Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологий
Кафедра биофизики

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

_____ _____
подпись инициалы, фамилия
« _____» _____ 20 ___ г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Кинетика радиального роста камбиальных производных при отсутствии скольжения

Направление «Биология»

Сетевая магистерская программа 06.04.01 Биофизика

Научный руководитель _____ доцент кафедры биофизики, к.б.н. И.В. Свидерская

Выпускник _____ Д.А. Федотов

Рецензент _____ старший научный сотрудник, к.б.н. М.В. Брюханова

Красноярск 2016

РЕФЕРАТ

Выпускная квалификационная работа по теме «Кинетика радиального роста камбиальных производных при отсутствии скольжения» состоит из введения, 2 глав, заключения, выводов, библиографического списка. Работа изложена на 54 страницах текстового документа, содержит 14 рисунков, 5 таблиц, 54 использованных источников.

КСИЛЕМА, МЕЖКЛЕТОЧНЫЕ ПОРЫ, КАМБИЙ, СКОЛЬЗЯЩИЙ РОСТ

Объект исследований – структура ксилемы хвойных.

Предмет исследований – ксилема хвойных.

Цель: Установить кинетические закономерности радиального роста камбиальных производных при условии отсутствия скольжения между радиальными рядами.

Задачи: 1) Оценить начальные и конечные размеры камбиальных производных в зоне растяжения, продолжительность и скорости роста.

2) Подобрать аналитические выражения подходящее для описания временной динамики радиального роста при отсутствии скольжения между соседними радиальными рядами.

СОДЕРЖАНИЕ

РЕФЕРАТ.....2

СОДЕРЖАНИЕ.....3

ВВЕДЕНИЕ.....5

ПОЛОЖЕНИЯ ВЫНОСИМЫЕ НА ЗАЩИТУ.....7

1.ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....8

1.1 Клеточная структура годичных колец древесины хвойных.....8

1.2 Дифференциация камбиальных производных в сторону ксилемы.....11

1.3 Рост со скольжением и рост без скольжения.....15

2.МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....20

2.1 Объекты исследования.....20

2.2 Природные условия.....20

2.2.1 Климатические условия.....20

2.2.2 Лесорастительные условия красноярского пригорода.....22

2.3 Сбор образцов.....22

2.4 Приготовление препаратов для микроскопии.....22

2.5 Микроскопическое изучение поперечных срезов растущего годичного кольца и выделение зон дифференциации.....23

2.6 Измерения размеров клеток и толщины клеточных стенок.....25

3.РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ.....26

3.1 Кинетическое определения понятия «радиального роста камбиальных производных в сторону ксилемы без скольжения».....26

3.2 Схема моделирования.....26

3.3.Оценка начальных и конечных размеров камбиальных производных, продолжительность и скорости роста.....29

3.4.Анализ уравнений для описания роста камбиальных производных растяжением.....30
3.4.1 Модель растяжения по линейному уравнению.....30
3.4.2 Модель растяжения по экспоненциальному уравнению.....31
3.4.3 Модель растяжения по уравнению Ферхюльста.....31
3.4.4 Модель растяжения по уравнению Гомперца.....32
3.4.5 Модель растяжения по уравнению Берталанфи.....33
3.4.6 Модель растяжения по уравнению Митчерлиха.....33
3.5 Итог рассмотрения уравнений для описания кинетики камбиальных производных.....34
4.ВЫВОДЫ.....36
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....37

ВВЕДЕНИЕ

С помощью годичных колец деревьев описаны основные закономерности изменения климата за последние две тысячелетия с высоким пространственным и временным разрешением. В основе подавляющего большинства таких климатических реконструкций лежат данные по ширине или максимальной рентгеновской плотности годичных колец. Основной инструмент для выполнения таких реконструкций – многомерные статистические модели. За последние 20-30 лет исследователи все шире используют данные о клеточной структуре годичных колец, а именно, радиальные размеры трахеид, размеры люменов, толщину клеточных стенок в дополнение к традиционным ширине и максимальной плотности годичных колец [1, 18].

Использование данных о структуре годичных колец повышает точность и временную разрешающую способность дендроклиматических реконструкций. Однако годичные кольца деревьев являются косвенным источником информации о климате прошлого. Формирование годичных колец является многостадийным процессом, который занимает продолжительное время (до нескольких месяцев), и на него одновременно и последовательно влияет множество факторов внешней среды, действие которых, в свою очередь, ограничено рамками внутренних закономерностей сезонного роста колец ксилемы. Успешная дешифровка информации о состоянии внешней среды, содержащейся во внутренней структуре годичных колец, требует понимания этих процессов и применение имитационных (процессных моделей), в основе которых уже не статистические методы, а знания о механизмах сезонного роста годичных колец[2, 89].

Данная работа посвящена одной из стадий дифференциации ксилемных камбиальных производных – их радиальному росту, или, как его еще называют росту растяжением. Одно из главных ограничений при росте клеток

растяжением – отсутствие скольжения между радиальными рядами клеток. Это ограничение продиктовано соображением о том, что развитие межклеточных пор на радиальных стенках, обеспечивающих движение воды из трахеиды в трахеиду в аксиальном направлении, происходит еще до начала роста растяжением. Смещение положения клеток, находящихся в соседних радиальных рядах, приведет к смещению первичных поровых полей, что сделает невозможным формирование «нормальных» межклеточных пор. Это ограничение столь очевидно, что только спустя столетие после его формулирования Гроссенбахером [24, 25, 26], появилась основополагающая работа, описывающая формирование межклеточных пор и описывающая в деталях, как формируются межклеточные поры и доказывающая отсутствие скольжения клеток, находящихся в соседних радиальных рядах.

Данная работа посвящена изучению кинетических закономерностей радиального роста камбиальных производных при ограничении, накладываемым отсутствием скольжения между радиальными рядами клеток в камбиальной зоне хвойных.

Цель: Установить кинетические закономерности радиального роста камбиальных производных при условии отсутствия скольжения между радиальными рядами.

Задачи: 1) Оценить начальные и конечные размеры камбиальных производных в зоне растяжения, продолжительность и скорости роста.

2) Подобрать аналитические выражения подходящее для описания временной динамики радиального роста при отсутствии скольжения между соседними радиальными рядами.

ПОЛОЖЕНИЯ, ВЫНОСИМЫЕ НА ЗАЩИТУ

1. Радиальный рост клеток ранней древесины занимает около 25 суток, радиальный роста клеток поздней древесины занимает около 10 суток.

2. При радиальном росте камбиальным производных по экспоненциальному закону (с постоянной удельной скоростью роста) скольжения радиальных рядов не происходит, несмотря на различия в радиальном размере клеток перед началом растяжения.

1.ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Клеточная структура годичных колец древесины хвойных.

Аксиальная проводящая система хвойных состоит из трахеид – мертвых, пустых внутри клеток с жесткой лигнифицированной стенкой. Полость внутри трахеид или сосудов называется люменом. Стенка зрелых трахеид состоит из нескольких слоев: первичной клеточной стенки, которая имеется у всех растительных клеток, а также вторичной клеточной стенки, которая состоит из волокон целлюлозы и гемицеллюлозы, инкрустированных лигнином, а также третичной стенки, придающей клетке дополнительную прочность [8]. Особенность компоновки аксиально проводящих клеток в ксилеме хвойных заключается в том, что они плотно прилегают друг к другу и расположены радиальными рядами, что лучше всего видно на поперечном срезе. Эти ряды клеток называют еще радиальными файлами [9, 10, 11] (Рис. 1 и 2).

Особенность компоновки аксиально проводящих клеток в ксилеме хвойных заключается в том, что они плотно прилегают друг к другу и расположены радиальными рядами, что лучше всего видно на поперечном срезе. Эти ряды клеток называют еще радиальными файлами.(3,4,5)

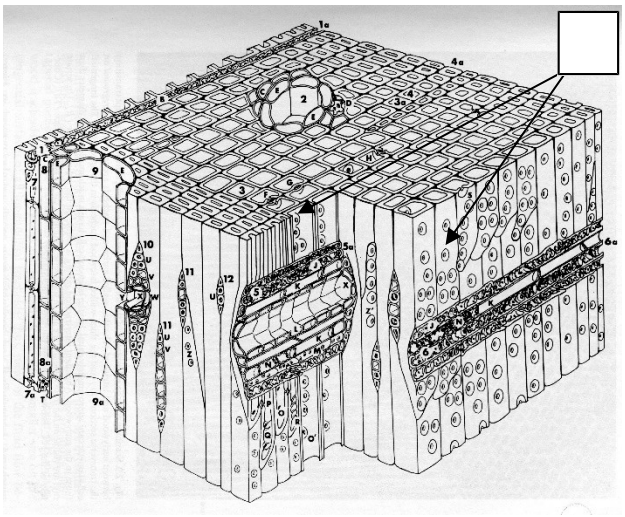


Рисунок 1.1 - Строение древесины хвойных [11]. Р – межклеточные поры.

Радиальный размер трахеид варьирует в широком диапазоне. Средние для видов значения радиального диаметра трахеид в стволе варьируют от ≈ 12 до 60 микрон. Средние для вида значения толщины клеточных стенок варьирует от ≈ 2 до 8 микрон. Аксиальный размер трахеид в десятки раз превышает их тангентальный и радиальный размеры и варьирует в диапазоне от ≈ 0,7 до 8 мм. Если рассматривать средне видовые значения, то чем больше поперечный размер трахеиды, тем больше ее аксиальный размер. [12, 13, 14].

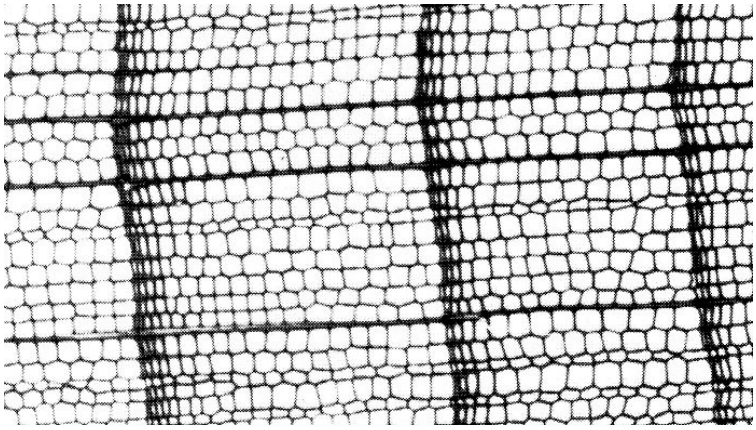


Рисунок 1.2 – Поперечный срез древесины Abies sibirica.

