

УДК 630.\*811.4

## **Модельная оценка оптимального соотношения между толщиной клеточной стенки и размером люмена у трахеид хвойных**

**И.В. Свидерская<sup>а\*</sup>, В.Г. Суховольский<sup>б</sup>,  
Е.Ю. Радостева<sup>а</sup>, А.В. Кирдянов<sup>б</sup>**

<sup>а</sup> Сибирский федеральный университет,  
пр. Свободный 79, Красноярск, 660041 Россия

<sup>б</sup> Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН,  
Академгородок, Красноярск, 660036 Россия <sup>1</sup>

Received 3.06.2011, received in revised form 10.06.2011, accepted 17.06.2011

*Трахеиды в ксилеме хвойных выполняют механическую и водопроводящую функции. Размер люмена трахеид и толщина их стенки влияют на эффективность транспорта воды и защиту от кавитации и имплозии. Эти две функции предъявляют конфликтные требования к соотношению между толщиной стенки и размером люмена. Нашей целью была разработка модели для оценки оптимального соотношения между этими переменными, при котором достигается компромисс между функциями. Эффективность транспорта воды оценивалась по объемной скорости через поперечное сечение люмена, механическая функция – по площади поперечного сечения клеточной стенки. Рассчитанное оптимальное соотношение сравнивалось с данными по размерам трахеид в ксилеме трех видов хвойных Сибири. В изученных годовичных кольцах было обнаружено лишь небольшое количество трахеид с оптимальным соотношением стенка-люмен. Линия уравнения оптимальной трахеиды на плоскости диаграммы толщины стенки от размера люмена разделяла клетки на два кластера, соответствующие ранней и поздней древесине. Мы предлагаем определять границу между ранней и поздней древесиной с помощью рассчитанного оптимального соотношения: в ранней древесине отношение стенка-люмен меньше, а в поздней древесине больше чем 0,25.*

*Ключевые слова: транспорт воды, ксилема хвойных, оптимизация клеточной структуры древесины, определение поздней древесины Морка, модель компромисса.*

### **Введение**

Данные о временной изменчивости параметров клеточной структуры ксилемы исполь-

зуются как косвенный источник информации высокого временного разрешения о динамике климатических и фитоценологических условий

\* Corresponding author E-mail address: [isvider@mail.ru](mailto:isvider@mail.ru)

<sup>1</sup> © Siberian Federal University. All rights reserved

в прошлом, включая возмущающие и экстремальные воздействия (например, Терсков и др., 1981; Liang et al., 1997; Kirduyanov et al., 2003; Panyushkina et al., 2003). Возможность такого использования обусловлена тем, что параметры структуры ксилемы находятся под влиянием фитоценологических, климатических и географических факторов. Существенное воздействие оказывает динамика погодных условий в течение сезона, наличие загрязнений, экстремальные события, такие как наводнения, атаки насекомых (например, Чавчавадзе, 1979; Арсеньева и др., 2001; Carlquist, 1988). Кроме того, многие технологические характеристики древесины хвойных деревьев как ресурса связаны с количественными характеристиками ее клеточного строения, а именно с соотношением между радиальным размером трахеиды, люмена и толщиной радиальной стенки (Перелыгин, 1969; Panshin et al., 1970; Siau, 1984; Zobel et al., 1989). Однако изменчивость соотношения размеров стенки и люмена у трахеид хвойных определяется не только влиянием внешних условий, но и внутренними физиологическими и биохимическими ограничениями, обусловленными функциональной нагрузкой ксилемы и особенностями роста и дифференциации камбиальных производных.

Ксилема более чем на 90 % состоит из трахеид, которые представляют собой мертвые, сильно вытянутые, аксиально ориентированные, полые клетки с жесткими стенками, т.е. явно приспособленные для протекания по ним жидкости под отрицательным давлением (Эсау, 1969; Zimmermann, 1983). У хвойных деревьев семейства *Pinaceae* в бореальной и умеренной зонах в ксилеме четко выделяются годовые слои прироста, связанные с чередованием сезонов роста и покоя и неравномерностью ростовых процессов в течение сезона. Возможность визуального вы-

деления годовых слоев прироста обусловлена неоднородностью клеточного строения ксилемы в радиальном направлении, которая 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. Самым заметным проявлением изменчивости размеров трахеид в годовых кольцах у хвойных выступает существование слоев ранней и поздней древесины. Существование четко различимых слоев ранней и поздней древесины служит отличительной чертой строения годовых колец в семействе *Pinaceae* по сравнению со многими видами из семейств *Araucariaceae* и *Podocarpaceae* (Jagels et al., 2006). 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 (Чавчавадзе, 1979; Ваганов и др., 1985; Panshin et al., 1970; Vysotskaya, Vaganov, 1992). Даже внутри одного годового слоя вариации радиального размера трахеид, радиального размера люмена и толщины клеточной стенки значительны: в среднем от 8 до 70 микрон у радиального размера трахеиды, от долей микрона до 10 микрон у толщины клеточной стенки, от 1 (или даже долей микрона) до 50 микрон для люмена (Чавчавадзе, 1979; Ваганов и др., 1985; Vysotskaya, Vaganov, 1992).

