Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра биофизики

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой
_____ Кратасюк В.А.
подпись
«_____» _____ 2018г.

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

06.03.01 Биология

06.03.01.07 Биофизика

РАЗРАБОТКА ФУНКЦИОНАЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОГО КРИТЕРИЯ ДЛЯ ВЫДЕЛЕНИЯ РАННЕЙ И ПОЗДНЕЙ ДРЕВЕСИНЫ В ГОДИЧНЫХ КОЛЬЦАХ В СЕМЕЙСТВЕ *PINACEA*

Научный руководитель _____ к.б.н., доцент Свидерская И.В.
подпись, дата

Выпускник _____ Себякина Д.Д.
подпись, дата

Красноярск 2018

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 3

1. ДРЕВЕСИНА И ЕЕ ФУНКЦИИ.СЕЗОННЫЙ РОСТ И ГОДИЧНЫЕ КОЛЬЦА В ДРЕВЕСИНЕ 6

1.1 Клеточный состав древесины хвойных, радиальные файлы. Морфометрические характеристики отдельных трахеид. Межклеточные поры. 9

1.2 Древесина как водопроводящая ткань: механизм транспорта воды от корней к кроне. 12

1.3 Ранняя и поздняя древесины. Критерий Морка для выделения ранней и поздней древесины. Обоснование критерия Морка с помощью модели оптимальной трахеиды. 16

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ. ГИДРАВЛИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ИЗОМЕТРИЧСКОЙ ТРАХЕИДЫ И МОДЕЛЬ ГОДИЧНОГО КОЛЬЦА 20

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ: ФУНКЦИОНАЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКИЙ КРИТЕРИЙ ДЛЯ ВЫДЕЛЕНИЯ РАННЕЙ И ПОЗДНЕЙ ДРЕВЕСИНЫ В ГОДИЧНЫХ КОЛЬЦАХ ДЕРЕВЬЕВ В СЕМЕЙСТВЕ СОСНОВЫХ. 28

ВЫВОДЫ 33

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 34

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ: 35

ВВЕДЕНИЕ

Годичные кольца деревьев – один из самых востребованных источников о состоянии окружающей среды и о климате прошлого. Последние два-три десятилетия все шире используются данные о внутренней, т.е. клеточной структуре годичных колец хвойных.

Использование показателей клеточной структуры годичных колец в дендроклиматических исследованиях тормозится большой вариабельностью и неоднозначностью реакции на изменения погодных условий и недостаточностью понимания механизмов реагирования клеточной структуры на изменчивость условий роста. Для понимания этих механизмов отклика необходимо рассматривать годичные кольца в аспекте их функционирования как естественных единиц воднотранспортной и опорно-механической систем дерева.

Клеточное строение древесины хвойных довольное однообразно. Более чем на 90-93% древесины хвойных состоит из анатомически однородны клеток трахеид, которые выполняют одновременно как водно-транспортную, так и опорно-механическую функции. Неоднородность клеточной структуры годичных колец хвойных определяется изменением количественных анатомических показателей трахеид – размеров люмена и толщины клеточных стенок. Благодаря изменчивости этих показателей возможно визуальное выделение годичных слоев прироста, а внутри каждого годичного кольце можно выделить раннюю и позднюю древесину: на поперечном сечении легко видеть, что клетки ранней древесины имеют большие люмены и тонкие стенки, а поздняя – маленькие люмены и толстые стенки. Поскольку люмены в ранней древесине больше, то разумно предположить, что ранняя древесина более приспособлена к проведению восходящих потоков воды, а поздняя древесины более подходит для выполнения опорно-механической функции.

Однако в классической ботанической литературе считается, что между ранней и поздней древесиной нет реальной границы, а все зависит от погоды в течение сезона роста. Еще в 1928 году Морком был предложен критерий для разделения кольца на раннюю и позднюю древесину: когда толщина клеточной стенки становится больше одной четвертой радиального размера люмена, то начинается поздняя древесины. Сам автор этого критерия указывает на его произвольность в том, что касается конкретного соотношения между толщиной стенки и размером люмена, по которому исследователь выделяет раннюю и позднюю древесину. Само разделение годичных колец на раннюю и позднюю древесину не ставится им под сомнение, поскольку их наличие является наиболее устойчивой характерной чертой клеточного строения годичных колец хвойных умеренной климатической зоны.

