImager.D1, оснащённого цветной видеокамерой AxioCam MRc5, универсальная компьютерная программа AxioVision (Карл Цейс, Германия), а также специализированный пакет прикладных программ авторской разработки П.П. Силкина, состоящий из программ «SuperMoment», «Lineyka», «ProcessorKR». Программа «SuperMoment» предназначена для автоматической компиляции отдельных изображений годичных колец в одно целое. «Lineyka» служит для измерения линейных размеров структурных элементов трахеид на экране монитора. «ProcessorKR» производит обработку измеренных величин (вычисление ширины годичного кольца, датировку клеточных данных, стандартизацию клеточных размеров, усреднение в пределах кольца и т.п.) [17, 19].

В каждом годичном кольце пихты сибирской с помощью программы «Lineyka» было проведено измерение радиального размера (D) и толщины клеточной стенки (W) по пяти рядам [17].

Для устранения влияния индивидуальных особенностей роста между деревьями и различий в начальных условиях роста в разные годы стандартизировалось количество клеток к среднему числу в программе «ProcessorKR» [7] и проводилась индексация (формула 1) радиального размера и толщины клеточной стенки для выявления связи между параметрами клетки [17, 21]. С помощью программы «Статистика 8» проводилась обработка полученных измерений.

$$I_{P_i} = \frac{P_i}{P_{mR}}, \quad (1)$$

где

$I_{P_i}$ - индекс параметра  $P_i$  для  $j$ -й клетки;

$P_{mR}$ - среднее значение параметра  $P$  в текущем годовом кольце.

### **3. Результаты и обсуждения**

#### **3.1. Связь толщины клеточной стенки с радиальным размером трахеиды в годовичных кольцах**

В результате исследования были получены средние значения радиальных размеров и толщины клеточной стенки по каждому году отдельно в пяти образцах пихты сибирской.

Рассматривая средние трахеидограммы годовичных колец пихты до и после индексации (рис. 4) можно отметить следующую особенность, что индексация резко выделила связь между параметрами клеток, несмотря на то, что использовались параметры клеток, сформированных в разные годы.

Сравнивая индексированные трахеидограммы по каждому году отдельно в пяти образцах пихты, оказалось, что связь между  $D$  и  $W$  имеет схожий характер (рис.5).

Для данного вида связи можно отметить следующие особенности: радиальный размер клеток в зоне ранней древесины (с 1 по 62-ю клетки нормированной трахеидограммы) характеризуется большими размерами (40-46 мкм), в переходной зоне (63-114-я клетки) он начинает уменьшаться (25-35 мкм), в зоне поздней древесины (115-123-я клетки) достигает минимальных размеров (8 - 20 мкм); толщина клеточной стенки показывает обратную зависимость от радиального размера для клеток ранней и переходной зоны (она имеет размеры от 2 до 2,2 мкм в клетках ранней древесины, в переходной зоне 2,5-4 мкм), в поздней древесине достигает своих максимальных размеров (5-6 мкм).

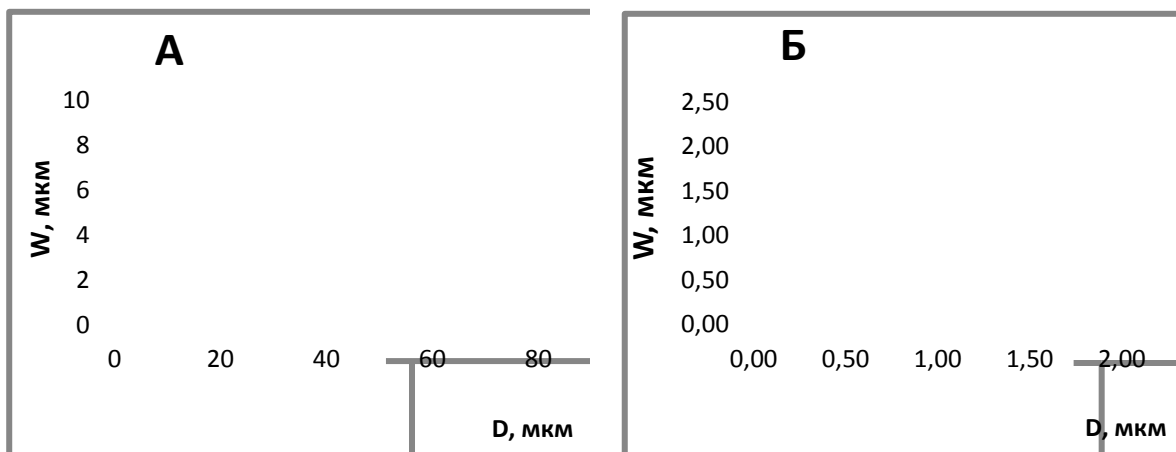


Рисунок 4 - Связь радиального размера клетки (D) с толщиной клеточной стенки (W) годовичных колец пихты: А - до индексации; Б - после индексации

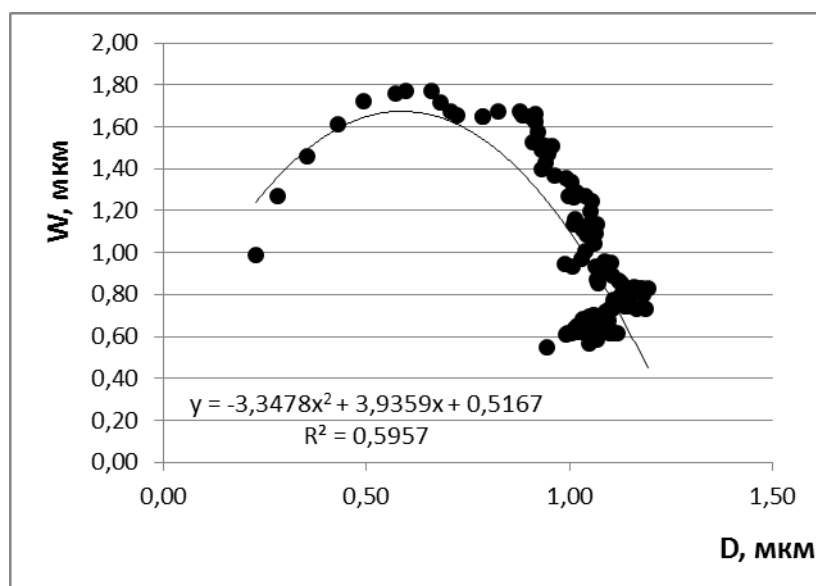


Рисунок 5 - Связь между D и W при нормальном развитии годовичного кольца пихты

В совокупности связь между D и W носит нелинейный характер (рис. 5), но рассматривая каждую зону отдельно, наблюдается линейная связь (рис. 6).