В отличие от сосудов покрытосеменных, трахеиды одновременно выполняют как водопроводящую, так и механическую функцию. Водопроводящая способность трахеиды зави-

сит от водопроницаемости люмена и концевых пор. Согласно уравнению Хагена-Пуазейля объемная скорость потока жидкости по люмену прямо пропорциональна квадрату площади его поперечного сечения. Однако эта теоретическая величина никогда не достигается из-за сопротивления концевых пор (Schulte et al., 1988; Tyree, et al., 1991; Zwieniecki et al., 2001; Lancashire et al., 2002; Aumann et al., 2005; Sperry et al., 2005; Pittermann et al., 2006b).

Поскольку проведение восходящих потоков воды происходит при отрицательном давлении, то жидкость в трахеидах подвержена кавитации, что может в итоге приводить к эмболизации трахеиды и сдавливанию (имплозии) прилегающих клеток. Устойчивость к кавитации, вызванной водным стрессом, тем выше, чем больше гидравлическая сопротивляемость древесины и чем меньше поперечные размеры люмена (Zimmermann 1983; Sperry et al., 1990). Устойчивость к кавитации, связанной с замерзанием-оттаиванием воды в проводниках, тем выше, чем меньше диаметр люмена трахеид (Davis et al., 1999; Pittermann et al., 2003; Pittermann et al., 2006a). Способность противостоять имплозии увеличивается при возрастании прочности стенок трахеид и отношения толщины клеточной стенки к размерам люмена (Nacke et al., 2001; Pittermann et al., 2006b).

Однако увеличение как абсолютной величины толщины клеточной стенки, так и отношения толщины стенки к размеру люмена имеет отрицательные последствия: возрастают затраты вещества на формирование и индивидуальной трахеиды, и водопроницающей ткани в целом, т.е. возрастает ее метаболическая стоимость (Zimmermann 1983; Zobel et al., 1989; Nacke et al., 2001). Даже в оптимальных для роста условиях количество веществ, расходуемых на формирование водопроницающей ткани ствола, ветвей и корней,

определяется в ходе конкурентного перераспределения фотоассимилятов между другими процессами, протекающими в ходе роста дерева, что накладывает физиологические и биохимические ограничения на формирование трахеид (Gartner, 1995; Lacoite, 2000). Резюмируя, можно сделать следующие выводы: увеличение отношения толщины стенки к размеру люмена ухудшает водопроницающие свойства трахеиды, увеличивает метаболическую стоимость, но при этом повышается механическая прочность, а также устойчивость к кавитации и имплозии.

При слабом ограничении роста ресурсами выходом может быть одновременное увеличение размеров водопроницающего люмена и отношения толщины слоя, выполняющего механическую функцию, к его размеру. Примерно так устроена водопроницающая система у сосудистых растений, где механическая и водопроницающая функции выполняются разными клетками (Ewers, 1985; Carlquist, 1988). Такое невозможно у хвойных в силу особенностей формирования трахеид и одновременного выполнения трахеидами проводящей и механической функций. Формирование трахеид из клеток веретеновидного камбия происходит таким образом, что сначала завершается радиальный рост будущей трахеиды, т.е. определяется ее радиальный размер, и только затем начинается утолщение вторичной клеточной стенки. Поскольку слои вторичной стенки откладываются вовнутрь клетки, то утолщение вторичной стенки уменьшает размер внутреннего просвета (люмена) трахеиды, а значит, ухудшает проводящие, но улучшает механические свойства, в том числе способность противостоять имплозии (Barnet, 1981; Larson, 1994). Это означает, что одновременная максимизация обеих функций невозможна. Однако широкое распространение хвойных деревьев как в засушливых,

так и в холодных регионах показывает, что хвойным деревьям удается достигнуть компромисса между этими противоречивыми функциональными требованиями и успешно конкурировать с многолетними сосудистыми растениями.

Целью нашей работы была оценка оптимального соотношения между радиальным размером люмена и толщиной стенки трахеиды, при котором достигается компромисс между водопроводящей и механической функциями (1); и разработка количественного критерия для разделения годичных колец хвойных на слои ранней и поздней древесины на основе модели, связывающей функциональные и анатомические характеристики проводящих клеток ксилемы хвойных (2).

## Материалы и методы

Радиальные размеры трахеид (РРТ) и люмена (РРЛ), толщина клеточной стенки (ТКС) были измерены в годичных кольцах трех видов хвойных, обычных для лесов Средней Сибири (табл. 1). Деревья выбирались из экологических условий, близких к оптимальным для данного вида. Ширина рассмотренных годичных колец варьировала от 0,1 до 3,0 мм, кроме того, они имели различия по ширине слоев ранней, переходной и поздней древесины. Образцы древесины представляли собой: керны, взятые буровом из стволов деревьев на высоте 1,3 м или высечки в форме параллелепипеда, которые высекались стамеской из стволов на той же высоте. Керны варили в воде в течение нескольких часов. Образцы, взятые стамеской, фиксировали в смеси этанола, воды и глицерина (1:1:1) в течение 3–6 суток. Поперечные срезы толщиной 10–15 мкм, полученные с помощью санного микротомы, окрашивали сафранином или метиленовым синим, промывали и заключали в глицерин или глицерин-желатину под покровное стек-

ло. В годичных кольцах ели измерения размеров трахеид выполняли на шлифованной алмазными ножами поверхности (Spiecker et al., 2000).