Предложенные ранее критерии разделяют клетки по размерно-морфологическим признакам. Целью моей работы была разработка функционально-анатомического критерия. Была выдвинута гипотеза: разделение клеток годичных колец у деревьев семейства Сосновых на раннюю и позднюю древесину соответствует разделению клеток на функциональные группы.

Цель исследования: разработка функционально-анатомического критерия для выделения ранней и поздней древесины в годичных кольцах деревьев семейства Сосновых.

Задачи:

1. Оценить водопроводящую способность трахеид с помощью математической модели.
2. Описать зависимость структуры гидравлического сопротивления отдельных трахеид от радиального размера люмена и вдоль радиуса годичного кольца.
3. Оценить вклад клеток ранней и поздней древесины в общую величину водопроведения годичного кольца.

4. Установить соответствие между размерно-морфологическим группами клеток и их функциональными характеристиками.

Оценка гидравлических характеристик проводилась с помощью математической модели. Модель, с помощью которой рассчитывались гидравлические сопротивления отдельных трахеид и годичных колец, является модификацией модели Ланкашира-Энноса от 2002 года. В этой модели трахеида рассматривается как три последовательно расположенных гидравлических сопротивления: стенка с порами, люмен, стенка с порами. Люмен и поры расположены последовательно, поэтому их сопротивления можно складывать. Сопротивление люмена рассчитывается по уравнению Хагена-Пуазейля. Сопротивление пор по модели, разработанной Сперри. В модифицированной модели сопротивление отдельной поры зависит от размеров ее структурных элементов, т.е от диаметра мембраны поры, апертуры, торуса, которые в свою очередь, линейно связаны с размером люмена.

В ходе выполнения работы проводились измерения размеров клеток в годичных кольцах *Pinus sylvestris* и *Larix sibirica* (измерения радиальных размеров трахеид (РРТ), радиальных размеров люменов (РРЛ) и толщины клеточных стенок (ТКС) в годичных кольцах). Измерения выполнялись на тонких окрашенных срезах на микроизображениях.

[Изъято 28 страниц]

ВЫВОДЫ

Изменчивость размеров трахеид вдоль радиуса годичного кольца обусловливает радиальную изменчивость их гидравлических характеристик. Радиальная изменчивость размеров трахеид приводит к существенной изменчивости их гидравлических показателей.

Водопроводящая способность ранних трахеид лимитируется размерами люмена, а проведение поздних трахеид – межклеточными порами. Смена лимитирования происходит при размере люмена ≈13–18 мкм, т.е. при том же самом размере люмена, при котором происходит переход от ранней древесины к поздней при рассмотрении зависимости толщины клеточной стенки от размера люмена.

Ранние и поздние трахеиды различаются по величине гидравлического сопротивления на 4-6 порядков. Трахеиды поздней древесины практически не участвуют в водопроведении: суммарная проводящая способность годичного кольца на по 95-98% обеспечивается ранними трахеидами, на позднюю древесину приходится менее 3% суммарного проведения годичного кольца.

Разделение клеток на раннюю и позднюю древесину по анатомическому критерию соответствует разделению клеток по функциональному критерию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данные о клеточной структуре годичных колец хвойных деревьев востребованы как косвенный источник данных высокого временного разрешения при проведении реконструкции климатических условий прошлого. Неоднородность клеточной структуры годичных колец хвойных определяется изменением количественных анатомических показателей трахеид – размеров люмена и толщины клеточных стенок. Для понимания механизмов реагирования клеточной структуры на изменчивость условий роста необходимо рассматривать годичные кольца в аспекте их функционирования как естественных единиц воднотранспортной и опорно-механической систем дерева. Оценка водопроводящей способность трахеид с помощью математической модели показала, что разделение клеток на раннюю и позднюю древесину по анатомическому критерию соответствует разделению клеток по функциональному критерию.