У хвойных, трахеиды сообщаются между собой через округлые окаймленные поры, которые расположены в основном на радиальных стенках [10, 15] (Рис. 3). Поры в оболочках контактирующих клетках расположены напротив друг друга. Две лежащие друг против друга поры и поровая мембрана образуют пару пор. Срединная пластинка и две первичные оболочки клеток между двумя порами образуют сетчатую мембрану, которая хорошо пропускает воду. В центральной части сетчатой мембраны имеется утолщение – торус, который практически непроницаем ни для воды, ни для воздуха. Диаметр торуса несколько больше апертуры поры. Поры соединяют не только аксиальные трахеиды между собой, а также соединяют их с паренхимными клеткам и лучевыми трахеидами, кроме того поры с торусом функционируют как клапаны. При очень большой разнице давлений между соседними трахеидами торус может быть прижат давлением к отверстию апертуры той

трахеиды, в которой давление меньше, в таком случае пора будет полностью закрыта, как для воды, так и для воздуха. [16, 17, 18, 19]

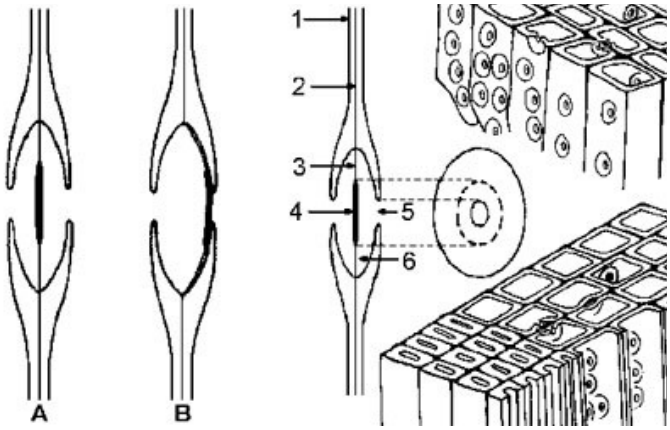


Рисунок 1.3 - Схема поперечного сечения пары окаймленных пор с **торусом. А – открытая пора. В – аспирированная (закрытая) пора. Справа – расположение пор на радиальных стенках трахеид.** 1– клеточная стенка, 2 – срединная пластинка (и первичная клеточная стенка), 3 – сетчатая мембрана, 4 – торус, 5 – апертура поры, 6 – камера поры, [20, 21].

Главная неоднородность внутренней структуры древесины ствола и ветвей в радиальном направлении у Сосновых – годичные слои прироста, связанные с чередованием сезонов роста и покоя.

Внутренняя часть годичного слоя состоит из тонкостенных трахеид с люменами большого радиального размера, который называется ранней древесиной. В направлении наружной границы кольца уменьшается радиальный размер трахеид, люменов и увеличивается толщина клеточной стенки. Наружный слой толстостенных маленьких трахеид называется поздней древесиной. Резкая граница между маленькими толстостенными клетками, образовавшимися в конце одного сезона, поздней древесиной, и большими тонкостенными трахеидами, образовавшимися в начале следующего, ранней древесиной, и позволяет выделять годичные слои прироста, которые на поперечном срезе ствола, ветвей и корней выглядят как концентрические окружности – годичные кольца (Рис.1 и 2,3).

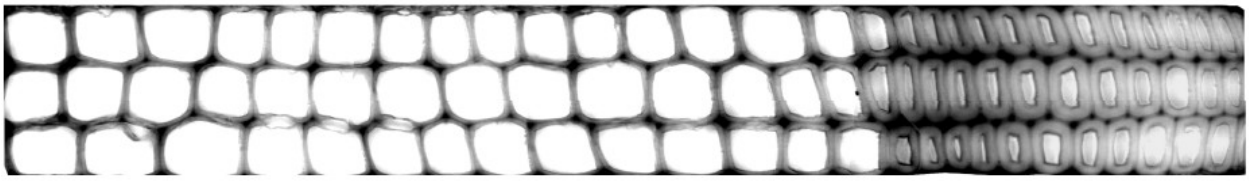


Рисунок 1.4 - Микрофотография поперечного сечения трахеид.

Ширина годичных колец варьирует в связи с большим количеством факторов: условиями роста в сезоне, видовыми особенностями, энергией роста дерева, климатогеографическими, фитоценотическими условиями и многими другими [3]. Ширина годичных колец определяется, прежде всего, числом клеток в радиальном файле [22, 23]. Внутренняя структура годичных колец, в свою очередь, прежде всего, обусловлена не морфологическим разнообразием или пространственным расположением составляющих их клеток, а с изменчивостью их размеров. Касается это, прежде всего радиальных размеров трахеид, люменов и радиальной толщины тангентальных клеточных стенок [10, 24, 25, 23].

1.2 Дифференциация камбиальных производных в сторону ксилемы

Сезонный рост годичного кольца состоит из ряда процессов. При формировании годичного прироста каждая клетка проходит через три основных стадии, хотя стадии не имеют четких границ и могут перекрываться (Рис.1) [26]. Первая стадия - это деления клетки. При каждом делении происходит копирование наследственного материала и формирование новой стенки, которая отделяет дочернюю клетку от материнской. Между делениями происходит рост клеток. После того, как пролиферативный потенциал клетки исчерпывается, она переходит к радиальному росту - это вторая стадия. В этой стадии происходит морфологическая дифференциация. Третья стадия обычно называется созреванием клеток. В ней происходит утолщение и лигнификация клеточной стенки. Завершается созревание клеток лизисом ее протоплазмы, после чего она

может функционировать как элемент проводящей системы [27].

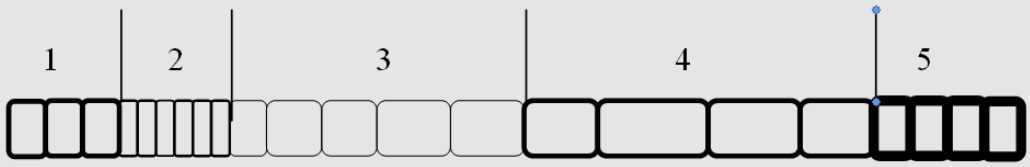


Рис.1. Схематическое изображение зон растущего годичного кольца. 1 – флоэма, 2 – камбий, 3 – зона растяжения, 4 – зона созревающих и зрелых трахеид, 5 – поздняя древесины прошлого года

Рисунок 1.5 – Схематическое изображение камбиальной зоны

Деления отмечаются в слое клеток из нескольких рядов между ксилемой и флоэмой, который и называется камбием или камбиальной зоной. На поперечном срезе от прилегающих тканей эти клетки легко отличить по малым радиальным размерам и тонким клеточным стенкам. Аксиальные размеры камбиальных клеток у сосен составляют 1.5-5.0 мм, радиальные - 5-10 мкм, тангентальные около 30-50 мкм [28]. Хотя морфологически клетки, составляющие камбиальную зону, довольно однородны, функциональная неоднородность слоя камбиальных клеток подтверждается целым рядом наблюдений за структурой ксилемы хвойных [29]. Ряд исследователей считает, что существуют закономерные различия в толщине тангентальных и радиальных стенок, связанные с функциональной гетерогенностью камбиальных клеток [30], [31], [32], [33].

Важным для настоящей работы является радиальный рост клеток. Прежде, чем материнская клетка превратиться в зрелую клетку ранней древесины, ей предстоит увеличить свои размеры в 6-8 раз для дифференциации

в клетку ранней древесины и в 2-4 раза для поздней древесины. Радиальное растяжение клеток после того, как они покинули камбиальную зону, является процессом, при котором происходит не только растяжение уже имеющейся первичной клеточной стенки, но и ее рост, т.е. увеличение занимаемого ею объема и массы. При этом происходит смещение слоев оболочки с последующим отложением нового строительного материала. Клетки, находящиеся в фазе радиального роста, характеризуются высокой метаболической активностью [9], [34] , [35].

В самом общем виде конечный радиальнй размер трахеиды D_i зависит от ее начального размера $d_{0,i}$, скорости растяжения V и продожительности промежутка времени t, в течение которого происходит растяжение: $D_i = f\,(d_{0,i}, V_i, t_i)$.

Начальный размер клеток, с которого начинается растяжение, по-видимому, меняется мало и составляет 5-7 мкм. Способ оценки линейных скоростей и продолжительности растяжения групп клеток предложен Уитмором и Цанером[26] и детализирован Водзицким [27] . Как показывают такие оценки, у деревьев имеется определенный сезонный тренд в изменении темпов и длительности растяжения. Скорость радиального роста клеток в зоне растяжения меняется в течение сезона незначительно, а длительность существенно уменьшается. В среднем радиальное растяжение трахеид ранней древесины, имеющих большие радиальные размеры, занимает больше времени, чем радиальное растяжение трахеид меньших размеров, которые составляют позднюю древесину; [27]. При формировании древесины в контролируемых условиях увеличение радиальных размером трахеид при адаптации к низким температурам было связано с увеличение продолжительности растяжения [36]. По данным Т. Водзицкого [27] у деревьев *Pinus sylvestris* в 1967 году скорость радиального роста ранних трахеид составляла 1-1.7 микрона в день, а длительность 25-30 дней, у поздних трахеид эти величины составляли 1.7-1.9 микрона в день и 10-15 дней соответственно. Средний размер трахеид в ранней зоне составлял около 35 микрон, а в поздней около 25 микрон. На следующий

год радиальное растяжение трахеид в среднем занимало значительно меньше времени: 10-20 дней у ранних трахеид и 5-10 дней у поздних. Такое сокращение продолжительности растяжения компенсировалось увеличением темпов растяжения: 2.5-3.5 микрона в день как у ранних, так у поздних трахеид. Средние радиальные размеры трахеид остались такими же. Корреляции конечных радиальных размеров трахеид ни со скоростью, ни с продолжительностью растяжения обнаружено не было. Аналогичное сокращение времени растяжения у поздних трахеид по сравнению с ранними сообщалось и для деревьев *Tsuga* [37].

Эксперименты по выращиванию сеянцев *Picea sitchensis* и *Pinus sylvestris* в контролируемых условиях показывают значительно более низкие величины для продолжительности радиального оста клеток и близкие величины для скорости радиального оста [38]. Радиальное растяжение занимает от 2 до 7 дней, а скорость меняется в диапазоне от 1.5 до 4.5 микрон в сутки. Размел клеток меняется в очень узком диапазоне: 14-16 микрон. Несмотря на постоянные условия роста, скорость радиального растяжения увеличивалось по мере роста сеянцев в неизменных условиях, и это сопровождалось сокращением продолжительности радиального растяжения клеток. Как следствие, радиальные размеры клеток не только не коррелировали с изменениями в скорости и продолжительности растяжения, но и, вообще, мало менялись. В этих экспериментах рост сеянцев происходил при трех различных температурных режимах. Растяжение клеток происходило быстрее при более высокой температуре, что, однако, не приводило к появлению более крупных клеток, так как более высокие темпы радиального роста клеток компенсировались сокращением времени растяжения. Важно отметить, что при ухудшении условий роста первые клетки меньших размеров наблюдались спустя 7 дней, что указывает на то, что клетки, приступившие к растяжению, не реагируют на изменения условий. Этим данным противоречат результаты, полученные Г.Ф. Антоновой и В.В. Стасовой [70], у которых получилось, что условия во время растяжения клеток определяют их конечные радиальные размеры.