Измерения радиального размера клеток и толщины клеточных стенок выполняли с помощью окуляр-микрометра в поле зрения микроскопа или на специализированной оригинальной полуавтоматической установке при увеличении от 225 до 1500х (Ваганов и др., 1983), или на системе анализа изображений. Для измерений в годичном кольце выбирали от трех до десяти радиальных рядов трахеид со средним тангентальным размером, не раздваивающихся и не прерывающихся на всем протяжении от внутренней границы кольца к внешней. Радиальный размер трахеиды измеряли как расстояние между срединными пластинками на середине ее тангентального размера. Толщина клеточной стенки рассчитывалась как среднее величин для двух противоположных радиальных стенок трахеиды. Радиальный размер люмена находили вычитанием удвоенного значения ТКС из РРТ.

Далее в тексте РРТ, РРЛ и ТКС используются для обозначения реальных данных, а в модельных расчетах  $D$ ,  $h$  и  $l$  – для обозначения радиального размера трахеид, толщины радиальной клеточной стенки и радиального размера люмена соответственно.

## Результаты

### Описание модели

В модели трахеида представляет собой люмен, ограниченный только в радиальном направлении с двух сторон стенками равной толщины (рис. 1). Из простейших геометрических соображений радиальный размер трахеиды  $D = 2h + l$ . Полагая, что  $2h = aD$ ,

$$l = (1-a)D \text{ и } 2h = \frac{a}{(1-a)} \cdot l, \text{ где } 0 < a < 1 - \text{ па}$$

раметр состояния, который представляет собой отношение удвоенной толщины радиальной клеточной стенки к радиальному размеру трахеиды. В общем виде параметр состояния может также зависеть от абсолютных значений любой из трех переменных. Нашей целью было найти оптимальное значение параметра  $a$ , которое связывает между собой три характеристики трахеиды: радиальный размер трахеиды  $D$ , радиальный размер люмена  $l$  и радиальную толщину клеточной стенки  $h$ . Поскольку при дифференциации камбияльных производных радиальный размер трахеиды определяется до того, как начнется отложение вторичной клеточной стенки, то радиальный размер  $D$  определяет диапазон изменчивости размера люмена  $l$  и толщины клеточной стенки  $h$ , а состояние трахеиды может задаваться одной переменной из трех и параметром состояния  $a$ .

Разрабатывая концепцию модели, мы полагали, что оптимальное соотношение между толщиной клеточной стенки и размером люмена определяется достижением компромисса между двумя обобщенными функциональными требованиями: водопроведением и механической прочностью. Эффективность восходящего транспорта воды трахеидами определяется несколькими структурными параметрами, в предлагаемой модели мы рассматриваем только один параметр – радиальный размер люмена.

Многие механические свойства древесины хвойных семейства *Pinaceae*, в том числе прочностные характеристики, связаны с ее удельным весом, который в свою очередь сильно коррелирует с долей клеточной стенки в общем объеме трахеиды (Diaz-Vaz et al., 1975; Zobel et al., 1989). В модели не принимается в расчет вариабельность аксиального размера трахеид, поэтому доля клеточной стенки в объеме трахеиды, а значит, и механическая

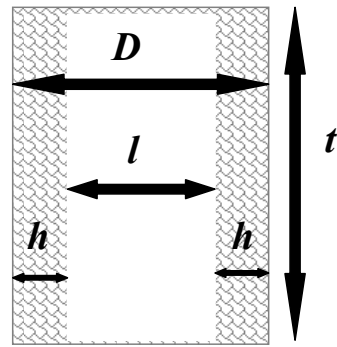


Рис. 1. Поперечное сечение модельной трахеиды:  $D$  – радиальный размер трахеиды;  $l$  – радиальный диаметр (размер) люмена;  $h$  – толщина клеточной стенки;  $t$  – тангентальный размер трахеиды

прочность трахеиды, полагается прямо пропорциональной отношению площади поперечного сечения клеточной стенки к общей площади поперечного сечения трахеиды.

Эффективность выполнения транспортной функции  $V_{cond}(a)$  оценивалась по объемной скорости потока жидкости в модельной трахеиде. По уравнению Хагена-Пуазейля объемная скорость ламинарного потока жидкости по цилиндрическому капилляру пропорциональна четвертой степени его радиуса, или, что то же самое, второй степени площади поперечного сечения. В предлагаемой геометрической модели трахеиды вариации площади поперечного сечения люмена вызываются изменениями только радиального размера люмена, так как тангентальный размер является константой. Таким образом, эффективность водопроведения  $V_{cond}$  пропорциональна второй степени радиального размера люмена

$$V_{cond} \sim l^2 \sim (1-a)^2 D^2. \quad (1)$$

Эффективность выполнения механической функции  $V_{mech}$  оценивалась по площади поперечного сечения клеточной стенки. Поскольку тангентальный размер является константой, то площадь поперечного сечения

клеточной стенки пропорциональна первой степени толщины стенки  $h$ :

$$V_{mech} \sim 2h \sim aD. \quad (2)$$

Таким образом, мы количественно оценили зависимость эффективности выполнения двух физиологических функций, транспортной и механической, от параметра состояния  $a$ . Взаимодействие этих двух функций далее рассматривается в рамках оптимизационного подхода, который первоначально был разработан для решения ряда экономических задач и затем позднее применен в биологических исследованиях (Хикс, 1993; Суховольский, 2004; Nowak, 2006).