Изучение клеточной структуры годичных колец в функциональном аспекте - многообещающее направление в биологии древесных растений и климатических исследованиях, в рамках которого можно достигнуть нового понимания того, как древесная растительность может реагировать на глобальные изменения.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ:

1. Арсеньева Т.В., Чавчавадзе Е.С. Эколого-анатомические аспекты изменчивости древесины сосновых из промышленных районов европейского Севера. - Издательство: НАУКА. 2001. – 114 с.
2. Бенькова В.Е., Швейнгрубер Ф.Х. Анатомия древесины растений России. - Издательство Хаупт, 2004. – 456 с.
3. Ваганов Е.А., Шашкин А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. – Новосибирск: Наука, 2000. – 232 с.
4. Ваганов Е.А. и др. Гистометрический анализ роста древесных растений / ред. И.А. Терсков. - Новосибирск : Наука, 1985. – 100 с.
5. И.В. Свидерская и др. Модельная оценка оптимального соотношения между толщиной клеточной стенки и размером люмена у трахеид хвойных. // Journal of Siberian Federal University. Biology 2, 2011, 183-196 с.
6. Чавчавадзе Е.С. Древесина хвойных. – Л.: Наука, 1979. – 190 с.
7. Мусаев Е.К., 1996. Сезонный рост и структура годичных колец сосны после Чернобыля // Лесоведение. № 1. 16–28 с.
8. Hacke, U. G., Sperry, J. S., & Pittermann, J. (2004). Analysis of circular bordered pit function II. Gymnosperm tracheids with torus-margo pit membranes. // *American Journal of Botany, 91*, 386-400.
9. Hacke, U., & Jansen, S. Embolism resistance of three boreal conifer species varies with pit structure. // *New Phytologist.* 2009. *182*, 675-686.
10. Thomas, R., & Scheld, J. The distribution and size of inter-tracheid pits in eastern hemlock. // *Forest Science, 1967,* (13), 85-89.
11. Domec, J.-C., Lachenbruch, B., & Meinzer, F. Bordered pit structure and function determine dpstisl patterns of air-seeding thresholds in xylem of Douglas-fir (Pseudotsuga menziesii; Pinaceae) trees. // *American Journal of Botany. 2006, 11*(93), 1588-1600.
12. Denne, M. P. Definition of latewood according to Mork. // *IAWA Bulletin n.s., 1989, 10* (1), 59-62.
13. Dagan, Z., Weibaum, S., & Pfeffer, R. An infinite-series solution for the creeping motion through an orifice of finite length. // *Journal of Fluid Mechanics, 1982, 115*, 505-523.
14. Jinxing, L. Distribution, size and effective aperture area of the intertracheid pits in the radial wall of Pinus radiata tracheids. // *IAWA Bulletin n.s.,* 1989, *1*(10), 53-58.
15. Sperry, J. S., & Hacke, U. G. Size and function in conifer tracheid and angiosperm vessel. // *American Journal of Botany, 2006, 10*(93), 1490-1500.

16. Sperry, J., & Hacke, U. Analysis of circular bordered pit function. I. Angiosperm vessels with homogeneous pit membranes. // *American Journal of Botany, 2004,* 369-385.
17. Jinxing, L. Distribution, size and effective aperture area of the intertracheid pits in the radial wall of Pinus radiata tracheids. // *IAWA Bulletin n.s.1989. 1*(10). 53-58.
18. Koo, J., & Kleinsteuer, C. Liquid flow in microchannels: experimental observations and computational analyses of microfluidics effects. // *Journal of Micromechanics and Microengineering,2003, 5*(13), 568-576.
19. Kramer, P. J., & Boyer, J. S. *Water relations of Plants and Soils.* San Diego: Academic Press. 1995.
20. Lambers, H., Chapin, T. L., & Pons, T. L. *Plant physiological ecology.* New York: Springer., 1998. 605 p.
21. Lancashire, J., & Ennos, A. Modelling the hydrodynamic resistance of bordered pits. // *Journal of Experimental Botany, 2002,* (53), 1485–1493.
22. Lewis, A. M. Measuring the hydraulic diameter of a pore of conduit. *American Journal of Botany, 1992,* (79), 1158-1161.
23. Leyton, L. *Fluid behaivior in biological systems.* Oxford: Clarendon Press., 1975.
24. Park, Y., Dallaire, G., & Morin, H. (2006). A method for multiple intra-ring demarcation of coniferous trees. 2006; 63:9-17. *Ann For Sci, 63*, 9-17.
25. Schweingruber, F. H. *Tree rings. Basics and applications of dendrochronology.* Dodrecht, Nertherlands.: Reidel. *1988. 276 p.*
26. Siau, J. *Transport processes in wood.* . Berlin etc.: Springer Verlag., 1984.
27. Studhalter, R. A., Glock, W. S., & Agereter, S. R. (1963). Tree growth – some historical chapter in study of diameter growth. *Botanical Review, 29*, 245-365.
28. Tio, K., & Sadhal, S. Boundary conditions for stokes flows near a porous membrane. *Applied Scientific Research,1994, 52*, 1-20.
29. Vogel, S. (1994). *Life in moving fluids: The physical biology of flow.* Princeton University Press.
30. White, F. *Viscous fluid flow.* McGraw-Hil. 1991, 885 p.
31. Niklas K.J. Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function. - Chicago : University of Chicago Press, 1992.
32. Nobel P. S. Physicochemical and Environmental Plant Physiology. 2nd ed. [Book]. - San Diego : Academic Press, 1999.
33. Long J.N., Smith F.W. and Scott D.R.M. The role of Douglas fir sapwood and heartwood in the mechanical and physiological support of crowns and