Е. Форд с соавторами [39], изучавшими камбиальную активность у быстро растущих деревьев, отмечают, что наблюдаемые пульсации в скорости продукции отзывались пульсациями в числе клеток в зоне растяжения. По их мнению, увеличение радиальных размеров трахеид происходит благодаря более продолжительному пребыванию клеток в зоне растяжения, т.е. через увеличение продолжительности радиального роста клеток.

Считается, что радиальный рост клеток контролируется ауксинами, поступающим от апикальных точек роста. Переход к формированию клеток уменьшенного радиального размера клеток связывают со снижением выработки ауксинов [40], [41].

Анализ литературных данных показывает, что однозначных, а, тем более, количественных связей между скоростью и продолжительностью радиального растяжения с одной стороны, и конечными радиальными размерами трахеид, с другой стороны, нет. У трахеид, имеющих одинаковые конечные размеры, скорости растяжения и времена растяжения, могут значительно различаться даже в одном опыте. Причиной изменений радиальных размеров трахеид могут причины внутреннего характера, а не только внешние условия. Значительные изменения скорости растяжения в большинстве случаев сопровождаются изменениями в продолжительности периода радиального роста клеток. Стадия лигнификации. На стадии Лигнификации практически не происходит никаких изменений радиального размера, клетка инкрустируется лигнином - сложное полимерное соединение, которое придает прочность. После завершения этой стадии, происходит лизис внутренних компонентов клетки, что превращает клетку в полую трубку, способную проводить воду.

1.3 Рост со скольжением и рост без скольжения

В течении последнего десятилетия были проведены многочисленные исследования сезонной динамики формирования ксилемы в, целью которых

было понять влияния изменения климата на формирование древесного организма. Основной метод, используемый для исследования ксилогенеза заключается в отборе образцов формирующегося кольца в течении вегетативного периода [80], [81].Однако, процесс ксилогенеза является комплексным и подвержен влиянию многих факторов [82], что делает сложным для понимания и интерпретации особенностей роста и причин проявления неоднородностей. Для того, чтобы лучше увидеть сигнал отклика камбиальной активности на внешние условия исследователи увеличивают выборку, (60, 216 деревьев) что дает положительный эффект, позволяет наиболее полно увидеть картину роста, и оценить вклад погодных условий на формирование ксилемы [83].

Тем не менее, такой подход является очень трудоемким и требует больших временных затрат, разумно в данной ситуации использовать метод моделирования, для снижения временных затрат и увеличения продуктивности.

Несмотря на то, что исследователи давно занимаются изучением проводящей ткани хвойных нет целостного понимания того, как происходит формирование нового годичного кольца [84]. Работы посвященные моделированию формирования ксилемы можно разделить на несколько группы, исследователи первой группы используют модель уравнения Гомперца **МГ**, [85],а так же обобщенно линейные модели **ОЛМ** [86], [87]. Третьим подходом является использование обобщенно адитивные модели **ОДМ** этот подход дает самые близкие результаты к экспериментальным данным [85].

Модель уравнения Гомперца и обобщенно линейные модели достаточно точно предсказывают изменения в количестве клеток в зоне растяжения, но не точны относительно количества клеток в камбиальной зоне. Поэтому уравнения Гомперца и обобщенно линенйые модели могут быть использованы для сравнения роста между группами деревьев. Модель уравнения Гомперца может быть использована с хорошей точностью для извлечения значимых биологических параметров, таких как общее число клеток в кольце и в

предсказании значения максимальной скорости деления клеток (см, например, [85]). В противоположность этому, обобщенно аддитивные модели хорошо описывают погодичную динамику. Внутрисезонная динамика формирования древесины, как правило, описывается тремя колоколообразными кривыми количества клеток в: камбиальной зоне, зоне растяжения и зоне лигнификации зоны. S-образная кривая описывает количество зрелых клеток [27], [88], [89].

Однако все эти методы не учитываю особенности строения и специфику проводящей ткани.

До того, как развитие методов исследования анатомии древесины позволили наблюдать все этапы формирования новой трахеиды, исследователями выдвигались гипотезы, о там какой характер роста присущ камбиальным производным. Каким уравнением можно описать динамику камбиальных производных? Процесс образования нового кольца можно сравнить с непрерывным конвейером, производящим новые клетки - трахеиды, в течении вегетативного сезона. Камбиальная клетка, при делении в сторону середины ствола, создает материнские клетки, которые способны поделиться еще несколько раз, по прошествии всех делений образуются дочерние клетки, которые практически сразу после деления переходят в зону активного растяжения, где претерпевают растяжения практически до своего конечного размера, после чего инкрустируются лигнином, проводят лизис протоплазмы, чем и заканчивается процесс созревания новой трахеиды.

Этот процесс проходит каждая поделившаяся клетка вне зависимости к ранней или поздней древесине она относится. Однако понимание этого процесса никак не отвечает на вопрос, какой именно зависимостью или законом можно описать вест этот многостадийный процесс. Как сказал один великий человек "Будем перепрыгивать пропость в несколько шагов" что и было сделано немецким ученым Гроссенбахером в 1904 году, он задался простым вопросом, который заключался в том, одинакова ли скорость растяжения разных трахеид. Происходит ли растяжение клеток, находящихся в зоне растяжения как единое

полотно, пропорционально увеличивая свой размер на равную величину за равные промежутки времени, или же радиальное растяжение клеток происходит без каких либо ограничений, и каждая клетка может растягиваться с разной интенсивностью [2]? Гроссенбахер ввел это понятие, обозвав независимый рост скользящим (Gliding growth) [5].

Таким образом, скользящий рост - это явление, вполне возможно чисто гипотетическое, при котором клетки, находящиеся в соседних радиальных рядах, растут так, что происходит скольжение соседних клеток друг относительно друга [6].

Отсутствие скользящего роста это диаметрально противоположное понятие, так же характеризующее рост камбиальных производных, но с одинаковой скоростью. В этом случае клетки увеличиваются в радиальном направлении пропорционально их начальным размерам. На этапе растяжения ткань растягивается как единое полотно, с сохранением пропорций, который были заложены после деления клеток [90].

Вопрос какой именно динамике соответствует радиальное растяжение клеток оставался открытым длительное время, без каких-либо серьезных успехов в разрешении вопроса стратегии роста клеток ксилемы. В последнее время снова проявился исследовательский интерес к этой проблеме [64]. Одной из таких работ является работа Родни Сэвиджа [90].

В 2014 году вышла работа Родни Сэвиджа под названием "Клеточная биология формирования межклеточных пор в пихте бальзамической". Работа затрагивает процесс формирования межклеточных пор на протяжении всего цикла формирования трахеиды пихты бальзамической. Описан процесс формирования пор от закладки первичных полей до формирования торуса, работа содержит большое число фотографий с применением флоурисцентных красителей и меток, и является результатом долгой и сложной работы. Однако для настоящей работы важен тот факт, о том, что одним из установленных

фактов работы является то, что старт формирования поры начинается на самых ранних этапах развития трахеиды, практически сразу после ее деления (Рисунок 5). На этом этапе пора еще не является полноценной, но закладка поровых полей - места, где будет находиться пора определяется уже на самых ранних этапах.

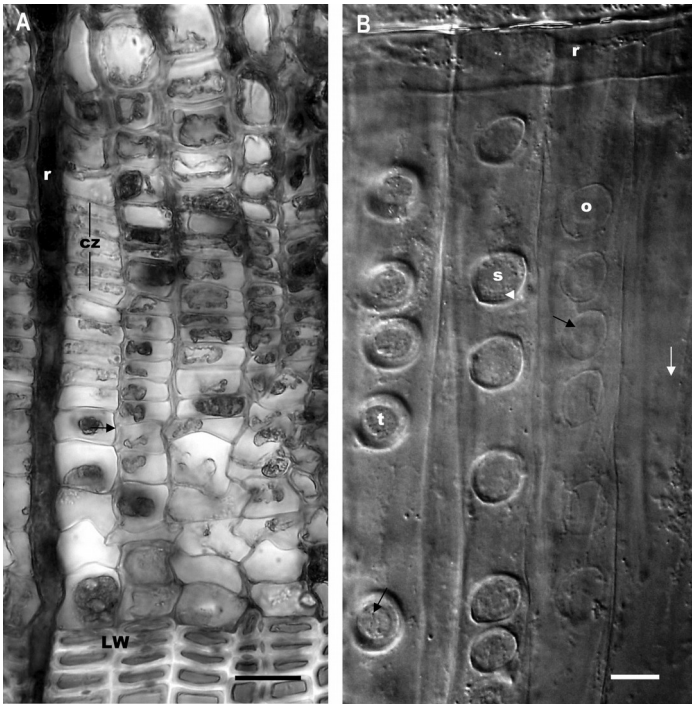


Рисунок 1.6 - Ранние стадии развития межклеточной поры. (A) изображение поперечного сечения живых клеток камбиальной области на ранней стадии. Шкала = 10 мкм. (B) изображение тангентального сечения живых клеток камбиальной области на ранней стадии. Шкала = 10 мкм [7].

На Рисунке 1.6 отчетливо видно, что в самом начале радиального роста у недавно образовавшихся клеток имеются поровые поля - закладка будущих пор. Ранняя закладка поровых полей означает, что уже на ранних этапах дифференциации трахеид, клетки связаны между собой межклеточными каналами, которые и будут составлять межклеточные поры. А это говорит в пользу того, что рост камбиальных производных происходит без скольжения между соседним рядами. Таким образом отсутствие скользящего роста есть

обязательное условие формирования водопроводящей ткани и жизнеспособности древесного организма.

2.МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Объекты исследования

Объектом исследования был выбран один из основных лесообразующих хвойных видов Сибири: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris L.*). Широкое распространение этого вида в центральных, южных и части северных районов Красноярского края в таких биомах, как лесостепь и тайга, обуславливает их хозяйственное и экологическое значение. Эти виды встречаются на территории края как в чистых, так и в смешанных древостоях

Вид	Число деревьев	Возраст деревьев, лет	Место произрастания	Дата начала наблюдений	Год наблюдения	Диапазон числа клеток в кольце
Pinus sylvestris	10	45-50	Красноярск	2 мая	2012	30-90

Таблица 1. Характеристика модельных деревьев (наблюдения за сезонным ростом годичных колец).

Реактивация камбия начинается при температуре 5-8°С, диапазон 18-25°С является оптимальным, а при температуре выше 28-30 °С роста существенно замедляется, либо прекращается совсем [83] [3] Минимальный возраст составляет 45 лет, максимальный 120.

2.2 Природные условия

2.2.1 Климатические условия

Пробная площадь была расположена в зоне континентального климата, для которого характерны продолжительная зима, короткое и относительно теплое лето, частые похоладания весной и раннее наступление заморозков. Некоторые данные о климате(Рис № 2.1).