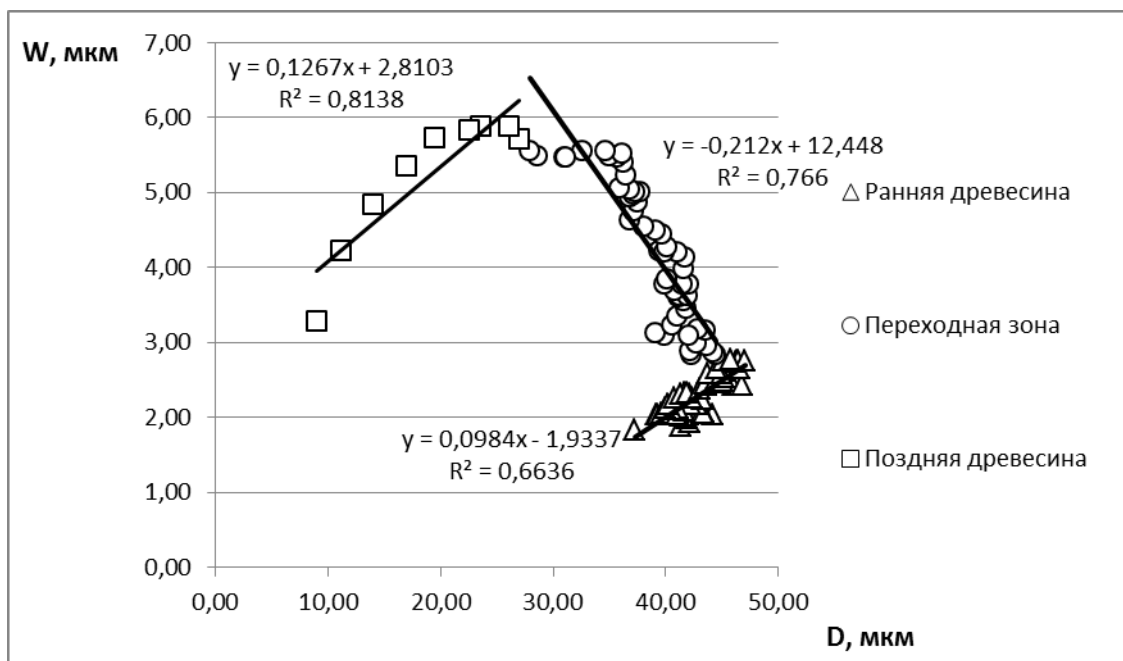


Рисунок 6 - Диаграмма, показывающая линейную связь между D и W в каждой зоне годичного кольца пихты

### 3.2. Влияние климатических факторов на изменчивость радиального прироста

Измеренные параметры клеток (D и W) позволили построить древесно-кольцевые хронологии для пихты сибирской (рис.7,8).

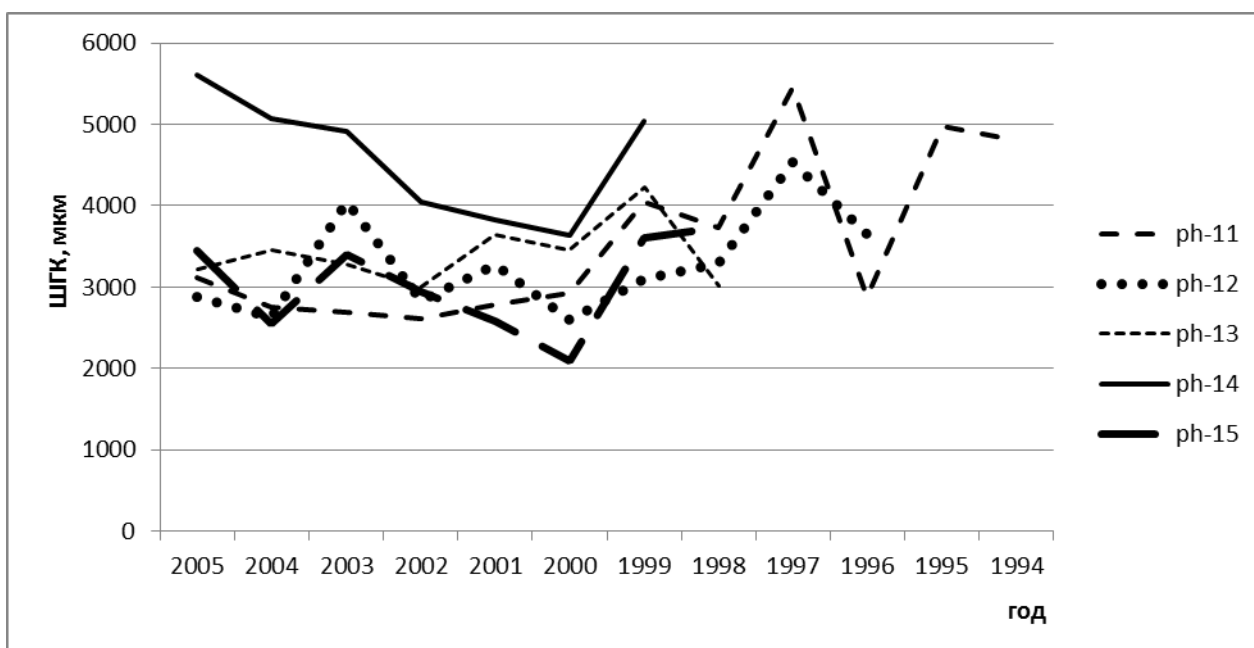


Рисунок 7 - Абсолютные значения прироста пихты (μм)



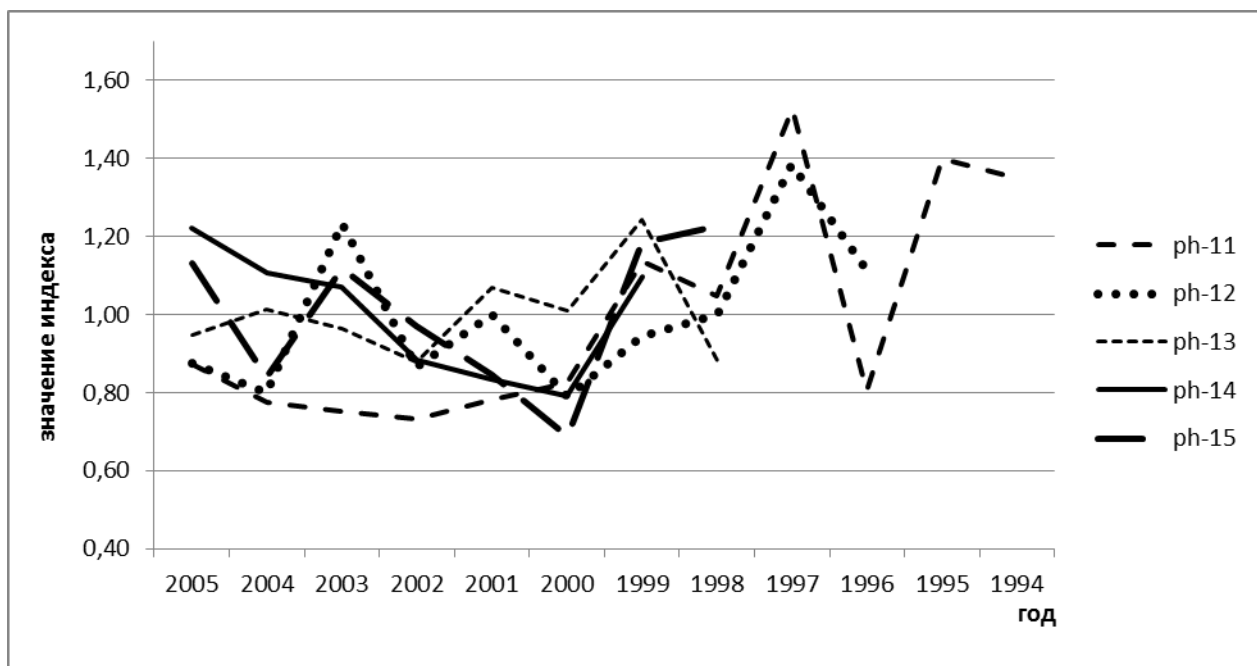


Рисунок 8 - Индексированные значения прироста пихты

Для исследования влияния климатических факторов на радиальный прирост годичных колец использовались климатические данные ближайшей метеостанции к месту сбора образцов. В анализ были включены средние суточные и месячные значения климатических переменных с мая по август текущего года.