В рамках этого подхода живой организм рассматривается как система, которая распределяет имеющиеся в ее распоряжении ограниченные ресурсы между физиологическими функциями  $V_i(x)$  таким образом, чтобы максимизировать свою выживаемость. Эти отдельные физиологические функции  $V_i(x)$  называются парциальными функциями полезности или эффективности, а полная (общая) полезность  $V(x)$  рассчитывается перемножением парциальных функций:

$$V(x) = \prod_{i=1}^n V_i(x),$$

где  $x$  – параметр, характеризующий структуру или состояние, например высота дерева, размер тела или размер сосуда, площадь листовой поверхности,  $n$  – число парциальных функций. Аналитическая форма этих функций не важна. Достаточно, если они принадлежат к классу монотонных и асимптотических функций при  $x \rightarrow \infty$ . В случае конфликта между парциальными функциями эффективности, т.е. когда одна из функций возрастает, а другая уменьшается при увеличении параметра  $x$ , общая функция эффективности не зависит от  $x$  монотонно, а имеет один максимум (рис. 2). Такое взаимодействие между функциями называется компромиссом, описывающая их модель называется моделью компромисса.

Как видно из уравнений (1) и (2), при увеличении параметра  $a$  эффективность водопроведения уменьшается, а эффективность выполнения механической функции увеличивается. При  $a = a_{opt}$  общая функция полезности достигает максимального, т.е. оптимального, значения. Чтобы рассчитать значение  $a_{opt}$ , нужно приравнять нулю значение пер-

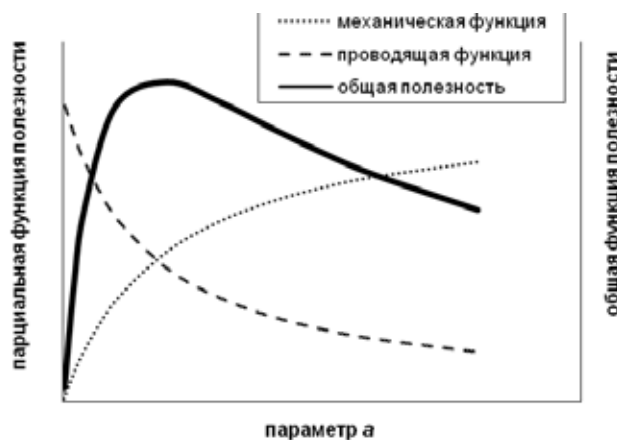


Рис. 2. Качественное представление зависимости функций полезности от параметра состояния в модели компромисса

вой производной общей функции полезности

$$\frac{dV}{da} = 0 \text{ по параметру состояния } a. \text{ Трахеида,}$$

в которой общая функция физиологической полезности достигает максимума, и будет оптимальной трахеидой, т.е. в оптимальной трахеиде  $2h/D = a_{opt}$ .

Однако предлагаемые парциальные функции полезности не удовлетворяют приведенным выше условиям: предельное значение параметра  $a$  не стремится к бесконечности, а  $V_{mech}$  и  $V_{cond}$  не являются асимптотическими. Но эти условия существенны, если рассматривать весь диапазон для параметра  $a$ . Чтобы преодолеть это ограничение в модели, мы рассматривали только левую половину – левых две трети графика на рис. 2, где зависимости парциальных функций полезности от параметра близки к линейным. В такой линейной аппроксимации общую функцию полезности можно записать следующим образом:

$$V(a) = \alpha V_{mech}(a) \cdot \beta V_{cond}(a) = \\ = \alpha a D \cdot (1-a)^2 \beta D^2,$$

где  $\alpha, \beta$  – коэффициенты. Для упрощения расчетов переходим к логарифмам функций полезности:

$$R = \ln V(a) = \ln \alpha + \ln V_{mech}(a) + \\ + \ln \beta + \ln V_{cond}(a).$$

Берем первую производную  $R$  по  $a$ , приравняем полученное выражение к нулю:

$$\frac{dR}{da} = \frac{1}{a} - \frac{2}{1-a} = 0. \quad (3)$$

После решения уравнения (3) мы получаем  $a_{opt} \approx 0,33$ , а значит, уравнения оптимальной трахеиды выглядят следующим образом:

$$h = 0,5aD \approx 0,165D,$$

$$l = (1-a)D \approx 0,67D$$

$$h = \frac{a}{2(1-a)} l \approx 0,25l. \quad (4-6)$$

Поскольку в уравнении (3) осталась только одна переменная – параметр  $a$ , то в предложенной модели оптимальное значение  $a_{opt}$  является постоянной величиной, не зависящей от абсолютных значений толщины стенки  $h$  и радиального размера трахеиды  $D$  или размера люмена  $l$ . В оптимальной трахеиде, в которой общая функция полезности достигает максимального значения, удвоенная толщина радиальной клеточной стенки составляет одну треть от радиального размера трахеиды и половину от радиального размера люмена. Таким образом, оптимальная трахеида характеризуется не определенным абсолютным значением радиального размера, толщины клеточной стенки или люмена, а соотношением между ними. Другими словами, оптимальной может быть трахеида с радиальным размером как 50, так и 15 мкм, важно, чтобы люмен у такой трахеиды составлял 0,67 от радиального размера, или толщина стенки составляла четверть размера люмена.