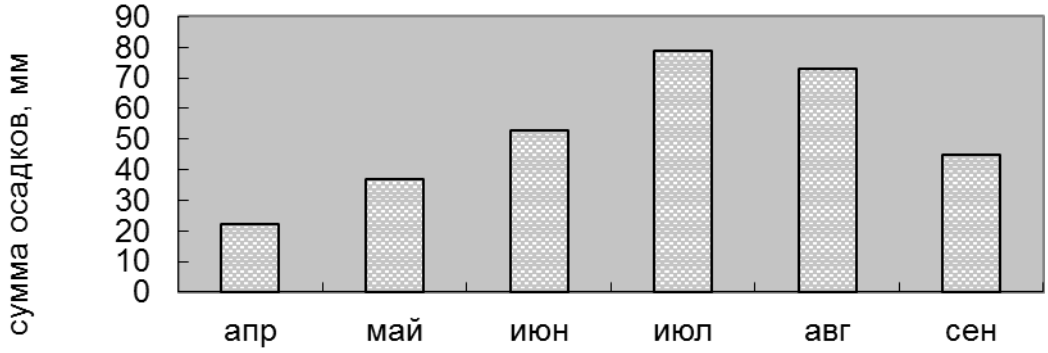


Рисунок 2.1 -Средние месячные суммы осадков по данным ближайших к пробной площади.

Среднемесячная температуры июня-августа находятся в диапазоне от 15 до 20°С, что является оптимальным для роста изучаемого вида. Устойчивое превышение среднесуточной температуры 8 °С происходит в мае.

Пробная площадь расположена в регионе с достаточным количеством атмосферных осадков и благоприятным для роста распределением осадков в течение года. Хотя лето достаточно жаркое, тем не менее, соотношение между количеством садков и термическим режимом таково, что настоящая засуха, когда рост прекращается совсем, явление чрезвычайно редкое. Тем не менее, снижение влажности почвы в июне-июле до значений, входящих в диапазон лимитирования роса иногда происходит. В августе благодаря некоторому снижению температуры, условия увлажнения улучшаются часто [91].

Климатический Параметр / Метеостанция	Среднегодовая температура, °С	годовая сумма осадков/осадков мая-августа, мм	дата схода снежного покрова	дата превышения среднесуточной температурой 5 и 8°С

Красноярск	0.5	410/309	28 апреля	30 апреля и 12 мая

Табл. 2. Важнейшие климатические характеристики пробной площади.

2.2.2 Лесорастительные условия красноярского пригорода

Пологий (5-10 ^{o}) склон южной экспозиции. Разреженный, смешанный с примесью березового и осинового древостоя. Деревья сосны 50-70 летнего возраста. Бонитет II-III. Подрост слабый. Травяной покров включает в основном степные виды.

2.3 Сбор образцов

Для изучения сезонного роста годичных колец выбирались здоровые деревья без видимых признаков повреждения пожарами, насекомыми или человеком, с нормальной развитой кроной из основного яруса. Деревья нумеровались. Из всех модельных деревьев в течение сезона вегетации высекались образцы острой стамеской. Самый первый в сезоне образец высекался примерно на высоте 1.1 м. У старых деревьев сосны с толстой корой предварительно топором зачищалась поверхность. Высекаемый образец размером 1.5x1.5x1.5 см включал в себя внешнюю мертвую кору, флоэму, камбиальную зону, а также одно или несколько предшествующих годичных колец. Чтобы избежать стимуляции камбиальной активности, расстояние между местами отбора образцов по диаметру составляло не менее 2-3 см и по высоте ствола 1 см, что соответствует рекомендациям Водзицкого [92], [93].

2.4 Приготовление препаратов для микроскопии

Отобранные образцы фиксировались в смеси этилового спирта, глицерина и воды в соотношении 1:1:1. После нескольких дней пребывания в этой смеси

твердые ткани размягчаются благодаря экстракции камеди и смол [94], что очень облегчает резку на микротоме. Минимальное время фиксации составляло 5 суток.

После фиксации без предварительной промывки образцы подвергались резке на санном микротоме одноразовыми лезвиями. Делались поперечные срезы толщиной 8-15 микрон. Срезы с помощью кисточки или препаровальной иглы снимались с ножа и помещались в водопроводную воду комнатной температуры.

Срез сначала окрашивался 1% водным раствором хлористого железа, затем промывался в дистиллированной воде, затем срез помещался в близкий к насыщенному водный раствор сафранина Т на несколько минут. После этого срез промывался в подкисленном 30% этиловом спирте. Окрашивание проводилось согласно методике, описанной у Г. Фурст [3] и А. Фостера [67]. После окрашивания срезы промывались в течение нескольких часов в водопроводной воде, а затем заключались в кедровый бальзам или глицерин-желатину. Заключение в бальзам под покровное стекло производилось после предварительного обезвоживания в батарее этилового спирта возрастающей концентрации (30%, 60%, 90%, 100%, 100%) и проведения через смеси ксилол-абсолютный этанол с возрастающей долей ксилола в смеси (1:3, 2:3, 1:1, 3:2, 3:1, 1:0). Заключение срезов в глицерин-желатину осуществлялось сразу из воды, в которой они промывались. Срез помещался на предметное стекло, излишки воды убирались фильтровальной бумагой.

2.5 Микроскопическое изучение поперечных срезов растущего годичного кольца и выделение зон дифференциации

После того, как среда, в которую заключались срезы, окончательно высыхала, срезы можно было без особых предосторожностей изучать под микроскопом. Подсчет числа клеток и выделение зон дифференциации в растущем кольце производилось при увеличении от 150х до 900х.

Выделение камбиальной зоны производилось по радиальным размерам клеток [95] и характеру окрашивания стенок.

Зона камбия. Клетки, которые считались камбиальными, имели тонкие стенки, окрашивались в черный цвет хлористым железом. При подсчете числа клеток в камбии не учитывались клетки, которые находились снаружи от предполагаемой инициали.

Следующая зона, если двигаться в сторону ксилемы - это клетки с тонкими мягкими стенками, окрашивающиеся хлористым железом в черный цвет, и большими радиальными размерами. В этой зоне происходило наиболее часто сминание клеточных стенок и искажение их формы при заливке в глицерин-желатину или бальзам. Это считалось **зоной радиального растяжения клеток**.

Далее следует зона клеток со стенками различной степени окрашенности сафранином. Одно из принятых названий этой зоны - **зона созревания**. В июне, когда число клеток в данной зоне могло достигать 8-10, можно было заметить, что клетки, прилегающие непосредственно к зоне растяжения имели стенки окрашенные сафранином только по углам, а по мере удаления клеток от зоны растяжения все большая часть стенки прокрашивалась. В отличие от клеток зоны растяжения, клетки зоны созревания имели жесткие стенки, которые не искривлялись на поперечном срезе при манипуляциях со срезом и заливке.

Следующая зона, это **зона зрелых клеток**. Зрелые клетки - это клетки со стенками, интенсивно окрашенными сафранином, причем интенсивность окрашивания не изменялась каким-либо регулярным образом по мере удаления от камбия. На некоторых срезах у нескольких клеток, прилегающих к зоне созревания. У самых старших клеток в этой зоне уже произошел лизис протоплазмы. В это зоне клетки уже имеют свои конечные радиальные размеры.

После выделения зон дифференциации проводился подсчет числа клеток в зонах в 5-10 радиальных рядах. Затем рассчитывалась средняя величина для каждого среза.

2.6 Измерения размеров клеток и толщины клеточных стенок

Для изучения гистометрических закономерностей клеточной структуры сформированных годичных колец производились измерения радиальных размеров трахеид и толщины клеточной стенки. Измерения размеров зрелых трахеид производилось следующим образом: полученные препараты фотографировали с помощью микроскопа и камеры фирмы Zeiss. Axio Imager Z1 оснащенный камерой Axio Cam. Съемка производилась на увеличении 800 крат. После получения фотографий оценивался размер люмена и клеточных стенок. Измерение происходило с помощью пакета Axio Vision 4.8.

3.РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Кинетическое определения понятия «радиального роста камбиальных производных в сторону ксилемы без скольжения»

Скользящий рост это понятие характеризующие радиальный рост камбиальных производных, при котором скорость роста одной клетки может отличаться от скорости роста другой, что приводит к "скольжению" соседних клеток друг относительно друга [6]. Отсутствие скользящего роста это диаметрально противоположное понятие, так же характеризующее рост камбиальных производных, но с одинаковой скоростью. В этом случае клетки увеличиваются в радиальном направлении пропорционально их начальным размерам. На этапе растяжения ткань растягивается как единое полотно, с сохранением пропорций, который были заложены после деления клеток [90].

3.2 Схема моделирования

Для математического описания кинетики камбиальных производных были выбраны шесть уравнений (Таблица 3).

Название функции	**Вид Функции**
Уравнение Митчерлиха	$D = D_{min} + D_{max} \times (1 - e^{-\alpha \times t})$
Уравнение Берталанфи	$D = D_{min} + D_{max} \times (1 - e^{-\alpha \times t})$
Уравнение Гомперца	$D = D_{max} \times e^{(-\beta \times e^{(-\alpha \times t)})}$
Экспонециальное уравнение	$D = D_0 \, e^{\alpha \times t}$
Линейное уравнение	$D = D_0 + \alpha t$
Уравнение Ферхюльста	$D = \frac{D_{max} \times D_{min} \times e^{\alpha \times t}}{D_{max} + D_{min} \times (e^{\alpha \times t} - 1)}$

Таблица 3 - Уравнения-претенденты для описания роста камбиальных производных без скольжения.

Все выбранные уравнения применялись для моделирования различных экологических параметров: динамики наземных и водных экосистем. Уравнения Митчерлиха, Берталанфи и Гомперца являются S-образными кривыми, в эти уравнения явным образом входят: емкость среды, либо максимальное значение численности популяции, скорость роста, начальный размер исследуемого значения. Линейное и экспоненциальное уравнение напротив намного проще, в которые явным образом входят только начальный размер и скорость роста.

Уравнение Митчерлиха

Уравнение применяется для в экологии для моделирование роста хвойных древесных организмов и годового прироста наземных экосистем качестве эмпирического закона [96], [97].

Уравнение Берталанфи

Уравнение Берталанфи используется для количественной оценки динамики рыбных ресурсов водных экосистем и разработке мероприятий по их рациональному использованию [98], [99].

Уравнение Гомперца

Уравнение Гомпрца наряду с уравнением Перля-Рида используется для оценки показателя смертности старения и продолжительности биологического возраста популяций [100], [101].