Корреляционный анализ хронологий с климатическими данными показал, что для годичных колец пихты отмечается положительное влияние температуры мая и июня (коэффициент корреляции  $r=0,21$ ,  $r=0,39$ ;  $p<0,05$ ), а так же количества осадков июня и июля (коэффициент корреляции  $r=0,29$ ,  $r=0,78$ ;  $p<0,05$ ) (рис. 9).

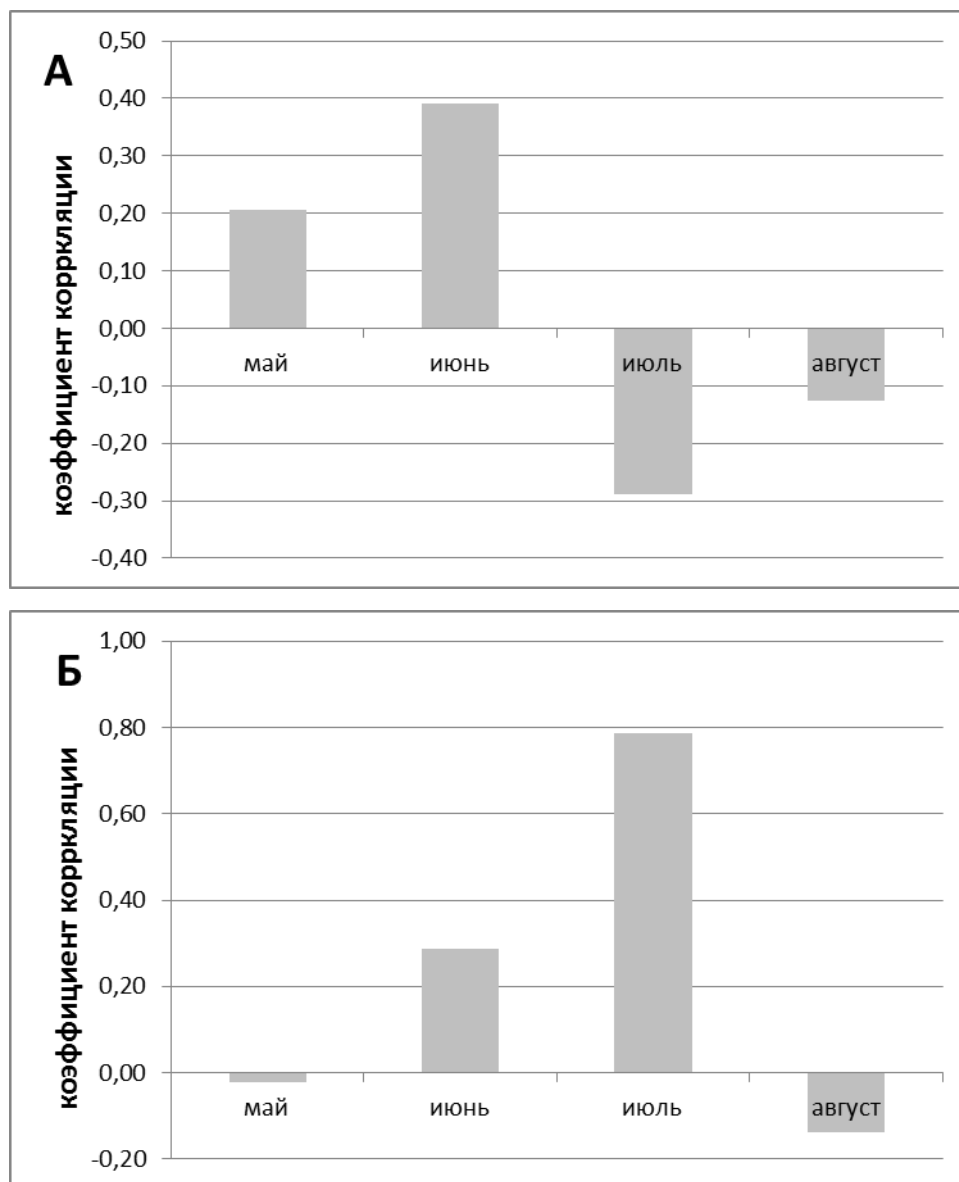


Рисунок 9 - Коэффициенты корреляции радиального прироста древесины со среднемесячной температурой (А) и суммой осадков (Б) (май – август).

Уровень значимости  $p < 0,05$

Наряду с отрицательным влиянием температуры июля у пихты отмечается положительная связь с температурой весеннего месяца (мая) и начала лета. Вероятно, что оптимальные температуры мая и июня создают условия для начала вегетации, что положительно сказывается на формировании нормального по ширине годичного кольца, а высокие температуры июля замедляют прирост.

Высокий коэффициент корреляции между величиной прироста древесины и количеством осадков в июле показывает прямолинейную зависимость между параметрами (рис. 10). Положительное значение коэффициента корреляции доказывает, что при увеличении количества осадков увеличивается радиальный прирост древесины, соответственно при уменьшении осадков рост замедляется и, вследствие этого, могут образовываться ложные кольца.

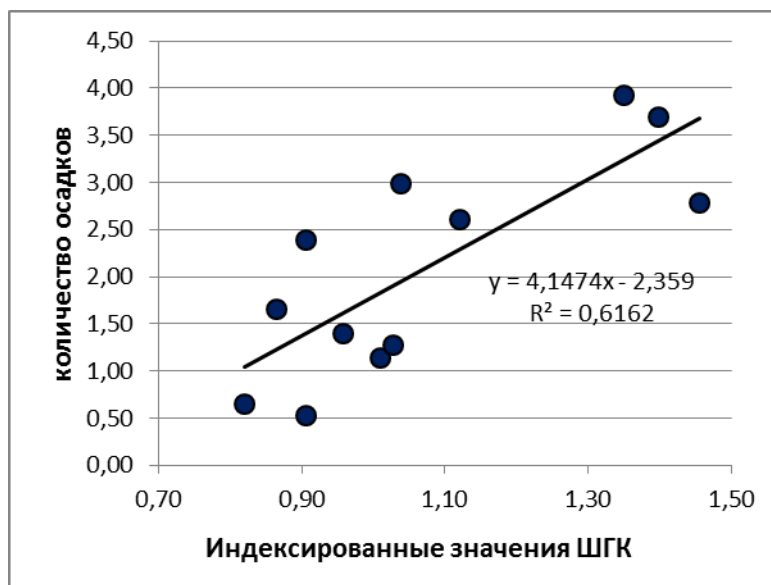


Рисунок 10 - График прямолинейной зависимости между величиной прироста древесины и количеством осадков июля

### 3.3. Влияние климатических факторов на формирование клеточной структуры

Для оценки влияния климатических факторов на формирование клеточной структуры использовались данные ближайшей метеостанции к месту сбора образцов. Климатические данные представляют собой ряды наблюдений с 1994 по 2005 годы ежедневных средних значений температуры и осадков. Проводилось исследование по набору данных, в который входили значения температуры и количества осадков, усреднённых за пять дней (табл. 1). Степень влияния климатических факторов на клеточные параметры оценивалась с помощью корреляционного анализа.