#### Сравнение с реальными данными

Типичные зависимости ТКС от РРТ и РРЛ представлены на рис. 3. На этом графике нанесены также линии, соответствующие уравнениям оптимальной трахеиды ( $h \approx 0,165D$  или  $h \approx 0,25l$ ). На диаграмме зависимости ТКС от РРЛ или ТКС от РРТ линия уравнения оптимальной трахеиды не является линией притяжения для данных по реальным клеткам, а, напротив, представляется линией их разделения. Во всех изученных годичных кольцах трахеиды разделяются на два кластера по отношению к линии уравнения оптимальной трахеиды: выше или ниже

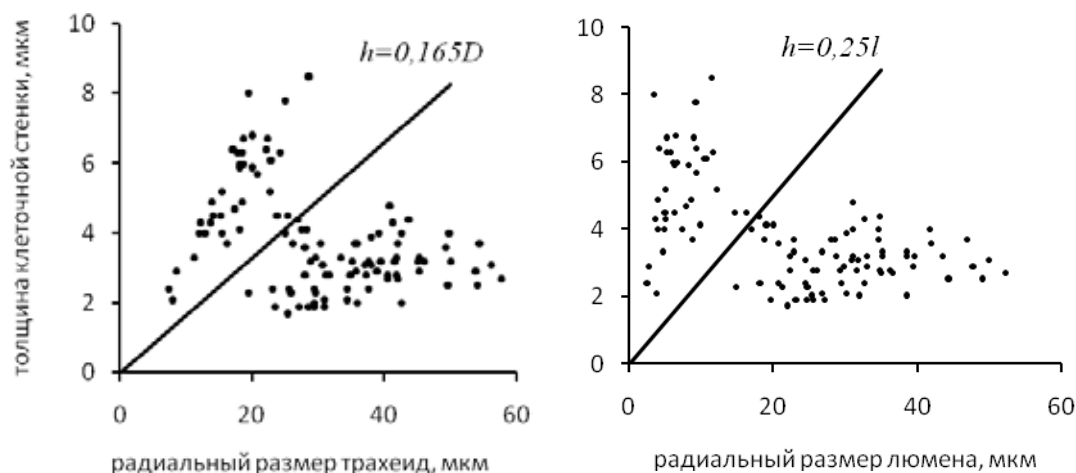


Рис. 3. Годичное кольцо *Pinus sylvestris* из Ангарского региона. Зависимость между ТКС от РРТ (слева) и РРЛ (справа), данные по двум радиальным рядам, линии на диаграммах соответствуют уравнению оптимальной трахеиды

линии уравнения, и заметно меньшее число клеток располагается между этими кластерами (рис. 3).

Совместное рассмотрение зависимостей ТКС от РРТ, РРЛ и вариаций этих величин в радиальных файлах годичных колец показывает, что клетки, которые располагаются на диаграмме ТКС от РРТ, РРЛ выше линий уравнения, относятся к клеткам поздней древесины, а клетки, расположенные ниже, – к ранней древесине (рис. 4). Во всех изученных годичных кольцах клеток, которые находились бы поблизости от линии этого уравнения, было существенно меньше, чем клеток выше или ниже этой линии.

Аналогичная ситуация наблюдается, если рассматривать не отдельные годичные кольца, а данные для 10 годичных колец (рис. 5). Отличие расположения клеток на этой диаграмме по сравнению с данными для отдельных годичных колец заключается в том, что наряду с кластерами ранних и поздних трахеид все-таки можно выделить кластер с меньшим числом клеток, которые расположены между ними и ближе всего к линии уравнения оптимальной трахеиды.

В табл. 1 приведены средние значения для отношения ТКС/РРЛ полностью для кольца и отдельно для ранней и поздней древесины у деревьев трех видов. Сравнение с рассчитанным по модели оптимальным значением  $h/l = 0,25$  (уравнение 6) показывает, что в поздней древесине среднее значение ТКС/РРЛ примерно в полтора раза выше, чем рассчитанное оптимальное, а в ранней древесине примерно в полтора раза ниже. Средние по кольцу значения отношения ТКС/РРЛ у всех изученных групп ближе к модельной величине, но все еще значительно меньше оптимального значения, т.е. в реальных трахеидах стенка составляет меньшую долю от размера люмена. Только у одного значения в табл. 1, для группы годичных колец деревьев лиственницы, рассчитанное оптимальное значение попадает в 95 %-й доверительный интервал. Это значение отмечено звездочкой.

Обращают на себя внимание очень близкие значения соотношения ТКС/РРЛ у трех групп деревьев сосны. Все приведенные средние значения ТКС/РРЛ не различаются статистически значимо между группами ( $p > 0,05$ ). Это свидетельствует в пользу того, что отно-





Рис. 4. Изменчивость измеренных ТКС, РРТ (среднее для трех радиальных рядов) и рассчитанного по уравнению оптимального значения толщины клеточной стенки  $h$  вдоль радиуса кольца