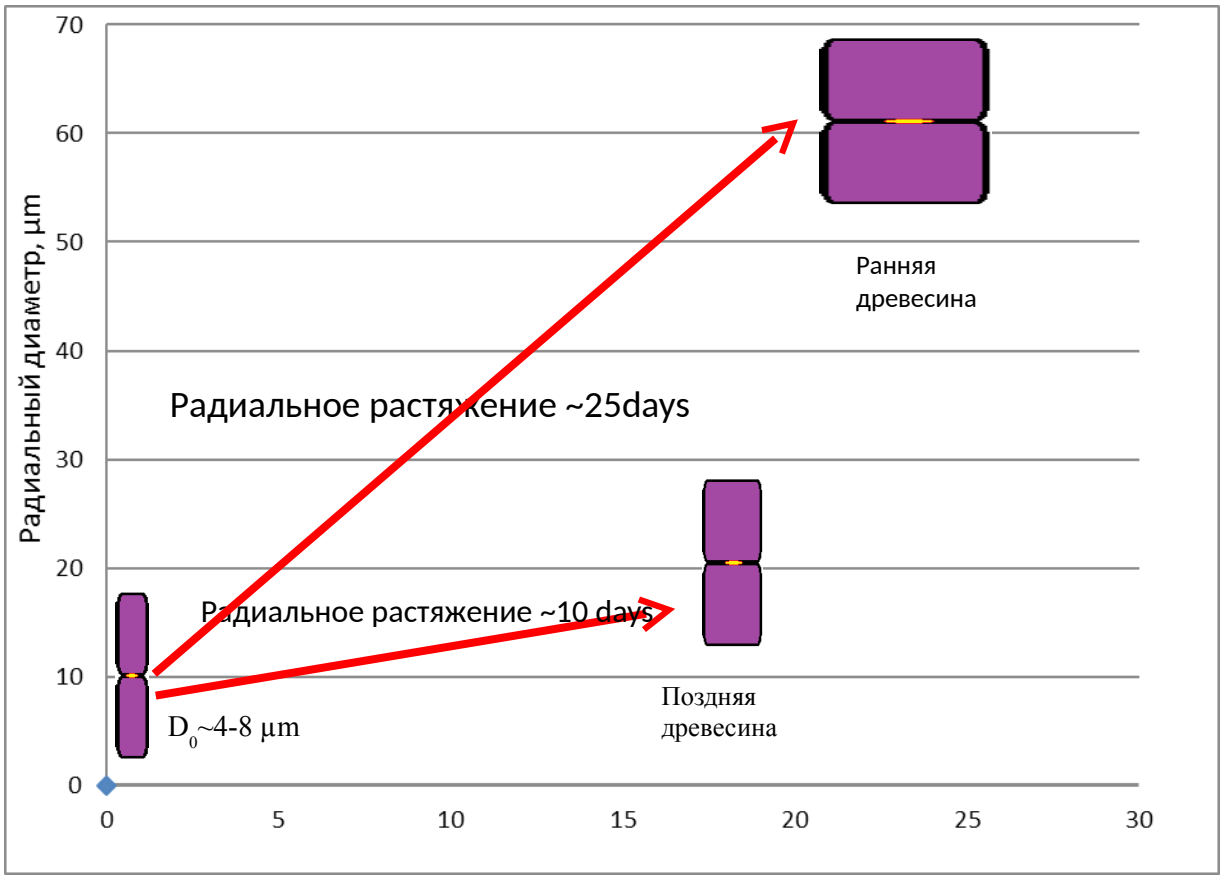
Уравнение Ферхюльста

Уравнение Ферхюльста или уравнение логистического роста используется для оценки динамики популяций (микробных, животных, насекомых и так далее) в условиях ограниченности ресурсов [102], [103].

Экспонециальное уравнение и Линейное уравнение

Применение экспоненциального и линейного уравнения очень обширно. А потому, было принято решение использовать эти уравнения так же наряду с "экологическими" поскольку ввиду их универсальности. Линейное и экспоненциальное уравнение очень просты, имеют по одному параметру, характеризующему "скорость", однако эти уравнения, в отличии, от уравнений причисленных выше не имеют под собой никакого ограничения, так называемой емкости популяции, в этом отношении линейное и экспоненциальное уравнение не лимитированы, и не ограничены какими-либо параметрами.

Для проверки вышесказанных умозаключений разумно применить метод моделирования, зная начальные и конечные размеры камбиальных производных, а также времени формирования трахеид можно смоделировать рост применяя одно из уравнений, описывающих динамику радиального растяжения клеток (Рисунок 3.1).



Время, сутки

Рисунок 3.1 - Схема моделирования роста камбиальных производных.

На входе модели: начальный размер клеток после деления, время растяжения для ранней и поздней древесины. На выходе модели ожидается, при подборе параметров уравнения, получить конечные размеры трахеид для ранней и поздней древесины, которые соответствуют экспериментальным данным. В противном случае подобный подход не будет являться верным для описания динамики камбиальных производных.

3.3.Оценка начальных и конечных размеров камбиальных производных, продолжительность и скорости роста.

Оценка начальных и конечных размеров камбиальных производных в зоне растяжения, продолжительности растяжения и скорости роста.

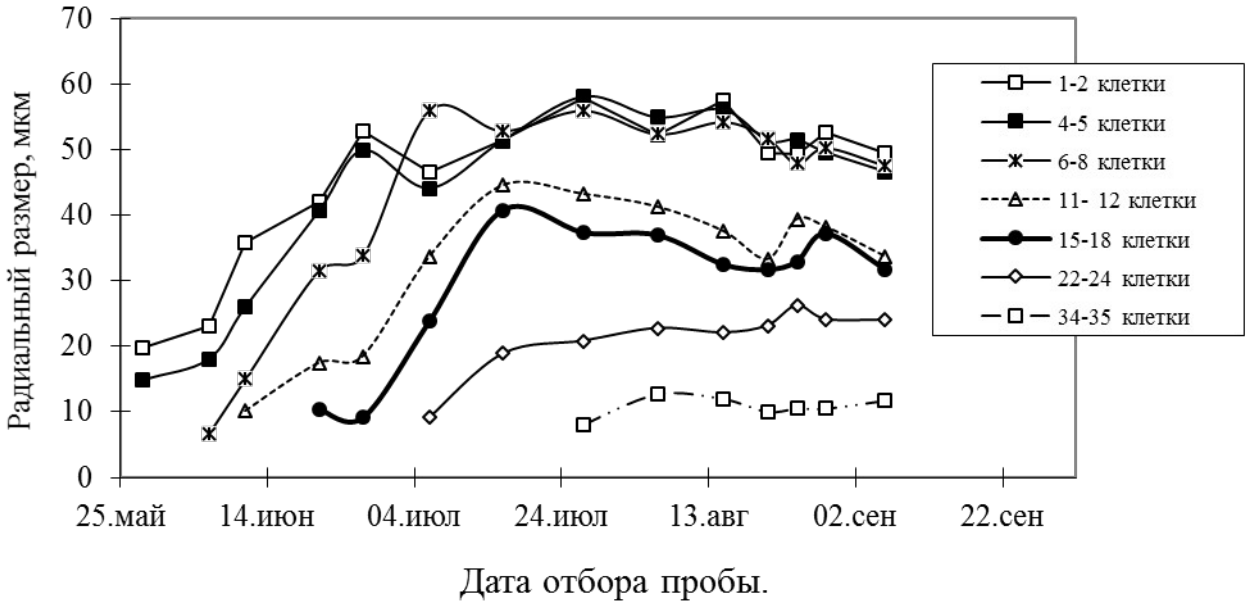


Рисунок 3.2 - Радиальное растяжение трахеид в кольце сосны в 2012 году

	Max PP, µm	Min PP, µm	Время растяжения, сутки	Скорость растяжения, µm/сут
Ранняя древесина	60	30	25	1,8
Поздняя древесина	20	10	10	1,5

Таблица 4 - Максимальные и минимальные радиальные размеры камбиальных производных, среднее время растяжения ранней и поздней древесины.

3.4.Анализ уравнений для описания роста камбиальных производных растяжением

3.4.1 Модель растяжения по линейному уравнению

$$D = D_0 + \alpha t \ ,$$

где D_0 - начальный размер, α - скорость роста, t - время.

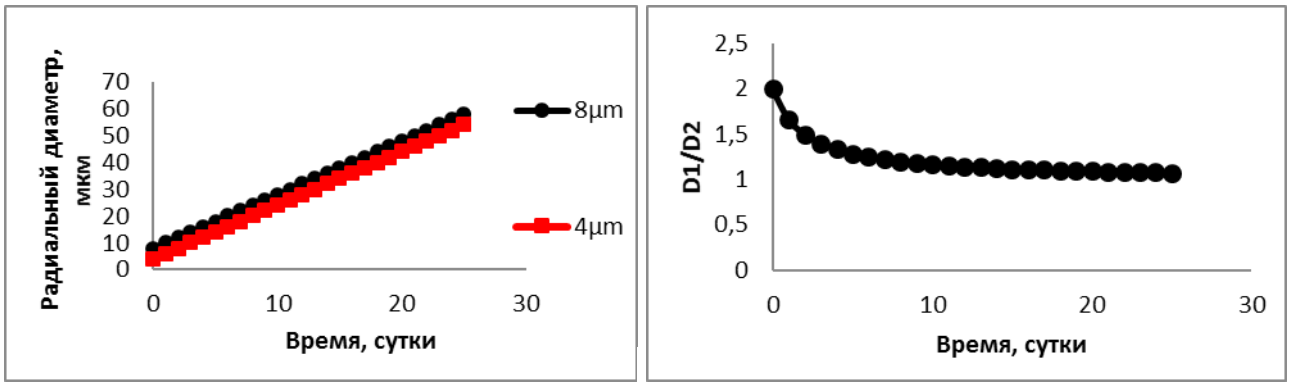


Рис.3.3А - Растяжение по линейному закону двух клеток с D_0=8 мкм и D_0=4 мкм и отношение диаметров двух клеток с D_0=8 мкм и D_0=4мкм растягивающихся по линейному закону. Рост по линейному закону происходит **со скольжением**. Отношение диаметров в течении роста изменяются, значение D_{01}/ D_{02} не постоянно.

При линейном законе растяжения трахеид возможен нескользящий рост только в том случае, если отношение параметров $\alpha_1 / \alpha_2 = D1_{min} / D2_{min}$, однако этот случай требует совпадения очень многих факторов, и по мнению автора не реализуем в тех масштабах, что бы его рассматривать.

3.4.2 Модель растяжения по экспоненциальному уравнению

$$D = D_0 \, e^{\alpha \times t} \, ,$$

где D_0 - начальный размер, α - коэффициент пропорциональности роста, t - время.