development of stem form. [Journal] // Canadian Journal of Forest Research. - 1981. - 11. - pp. 459-464.

34. Taneda H. and Tateno M. The criteria for biomass partitioning of the current shoot: water transport versus mechanical support [Journal] // American Journal of Botany. - 2004. - 91. - pp. 1949-1959.

35. Tyree M. T. and Sperry J. S. The vulnerability of xylem to cavitation and embolism. [Journal] // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. - 1989. - 40. - pp. 19-38.

36. Tyree M. T., Davis S. D. and Cochard H. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? [Journal] // International Assiciation of Wood Anatomist Journal. - 1994. - Vol. 15. - pp. 335-360.

37. Zobel B. J. and Buijtenen van J. P. Wood variation.Its causes and control. [Book]. - Berlin, Heidelberg : Springer, 1989. - p. 363.

РЕФЕРАТ

Выпускная квалификационная работа на тему «Разработка функционально-анатомического критерия для выделения ранней и поздней древесины в годичных кольцах в семействе *Pinacea»* содержит 36 страниц, 37 использованных источников и 8 иллюстраций.

ТРАНСПОРТ ВОДЫ, ТРАХЕИДЫ, ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЗДНЕЙ ДРЕВЕСИНЫ МОРКА, PINACEA, ИЗОМЕТРИЧЕСКИЕ ПОРЫ, РАННЯЯ ДРЕВЕСИНА, ПОЗДНЯЯ ДРЕВЕСИНА, ГОДИЧНЫЕ КОЛЬЦА

Цель работы: разработка функционально-анатомического критерия для выделения ранней и поздней древесины в годичных кольцах в семействе Сосновых.

Задачи:

1. Оценить водопроводящую способность трахеид с помощью математической модели.
2. Описать зависимость структуры гидравлического сопротивления отдельных трахеид от радиального размера люмена и вдоль радиуса годичного кольца.
3. Оценить вклад клеток ранней и поздней древесины в общую величину водопроведения годичного кольца.
4. Установить соответствие между размерно-морфологическим группами клеток и их функциональными характеристиками.

В результате проведенного исследования было показано, что изменчивость размеров трахеид вдоль радиуса годичного кольца обусловливает радиальную изменчивость их гидравлических характеристик. Изменчивость радиального размера люмена вносит наибольший вклад в изменчивость гидравлических характеристик отдельных трахеид. По проводящей способности ранние трахеиды превосходят поздние трахеиды на несколько порядков. Суммарная проводящая способность годичного кольца на по 95-98% обеспечивается ранними трахеидами. Разделение клеток на раннюю и позднюю древесину по анатомическому критерию соответствует разделению клеток по функциональному критерию.

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра биофизики

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой
_____ Кратасюк В.А.
подпись
«9» 06 2018г.

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

06.03.01 Биология

06.03.01.07 Биофизика

РАЗРАБОТКА ФУНКЦИОНАЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОГО КРИТЕРИЯ ДЛЯ ВЫДЕЛЕНИЯ РАННЕЙ И ПОЗДНЕЙ ДРЕВЕСИНЫ В ГОДИЧНЫХ КОЛЬЦАХ В СЕМЕЙСТВЕ *PINACEA*

Научный руководитель _____ к.б.н., доцент Свидерская И.В.
подпись, дата

Выпускник _____ Себякина Д.Д.
подпись, дата

Красноярск 2018