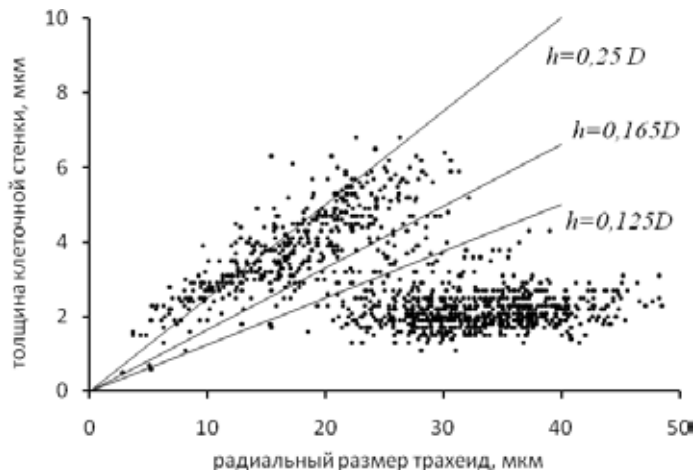


Рис. 5. Связь между ТКС и РРТ. Данные для *Pinus sylvestris*, 10 годичных колец, всего 1179 клеток. Две прямые линии  $h=0,25D$  и  $h=0,125D$  соответствуют разным интерпретациям определения поздней древесины Морка (пояснения в тексте). Линия  $h=0,165D$  соответствует уравнению оптимальной трахеиды

Таблица 1. Средние значения по группам и 95 %-й доверительный интервал для отношения ТКС/РРЛ в годичных кольцах трех видов хвойных в Средней и Восточной Сибири. Оптимальное значение

$$\frac{h}{l} = 0,25$$

Вид и регион произрастания, примерные координаты	Кол-во измеренных годичных колец/деревьев	Кольцо в целом	Ранняя древесина	Поздняя древесина
<i>Pinus sylvestris</i> L., Читинская обл., 50° с.ш. 115° в.д.	17/3	0,18±0,04	0,10±0,06	0,36±0,11
<i>Pinus sylvestris</i> L., Мотыгинский р-н, 58° с.ш. 94° в.д.	13/3	0,19±0,04	0,08±0,02	0,43±0,11
<i>Pinus sylvestris</i> L., пригород Красноярска, 56° с.ш. 92° в.д.	11/3	0,19±0,04	0,11±0,05	0,46±0,13
<i>Larix sibirica</i> Ldb., Туруханск, 66° с.ш. 87° в.д.	62/5	0,21±0,04*	0,06±0,02	0,46±0,10
<i>Picea obovata</i> Ldb., Туруханск, 66° с.ш. 87° в.д.	11/5	0,14±0,04	0,08±0,04	0,33±0,04

шение ТКС/РРЛ является важной и устойчивой характеристикой клеточной структуры ксилемы у рассмотренных видов хвойных.

### Обсуждение

Рассмотрение реальных данных по отношению ТКС/РРЛ для годичных колец трех видов хвойных, произрастающих в Средней и Восточной Сибири в рамках предложенной оптимизационной модели, показывает, что их годичные кольца состоят из неоптимальных трахеид, что явно противоречит широкому распространению этих видов и их приспособленности к климатическим условиям. Означает ли это, что предложенная модель не соответствует реальной ситуации и бесполезна?

Предлагаемая модель указывает, что оптимизация строения ксилемы хвойных осуществляется не на уровне отдельных клеток, а на тканевом уровне – уровне целого годичного слоя прироста, и что баланс полезности в ранней древесине сдвинут в сторону водопроведения, а в поздней древесине более эф-

фективно выполняется механическая функция. Все еще значительное отличие средних для кольца значений от модельной величины возможно связано с тем, что модель является существенным упрощением. Во-первых, она ограничена линейной аппроксимацией функций физиологической полезности. Во-вторых, в модель не включены другие существенные факторы, влияющие на механическую прочность стенки и водопроведение, такие как межклеточные поры. Существенно также то, что в реальной трахеиде ее сопротивление протеканию жидкости больше из-за ненулевой тангентальной стенки, что должно компенсироваться некоторым уменьшением толщины клеточной стенки в целом.

Наиболее важным представляется то, что прямая линия уравнения  $h \approx 0,165D$  на плоскости графика ТКС от РРЛ или линия уравнения  $h \approx 0,25l$  на плоскости графика ТКС от РРЛ адекватно разделяет клетки годичных колец на два функциональных кластера, соответствующие традиционным анатомическим слоям ранней и поздней древесины.

Основываясь на законах гидродинамики, в частности на уравнении Хагена-Пуазейля, очевидные анатомические различия между трахеидами ранней и поздней древесины логично связывались с различиями в водопроводимости и прочности водопроводящих клеток (Zimmermann, 1983; Gibson et al., 1985; Tyree et al., 1991). Ранняя древесина, состоящая из клеток с большими люменами и тонкими стенками, более приспособлена для выполнения водопроводящей функции (Domec et al., 2002).

Однако в анатомии древесины разделение годичных колец хвойных на два слоя, раннюю и позднюю древесины, рассматривается как субъективный, произвольный способ описания неоднородности клеточной структуры, не имеющий под собой объективной основы (Denne, 1989; Park et al., 2006). Предложены и используются несколько критериев для определения границы между ранней и поздней древесиной в годичных кольцах хвойных. Например, часто граница определяется по достижению заранее определенного значения плотности древесины, измеренного рентгеновским денситометром (Schweingruber, 1988). Некоторые другие определения сформулированы в анатомических терминах, когда принимаются во внимание изменчивость радиального размера и толщины клеточной стенки вдоль радиуса кольца (Mork, 1928; Studhalter et al., 1963; Creber, 1984). Наиболее применяемое анатомическое определение ранней и поздней древесины было предложено Е. Морком (1928). Существуют две интерпре-

тации оригинального текста (Denne, 1989): у трахеид поздней древесины  $TKC > 0,25 \cdot PPT$  или  $TKC > 0,125 \cdot PPT$ . Прямые линии, соответствующие этим двум интерпретациям определения Морка, показаны на рис. 5. Линия, соответствующая оптимальному соотношению между ТКС и PPT, расположена между ними. Все существующие определения ранней и поздней древесины, включая определение Морка, носят эмпирический характер и не имеют под собой теоретической или фундаментальной физиологической базы. Полученные результаты дают теоретическую основу для определения границы между ранней и поздней древесиной по функциональной приспособленности трахеид и предлагают количественный обоснованный критерий для обнаружения границы между ранней и поздней древесиной.