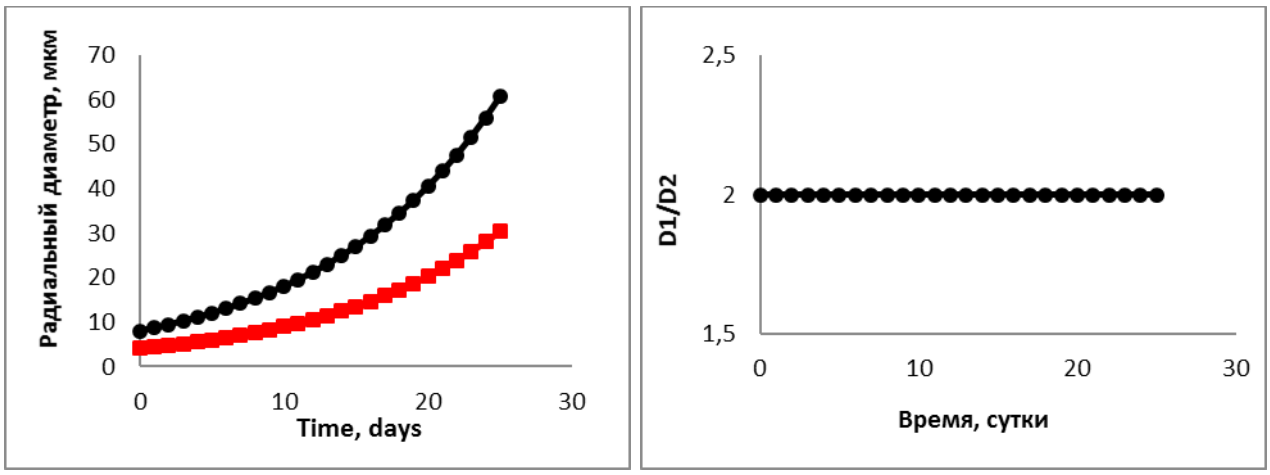


Рис.3.4А - Растяжение по линейному закону двух клеток с D_0=8 мкм и D_0=4 мкм и отношение их в ходе растяжения по экспоненциальному закону. Отношение диаметров величин роста изменяются, значение D_{01}/ D_{02} не постоянно. Рост по экспоненциальному закону происходит **без скольжения**.

3.4.3 Модель растяжения по уравнению Ферхюльста

$$D = \frac{D_{max} \times D_{min} \times e^{\alpha \times t}}{D_{max} + D_{min} \times (e^{\alpha \times t} - 1)} \, ,$$

где D_{max} - максимальный радиальный диаметр, D_{min} - мнинимальный радиальный диаметр α - коэффициент пропорциональности роста роста, t - время.

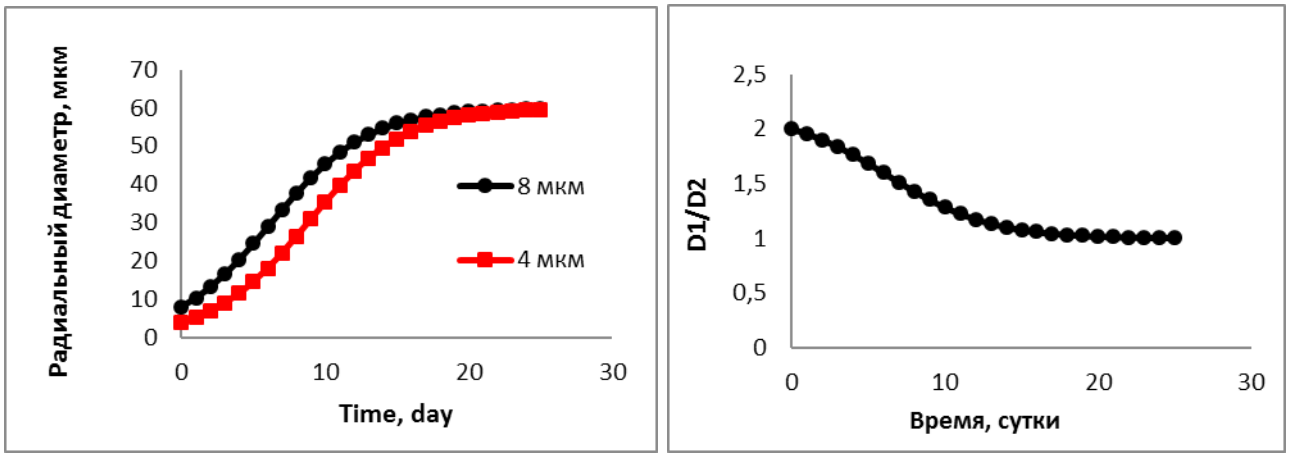


Рис.3.5А - Растяжение по закону Ферхюльста двух клеток с D_0=8 мкм и D_0=4мкм, D_{max}=60 мкм и отношение диаметров двух клеток с D_0=8 мкм и D_0=4мкм растягивающихся по закону Ферхюльста. Отношение диаметров величин роста изменяются, значение D_{01}/ D_{02} не постоянно. Рост по уравнениею Ферхюльста происходит **со скольжением**.

3.4.4 Модель растяжения по уравнению Гомперца

$$D=D_{max} \times e^{(-\beta \times e^{(-\alpha \times t)})},$$

где D_{max} - максимальный радиальный диаметр, α - пропорциональности роста роста, t - время, β-коэфициент, выбирался из условия, $t \to 0, D \to D_{min}$

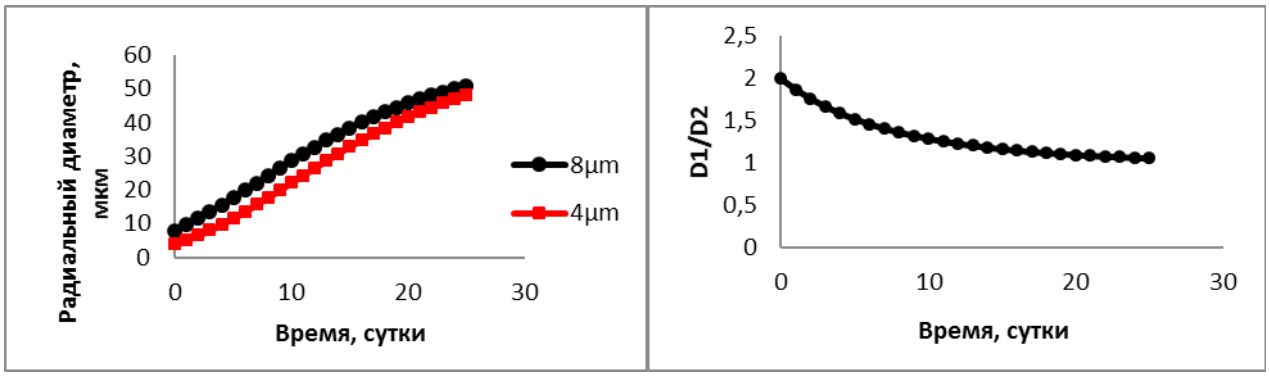


Рис.3.6А - Растяжение по закону Гомперца двух клеток с D_0=8 мкм и D_0=4мкм и отношение диаметров двух клеток с D_0=8 мкм и D_0=4мкм растягивающихся по закону Гомперца. Отношение диаметров величин роста изменяются, значение D_{01}/ D_{02} не постоянно. Рост по уравнениею Гомперца происходит **со скольжением**.

3.4.5 Модель растяжения по уравнению Берталанфи

$$D=D_{min}+D_{max}\times(1-e^{-\alpha\times t}),$$

где D_{max} - максимальный радиальный диаметр, D_{min} - минимальный радиальный диаметр, α -индекс пропорциональности роста, t - время.

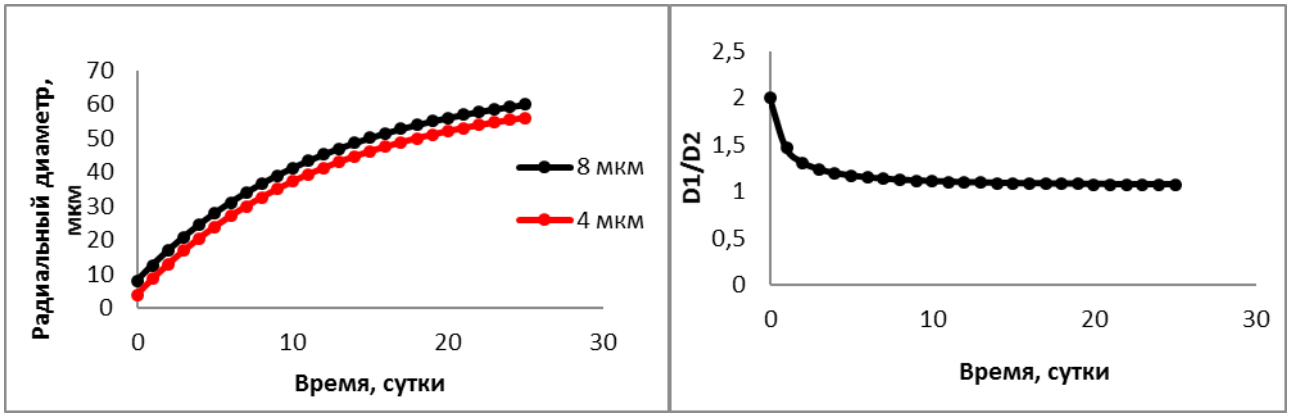


Рис.4.7А - Растяжение по закону Берталанфи двух клеток с D_0=8 мкм и D_0=4мкм, D_{max}=60мкм. И отношение диаметров двух клеток с D_0=8 мкм и D_0=4мкм растягивающихся по закону Берталанфи. Рост по уравнениею Гомперца происходит **со скольжением**.

3.4.6 Модель растяжения по уравнению Митчерлиха

$$D=D_{min}+D_{max}\times(1-e^{-\alpha\times t^{C}}),$$

где D_{max} - максимальный радиальный диаметр, D_{min} - минимальный радиальный диаметр α - пропорциональности роста роста, t - время, C - коэффициент, задающий степень разности.

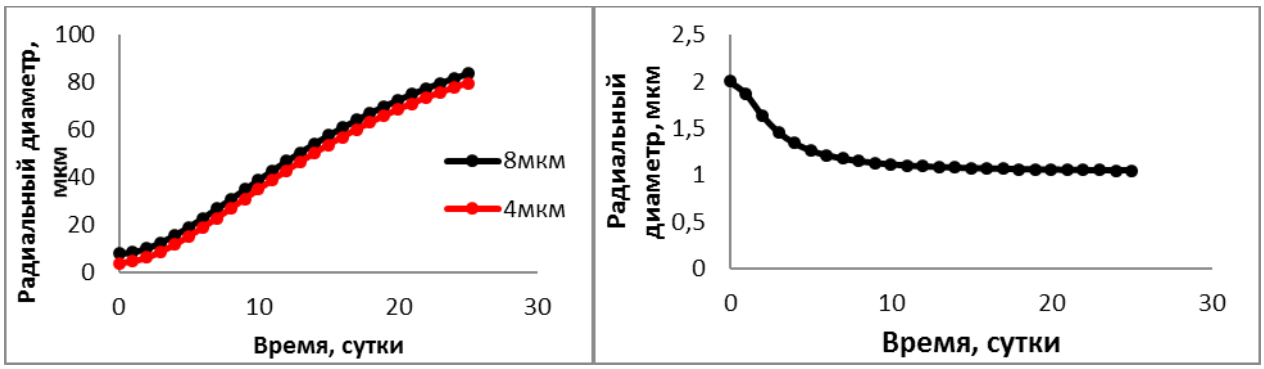


Рис.3.8А - Растяжение по закону Митчерлиха двух клеток с D_0=8 мкм и D_0=4мкм, D_{max}=60мкм и отношение диаметров двух клеток с D_0=8 мкм и D_0=4мкм растягивающихся по закону Митчерлиха. Отношение диаметров величин роста изменяются, значение D_{01}/D_{02} не постоянно. Рост по уравнениею Митчерлиха происходит **со скольжением**.