Таблица 2 - Соответствие номера пятидневки с календарными датами

Май		Июнь		Июль		Август	
Номер пятидневки	Календарное число месяца	Номер пятидневки	Календарное число	Номер пятидневки	Календарное число	Номер пятидневки	Календарное число
1	15-19	5	5-9	11	5-9	17	4-8
2	20-24	6	10-14	12	10-14	18	9-13
3	25-29	7	15-19	13	15-19	19	14-18
4	30-4	8	20-24	14	20-24	20	19-23
		9	25-29	15	25-29	21	24-28
		10	30-4	16	30-3	22	28-31

Выяснено, что лимитирующим фактором, оказывающим влияние на формирование клеточной структуры годовых колец пихты в исследуемом районе, является температура (рис. 11, 13). Наибольшие положительные значения коэффициента корреляции радиального размера с температурой в ранней древесине составляет 0,66; для переходной зоны - 0,78; для поздней древесины - 0,64. Соответственно коэффициенты корреляции ширины клеточной стенки с температурой составляют - 0,52; 0,79; 0,51.

Влияние количества осадков не проявилось (рис. 12, 14), т. к. только длительная засуха способна отразиться в структуре в виде ложных колец.

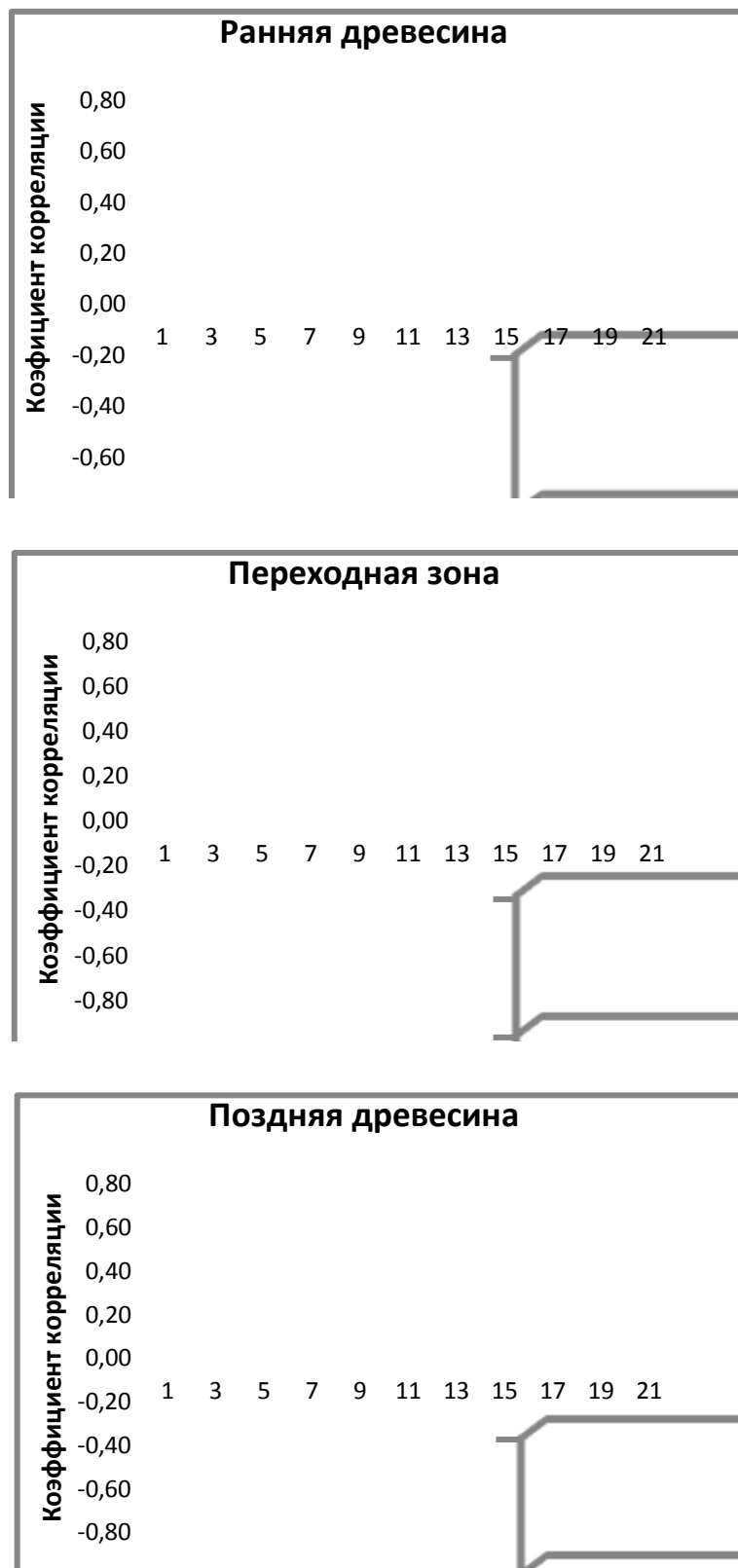


Рисунок 11 - Коэффициенты корреляции средней температуры пятидневок с радиальным размером трахеиды. Соответствие номера пятидневки (ось X) с календарными датами дано в табл. 1