Мы предлагаем использовать рассчитанное оптимальное значение для отношения ТКС к PPT как критерий для разделения годичных колец хвойных умеренной и boreальной климатической зон на раннюю и позднюю древесину: слой ранней древесины заканчивается тогда, когда отношение ТКС/PPT становится больше чем 0,165 или, что то же самое, отношение ТКС/PPЛ становится больше чем 0,25. Предлагаемое численное значение критерия не претендует на универсальность. Оно может варьировать в связи видовыми особенностями или изменениями в плотности и прочности самого вещества, из которого состоят стенки трахеид, как это происходит при формировании компрессионной древесины (Zobel et al., 1989).

### Список литературы

- Арсеньева Т.В., Чавчавадзе Е.С. (2001) Эколого-анатомические аспекты изменчивости древесины сосновых из промышленных районов европейского Севера. СПб.: Наука, 109 с.
- Ваганов Е.А., Красовский К.Ф., Сви́дерская И.В., Шашкин А.В. (1983) Автоматизированная система измерения и обработки данных о структуре годичных колец. Лесоведение. 2: 73-81.

- Ваганов Е.А., Шашкин А.В., Сви́дерская И.В., Высоцкая Л.Г. (1985) Гистометрический анализ роста древесных растений. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 100 с.
- Перелыгин Л. (1969) Древесиноведение. М.: Лесная промышленность. 421 с.
- Сухо́вольский В.Г. (2004). Экономика живого. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 140 с.
- Терсков И.А., Ваганов Е.А., Сви́дерская И.В. (1981) К методике реконструкции погодных условий по динамике роста и структуре годичных колец древесных растений. В: Хлебопрос Р.Г. (ред.) Пространственно-временная структура лесных биогеоценозов. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. с. 13-26.
- Хикс Д. (1993) Стоимость и капитал. М.: Прогресс. 488 с.
- Чавчавадзе Е. С. (1979) Древесина хвойных. Л.: Наука. 190 с.
- Эсау К. (1969) Анатомия растений. М.: Мир, 564 с.
- Aumann C. A., Ford D. (2005) Simulation of effects of wood microstructure on water transport. *Tree Physiology*. 25: 285-301.
- Barnet J. (Ed.). (1981). Xylem cell development. Castle House Publications, Tunbridge Wells, 307p.
- Carlquist S. (1988) Comparative wood anatomy. SpringerVerlag, Berlin etc., 436 p.
- Creber G., Chaloner W. G. (1984) Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *Botanical Review*. 4: 357-448.
- Davis S., Sperry J., Hacke U. (1999) The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *American Journal of Botany*. 86: 1367-1372.
- Denne M. P. (1989) Definition of latewood according to Mork. *IAWA Bulletin n.s.* 10(1): 59-62.
- Diaz-Vaz J. E., Echols R., Knigge W. (1975) Vergleichende Untersuchung der Schwan-kungen von – und rontgenoptisch ermittelter Rohdichte innerhalb des Jahrrings. *Forstw.Cbl.* 67: 579-594.
- Domec J.-C., Gartner B. L. (2002) How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood? *Journal of Experimental Botany*. 379(53): 2369-2379.
- Ewers F. (1985). Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and lianas. *IAWA Bulletin*. 6: 309-317.
- Gartner B. (1995) Patterns of xylem variation within a tree and their hydraulic and mechanical consequences. In B. Gartner (ed.) *Plant stems: physiological morphology*. New York, Academic Press, p. 125-149.
- Gibson A. C., Calkin H. W., Nobel P. S. (1985) Hydraulic conductance and xylem structure in tracheid-bearing plants. *IAWA Bulletin*. 6: 293-302.
- Hacke U. G., Sperry J. S., Pockman W. T., Davis S. D., McCulloh K. A. (2001) Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*. 126: 457-461.
- Jagels S. R., Visscher G. E. (2006). A synchronous increase in hydraulic conductive capacity and mechanical support in conifers with relatively uniform xylem structure. *American Journal of Botany*. 93: 179-187.
- Kiralyanov A., Hughes H., Vaganov E., Schweingruber F., Silkin P. (2003). The importance of early summer temperature and date of snow melt for tree growth in Siberian Sub-arctic. *Trees*. 17: 61-69.
- Lacointe A. (2000) Carbon allocation among tree organs: a review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Annals of Forest Science*. 57: 521-533.

Lancashire J., Ennos A. (2002) Modeling the hydrodynamic resistance of bordered pits. *Journal of Experimental Botany*. 53: 1485–1493.

Larson P. (1994) *The vascular cambium. Development and structure*. Berlin: SpringerVerlag, 725 p.