3.5 Итог рассмотрения уравнений для описания кинетики камбиальных производных

Из всех уравнений, представленных выше отсутствие скользящего роста обеспечивает только **экспоненциальное** уравнение. Только в случае экспоненциального роста, соотношение радиальных размеров растягивающихся клеток остается неизменным, т.е. выполняетеся условие отсутствия скольжения между радиальными рядами. В уравнении присутствует только один параметр, который задает удельную скорость роста. При $t \to 0, D \to D\min$ при $t \to \infty, \mathrm{D} \to \infty$. Рост в данном случае не лимитирован - ограничение в росте не заложено, и что бы уравнение отражала реальную картину необходимо искусственно "обрезать" и вводить кусочно-заданную функцию, которая будет выходом на плато.

Уравнеие Ферхюльста или логистическое уравнение - уравнение, отражающее быстрый начальный старт, интенсивное растяжение, а за тем выход на плато. До выхода на плато, кинетика роста очень близка к экспоненциальному закону. В функцию явным образом входит начальный размер клетки, предельно возможный размер клетки и коэффициент α, который задает скорость выхода на предельно возможную величину. Варьируя

коэффициент α, можно добиться разной степени скольжения роста трахеид. Если задать конечный радиальный клеток существенно больше реального конечного размера, то радиальный рост будет происходить практически по экспоненте.

Таблица 5 - Оценка максимального и минимального радиального размера, среднее время растяжения ранней и поздней древесины.

	Max PP, кмк	Min PP, мкм	Время растяжения, сутки	Скорость растяжения, мкм/сутки
Ранняя древесина	60	30	25	1,8
Поздняя древесина	20	10	10	0, 5

Все остальные уравнения (уравнения Митчерлиха, Берталанфи, Гомперца) так же могут быть использованы для описания процесса роста трахеид, при вариации коэффициентов этих уравнений. В этих уравнениях так же как и в уравнении Ферхюльста присутствует активный начальный рост, линейный промежуток и насыщение, так же уравнения явным образом содержат только максимальный размер клетки, что бы выполнялось условие $t \to 0, D \to D\min$ уравнения были изменены (в уравнение Матчерлиха и Берталанфи добавлен нулевой член, в противном случае $t \to 0, D \to 0$, а в уравнении Гомперца коэффициент B выбирался из этого же условия).

Если использовать уравнения Ферхюльста для описания растяжения, как было сказано выше, мы можем искусственно подбирать величину скольжения, в этом случае мы сможем задать "несовпадение" поровых полей на заданную величину, что бы ее не замечать, или если наоборот, считать скольжение существенным. Однако оценка параметра "несовпадаения" поровых полей не является задачей данного исследования.

4.ВЫВОДЫ

1. Только экспоненциальная кинетика радиального роста камбиальных производных обеспечивает отсутствие скольжения между соседними радиальными файлами, учитывая разный начальный размер.
2. Скорость радиального растяжения ранней древесины составила 1,8 микрометров в сутки, скорость поздней 0,5 мкм в сутки. Время, затраченное клеткой на достижение конечного размера составляет около 25 суток у ранней древесины и 10 суток у поздней. Максимальные радиальные размеры клеток ранней древесины составили от 60 до 30 микрон, поздней от 20 до 10 микрон (Таблица 5).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Baily I.W., "Evolution of the tracheary tissue of land plants," *American Journak of Botany*, Выпуск 40, 1953. — с. 4-8.
2. Grossenbacher Gliding growth and the bars of Sanio// American Journal of Botany, 10, 1, 1914.
3. Fritts, H. C., "Tree rings and climate," *London etc.*, 1976. — с. 576 p.
4. The environmental contro; of xylem differentiation / Denne, M.P., Dodd, R.S.. — : Xylem cell development, 1981. — с. 236-255.
5. Grossenbacher J. G. It pays to control rust mite// The Florida Entomologist, 5, 2, 1921.
6. Grossenbacher // Bulletin of the Torrey Botanical Club, 42, 1915.
7. Savidge R. A. Cell biology of bordered-pit formation in balsam-fir trees// Botany, 92, 7, 2014.
8. Biosynthesis and biodegradation of wood components / H. Takayoshi. — Academic Press, 1985. — с. 679.
9. Анатомия растений / Эсау, К. — Москва, Мир, 1969. — с. 564.
10. Древесина хвойных. / Чавчавадзе, Е. С. — ЛенинградНаука, 1979. — с. 190.
11. Transport processes in wood. / Siau, J.F. — Berlin etc.Springer Verlag, 1984. — с. 356.
12. Comparative wood anatomy / Carlquist, S. — BerlinSpringer, 1988. — с. 436.
13. Pittermann, J., Sperry, J.S., Hacke, U.G., Wheeler, J.K., Sikkema, E.H., "Torus -margo pits help conifers compete with angiosperms.," *Science*, Выпуск 310, 2005. — с. 1924.
14. Sperry, J. S., Hacke, U. G., "Size and function in conifer tracheid and angiosperm vessel.," *American Journal of Botany*, Том 10, Выпуск 93, 2006. — с. 1490-1500.
15. Кедров, Г.Б., "Факторы, определяющие расположение окаймленных пор на

радиальной стенке трахеид во вторичной трахеидной древесине.," *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Биологическая серия*, Том 2, Выпуск 89, 1984. — с. 70-82.

16. Liese, W., Bauch, J., "On the closure of bordered pits in conifers," *Wood Science and Technology*, Выпуск 1, 1967. — с. 1-13.
17. Petty, J.A., "The aspiration of bordered pits in conifer wood," *Proceedings of the Royal Society of London, B, Biological Sciences*, Выпуск 181, 1972. — с. 395-406.
18. Sperry, J. S., Tyree, M. T., "Water stress induced xylem cavitation in three species of conifers.," *Plant, Cell and Environment*, Выпуск 13, 1990. — с. 427-436.
19. Gregory, S.G., Petty, J.A., "Valve action of bordered pits in conifers," *Journal of Experimental Botany*, Том 24, 1973. — с. 763-767.
20. Usta, I., "A review of configuratyiob of bordered pits to stimulate to stimulate the fluid flow.," *Maderas, Ciencas y Technologia*, Том 2, Выпуск 7, 2005. — с. 121-132.
21. Petty, J.A. The relation of wood structure to preservative treatment., 1970. — с. 29-35.
22. К методике реконструкции погодных условий по динамике роста и структуре годичных колец древесных растений / Терсков, И.А., Ваганов, Е.А., Свидерская, И.В.. — : Пространственно-временная структура лесных биогеноценозов, 1981. — с. 13-26.
23. Wood variation.Its causes and control. / Zobel, B. J., Buijtenen van, J. P. — Berlin, HeidelbergSpringer, 1989. — с. 363.
24. Textbook of wood technology. 4th edition. / Panshin, A.J., Zeeuw, C.De. — New YorkMcGraw-Hill, 1980. — с. 722.
25. Trees and wood in dendrochronology. / Schweingruber, F.H. — Berlin, HeidelbergSpringer Verlag, 1993. — с. 386.
26. Did the Atlantic close and then re-open? / Wilson J. T. et al. — , 1966.
27. Wodzicki, T.A., "Mechanisms of xylem differentiation in Pinus silvestris L.," *Journal of Experimental Botany*, Том 72, Выпуск 22, 1971. — с. 670-683.
28. Bannan M. W. Tracheid size and anticlinal divisions in the cambium of

Pseudotsug// Canadian Journal of Botany, 42, 5, 1964.

29. Bannan, M.W., "The vascular cambium and radial growth in Thuja occidentalis L.," *Canadian Journal of Botany*, Том 3(1), 1955. — с. 113–138.

30. Newman, I.V., "Pattern in meristem of vascular plants. I. Cell production in living apices and in the cambial zone in relation with the concepts of initial and apical cells.," *Phytomorphology*, Том 6, 1956. — с. 1-19.

31. Anatomie der gemeinen Kiefer (Pinus silvestris L.) Jb. wiss / Sanio K. — Bot. (9), 1873. — с. 50-126.

32. Mahmood A. Cell grouping and primary wall generations in the cambial zone, xylem, and phloem in Pinus// Australian Journal of Botany, 16, 2, 1968. — с. 177-195.

33. Murmanis L. Locating the initial in the vascular cambium of Pinus strobus L. by electron microscopy // Wood Science and Technology, 4, 1, 1970. — с. 1-14.

34. Растительные клеточные стенки и их образование: некоторые вопросы химии, биохимии и физилогии одревеснения / Бардинская М. С. — Наука, 1964.

35. The structure and formation of the cell wall in xylem / Wardrop A. B. — , 1964.

36. Jagels, R., Visscher, G.E., "A synchronous increase in hydraulic conductive capacity and mechanical support in conifers with relatively uniform xylem structure," *American Journal of Botany*, Том 2, Выпуск 93, 2006. — с. 179-187.

37. Skene K. G Cytokinins in the xylem sap of grape vine canes: changes in activity during cold-storage// Planta, 104, 1, 1972.

38. Denne, M.P., "Definition of latewood according to Mork.," *IAWA Bulletin n.s.*, Том 10, Выпуск 1, 1989. — с. 59-62.

39. Ford E. D., Deans J. D., The effects of canopy structure on stemflow, throughfall and interception loss in a young Sitka spruce plantation // Journal of Applied Ecology, 1978.

40. Larson, P R, "A physiological consideration of the springwood to summerwood transition in red pine," *For. Sci.* , Том 6, Выпуск 2, 1960. — с. 110–122.

41. Larson, P R, "Some indirect effects of invironment on wood formation // The formation of wood in forest trees," 1964. — с. 345–365.

42. Вихров, В.Е., "Микро копическое строение годичного слоя сибирской

лиственницы.," *ДАН СССР*, Том 8, Выпуск 58, 1947. — с. 1801-1803.

43. Вихров, В.Е. Значение и методы измерений элементов и микроскопического строения древесины// Труды Института леса АН СССР, 4, 1949. — с. 73-79.

44. Лебеденко, Л.А. Некоторые цитологические особенности камбия лиственницы.// Проблемы ботаники, XI, 1969. — с. 269-283.

45. Ladefoged, K., "The periodicity of wood formation," *Biologiske Skifter, Kgl Videnskaberes Selskab, Kobenhavn*, Том 7(3), 1952. — с. 98.

46. Мелехов, И.С., "Значение структуры годичных слоев и ее динамики в лесоводстве и дендроклиматологии," *Известия ВУЗов. Лесной журнал.*, Том 4, 1979. — с. 6-14.