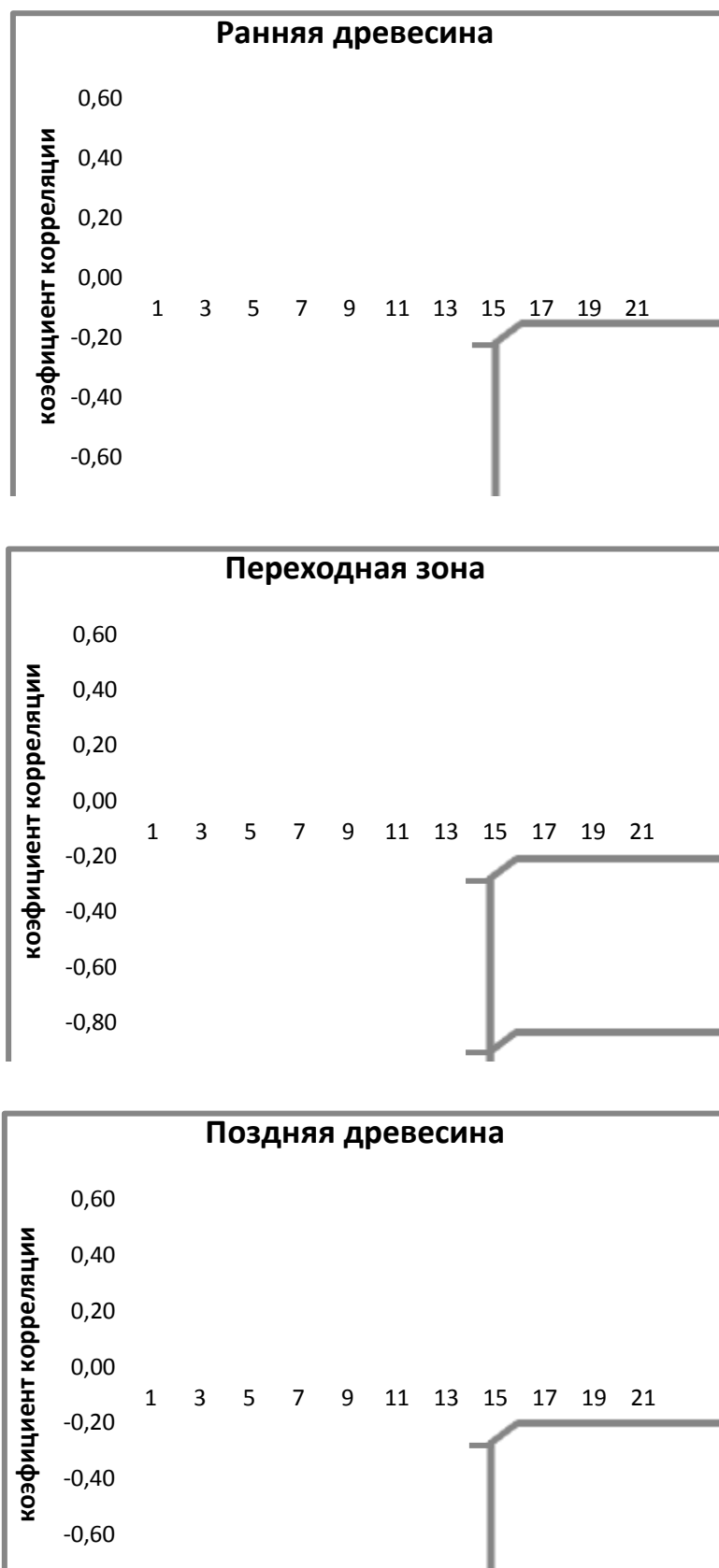


Рисунок 12 - Коэффициенты корреляции количества осадков пятидневок с радиальным размером трахеиды. Соответствие номера пятидневки (ось X) с календарными датами дано в табл. 1

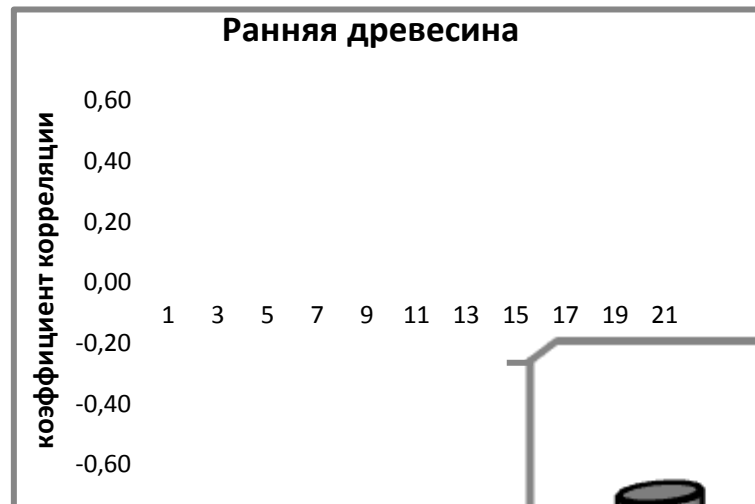


Рисунок 13 - Коэффициенты корреляции средней температуры пятидневок с шириной клеточной стенки. Соответствие номера пятидневки (ось X) с календарными датами дано в табл. 1



Рисунок 14 - Коэффициенты корреляции количества осадков пятидневок с толщиной клеточной стенки. Соответствие номера пятидневки (ось X) с календарными датами дано в табл. 1



Высокие значения коэффициента корреляции между радиальным размером трахеиды и температурой ( $r=0,78$ ), шириной клеточной стенки и температурой ( $r=0,79$ ) в переходной зоне годичного кольца показывает прямолинейную зависимость между параметрами (рис. 15, 16).

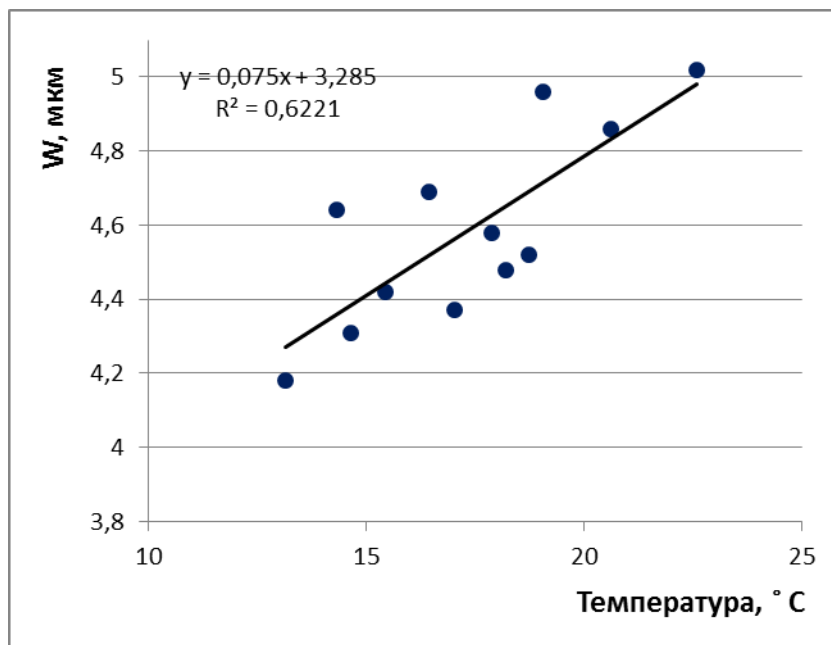


Рисунок 15 - График прямолинейной зависимости между толщиной клеточной стенки и температурой