Liang C., Filion L., Cournoyer L. (1997) Wood structure of biotically and climatically induced light rings in eastern larch (*Larix laricina*). *Canadian Journal of Forest Research*. 27: 1538–1547.

Mork E. (1928) Die Qualität des Fichtenhozes unter besonder Rucksichtnahme auf Schleif und Papierholz. *Der Papier Fabrikant*. 26: 741-747.

Nowak M. A. (2006) *Evolutionary dynamics*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press, 363 p.

Panshin A., Zeeuw C. (1970). *Textbook of wood technology*. New York: McGraw-Hill, 458 p.

Panyushkina I. P., Hughes M. K., Vaganov E. A., Munro M. (2003) Summer temperature in northeastern Siberia since 1642 reconstructed from tracheid dimensions and cell numbers of *Larix cajanderi*. *Canadian Journal of Forest Research*. 33: 1905-1914.

Park Y., Dallaire G., Morin H. (2006). A method for multiple intra-ring demarcation of coniferous trees. *Ann. For. Sci.* 63: 9-17.

Pittermann J., Sperry J. (2003) Tracheid diameter is the key trait determining the extent of freezing-induced embolism in conifers. *Tree Physiology*. 23: 907-914.

Pittermann J., Sperry J. (2006a) Analysis of freeze-thaw embolism in conifers. The interaction between cavitation pressure and tracheid size. *Plant Physiology*. 140: 374-382.

Pittermann J., Sperry J. S., Hacke U. G., Wheeler J. K., Sikkema E. H. (2006b) Inter-tracheid pitting and the hydraulic efficiency of conifer wood: the role of tracheid allometry and cavitation protection. *American Journal of Botany*. 9(93): 1265-1273.

Pittermann J., Sperry J.S., Wheeler J.K., Hacke U.G., Sikkema E. (2006b) Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem. *Plant, Cell and Environment* 29: 1618-1628.

Schulte P., Gibson A. (1988) Hydraulic conductance and tracheid anatomy in six species of extant seed plants. *Canadian Journal of Botany*. 66: 1073-1079.

Schweingruber F. H. (1988) *Tree rings. Basics and applications of dendrochronology*. Dodrecht: Reidel. 276 p.

Siau J. (1984) *Transport processes in wood*. Berlin etc.: Springer Verlag. 356 p.

Sperry J. S., Tyree M. T. (1990) Water stress induced xylem cavitation in three species of conifers. *Plant, Cell and Environment*. 13: 427-436.

Sperry J.S., Hacke U.G., Wheeler J.W. (2005) Comparative analysis of end wall resistance in xylem conduits. *Plant, Cell and Environment*. 28: 456-465.

Spiecker H., Schinker M., Hansen J., Park Y.-I., Ebding T., Doll W. (2000) Cell structure in tree rings: novel methods for preparation and image analysis of large cross sections. *IAWA Journal*. 21(3): 361-373.

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.

Tyree M., Ewers F. (1991) *The hydraulic architecture of trees and other woody plants*. *New Phytologist*. 119: 345-360.

Vysotskaya L.G., Vaganov E.A. (1992) Components of the variability of radial cell size in tree ring of conifers. IAWA Bulletin n.s. 4: 417-428.

Zimmermann M.H. (1983) Xylem structure and the ascent of sap. Berlin etc., SpringerVerlag, 139 p.

Zobel B. J., Buijtenen van J. P. (1989) Wood variation. Its causes and control. Berlin: Springer Verlag, 363 p.

Zwieniecki M., Melcher P., Holbrook N. (2001) Hydraulic properties of individual xylem vessels in *Fraxinus americana*. Journal of Experimental Botany. 52: 257-264.

## **Model Estimation of Optimal Ratio Between Cell Wall Thickness and Lumen Size for Tracheids of Conifers in Temperate Zone**

**Irina V. Sviderskaya<sup>a</sup>, Vladislav G. Soukhovolsky<sup>b</sup>,  
Ekaterina Y. Radosteva<sup>a</sup> and Aleksandr V. Kirdyanov<sup>b</sup>**

<sup>1</sup> *Siberian Federal University,*

*79 Svobodny, Krasnoyarsk, 660041 Russia*

<sup>2</sup> *V.N. Sukachev Institute of Forest*

*of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,*

*50 Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

---

*The tracheids in conifer xylem both provide mechanical strength and transport water to the crown. Diameter and wall thickness of conduits influence xylem conductivity and protection against cavitation and implosion. There is a trade-off between these functions. We aimed to develop an optimality model and calculate the optimal value of the ratio between lumen diameter and secondary wall thickness when the compromise between the two functions is reached. The efficiency of conductance function was evaluated by the volumetric speed of water flow. The efficiency of mechanical function was evaluated by the area of wall cross-section. The calculated optimal ratio was compared to actual data for three species growing in Middle Siberia. In the examined rings there were found few tracheids with the optimum ratio but the straight line of the equation for optimal tracheid separated cells in the diagrams of wall thickness vs tracheid or lumen diameter into two clusters corresponding to early- and latewood. We proposed to define the latewood as tracheids in the outer layer of the ring with wall thickness-to-lumen diameter ratio more and the earlywood as tracheids in the inner layer of the ring with values of ratio less than the optimal value (0,25).*

*Keywords: conifer xylem conductance, optimization of wood cellular structure, Mork's definition of latewood, trade-off model.*

---