47. Evolution of cambium in geologic time. / Barghoorn, E S New-York, 1964. — с. 3-17.

48. Sperry, J. S., "Evolution of water transport and xylem structure.," *International Journal of Plant Sciences*, Выпуск 164 (3 Suppl.), 2003. — с. S115-S127.

49. Boatwright, S.W., Garret, G.G., "The effect of microstructure and stress state on the fracture behavior of wood," *Journal of Material Science*, Выпуск 18, 1983. — с. 2180-2199.

50. Sandwich construction / Marshall, A.C.. — : Handbook of compositesNew York, 1998. — с. 254-290.

51. Uggla, C., Magel, E., Moritz, T., Sundberg, B., "Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in scots pine," *Plant Physiology*, Выпуск 125, 2001. — с. 2029-2039.

52. Domec, J-C., Gartner, B. L., "How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood?," *Journal of Experimental Botany*, Том 379, Выпуск 53, 2002б. — с. 2369-2379.

53. Эколого-анатомические аспекты изменчивост древесины сосновых из промышленных районов европейского Севера / Арсеньева, Т.В., Чавчавадзе, Е.С.; Еремин В.М. — Санкт-ПетербургНаука, 2001. — с. 109.

54. Бенькова, В.Е., Бенькова , А.В., "Особенности строения древесина северных популяций сибирских видов лиственницы," *Лесоведение*, Выпуск 4, 2006. — с. 28-36.

55. Effects of environment on the persentage of summerwood and specific gravity of

slash pine / Larson, P.R. — Yale University, School of Forestry, 1957. — с. 78.

56. Creber, G. T., Chaloner, W. G., "Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees.," *Botanical Reveiw*, Выпуск 4, 1984. — с. 357-448.

57. Краткий курс анатомии растений. / Яценко-Хмелевский, А.А. — МоскваВысшая школа, 1961. — с. 282.

58. Studhalter, R. A., Glock, W. S., Agereter, S. R., "Tree growth – some historical chapter in study of diameter growth.," *Botanical Review*, Том 29, 1963. — с. 245-365.

59. Kraus, J.F., Spur, S.H., "relationship of soil moisture to the springwood-summerwood transition in southern Michigan red pine.," *Journal of Forestry*, Том 59, 1961. — с. 510-511.

60. Zahner, R., Lotan, J.E., Baughman, W.D, "Earlywood-summerwood features of red pine grown under simulated drought and irrigation.," *Forest Science*, Том 3, Выпуск 10, 1964. — с. 361-369.

61. Kennedy, R.W., "Variation and periodicity of summerwood an some second-growth Douglas-fir," *Tappi Journal*, Том 44, 1961. — с. 161-165.

62. Balatinecz, J.J, Kennedy, R.W., "Mechanism of earlywood-latewood differentiation in Larix decidua," *TAPPI*, Том 51, 1968. — с. 414-422.

63. Zahner, R., Olover, W., "The influence of thinning and pruning on the date of summerwood initiation in red and jack pines," *Forest Science*, Том 8(1), 1962. — с. 51-63.

64. Savidge, R.A., "Xylogenesis, genetic and environmental regulation - A review," *IAWA Journal*, Том 3, Выпуск 17, 1996. — с. 269-310.

65. Tree rings. Basics and applications of dendrochronology. 1988. 276p. / Schweingruber, F. H. — Dodrecht, Nertherlands.Reidel, 1988. — с. 276.

66. Identification of living gymnosperm on the basis of xylotomy / Greguss, P. — Budapest, HungaryAkademiai Kiado, 1955.

67. Filion, L., Payette, L., Gauthier, L., Boutin, Y., "Light rings in subarctic conifers as a dendrochronological tool.," *Quaternary Research*, Выпуск 26, 1986. — с. 272-279.

68. Dobbs, C.G., "A false-ring pattern in larch," *Nature*, Том 150(3804), 1942. — с.

377-379.

69. Glock, W.S., "Cambial frost injuries and multiple growth layers at Lubbock, Texas," *Ecology*, Том 3(1), 1951. — с. 28-36.

70. Hoffer, H., Tardiff, J.C., "False rings in jack and black spruce from eastern Manitoba as indicators of dry summer," *Canadian Journal of Forest Research*, Том 39, 2009. — с. 722-1736.

71. Larson, P.R., "The indirect eefect of drought on tracheid diameter in red pine," *Forest Dcience*, Том 9, 1963. — с. 52-62.

72. Day, W.R., Peace, T.R., "The experimental production and diagnosis of injury on forest trees," *Oxford Forestry Memoirs1-60*, Том 16, 1934.

73. Glerum, C., Farrar, J.L., "Frost ring formation in conifers," *Forest Science*, Том 16(2), 1970. — с. 246-248.

74. Yamamoto, F., Kozlowski, T.T., "Effect of flooding of soil on growth, stem anatomy and ethylen production on Thuja orientalis seedlings," *IAWA Bulletin, n.s.*, Том 8(1), 1987. — с. 21-29.

75. Мусаев, Е.К., "Влияние радиационного поражения на годичные кольца сосны в районе Чернобыльской АЭС," *Лесоведение* , Выпуск 4, 1993. — с. 41-49.

76. Мусаев, Е.К., "Сезонный рост и строение годичных колец сосны обыкновенной в зоне Чернобыльской катастрофы," *Лесоведение*, Выпуск 1, 1996. — с. 16-28.

77. Swetnam, T.W., Lynch, A.M., "A tree-ring reconstruction ofwWestern spruce budworm history in thesSouthern rocky mountains," *Forest Science*, Том 35(4), 1989. — с. 962-986.

78. Свидерская, И.В., Пальникова, Е.Н., "Радиальный рост сосны в связи с дефолиацией сосновой пяденицей," *Лесоведение*, 2003. — с. 44-53.

79. Свидерская, И.В., Шипицына, Е.Ю., Пальникова, Е.Н. Строение, свойства и качество древесины. Труды IY международного симпозиума // Клеточная структура годичных колец сосны обыкновенной в связи с дефолиацией насекомыми, Том 1, 2004. — с. 116-119.

80. Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T., Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: an example at the Alpine timberline//

Iawa Journal, 27, 4, 2006.

81. Gričar J., Rathgeber C. B. K., Fonti P., Monitoring seasonal dynamics of wood formation // Dendrochronologia, 29, 3, 2011.

82. Wodzicki T. J., Zajączkowski S., Methodical problems in studies on seasonal production of cambial xylem derivatives //// Acta Societatis Botanicorum Poloniae, 39, 3, 2015.

83. Wodzicki T. J. Mechanism of Xylem Differentiation in Pinus silvestrisL //// Journal of Experimental Botany, 22, 3, 1971.

84. Mäkinen H. et al. Seasonal dynamics of wood formation: a comparison between pinning, microcoring and dendrometer measurements // European Journal of Forest Research, 127, 3, 2008.

85. Cuny H. E. et al. Generalized additive models reveal the intrinsic complexity of wood formation dynamics // Journal of experimental botany, 2013.

86. Hastie T. J., Tibshirani R. J., Generalized additive models// CRC Press, 43, 1990.

87. Guisan A., Edwards T. C., Hastie T., Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene //// Ecological modelling, 157, 2, 2002.

88. Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T., Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: an example at the Alpine timberline // Iawa Journal, 27, 2006.

89. De Luis M. et al. Seasonal dynamics of wood formation in Pinus halepensis from dry and semi-arid ecosystems in Spain// Iawa Journal, 28, 4, 2007.

90. Savidge Cell biology of bordered-pit formation in balsam-fir trees// Botany, 92, 7, 2014.

91. Почвенная влага и лесные насаждения / Зонн С. В. — МоскваИзд-во АН СССР, 1959.

92. Witkowski Zuk L. et al., //Acta Societatis Botanicorum Poloniae Pinus silvestris L. hypocotyl. Straight-growth test for auxin, 39, 1, 1970.

93. Muntu dzisiaj: studium afrykanistyczne / Zajączkowski A. — , 1970.

94. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей / Фюрст Г. Г. — Наука, 1979.

95. Imagawa H. et al. Study on the wood formation in trees. Report 1. Seasonal development of the xylem ring of Japanese Larch stem, Larix leptolepis Gordon // Research Bulletin of the College Experimental Forests, College of Agriculture, Hokkaido University. , 27, 2, 1970. — с. 373-94.

96. Функции роста леса / Кивисте А.К. — , 1988.

97. Закономерности роста древостоев / Кузьмичев В. В. — Наука, 1977.

98. Рост минтая и размерно-возрастная структура его популяции / Буслов А. В. — , 2003.

99. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. / Рикер У. Е. — , 1979.

100. Биохимия старения: Пер. с англ / Канунго М. С. — Мир, 1982.

101. Анисимов В. Н., Крутько В. Н., Фундаментальные проблемы изучения продолжительности жизни// Вестник Российской академии наук, 66, 6, 1996.

102. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных / Меншуткин В. В. — , 1971.

103. Подлазов А.В. Основное уравнение теоретической демографии и модель глобального демографического перехода //// Препринты Института прикладной математики им. МВ Келдыша РАН., 2001.

104. Русков В. Г. Исследование особенностей роста в высоту сосны обыкновенной// Лесная таксация и лесоустройство, 1, 2004.

105. L., von Bertalanffy Basic concepts in quantitative biology of metabolism// Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, 9, 1-4, 1964.

106. Регенерация и система иммуногенеза. / Бабаева Г. А. — МоскваМедицина, 1985, Том 256.

107. Гавриков В. Л., Хлебопрос Р. Г., Две динамические модели научения типа «кошка Торндайка// Вестник Красноярского государственного педагогического университета им. ВП Астафьева, 1, 2009.

108. Mellerowicz E. J. et al. Periodicity of cambial activity in Abies balsamea. I. Effects of temperature and photoperiod on cambial dormancy and frost hardiness// Physiologia Plantarum, 85, 3, 1992.

109. Wight H. M. Reproduction in the eastern skunk (Mephitis mephitis nigra)// Journal of Mammalogy., 12, 1931.

110. Wight T. N., Ross R., Proteoglycans in primate arteries. I. Ultrastructural localization and distribution in the intima // The Journal of cell biology, 67, 3.

111. Kutscha N. P., Hyland F., Schwarzmann J. M. Certain seasonal changes in balsam fir cambium and its derivatives// Wood science and technolog, 9, 3, 1975.

112. Imagawa H. et al. Study on the wood formation in trees. Report 1. Seasonal development of the xylem ring of Japanese Larch stem, Larix leptolepis Gordon // Research Bulletin of the College Experimental Forests, College of Agriculture, Hokkaido University., 27, 2, 1970.

113. Ishida R. Takahashi T. Increased DNA chain breakage by combined action of bleomycin and superoxide radical // Biochemical and biophysical research communications, 66, 4, 1975.

114. Wardrop I. D. The effects of the plane of nutrition in early post-natal life on the subsequent growth and development of cattle, 17, 3, 1966.

115. Rossi S., Deslauriers A., Morin H., Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development //// Dendrochronologia, 21, 2003.