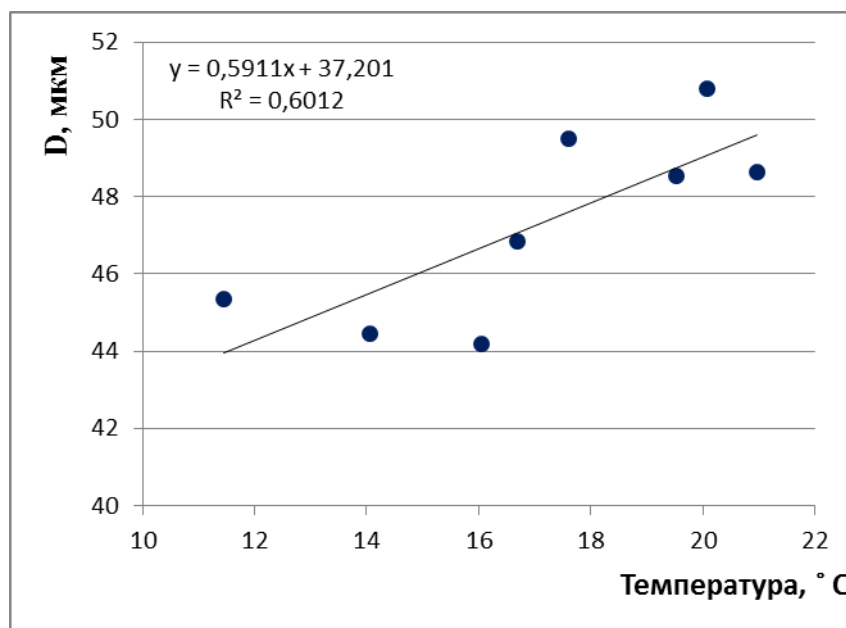


Рисунок 16 - График прямолинейной зависимости между радиальным размером трахеиды и температурой

### 3.4. Образование ложных колец в период засухи

При сравнении трахеидограмм каждого годовичного кольца, было выяснено, что в трех из пяти образцов имеется участок в переходной зоне, где радиальный размер клеток уменьшается, а толщина клеточной стенки увеличивается до размеров, соответствующих длине клеточным стенкам поздней древесины (рис. 17, 18). Эти участки представляют собой слои более мелких, более толстостенных и темноокрашенных клеток в пределах годовичного кольца. Ложное кольцо отличается от истинного отсутствием резкой границы между слоями поздней и ранней древесины, а также тем, что оно обычно прослеживается не по всей окружности годовичного слоя прироста [5].

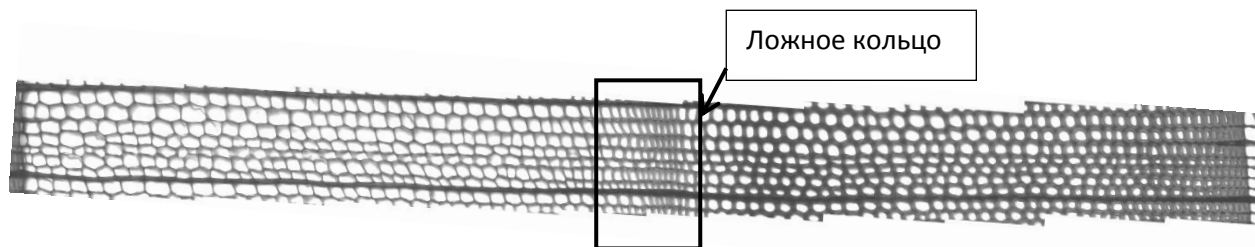


Рисунок 17 - Аномальное развитие годовичного кольца

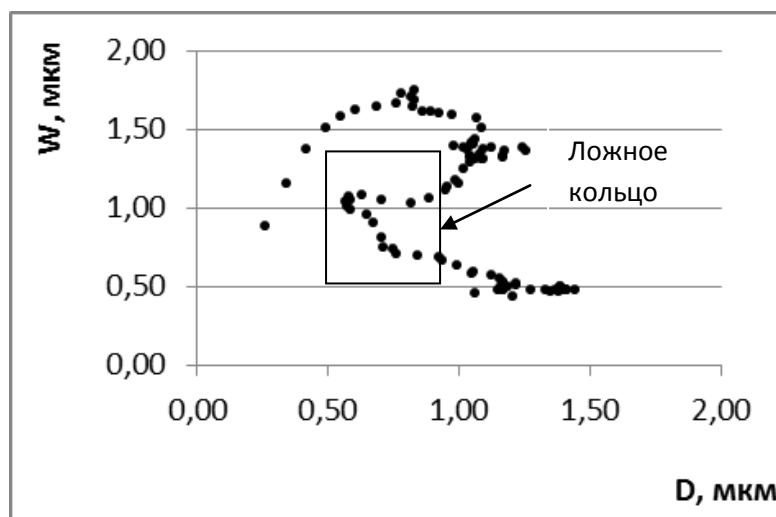


Рисунок 18 - Связь радиального размера клетки (D) с толщиной клеточной стенки (W) при аномальном развитии годовичного кольца пихты

Отклонение от универсальной связи между D и W вызвано изменениями условий внешней среды. Известно, что ложные кольца образуются в период засухи [6].

В годы, когда проявлялись ложные кольца, сумма осадков за период с 1 по 31 июля (62-92 сутки) составляет 27,9 мм (рис. 19), средняя температура за месяц составляет 21°C.

В периоды с нормальным развитием годовых колец (рис. 20) наблюдается средняя температура 18°C, и за весь месяц выпало большое количество осадков 71,96 мм, что является благоприятными условиями для роста.

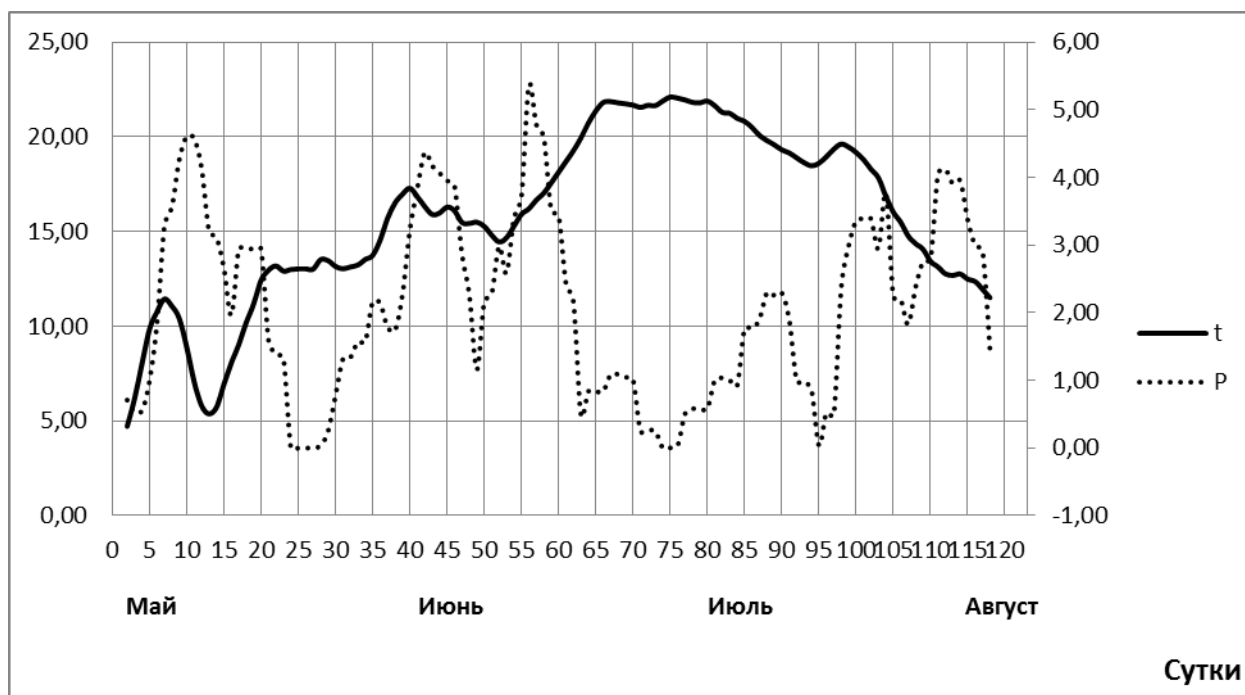


Рисунок 19 - Диаграмма, показывающая колебания температуры( $t$  °C) и осадков( $P$ , мм) для аномального развития годовых колец пихты, за период с 1 мая по 31 августа

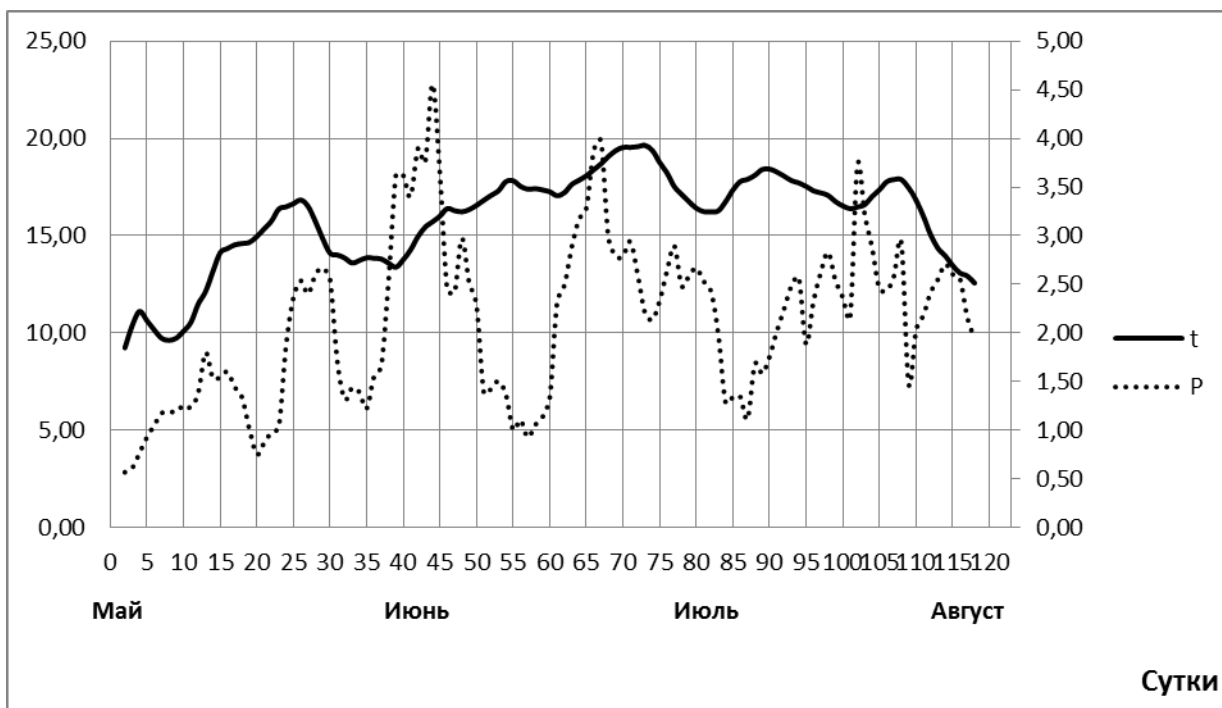


Рисунок 20 - Диаграмма, показывающая колебания температуры ( $t$  °C) и осадков ( $P$ , мм) для нормального развития годовичных колец пихты, за период с 1 мая по 31 августа

По климатическим данным температуры и количества осадков рассчитывали гидротермический коэффициент Г.Т. Селянинова для года с образованием ложных колец и нормальным развитием (формула 2). Чем ниже коэффициент, тем засушливее местность [10].

$$ГТК = 10 \cdot R / \sum t, \quad (2)$$

где

$R$  - сумма осадков за данный период (мм);

$\sum t$  - сумма температур за то же время (°C).

Таблица 2 - Соответствие значений ГТК с его характеристикой [15]

ГТК	Характеристика тепло- влагообеспеченности	ГТК	Характеристика тепло- влагообеспеченности
<0,2	Очень сильная засуха	0,76-1	недостаточная
0,21-0,39	Сильная засуха	1,1-1,4	оптимальная
0,4-0,6	Средняя засуха	1,41-1,5	повышенная
0,61-0,75	Слабая засуха	>1,5	избыточная

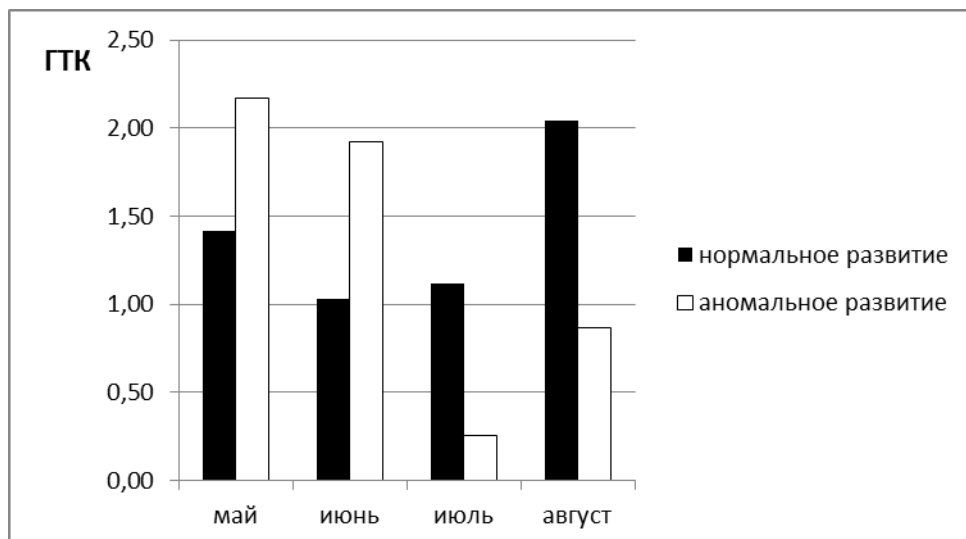


Рисунок 21 - Значения ГТК в год с нормальным и аномальным развитием  
годового кольца

В период, когда образовались ложные кольца (июль), значение ГТК составляет 0,26 (рис. 21). Это свидетельствует о сильной засухе (табл.2). А в период с нормальным развитием годовичных колец индекс равен 1,12, который позволяет утверждать, что климатические условия являются оптимальными для роста.

## Заключение

Подводя итоги проведенного исследования, были получены следующие результаты. Найдена связь между радиальным размером трахеиды ( $D$ ) и толщиной клеточной стенки ( $W$ ) годовых колец пихты сибирской. Данный вид связи имеет следующие особенности: радиальный размер клеток в зоне ранней древесины характеризуется большими размерами, в переходной зоне он начинает уменьшаться, в зоне поздней древесины достигает минимальных размеров; толщина клеточной стенки показывает обратную зависимость от радиального размера для клеток ранней и переходной зоны, в поздней древесине достигает своих максимальных размеров. В совокупности связь носит нелинейный характер, но рассматривая каждую зону отдельно, наблюдается линейная связь.

Было установлено влияние факторов внешней среды на формирование клеточной структуры годовых колец пихты. Выяснено, что на радиальный прирост пихты сибирской оказывают влияние параметры температуры в мае и июне (коэффициент корреляции  $r=0,21$ ,  $r=0,39$ ;  $p<0,05$ ), а так же количество осадков в июне и июле (коэффициент корреляции  $r=0,29$ ,  $r=0,78$ ;  $p<0,05$ ).

Динамика влияния температурного режима и количества осадков в течение вегетационного периода нашла свое отражение в хронологиях  $D$  и  $W$  годовых колец пихты. Лимитирующим фактором, оказывающим влияние на формирование клеточной структуры годовых колец пихты в исследуемом районе, является температура. Наибольшие положительные значения коэффициента корреляции радиального размера с температурой в ранней древесине составляет  $0,66$ ; для переходной зоны -  $0,78$ ; для поздней древесины -  $0,64$ . Соответственно коэффициенты корреляции ширины клеточной стенки с температурой составляют -  $0,52$ ;  $0,79$ ;  $0,51$ . Влияние количества осадков не проявилось, т. к. только длительная засуха способна отразиться в структуре в виде ложных колец.

Ложное кольцо представляет собой слой более мелких, более толстостенных клеток в пределах годового слоя прироста. Наличие таких

колец говорит об аномальном развитии регистрирующей структуры в течение вегетационного периода. При таком развитии годовых слоев прироста связь между  $D$  и  $W$  отличается от связи с нормальным развитием годового кольца.

В заключении хочется отметить, что полученные данные и выявленные связи по пихте сибирской являются важными, поскольку их можно успешно использовать в решении задач дендрэкологии и дендроиндикации.

## Список источников и литературы

1. Бабушкина, Е. А. 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 // Вестник: Сибирский федеральный университет. Сер. Биология. - Красноярск, 2010-№3 - С. 159-176.
2. Булыгин, Н. Е. Дендрология / Н. Е. Булыгин. - Ленинград, 1991. - 352 с.
3. Ваганов Е. А. Влияние климатических факторов на прирост и плотность древесины годичных колец ели и сосны в горах северной Италии / Е. А. Ваганов, М. В. Скомаркова, Э. Д. Шульце, П. Линке // Вестник: Лесоведение. 2007. №2. - С. 37-44.
4. Ваганов, Е. А., Дендрохронология. Учебное пособие / Е. А. Ваганов, В. Б. Круглов, В. Г. Васильев. - Красноярск, 2008. - 120 с.
5. Ваганов, Е. А., Методы дендрохронологии / Е. А. Ваганов, С. Г. Шиятов. - Красноярск, 2000. - 81 с.
6. Ваганов, Е. А., Экология древесных растений. Е. А. Ваганов, В. Б. Круглов В.Б. - Красноярск, 2007. - 230 с.
7. Ваганов, Е.А. Гистометрический анализ роста древесных растений / Е. А. Ваганов, А. В. Шашкин, И. В. Свидерская. – Новосибирск, 1985. - 104 с.
8. Ваганов, Е.А. Экологическая биофизика / Е. А. Ваганов, А. В. Шашкин, В. И. Харук , Р. Г. Хлебопрос, Н. А. Гаевский, В. Г. Суховольский, В.Г. Губанов, А.Г. Дегерменджи. - М., 2002. - 360 с.
9. Вегетационный период пород-лесообразователей. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://industrial-wood.ru/lesovedenie/1001-vegetacionnyy-period-porod-lesoobrazovateley.html>.
10. Гидротермический коэффициент Селянинова [электронный ресурс]. Режимдоступа: [http://agricultural\\_dictionary.academic.ru](http://agricultural_dictionary.academic.ru).
11. Гиляров, М. С. Биологический энциклопедический словарь/ М.С. Гиляров. - М, 1986 - 831 с.



12. Жилияков, Е. Г. Об одном методе обработки дендрорядов / Е.Г. Жилияков, Ф. Н. Лисецкий, Н. В. Щербинина // Вестник: Научные ведомости БелГУ. Сер. Информатика и прикладная математика. - Белгород, 2007. - №7, вып.4. - С. 35-42.
13. Лобжанидзе, Э. Д. Условия образования ложных колец древесины в Закавказье. Условия образования ложных колец древесины в Закавказье / Э. Д. Лобжанидзе, М. С. Чкоидзе, В. Э. Лобжанидзе, Д. К. Церцвадзе, М.Д. Габуния. Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды / Ин-т леса Карел. науч. центра РАН [и др.]. - Петрозаводск, 2011. - С. 155-158.
14. Матвеев, С. М., . Дендрохронология / С. М. Матвеев, Д. Е. Румянцев. - Воронеж, 2013. - 140 с.
15. Поляков, Д. В. Применение кластерного анализа для оценки гидротермических условий в период активной вегетации на территории юга Западной Сибири / Д. В. Поляков. - Звенигород, 2012. - 8 с.
16. Свидерская, И. В. Модельная оценка оптимального соотношения между толщиной клеточной стенки и размером люмена у трахеид хвойных / И.В. Свидерская, В. Г. Суховольский, Е. Ю. Радостева, А. В. Кирдянов // Вестник: Сибирский федеральный университет. Сер. Биология. - Красноярск, 2011. - №2, Т. 4.- С. 183-196.
17. Силкин, П. П. Измерение клеточных параметров годичных колец хвойных / П.П. Силкин, Н. В. Екимова // Вестник: «Лесной журнал». 2011. № 5. - С. 35-40.
18. Силкин, П. П. Методы исследования регистрирующих структур / П.П. Силкин. - Красноярск, 2007. - 92 с.
19. Силкин, П. П. Методы многопараметрического анализа структуры годичных колец хвойных: монография / П. П. Силкин. - Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2010. - 335 с.

20. Тишин, Д. В. Влияние природно - климатических факторов на радиальный прирост основных видов деревьев среднего Поволжья / Д. В. Тишин. - Казань, 2006. - 20 с.
21. Тишин, Д. В. Дендрозкология / Д. В. Тишин. - Казань, 2011. - 33 с.
22. Шиятов С. Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале / С. Г. Шиятов. - М., 1986. - 105 с.
23. Яценко-Хмелевский, А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины / А. А. Яценко-Хмелевский. - М., 1954. - 335 с.
24. Chris Marion. Dendrochronology -the study of tree rings/ Chris Marion. - 2011. - 10 p.
25. Jorge Olivar. Climate impact on growth dynamic and intra-annual density fluctuations in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) trees of different crown classes / Jorge Olivar , Stella Bogino, Heinrich Spiecker , Felipe Bravo. Journal Dendrochronologia. - 2012. №30. - P. 35 - 47.